

乙烯对低磷胁迫下大豆根形态和生理特性的影响

高彬, 曹翠玲, 李涛

(西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 利用沙培方法研究了乙烯对磷胁迫下大豆幼苗的生理影响。结果表明: 磷胁迫下大豆主根长度降低 50%, 侧根长度增加 46%, 侧根数目增加 64%。缺磷时大豆根系磷含量降低, 根系活力和根系组织酸性磷酸酶活性分别是全磷培养植株的 1.2 和 1.3 倍; 与供磷植株相比, 缺磷时大豆干物质累积量显著降低, 缺磷主要抑制了地上部分干物质累积, 而根系干物质累积几乎不变, 根冠比增大。磷胁迫使大豆乙烯含量增加, 但乙烯释放量被乙烯拮抗剂 Co^{2+} 抑制。外源乙烯利抑制全磷大豆主根伸长, 促进缺磷大豆侧根生长; 乙烯拮抗剂 Co^{2+} 逆转了低磷和乙烯对主根的抑制, 减少侧根数目。乙烯利能够增加大豆幼苗根系活力和根系组织酸性磷酸酶活性, 降低大豆生物量, 增加根冠比, 且磷胁迫时效果更为明显。

关键词: 低磷; 乙烯利; CoCl_2 ; 大豆; 酸性磷酸酶活性

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2012)01-0058-06

Effect of Ethylene on Morphology and Physiological Characteristic of Soybean Seedlings under Low-Phosphorus Stress

GAO Bin, CAO Cui-ling, LI Tao

(College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Plants grown in phosphorus-deficient solutions often exhibit up-regulation of root secreted acid phosphatase activity and enhanced ethylene production. To determine the role of ethylene in response of plants to P deficiency, we investigated the effects of ethylene donor ethephon and ethylene synthesis antagonists (CoCl_2) on P concentrations in roots of soybean seedlings grown in P-sufficient ($1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{PO}_4$) and P-deficient ($10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{PO}_4$) solution. There was an increase in ethylene production when seedlings grown in P-deficient solutions, CoCl_2 abolished the P deficiency-induced ethylene production. The main root length under the low phosphorus application treatment was about 50% lower than that of the control, and the main root length of soybean seedlings grown in P-sufficient solutions was insensitive to Co^{2+} , while Co^{2+} enhanced main root length for those grown in P-deficient solutions, suggesting that P-deficiency induced decrease in root length can be reversed by inhibiting ethylene production. Under P-deficient conditions the lateral root number increased by 64%, and the longest lateral root increased by 46% compared with the control. The lower root length and higher lateral root number induced by ethylene were reversed by Co^{2+} . There was an increase in root activity and acid phosphatase (APase) activity when seedlings grown in P-deficient solutions, and the increase in root activity and APase activity were markedly induced by ethylene. Phosphorus deficiency affects the shoot dry mass accumulation and almost has no effects on accumulation of root dry mass. The root/shoot ratio was enhanced by ethylene. Ethylene promoted P concentration of P-deficient seedlings. Results suggest that ethylene induced by P deficiency may play an important role in P-stress adaption of soybean.

Key words: Phosphorous deficiency; Ethylene; CoCl_2 ; Soybean; Acid phosphatase

磷是植物生长的一种重要营养元素。施入土壤中的磷肥大部分被土壤中的铁铝氧化物所吸附或与土壤中的钙形成沉淀, 还有一部分转化为有机磷。因此, 磷在土壤中的有效性较低是造成植物缺磷的一个主要原因。在土壤缺磷情况下, 植物根系通常会改变根系形态扩大根系与土壤磷的接触面积和分泌酸性磷酸酶来促进有机磷的水解^[1], 或者

是分泌有机酸来促进土壤中难溶态磷的溶解^[2], 有利于植物有效吸收和利用磷。

乙烯是一种逆境激素, 它作为信号参与多种胁迫反应^[3], 与植物营养胁迫和金属毒害密切相关^[4-5]。比如, 低磷诱导植物根系生成乙烯^[4], 乙烯介导低磷下苜蓿根系水力学导度下降^[6], 但通过增强酸性磷酸酶和高亲和磷转运子基因的表达提高了植物对磷缺乏的耐受力^[7]。乙烯能促进侧根生

收稿日期: 2011-09-28

第一作者简介: 高彬 (1987 -), 女, 在读硕士, 研究方向为植物养分生理。E-mail: gwbyy999@126.com。

通讯作者: 曹翠玲 (1960 -), 女, 博士, 教授, 主要从事植物养分生理和抗旱生理的研究。E-mail: cuilingcao@tom.com。

长^[8]。但也有结果表明,10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)影响拟南芥侧根形成及主根生长,但不影响侧根的密度^[9]。Ranjan Swarup 认为乙烯通过调控拟南芥生长素的合成和极性运输来影响根系形态建成^[10]。

乙烯是逆境响应信号^[11],低磷环境对植物来说是一种胁迫。该文以大豆幼苗为试材、利用植物体内乙烯合成抑制剂 CoCl_2 ^[6] 及外加乙烯研究了低磷胁迫下乙烯对大豆根系形态及某些生理特性的影响,以期探讨乙烯在植物对低磷胁迫的生理响应机制中的作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

大豆[*Glycine max* (L.) Merr.] 品种中华 13,购于杨凌华星绿色种苗有限公司。

1.2 试验设计

1.2.1 乙烯利和 CoCl_2 最适浓度的确定 试验于 2010 年 9 月在西北农林科技大学光照培养间进行,采用水培法。大豆种子用 3% H_2O_2 (v/v) 表面消毒 10 min 后,播种于沙盆中。待地上部 2 片对生真叶完全展开后,去掉子叶(以去除内源磷)。然后选取长势良好一致的植株进行分组,移入通气的 Hoagland 营养液中。试验用盆为上口直径 18 cm、下底直径 11 cm 的塑料小桶。每桶装 Hoagland 营养液 3.5 L,用有定植孔的硬质纸板承载植物,每孔定植 1 株,每桶 6 株,用脱脂棉包茎以固定植株。然后放置在光照为 14 $\text{h}\cdot\text{d}^{-1}$ 温度为 18~26℃,光强 180~210 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的人工培养室中培养。移植后用 1/2 强度营养液培养。

试验设高磷 1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (HP) 和低磷 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ (LP) 2 个磷水平,然后在 HP 和 LP 溶液中添加乙烯抑制剂 CoCl_2 ^[6] 和乙烯释放剂乙烯利 (Ethephon)。 CoCl_2 和 Ethephon 设 5 个浓度,即 CoCl_2 (0、10、50、100、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), Ethephon (0、10、100、200、400 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)。营养液中磷水平用 KH_2PO_4 调配。因减磷而引起的 K 减少,用 KCl 补充。Hoagland 营养液组成如下: 5.044 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KNO_3 、4.997 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 、1.988 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、1.03 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ EDTA-Fe II、46.254 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ H_3BO_3 、11.987 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 、0.765 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、0.320 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 、0.197 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{H}_2\text{MoO}_4\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (85% Mo_2O_3)。培养期间,每天通气 6 h,培养 5 d 后收获测定生物量。

1.2.2 乙烯抑制剂和促进剂对大豆形态某些生理生化特性的影响 试验于 2010 年 11 月在西北农林科技大学温室进行。采用盆栽沙培试验,选用上口直径 15 cm,下口直径 9 cm,高 12 cm 的塑料盆。供试沙子用清水淘洗干净后烘干。每盆装沙子(过 2 mm 筛)1.35 kg。大豆种子在 3% (v/v) 的 H_2O_2 中表面消毒 10 min 后,点播于盆中,每盆 6 粒。试验过程中,沙子含水量保持在 18%,即每盆含水 243 g,每天浇水使每盆达到恒重。真叶完全展开后去掉子叶,定苗,每盆 4 株。此后,分别浇灌低磷或高磷 1/2 强度 Hoagland 营养液。试验设高磷 (HP)、低磷 (LP)、高磷 + 乙烯释放剂乙烯利 (HP + Eth)、低磷 + 乙烯释放剂乙烯利 (LP + Eth)、高磷 + 乙烯抑制剂 CoCl_2 (HP + CoCl_2) 和低磷 + 乙烯抑制剂 CoCl_2 (LP + CoCl_2) 6 个处理。其中,高磷处理的磷浓度为 1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,低磷处理磷浓度、乙烯利终浓度和 CoCl_2 终浓度均为 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,每处理重复 3 次。第一对真叶展开 10 d 时取样测定相关指标。

1.3 测定项目与方法

在不同处理的各组幼苗中随机取 3 株大豆,用直尺测量其侧根长度、主根长度、最大侧根长度,人工计数法计量侧根数目,然后分别称量地上部分与地下部分的鲜重以及干重;计算根冠比;

根系活力:TTC 法测定;

根组织酸性磷酸酶活性:用 p-NPP 比色法测定,以单位时间内单位鲜重根水解 p-NPP 生成的对硝基苯酚 (NPP) 的量表示根表面酸性磷酸酶活性 [$\text{NPP}, \text{mg}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$]^[12];

植株磷含量测定:用钒钼黄比色法测定^[13];

乙烯含量测定:用 Trace GC Ultra 型气相色谱仪测定。取一定量的新鲜大豆根系置于青霉素瓶中,用橡胶塞密闭 9 h 后取气样 1 mL 上样。使用氢火焰离子检测器 (FID),2M 不锈钢色谱填充柱,柱温和进样口温度 70℃,检测器温度 150℃, N_2 、 H_2 和 Air 的气体流速依次为 40 kPa、35 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 和 350 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

1.4 数据统计

用 EXCEL 2003 和 SPSS 18.0 软件进行方差分析 (LSD 检验),结果用 3 次重复的“平均值 ± 标准差”表示。

2 结果与分析

2.1 乙烯和 CoCl_2 浓度对大豆幼苗生物量的影响

试验结果 (图 1 和表 1) 显示,加入乙烯后,大豆植株长势受到明显的抑制,且抑制效果随处理浓度

的增加而加强;低浓度 CoCl_2 对大豆植株长势无影响,而高浓度 CoCl_2 抑制大豆生长。从形态上看,乙烯抑制主根伸长,且低浓度乙烯促进侧根发生;而 CoCl_2 促进大豆主根伸长。从表 1 也可以看出,无论高磷还是低磷处理,随着乙烯浓度升高,抑制作用更明显,且不同浓度间存在显著差异($P < 0.01$);高

浓度 CoCl_2 均抑制大豆干物质积累,可能是由于 CoCl_2 对植物产生了毒害。 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 乙烯对大豆生长的抑制和 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CoCl_2 对主根的刺激效果均达到显著差异水平($P < 0.01$)。因此,选择 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 乙烯和 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CoCl_2 为最佳浓度进行后续试验。

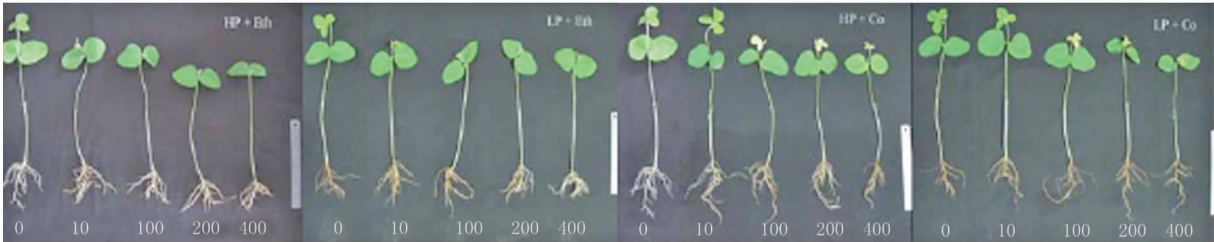


图 1 不同浓度乙烯和 CoCl_2 对大豆幼苗生长特征的影响

Fig. 1 Effect of ethylene and CoCl_2 treatment on soybean seedling growth

表 1 不同浓度乙烯和 CoCl_2 对大豆幼苗生物量的影响

Table 1 Effect of ethylene and CoCl_2 on biomass of soybean under P stress

Eth 处理 Eth concentration / $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	生物量 Biomass/ $\text{mgDW}\cdot\text{plant}^{-1}$		CoCl_2 处理 CoCl_2 concentration/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	生物量 Biomass/ $\text{mgDW}\cdot\text{plant}^{-1}$	
	HP	LP		HP	LP
0	198 ± 7 a	191 ± 5 a	0	198 ± 7 a	191 ± 5 a
10	169 ± 6 b	168 ± 4 b	10	199 ± 7 a	192 ± 7 a
100	157 ± 4 c	149 ± 5 c	50	187 ± 3 b	170 ± 5 b
200	143 ± 2 d	139 ± 3 d	100	182 ± 6 b	161 ± 4 c
400	135 ± 5 e	135 ± 5 e	200	175 ± 4 c	151 ± 3 d

表中数据为均值 ± 标准差; 同列数据标有不同字母的表示差异具有显著性(LSD 检验, $P = 0.05$)。下同。

Data are shown as mean ± SD of three replicates; Values with different letter in the same column indicate a significant difference at $P = 0.05$ level according to LSD test. The same as follows.

2.2 乙烯和 CoCl_2 对不同磷浓度下大豆生物量的影响

磷对植株体内的同化物分配有直接影响^[14]。低磷胁迫下,大豆植株干重为 0.234 g,仅为全磷培养植株的 87%,但低磷条件下大豆根冠比增加了 9%(表 2),大豆植株通过增大根冠比提高了对磷胁迫的耐受力。

加入乙烯后,无论是 HP + Eth,还是 LP + Eth,其生物量显著低于 LP 处理,这可能是由于乙烯对

植物干物质积累有抑制作用。HP + Eth 的根冠比高出 HP 6%,LP + Eth 的根冠比高出 LP 28%,这可能是低磷胁迫使大豆对乙烯有更高的敏感性,使植株优先进行根系生长。加入乙烯抑制剂 CoCl_2 后,HP + Co 的生物量与 HP 条件下没有显著差异,而 LP + Co 较 LP 降低 17%,表明 LP 引起的生物量降低不完全是乙烯作用的结果。另外, CoCl_2 对植株根冠比无影响。

表 2 乙烯对低磷下大豆幼苗生物量的影响

Table 2 Effect of ethylene on biomass of soybean under P stress

处理 Treatment	地上部 Shoot / $\text{gDW}\cdot\text{plant}^{-1}$	根 Root / $\text{gDW}\cdot\text{plant}^{-1}$	植株 Plant / $\text{gDW}\cdot\text{plant}^{-1}$	根冠比 R/S
HP	0.209 ± 0.005 a	0.058 ± 0.005 a	0.268 ± 0.009 a	0.284 ± 0.009 c
LP	0.197 ± 0.007 b	0.050 ± 0.006 ab	0.234 ± 0.005 b	0.310 ± 0.019 b
HP + Eth	0.139 ± 0.012 cd	0.042 ± 0.003 c	0.182 ± 0.014 cd	0.301 ± 0.022 c
LP + Eth	0.120 ± 0.012 d	0.047 ± 0.002 bc	0.168 ± 0.012 d	0.399 ± 0.051 a
HP + Co	0.190 ± 0.008 ab	0.056 ± 0.004 ab	0.246 ± 0.080 ab	0.295 ± 0.022 c
LP + Co	0.148 ± 0.002 c	0.047 ± 0.003 bc	0.195 ± 0.004 c	0.314 ± 0.037 b

2.3 乙烯和 CoCl_2 对不同磷浓度下大豆根系性状的影响

2.3.1 根系形态 根构型是指根系不同根级和根龄的根在空间分布状态,能够在一定程度上反映根

系功能特性^[15]。表 3 表明,与高磷相比,低磷处理下,大豆主根长与根系直径显著降低,而最长侧根和侧根数量显著增加,说明低磷胁迫下,大豆植株通过增加侧根长度和数量来扩大根系的吸收范围。

加入乙烯后,HP + Eth 大豆表现 LP 的根系构型;而 LP + Eth 对主根长度的抑制,对侧根数目的促进现象比 LP 更明显。加入乙烯抑制剂 CoCl₂后,HP + Co 的根系形态与 HP 条件下相同;LP + Co 的侧根数目和长度与 HP 几乎相同,主根长度甚至较 HP 增加 15%。这一结果显示,LP 下产生的乙烯对大豆根系构型具有调节作用。

表 3 乙烯对低磷下大豆幼苗根系形态的影响
Table 3 Effect of ethylene on root morphology of soybean under P stress

处理 Treatment	主根长度 Main root length /cm	最长侧根 Longest lateral root /cm	侧根数 Lateral root number
HP	8.36 ± 0.15 b	4.36 ± 0.21 d	110 ± 14 d
LP	4.20 ± 0.15 d	6.33 ± 0.55 a	181 ± 11 b
HP + Eth	5.16 ± 0.20 c	6.13 ± 0.21 b	160 ± 8 c
LP + Eth	3.96 ± 0.2 d	4.16 ± 0.16 d	201 ± 14 a
HP + Co	8.33 ± 0.21 b	4.23 ± 0.25 d	104 ± 8 d
LP + Co	9.60 ± 0.15 a	5.06 ± 0.15 c	90 ± 7 d

2.3.2 根系乙烯释放量 由图 2 可知,LP 下大豆根系乙烯含量较 HP 升高 32%;外加 10 μmol·L⁻¹ 乙烯时,HP 和 LP 大豆根系乙烯量显著增加;而 CoCl₂明显抑制 LP 大豆根系乙烯的产生,对 HP 下大豆根系乙烯含量无显著影响。

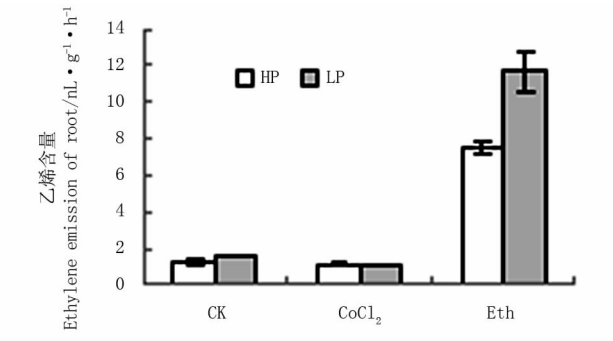


图 2 乙烯和 CoCl₂ 对低磷下大豆幼苗根系乙烯含量的影响
Fig.2 Effect of ethylene and CoCl₂ on ethylene emission in root of soybean under P stress

2.3.3 根系组织酸性磷酸酶活性 酸性磷酸酶是植物体内参与磷代谢的主要酶类,在酸性下它可以将磷酸酯类水解,释放无机磷酸(Pi)而完成磷元素在体内循环的重要过程。正常情况下,植物根际分泌物中酸性磷酸酶的量很少,但是在缺磷情况下植物根系分泌酸性磷酸酶的量将会增加,以此增加根际有效磷含量^[16]。由图 3 可知,LP 处理的 APase 活性较 HP 高出 26%;加入乙烯时,HP + Eth 的 APase 活性较 HP 高出 15%,LP + Eth 的 APase 活性较 LP 高出 12%。这表明,乙烯促进大豆根系 APase 分泌。但是,当加入 CoCl₂抑制乙烯产生时,HP + Co

的 APase 活性较 HP 降低 13%,LP + Co 的 APase 活性较 LP 降低 6%。结果显示,乙烯确实在低磷诱导的 APase 分泌中发挥了作用。

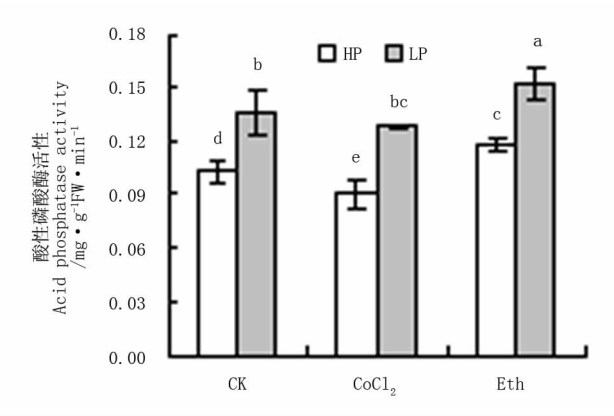


图 3 乙烯对低磷下大豆根系组织酸性磷酸酶活性的影响
Fig.3 Effects of ethylene on acid phosphatase activity in root of soybean under P stress

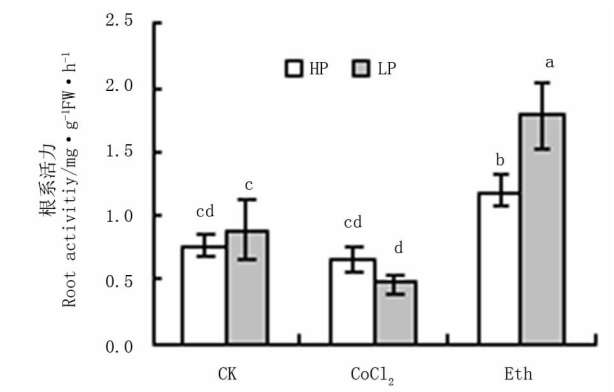


图 4 乙烯对低磷下大豆根系活力的影响
Fig.4 Effects of ethylene on root activity of soybean under P stress

2.3.4 根系活力 根系活力主要反映根系代谢能力和根系吸收养分的能力。图 4 表明,LP 下大豆植株根系活力均较 HP 下高;加入乙烯后,不论是 HP + Eth,还是 LP + Eth,其根系活力显著高于 LP 处理。加入乙烯抑制剂 CoCl₂后,大豆根系活力显著降低。这可能是 CoCl₂抑制了乙烯的产生,所以根系活力降低。

2.4 乙烯和 CoCl₂ 对不同磷浓度下大豆 P 含量的影响

由图 5 可知,不论高磷低磷处理,大豆植株都是根系磷含量最高,其次是茎秆,叶片磷含量最低。这是由于根系是磷的吸收器官,当磷素缺乏时,根系会首先满足自己的需要。低磷条件下,大豆根和茎中磷含量均低于高磷条件,而叶片磷含量无变化,因此低磷条件下植株的全磷含量下降。加入乙烯抑制剂 CoCl₂后,HP + Co 和 LP + Co 的根茎叶磷

含量分别与 HP 和 LP 条件下相同。加入乙烯后, HP + Eth 的茎和叶磷含量高于 HP, 但根系磷含量较低, 结果 HP + Eth 的全磷含量低于 HP 5%; LP + Eth

的根和茎磷含量高于 LP, 但叶片含量下降, 结果 LP + Eth 的全磷含量高出 LP 69%。这暗示, 乙烯介导了磷胁迫下的大豆根系磷吸收。

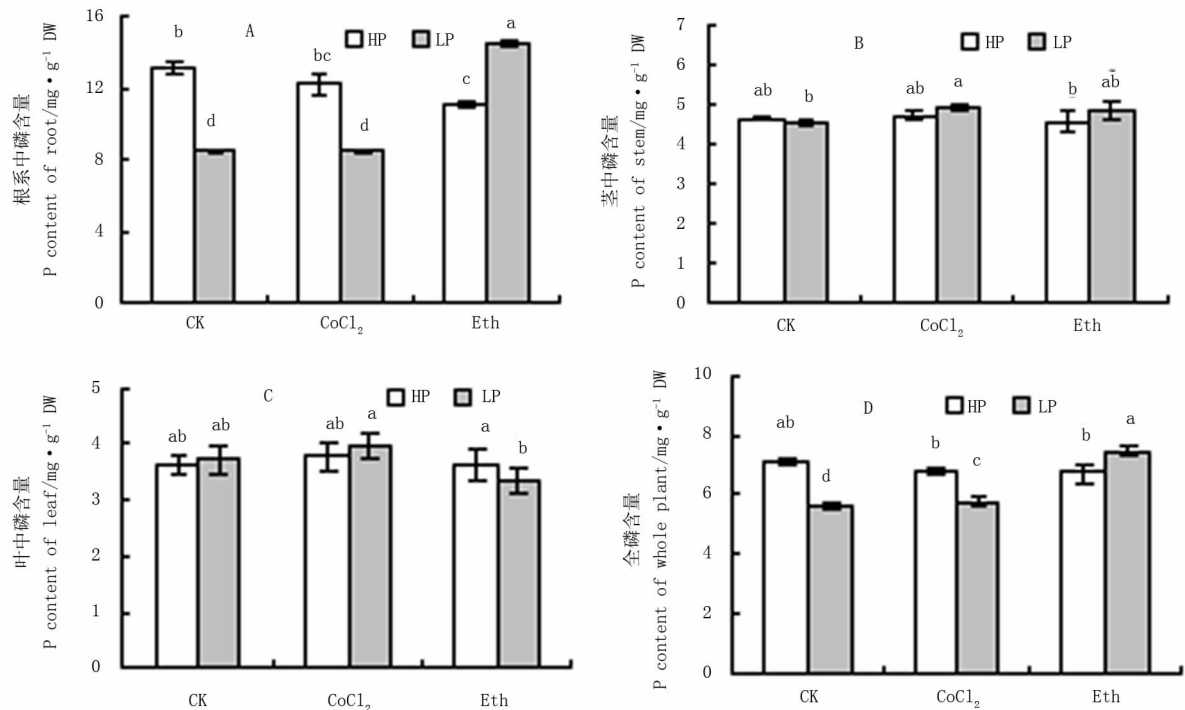


图5 乙烯对低磷下大豆幼苗根系(A)、茎(B)、叶片(C)磷吸收量和全磷含量(D)的影响

Fig.5 Effect of ethylene on accumulative phosphorus amounts in root(A), stem(B), leaf(C) and whole plants(D) of soybean under P stress

3 讨论

土壤中磷素缺乏的主要原因是磷在土壤中被固定, 移动性差, 因此通过大量根系截获磷素是植物获得土壤磷素的一个主要方式。植物的根系形态特征和磷素养分吸收有着非常密切的关系^[17]。该试验结果也表明, 低磷胁迫大豆是通过改变根系形态来提高吸收磷素养分能力。

乙烯对侧根生长具有调节作用^[18]。如乙烯使侧根发育缺陷的番茄突变体 *dgt* 出现侧根^[19]。该试验中, 乙烯促进了大豆侧根发育, 乙烯使大豆根冠比增大, 诱导低磷下大豆产生发达根系, 利于吸收养分。乙烯促进根系发育的原因, 可能是加入外源乙烯会增加植物根系细胞活性氧簇(ROS)产量, 而ROS被认为是乙烯信号下游的第二信使, 根系中ROS的分布影响其形态建成^[20]。Jarosaw^[21]报道, HP下的ROS产生于拟南芥根系伸长区和静止中心, LP处理使ROS集中于表皮细胞和侧根原基细胞, 另外, 成熟侧根的伸长区也有大量ROS。因此, 可以认为乙烯可能是通过影响ROS分布来调控侧根的发生与生长。

低磷胁迫下植物根系分泌APase活性的增加已经被许多研究学者认为是植物适应低磷胁迫的机

理之一^[22]。该试验中, 与HP相比, LP下大豆根系组织APase活性升高32%; 乙烯促进了大豆根系APase分泌, 加入乙烯抑制剂后APase活性降低。这充分说明, LP条件下, 植株产生的乙烯, 通过促进植株形成侧根和分泌APase, 增加磷吸收。Wittenmayer研究表明生长素(IAA)刺激玉米根系APase分泌, 使HP和LP下APase分别增加26%和127%^[23]。该文结果是乙烯诱导HP下的大豆APase活性增加了1.15倍。这也可能是由于LP下植株产生了IAA, 而IAA又促进了乙烯的形成, 因而植株的APase活性显著增加。

根系活力是根系生理代谢的综合指标。其活力越高, 说明根系生理代谢活动越旺盛。该研究中, 添加乙烯或者抑制乙烯后, 大豆幼苗根系活力上升或降低。曹翠玲等^[24]研究表明, 豇豆幼苗在LP条件下根系活力上升, 宋述尧报道^[25], 给番茄幼苗叶片喷施乙烯利后, 根系活力显著提高。乙烯提高根系活力的生理机制, 可能是乙烯能够提高淀粉酶的活性^[26], 通过增加根系的呼吸基质来提高根系活力; 其次, 乙烯促进了酮酸类物质的氧化^[27], 通过促进TCA循环来提高根系活力。因为磷素进入植物的主要方式是协同运输^[28], 根系活力的提高为根系吸收磷素提供了能量保障。

该试验中,低磷胁迫下大豆幼苗全磷含量明显下降;HP + Eth 处理下大豆全磷含量低于 HP,而乙烯抑制剂 CoCl_2 缓解了 LP 导致的磷含量降低;LP + Eth 的磷含量高于 LP,甚至高于 HP 处理(图 5)。因此有理由认为乙烯促进低磷下大豆磷含量增加,一方面是因为 LP + Eth 下高含量乙烯导致 APase 活性升高而提高了磷吸收速率;另一方面可能是乙烯可以增强低磷胁迫下磷高效转运子的表达^[6]。

综上,乙烯可能通过改变根系形态和提高根系活力、APase 活性来促进根系吸收磷素向地上部运转以缓解磷胁迫压力,从而增强了植物对低磷环境的适应。

参考文献

- [1] 黄宇,张海伟,徐芳森,等. 植物酸性磷酸酶的研究进展[J]. 华中农业大学学报,2008,27(1):148-154. (Huang Y, Zhang H W, Xu F S, et al. Research of acid phosphatase[J]. Journal of Huazhong Agricultural University,2008,27(1):148-154.)
- [2] Shen H, Yan X, Zhao M, et al. Exudation of organic acids in common bean as related to mobilization of aluminum-and iron-bound phosphates[J]. Environmental and Experimental Botany,2002,48(1):1-9.
- [3] Cao S Q, Chen Z Y, Liu G Q, et al. The *Arabidopsis* ethylene-insensitive 2 gene is required for lead resistance[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2009,47(4):308-312.
- [4] Lyzmh J P, Brown K M. Ethylene and plant responses to nutritional stress[J]. Physiologia Plantarum,1997,100(3):613-619.
- [5] Wolfgang Schmidt. From faith to fate: ethylene signaling in morphogenic responses to P and Fe deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science,2001,164(2):147-154.
- [6] Li Y S, Mao X T, Tian Q Y, et al. Phosphorus deficiency-induced reduction in root hydraulic conductivity in *Medicago falcata* is associated with ethylene production[J]. Environmental and Experimental Botany,2009,67(1):172-177.
- [7] Li Y S, Yan G, Tian Q Y, et al. Stimulation of root acid phosphatase by phosphorus deficiency is regulated by ethylene in *Medicago falcata*[J]. Environmental and Experimental Botany,2011,71(1):114-120.
- [8] He X J, Mu R L, Cao W H, et al. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development[J]. Plant Journal,2005,44(6):903-916.
- [9] Lopez-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderan L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system[J]. Plant Physiology,2002,129(1):244-256.
- [10] Ranjan S, Paula P, Dik H. Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation[J]. The Plant Cell,2007,19(7):2186-2196.
- [11] Ji-Yul J, Ryoung S, Daniel P S. Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell,2009,21(2):607-621.
- [12] Jun W, Takuya Y, Takuro S, et al. Secreted acid phosphatase is expressed in cluster roots of lupin in response to phosphorus deficiency[J]. Plant and Soil,2003,248(1-2):129-136.
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京:中国农业出版社,2000:268-270. (Pao S D. Agricultural soil analysis (Third Edition)[M]. Beijing:China Agriculture Press,2000:268-270.)
- [14] DeGroot C, Marcelis L F M, Vanden B R. Growth and dry mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light[J]. Plant, Cell and Environment,2001,24(12):1309-1317.
- [15] Lambers H, Michael W S, Michael D C, et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits[J]. Annals of Botany,2006,98(4):693-713.
- [16] Alain G, Felix M, Carlos D L, 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.
- [17] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,1999,50:665-693.
- [18] Swarup R, Friml J, Marchant A, et al. Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex[J]. Genes and Development,2001,15(20):2648-2653.
- [19] Zobel R W. Control of morphogenesis in the ethylene requiring tomato mutant, *diageotropica*[J]. Canadian Journal of Biochemistry,1974,52:735-741.
- [20] Overmyer K, Brosche M, Kangasjarvi J. Reactive oxygen species and hormonal control of cell death[J]. Trends in Plant Science,2003,8(7):335-342.
- [21] Jarosaw T, Kamila D, Andrzej T, et al. Reactive oxygen species localization in roots of *Arabidopsis thaliana* seedlings grown under phosphate deficiency[J]. Plant Growth Regulation,2009,59(1):27-36.
- [22] Richardson A E, Hocking P J, Simpson R J, et al. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus[J]. Crop Pasture Science,2009,60(2):124-143.
- [23] Wittenmayer L, Merbach W. Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science,2005,168(4):531-540.
- [24] 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]. Plant Nutrition and Fertilizer Science,2010,16(6):1373-1378.)
- [25] 宋述尧,陈文荣,汲长奎. 乙烯利对番茄幼苗生理效应的初步研究[J]. 中国蔬菜,1990(2):17-23. (Song S Y, Chen W R, Ji C K. Effects of ethylene on physiological characteristic of tomato seedlings[J]. Chinese vegetables,1990(2):17-23.)
- [26] 王强. 1-MCP 保持猕猴桃品质和果实硬度的机理研究[D]. 合肥:安徽农业大学,2010. (Wang Q. Study on the mechanism of 1-Methylcyclopropene(1-MCP) for keeping quality and fruit firmness in kiwifruit[D]. Hefei: Anhui Agricultural University,2010.)
- [27] Hardin S, Goucher E, Charles R, et al. Effects of cobalt on mitochondrial respiration[J]. Nature,1963,198:790-791.
- [28] Sakano K, Yazaki Y, Mimura T. Cytoplasmic acidification induced by inorganic phosphate uptake in suspension cultured *Catharanthus roseus* cells[J]. Plant Physiology,1992,99(2):672-680.