

磷水平对不同铁效率大豆生长和生理特性的影响

赵 婧¹ 邱 强¹ 刘庆君² 张鸣浩¹ 张 伟¹ 闫晓艳¹

(1. 吉林省农业科学院 大豆研究所/大豆国家工程研究中心, 吉林 长春 130033; 2. 桦甸市农业科学研究所, 吉林 桦甸 132400)

摘要: 为探明磷水平与大豆铁效率之间的关系, 以铁效率差异显著的大豆品种为试验材料, 采用水培方式和裂区设计对地上部和根系性状分别进行主成分分析, 利用 Logistic 方程动态模拟地上部和根系的干物质积累过程, 综合评价磷元素的生理作用, 进一步探讨磷水平与大豆铁效率之间的关系。结果表明: 通过主成分分析将 11 个地上部指标和 10 个根系指标分别综合为 4 种因子; 磷元素主要是通过光合效率和根系发达水平来发挥其生理作用。Logistic 方程结果表明基因型以及磷供应水平影响干物质的积累为: 在高磷条件下, 铁高效品种地上部和根系的干物质积累能力均强于铁低效品种; 铁高效品种在无磷、低磷和高磷 3 种供磷条件下地上部干物质积累量差异不很明显; 高磷并不能使铁低效品种地上部干物质积累量提高。在高磷条件下, 铁高效品种根系干物质积累能力强于铁低效品种; 无磷胁迫激发铁高效品种和铁低效品种根系干物质迅速累积, 其中铁低效品种根系干物质积累能力强于铁高效品种。以上结果表明大豆体内存在复杂的磷铁互作关系, 且过量施磷无益于产量增加。

关键词: 大豆; 磷; 铁高效; 铁低效; 主成分分析; Logistic 模型

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2016.04.0609

Effect of Phosphorus Levels on Soybean Growth and Physiological Traits of Soybean Variety with Different Iron Efficiency

ZHAO Jing¹, QIU Qiang¹, LIU Qing-jun², ZHANG Ming-hao¹, ZHANG Wei¹, YAN Xiao-yan¹

(1. Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center of Soybean, Changchun 130033, China; 2. Agricultural Research Institute of Huadian City, Huadian 132400, China)

Abstract: Aiming to prove the relationship between phosphorus level and iron efficiency of soybean, Fe-efficient soybean variety and Fe-inefficient soybean variety were used in this experiment, shoot traits and root traits were respectively analyzed by principal component analysis in hydroponics and split blot design, then shoot and root dry matter accumulation processes were separately simulated by Logistic equation, evaluated physiological role of phosphorus, further exploring the relationship between phosphorus level and iron efficiency of soybean. The results showed that, by principal component analysis, 11 shoot traits and 10 root traits respectively integrated into 4 principal components. Phosphorus played an important role in photosynthetic efficiency and root developed levels. Logistic equation further illustrated that genotypes and phosphorus supply level have influence on dry matter accumulation rule: under high phosphorus level, shoot and root dry matter accumulation ability of Fe-efficient soybean variety were stronger than Fe-inefficient variety. No phosphorus, low phosphorus and high phosphorus on shoot dry matter accumulation of Fe-efficient variety were not obvious. High phosphorus can't help Fe-inefficient variety increasing shoot dry matter accumulation. Under high phosphorus, root dry matter accumulation ability of Fe-efficient variety was higher than Fe-inefficient variety, no phosphorus stress stimulates Fe-efficient and Fe-inefficient variety to rapid accumulate root dry matter, and Fe-inefficient variety higher than Fe-efficient variety. Above results indicate that P-Fe interaction is complex in soybean, and excessive phosphorus is not conducive to yield increase.

Keywords: Soybean; Phosphorus; Fe-efficient; Fe-inefficient; Principal components analysis; Logistic equation

磷水平的改变能够在很大程度上影响植物体内铁平衡。Sánchez-Rodríguez 等^[1-2]发现高水平磷加重鹰嘴豆、花生、羽扇豆和高粱的铁黄化症状。通过同位素示踪和 X-射线能谱等测定技术证明磷水平能够改变铁在植物体内的分布^[3]。当供磷水平发生变化时,植物会在光合作用、活性氧代谢及

有机酸代谢等方面产生一系列生理生化方面的适应性变化,但目前植物缺磷的生理生化机制还不十分清楚^[4]。之前对于磷铁的互作方式报道不一,有研究认为是磷与铁螯合从而降低了铁的有效性^[5-6],也有研究发现磷不是螯合了铁本身,而是调控了铁吸收效率从而降低了植物对铁的吸收^[7]。

收稿日期: 2016-01-31

基金项目: 国家自然科学基金(31271647, 31101111); 吉林省自然科学基金(20150101100JC, 201115198)。

第一作者简介: 赵婧(1984-),女,硕士,助理研究员,主要从事大豆生理与栽培研究。E-mail: zhaol14434260@163.com。

通讯作者: 张伟(1979-),男,博士,研究员,主要从事大豆生理与栽培研究。E-mail: zw_0431@163.com。

闫晓艳(1960-),女,学士,研究员,主要从事土壤肥料与作物栽培研究。E-mail: yanxy8548@126.com。

许多分子上的改变进一步证明磷对于铁相关基因的调控是通过影响铁的有效性而间接所引起的。如低磷条件下,植物体内与铁的营养平衡和储存相关的基因(*FERRITIN1*, *AtFER1*)表达量提高^[8-9]。最近的一个研究表明磷饥饿响应基因 *PHR1* 能够通过不完全回文序列与铁蛋白 Ferritin1 的启动子结合,这是第一个通过分子关系证明磷铁之间存在动态平衡的报道^[10]。无论磷铁以何种方式互作,可以确定的是根际中大量磷的存在会抑制植物对铁的吸收。在过去的 50 年中,作物产量随着化肥的施入而大大增加,但施肥对作物营养利用效率和环境都有负面影响^[11]。由于石灰性土壤普遍伴随着缺磷现象,连年大量施用磷肥导致磷在土壤中累积^[12]。为了使石灰土地区磷肥的投入应与之相适应,本研究采用水培方式探讨不同磷水平对铁效率大豆品种生理特性和干物质累积的影响,为缺铁地区磷肥的施入提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

以本课题组近年鉴定稳定的铁高效大豆品种(吉育 99)和铁低效大豆品种(吉育 93)为材料。

1.2 植株培养

选用大小均匀、健康饱满的种子,播种于装有蛭石基质的培养钵中,置于 25℃ 培养箱中催芽。萌芽后,待长出 2 片真叶后,选择长势一致的幼苗,移植到装有 5 L 基础营养液(黑色塑料桶中: 2 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂, 0.75 mmol·L⁻¹ K₂SO₄, 0.65 mmol·L⁻¹ MgSO₄, 0.5 mmol·L⁻¹ KH₂PO₄, 0.1 mmol·L⁻¹ Fe-EDTA, 10 μmol·L⁻¹ H₃BO₃, 1 μmol·L⁻¹ MnSO₄, 0.5 μmol·L⁻¹ CuSO₄, 0.5 μmol·L⁻¹ ZnSO₄, 0.05 μmol·L⁻¹ (NH₄)₆Mo₇O₂₄)。每桶种植 6 株,在温室培养,营养液用电动气泵连续通气,每 3 d 更换一次营养液。大豆幼苗首先在完全营养液中生长,待第一片三出复叶已完全展开时,进行处理。

1.3 试验设计

试验于 2014–2015 年在吉林省农业科学院公主岭院区进行。水培试验采用裂区设计,主区和裂区均随机排列,重复 5 次。基因型为主区,设铁高效(A1)和铁低效(A2) 2 个基因型;磷处理为裂区,设 4 个水平磷浓度,分别为 0 (B1, 无磷处理), 0.25 (B2, 低磷处理), 0.5 (CK), 5 mmol·L⁻¹ (B3, 高磷处理)。

1.4 测定项目与方法

1.4.1 地上部项目

(1) 抗氧化酶系(CAT、APX、POD): 在 R1 期取

各植株倒一叶,剪碎混匀称取 0.3 g,用于抗氧化酶的测定,重复 3 次。抗坏血酸过氧化物酶(APX)测定参照 Song 等^[12]的方法;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外分光光度法^[13];过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚显色法^[13]。

(2) 光合速率和叶绿素荧光参数: 在 R1 期用 Li-cor 6400 光合仪测定植株主茎倒 1 叶叶片的光合速率,测定 5 株,取其平均值。

在 R1 期利用 FMS-2 便携脉冲调制式荧光仪测定各植株倒一叶的 PSII 实际的光化学量子效率(PhiPSII),光化学淬灭系数(qP),非光化学淬灭系数(NPQ),电子传递速率(ETR),最小初始荧光(F₀),暗适应下 PSII 的最大光化学效率(F_v/F_m),测定前先暗适应 30 min,再照射饱和脉冲光。每处理 5 次重复,每重复测定 3 株。

(3) 干重: 在 R1 期取地上部植株样,在 80℃ 下烘干后称重,每处理 5 次重复,每重复测定 1 株。

1.4.2 根系项目 (1) 溶液酸碱度: 在 R1 期采用 pH 计测定各处理溶液的酸碱度,每处理 5 次重复,每个培养桶为 1 次重复。

(2) 根系形态指标: 在 R1 期采用 WinRHIZO 根系分析系统对 3 株完整的大豆根系测定根系总根长、总表面积、总根体积、根系平均直径。

(3) 根系三价铁还原酶: 在 R1 期采用 2,2-联吡啶法^[14]对 3 株完整的大豆根系测定根系 Fe³⁺ 还原酶活性。

(4) 根系干重: 在 R1 期取根系植株样,在 80℃ 下烘干后称重,每处理 5 次重复,每重复测定 1 株。

1.5 数据分析

1.5.1 耐磷系数 耐磷系数(%) = 磷处理测定值/对照处理测定值 × 100

1.5.2 主成分分析 利用 DPS V 7.05 软件分别对地上部 11 个单项指标和根系 10 个单项指标的耐磷系数进行主成分分析。

1.5.3 Logistic 模型分析 于 V3 期~R6 期取有代表性的植株 6 株,从子叶节处分为地上部和根系,将样品放入 105℃ 烘箱中烘 2 h,在 75℃ 烘箱中烘干至恒重后称得干重,即得生物产量。采用不同时期生物产量分别对地上部和根系生物产量进行 Logistic 模拟,其模型的数学表达式为 $Y = Y_0 / (1 + e^{a+bt})$,式中 t 为出苗后的天数(d); Y 为大豆干物质积累量(g); a 、 b 、 Y_0 是 3 个待定系数,均具有一定的生物学意义。

1.5.4 数据分析 采用 Excel 2010、DPS V 7.05 和 SAS V 8.2 软件进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 主成分分析

2.1.1 地上部性状主成分分析 以地上部 11 个相关性状耐磷系数为基础,利用 DPS 软件计算各主成分在不同磷水平下的特征向量和贡献率。从表 1 可

以看出,前 4 个主成分反映了总信息量的 88.7%,而理论上 85% 以上的累计贡献率即可认为其具有较强的信息代表性^[15]。因此这 4 个主成分基本代表了 11 个原始指标中绝大部分信息,可以用其对地上部概括分析。

表 1 大豆地上部性状的主成分分析

Table 1 Principal components analysis of soybean shoot traits

成分 Component	特征值 Eigenvalues	贡献率 Contribution rate/%	累积贡献率 Accumulated contribution/%
1	4.1	37.1	37.1
2	2.4	21.4	58.5
3	1.9	17.7	76.2
4	1.4	12.6	88.7

表 2 大豆地上部性状的特征向量

Table 2 Eigenvectors for soybean shoot traits

指标 Index	成分 1 Component 1	成分 2 Component 2	成分 3 Component 3	成分 4 Component 4
地上部干重 Shoot dry weight	-0.1921	0.3725	0.4064	0.1266
过氧化氢酶 CAT	0.1667	-0.3181	0.4975	0.2550
抗坏血酸过氧化物酶 APX	-0.2801	0.4028	0.0710	0.0596
过氧化物酶 POD	-0.3146	0.0004	0.0598	-0.6304
PSII 实际的光化学量子效率 PhiPSII	0.4180	0.3245	-0.0809	0.0839
光化学淬灭系数 qP	-0.1269	0.2055	-0.5296	0.3938
非光化学淬灭系数 NPQ	-0.2385	-0.4015	0.1104	0.4920
电子传递速率 ETR	0.4231	0.3175	-0.0747	0.0638
最小初始荧光 Fo	-0.3572	0.2239	0.0078	0.3267
暗适应下 PSII 的最大光化学效率 Fv/Fm	0.4042	0.1198	0.3460	0.0542
光合速率 Pn	0.2006	-0.3519	-0.3925	0.0009

通过表 1 可以看出,第一主成分特征值为 4.1,贡献率为 37.1%,第一主成分中(表 2),特征向量绝对值较高的有 4 个指标,为正值的有 ETR、PhiPS-II、Fv/Fm,为负值的是 Fo。Fo 表示植物叶片对光的全开放状态,Fo 的增加被看成是 PSII 反映中心的不可逆破坏或可逆失活的结果;而 ETR 用于度量光化学反应导致碳固定的电子传递情况;PhiPSII 反映吸收的光子供给 PSII 反应中心的效率;Fv/Fm 反应植物潜在的光化学能力,常用来作为分析光抑制的指标^[16]。这些性状主要与光抑制指标相关,因此第一主成分称为光抑制因子。

第二主成分的特征值为 2.4,贡献率为 21.4%,在第 2 主成分中,以特征向量值较高且为正的是 APX 活性,而特征向量值绝对值较高且为负的是 NPQ。APX 是谷胱甘肽循环中的关键酶,分布于胞质叶绿体,有研究证明叶绿体 APXs 在植物光保护中发挥关键作用;而 NPQ 一般用来表示热耗散的多少,PSII 反应中心过剩的光能不能用于光合电子传

递而以热的形式耗散掉,就会引起 NPQ 的升高^[16]。因此第二主成分称为光保护因子。

第三主成分特征值为 1.9,贡献率为 17.7%,以特征向量绝对值较高且是 CAT 活性,而特征向量值绝对值较高且为负的是 qP。qP 反映了植物光合活性的高低,qP 下降反应了 PSII 反应中心中开放程度下降,进而导致植物受到过刺激发能的伤害,而 CAT 酶可去除体内的过氧化氢,从而使细胞免于遭受 H₂O₂ 的毒害^[17]。因而第三主成分称为光合活性因子。

第四主成分特征值为 1.4,贡献率为 12.6%,以特征向量值较高的 POD 活性为主要指标,过氧化物酶在植物生长发育过程中它的活性不断发生变化。一般老化组织中活性较高,幼嫩组织中活性较弱,所以过氧化物酶可作为组织老化的一种生理指标^[18]。因而第四主成分称为组织老化因子。

2.1.2 根系性状主成分分析 以根系 10 个相关性状耐低铁系数为基础,利用 DPS 软件计算出各主成

分在不同磷水平环境下的特征向量和贡献率见表 3。在根系所有的主成分构成中,信息主要集中在前 4 个主成分,其累积贡献率为 87.9%。其中第一主

成分贡献率 48.3% 为最大,第 2、3、4 主成分的贡献率分别为 17.9%、13.4% 和 8.4%。

表 3 大豆根系性状的主成分分析

Table 3 Principal components analysis of soybean root traits

成分 Component	特征值 Eigenvalues	贡献率 Contribution rate/%	累积贡献率 Accumulated contribution/%
1	4.8	48.3	48.3
2	1.8	17.9	66.2
3	1.3	13.4	79.5
4	0.8	8.4	87.9

表 4 大豆根系性状的特征向量

Table 4 Eigenvectors for soybean root traits

指标 Index	成分 1 Component 1	成分 2 Component 2	成分 3 Component 3	成分 4 Component 4
溶液酸碱度 pH	-0.3287	0.3466	-0.0028	0.3521
三价铁还原酶 Fe^{3+} reductase activity	0.0055	0.5211	-0.3258	-0.6125
过氧化氢酶 CAT	0.0514	-0.0840	0.7392	-0.3162
抗坏血酸过氧化物酶 APX	0.2970	0.3260	0.1908	-0.1703
过氧化物酶 POD	-0.0734	0.5694	0.3008	0.5031
总根长 Total root length	0.4252	0.1141	-0.1980	0.0904
总根表面积 Surf area	0.4316	0.1357	-0.1252	0.1034
根系平均直径 Root average diameter	0.3270	0.0381	0.3908	-0.0459
总根体积 Root volume	0.4338	0.1498	-0.0596	0.1102
根系干重 Root dry weight	0.3654	-0.3398	-0.0969	0.2928

从表 4 可知,在第一主成分的特征向量中,特征向量值较高且为正的性状有总根体积、总根表面积、总根长、根系干重。因而第一主成分为根系发达度因子。

第二主成分中,特征向量绝对值较高的性状为 POD 活性和三价铁还原酶。铁是很多抗氧化酶不可或缺的组成部分或辅助因子,其中就包括 POD,而三价铁还原酶可以在根表面将三价铁离子还原成可吸收的二价铁离子,它的诱导与作物缺铁耐性强烈相关^[19]。因而第二主成分为铁元素的生理作用因子。

第三主成分特征向量绝对值较高的是 CAT 活性。过氧化氢酶(CAT)可清除体内的过氧化氢,从而使细胞免于遭受 H_2O_2 的毒害^[17],因而将第三主成分为根系抗氧化因子。

第四主成分的特征向量值最高的是三价铁还原酶活性。大豆对铁的吸收是由结合在质膜上的三价铁还原酶所介导,三价铁还原酶从细胞内的 NAD(P)H 转移电子至根际中的 Fe(III) 螯合物,此过程中 Fe(II) 从螯合物中释放出来,随后经过一个单独的转运蛋白转运进入细胞内部^[19]。因而第四

主成分为根系吸铁因子。

2.2 Logistic 模型分析

2.2.1 地上部性状 Logistic 模型分析 根据 Logistic 方程动态模拟(表 5),地上部生长符合慢-快-慢的生长规律,分为生长前期、速生期和生长后期 3 个阶段。铁高效品种的无磷(A1B1)、低磷(A1B2)和高磷(A1B3)处理的平均积累速度(V)和最大积累速度(V_m)均低于对照(A1CK),但快速增长持续时间(Δt)略高于对照;无磷处理和高磷处理的各参数都比较接近;低磷处理的 V 和 V_m 虽低于无磷和高磷处理,但其 Δt 要高于对照、无磷和高磷处理。在铁低效品种中,高磷处理(A2B3)的 V 和 V_m 是最高的,但其 Δt 是最低的,仅为 8 d;随着磷浓度的升高,铁低效品种的 V 和 V_m 也随之升高;铁低效品种在无磷条件下 t_0 最小,说明其达到最大生长速率的时间最早。

在不同磷浓度处理下,铁高效品种最大生长时段的 V 和 V_m 均高于铁低效品种。无磷、低磷和高磷条件下,铁高效品种和铁低效品种 Δt 相近,虽然铁高效品种的 V 、 V_m 高于铁低效品种,但铁高效品种达到最大生长速率的时间 t_0 要晚于铁低效品种。

表 5 单株地上部生物产量积累的 Logistic 模型及其特征值

Table 5 Logistic equation and its feature of shoot dry matter accumulation per plant

处理 Treatment	回归方程 Regression function	R^2	V /g · d ⁻¹	V_m /g · d ⁻¹	t_0 /d	t_1 /d	t_2 /d	Δt /d
A1CK	$Y_{shoot} = 4.7215 / (1 + e^{14.9560 - 0.297176t})$	0.9971	0.31	0.35	50	46	55	9
A1B1	$Y_{shoot} = 4.8179 / (1 + e^{12.4643 - 0.233533t})$	0.9884	0.25	0.28	53	48	59	11
A1B2	$Y_{shoot} = 6.0953 / (1 + e^{9.1386 - 0.158851t})$	0.9952	0.21	0.24	58	49	66	17
A1B3	$Y_{shoot} = 4.3312 / (1 + e^{13.4290 - 0.255213t})$	0.9842	0.24	0.28	53	47	58	10
A2CK	$Y_{shoot} = 3.8011 / (1 + e^{9.2379 - 0.172910t})$	0.8769	0.14	0.16	53	46	61	15
A2B1	$Y_{shoot} = 1.7820 / (1 + e^{10.1993 - 0.220016t})$	0.9669	0.09	0.10	46	40	52	12
A2B2	$Y_{shoot} = 3.0770 / (1 + e^{7.5773 - 0.141256t})$	0.9640	0.10	0.11	54	44	63	19
A2B3	$Y_{shoot} = 2.5415 / (1 + e^{16.4840 - 0.339432t})$	0.9748	0.19	0.22	49	45	52	8

R^2 : 决定系数; V : 干物质积累平均速率; V_m : 最大干物质积累速率; t_0 : 最大生长速率出现时间; t_1 : 干物质积累速率加快时间; t_2 : 干物质积累速率开始减缓的时间; $\Delta t = t_2 - t_1$, 快速增长持续时间。

R^2 : Determination coefficient; V : Average accumulation rate of dry matter; V_m : Maximum accumulation rates of dry matter; t_0 : The days of the maximum accumulation rate occurred; t_1 : Days of speeding up dry matter accumulation rate; t_2 : Days of slowing down dry matter accumulation rate; $\Delta t = t_2 - t_1$, duration of rapid growth.

2.2.2 根系性状 Logistic 模型分析 根据根系干重 Logistic 方程动态模拟(表 5),除了高磷处理外,铁高效品种的 Δt 均小于铁低效品种。在正常供磷条件下,铁高效品种的 V 和 V_m 远高于铁低效品种,但铁低效品种 Δt 是最长的;在无磷条件下,尽管铁低效品种的最大生长速率出现时间较晚,但其 V 、 V_m 和 Δt 都较高;在低磷条件下,铁高效和铁低效品种的 V 和 V_m 相近,虽然铁低效品种最大生长速率出现时间(t_0)较铁高效品种晚,但其速生期持续时间却较铁高效品种长;在高磷条件下,铁高效品种的

V 、 V_m 、 Δt 较铁低效品种略高。

铁高效品种经无磷、低磷和高磷处理后各参数均低于对照;无磷处理的 V 和 V_m 高于低磷和高磷处理,但其 Δt 却不高于低磷和高磷处理,且最大生长速率出现时间(t_0)也较低磷和高磷处理晚。铁低效品种在无磷条件下其 V 和 V_m 明显高于对照、低磷和高磷处理,但其最大生长速率出现时间(t_0)最晚;尽管高磷处理最大生长速率出现时间较早,但其干物质积累平均速率和最大速率是最低的,且速生期持续时间也是最短的,仅为 9 d。

表 6 单株根系生物产量积累的 Logistic 模型及其特征值

Table 6 Logistic equation and its feature of root dry matter accumulation per plant

处理 Treatment	回归方程 Regression function	R^2	V /g · d ⁻¹	V_m /g · d ⁻¹	t_0 /d	t_1 /d	t_2 /d	Δt /d
A1CK	$Y_{root} = 17.2347 / (1 + e^{9.8807 - 0.136657t})$	0.9991	0.52	0.59	72	63	82	19
A1B1	$Y_{root} = 3.9178 / (1 + e^{15.3329 - 0.269083t})$	0.9881	0.23	0.26	57	52	62	10
A1B2	$Y_{root} = 2.5220 / (1 + e^{14.6250 - 0.276526t})$	0.9876	0.15	0.17	53	48	58	10
A1B3	$Y_{root} = 2.6877 / (1 + e^{11.5725 - 0.214098t})$	0.9927	0.13	0.14	54	48	60	12
A2CK	$Y_{root} = 10.8068 / (1 + e^{6.7194 - 0.074493t})$	0.9617	0.18	0.20	90	73	108	35
A2B1	$Y_{root} = 25.1143 / (1 + e^{8.3728 - 0.086890t})$	0.9492	0.48	0.55	96	81	112	30
A2B2	$Y_{root} = 6.2022 / (1 + e^{8.1208 - 0.109441t})$	0.9766	0.15	0.17	74	62	86	24
A2B3	$Y_{root} = 1.4691 / (1 + e^{15.0676 - 0.293492t})$	0.9816	0.09	0.11	51	47	56	9

3 结论与讨论

关于磷与铁之间的拮抗作用多年来一直备受关注^[20-21]。在高粱、花生、玉米和山龙眼科植物上有一些研究。但有关大豆铁效率和磷胁迫之间关系的研究尚未见报道。本研究通过主成分分析方法和 Logistic 方程探讨了大豆铁效率和磷水平之间的关系及其可能的机理。首先将地上部 11 个测量指标进行主成分分析,综合为光抑制因子、光保护因

子、光合活性因子、组织老化因子。可以看出 4 个因子中有 3 个因子跟光合作用息息相关,表明了大豆光合作用在磷元素生理作用中的重要作用。在 4 个因子中,特征向量绝对值较高且为负的指标分别为 F_o 、 NPQ 、 qP 和 POD 活性,这表明光能过剩对磷元素的生理作用起到了负面影响,而光能在大豆群体内的均匀分布,有利于提高大豆的光能利用效率,作物群体的光能利用率反映了作物干物质生产能力,因而我们通过 Logistic 方程进一步模拟大豆地

上部干物质积累规律。

从 Logistic 方程动态模拟结果来看,虽然大豆地上部和根系生长符合慢-快-慢的生长规律,基因型以及磷供应水平对干物质积累规律的特征参数有不同的影响。在无磷、低磷和高磷条件下,铁低效品种与铁高效品种速生期持续时间相近,但铁低效品种地上部生长的 V 和 V_m 分别为铁高效品种的 35%、45% 和 78%。也就是说在这 3 种条件下,铁高效品种地上部干物质积累能力都强于铁低效品种。与正常供磷相比,无磷、低磷和高磷使铁高效品种干物质累积能力下降,在铁高效品种中,低磷处理的 V 和 V_m 虽低于无磷和高磷处理,然而其 Δt 高于无磷和高磷处理,说明铁高效品种在无磷、低磷和高磷 3 种供磷条件下干物质积累量差异不是很明显。而在铁低效品种中,只有高磷处理(A2B3)的 V 和 V_m 高于对照,但其 Δt 是最低的,说明虽然高磷使铁低效品种的干物质积累速率提高,但并没有使铁低效品种速生期干物质积累量提高。这与陈远学等^[22]的研究相一致,适宜的土壤磷有利于大豆的生长,土壤磷过高反而可能造成大豆植株的徒长而影响结荚和鼓粒。李志伟等^[20]的研究也表明,营养液条件下,高磷浓度时花生地上部生物量无显著变化。

10 个根系测量指标进行主成分分析后,得到 4 个主成分因子,分别为根系发达度因子、铁元素的生理作用因子、根系抗氧化因子、根系吸铁因子。其中第一主成分贡献率 48.3% 为最大,特征向量值较高且为正的性状有总根体积、总根表面积、总根长、根系干重。林雅茹等^[23]的研究表明在所有的根形态参数中,总根长、根表面积和比根长对野生大豆植株磷吸收具有较大贡献,本研究结果与之相吻合。

Logistic 方程进一步分析发现,无磷条件下,铁低效品种根系的 V 和 V_m 是铁高效品种的 2 倍,且 Δt 是铁高效品种的 3 倍,因而在无磷条件下,铁低效品种根系干物质积累能力强于铁高效品种。这可能也从侧面印证了都韶婷^[24]的结论,在铁吸收过程中,供磷水平增加促使铁在根系质外体空间中的固定,不利于根系中的铁转运至地上部,这可能是磷是对铁产生拮抗作用造成的。由于铁高效品种对铁元素的吸收能力较强,而无磷条件下,吸收的大量铁元素与体内的少量磷发生了拮抗作用,导致铁中毒^[25]。在低磷条件下,铁高效和铁低效品种的 V 和 V_m 相近,虽然铁低效品种速生期持续时间较铁高效品种长,但最大生长速率出现时间(t_0)较铁高效品种晚,有研究表明 t_0 晚不利于营养生长向生殖

生长转化、光合产物向籽粒转移^[26]。而高磷条件下,铁高效品种的 V 、 V_m 和 Δt 均高于铁低效品种,因而在高磷条件下,铁高效品种根系干物质积累能力要强于铁低效品种。在铁高效品种中,相对于正常供磷条件下,无磷、低磷和高磷均使铁高效品种的 V 、 V_m 和 Δt 降低;而相对于低磷和高磷处理,反而无磷处理的干物质积累速率比较高。在铁低效品种中,无磷处理的 V 和 V_m 是最高的,超过正常供磷的 1.7 倍,因而无磷胁迫激发了铁低效品种根系干物质迅速累积。也就是说无论是铁高效还是铁低效品种,无磷条件下的干物质积累速率都要比低磷和高磷条件下要快。这是因为缺磷胁迫促进了大豆根系的生长,根长、根表面积、根体积等均比正常供磷条件下增加,从而增大了大豆根系对磷的吸收利用^[27-29]。

以上研究结果表明大豆体内存在复杂的磷铁互作关系,且过量施磷无益于产量增加。在严重缺磷地区,适当种植铁低效品种可能有利于缓解胁迫危害;而高磷地区适合种植铁高效品种。铁高效品种更适合在石灰土地区种植,磷肥的施用浓度在 0.25 ~ 0.50 mmol 范围内较为适宜。

参考文献

- [1] Sánchez-Rodríguez A R, del Campillo M, Torrent J. The severity of iron chlorosis in sensitive plants is related to soil phosphorus levels[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2014, 94: 2766-2773.
- [2] Sánchez-Calderón L, López-Bucio J, Chacón-López A, et al. Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Physiology, 2005, 46: 174-184.
- [3] Hirsch J, Marin E, Floriani M, et al. Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in *Arabidopsis* plants [J]. Biochimie, 2006, 88: 1767-1771.
- [4] 林郑和, 陈荣冰, 郭少平. 植物对缺磷的生理适应机制研究进展[J]. 作物杂志, 2010(5): 5-9. (Lin Z H, Chen R B, Guo S P. Research progress on physiological adaptability of plants to phosphorus deficiency [J]. Crops, 2010(5): 5-9.
- [5] Hirsch J, Marin E, Floriani M, et al. Phosphate deficiency promotes modification of iron distribution in *Arabidopsis* plants [J]. Biochimie, 2006, 88: 1767-1771.
- [6] Ward J T, Lahner B, Yakubova E, et al. The effect of iron on the primary root elongation of *Arabidopsis* during phosphate deficiency [J]. Plant Physiology, 2008, 147: 1181-119.
- [7] Zheng L, Huang F, Narsai R, et al. Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings [J]. Plant Physiology, 2009, 1: 262-277.
- [8] Misson J, Raghothama K G, Jain A, et al. A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation [J].

- Proceedings of the National Academy of Science USA ,2005 ,102: 11934-11939.
- [9] Pianelli K ,Mari S ,Marques L ,et al. Nicotianamine over-accumulation confers resistance to nickel in *Arabidopsis thaliana* [J]. Transgenic Research ,2005 ,14: 739-748.
- [10] Bournier M , Tissot N , Mari S , et al. *Arabidopsis* ferritin 1 (*AtFer1*) gene regulation by the phosphate starvation response 1 (*AtPHR1*) transcription factor reveals a direct molecular link between iron and phosphate homeostasis [J]. Journal of Biological Chemistry ,2013 ,288(31): 22670-22680.
- [11] Rothstein S J. Returning to our roots: Mating plant biology research relevant to future challenges in agriculture [J]. The Plant Cell ,2007 ,19: 2695-2699.
- [12] 卜玉山 ,梁美英 ,张广峰 ,等. 不同石灰性土壤磷素形态及其有效性差异[J]. 山西农业大学学报(自然科学版) ,2011 ,31(3): 193-199. (Bu Y S ,Liang M Y ,Zhang G F ,et al. Difference of phosphorus fractions and availability of different calcareous soils[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition) ,2011 ,31(3): 193-199.)
- [13] 中国科学院上海植物生理研究所 ,上海植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社 ,1999. (Shanghai Institute of Plant Physiology , Chinese Academy of Sciences , Shanghai Association of Plant Physiology. A laboratory guide for model plant physiology[M]. Beijing: Science Press ,1999.)
- [14] 许良政 ,张福锁 ,李春俭. 双子叶植物根系 Fe^{3+} 还原酶活性的 2,2'-联吡啶比色测定法[J]. 植物营养与肥料学报 ,1995 ,4(1): 63-66. (Xu L Z ,Zhang F S ,Li C J. 2,2'-Bipyridyl-colorimetric method for measurement of $\text{Fe}(\text{III})$ reductase activity in roots of dicotyls[J]. Plant Nutrition and Fertility Science ,1995 ,4(1): 63-66.)
- [15] 王利民 ,张建平 ,米君 ,等. 国外引用油用亚麻品种资源农艺性状分析与评价[J]. 中国油料作物学报 ,2011 ,33(4): 356-361. (Wang L M ,Zhang J P ,Mi J ,et al. Agronomic traits analysis and evaluation of introduced flax germplasm based on principal components and cluster analysis[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences ,2011 ,33(4): 356-361.)
- [16] Shrestha S ,Brueck H ,Asch F. Chlorophyll index ,photochemical reflectance index and chlorophyll fluorescence measurements of rice leaves supplied with different N levels[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B ,2012 ,113: 7-13.
- [17] 陈金峰 ,王官南 ,程素满. 过氧化氢酶在植物胁迫响应中的功能研究进展[J]. 西北植物学报 ,2008 ,28(1): 188-193. (Chen J F ,Wang G N ,Cheng S M. Progress about catalase function in plant stress reactions[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica ,2008 ,28(1): 188-193.)
- [18] 顾雯雯 ,胡亚婷 ,韩英 ,等. 植物过氧化物酶同工酶的研究进展[J]. 安徽农业科学 ,2014 ,42(34): 12011-12013. (Gu W W ,Hu Y T ,Han Y ,et al. Research progress of peroxidase isozymes in plants[J]. Journal of Anhui Agricultural Science ,2014 ,42(34): 12011-12013.)
- [19] 申红芸 ,熊宏春 ,郭笑彤 ,等. 植物吸收和转运铁的分子生理机制研究进展[J]. 植物营养与肥料学报 ,2011 ,17(6): 1522-1530. (Shen H Y ,Xiong H C ,Guo X T ,et al. Progress of molecular and physiological mechanism of iron uptake and translocation in plants [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science ,2011 ,17(6): 1522-1530.)
- [20] 李志伟 ,刘建玲 ,廖文华 ,等. 过量供磷对花生生长和吸收铁的影响[J]. 华北农学报 ,2013 ,28(2): 197-201. (Li Z W ,Liu J L ,Liao W H ,et al. Effects of high concentration of phosphate on the peanut's yield and Fe uptake[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica ,2013 ,28(2): 197-201.)
- [21] 章爱群 ,斯琴朝克图 ,刘牛 ,等. 低铁胁迫对不同耐低磷玉米生长及磷、铁养分吸收的影响[J]. 作物杂志 ,2014(6): 111-115. (Zhang A Q ,Siqinchaoketu ,Liu N ,et al. Effects of Fe-deficiency on plant growth and uptake of P and Fe in different P-genotype maize [J]. Crops ,2014(6): 111-115.)
- [22] 陈远学 ,周涛 ,黄蔚 ,等. 小麦/玉米/大豆间套作体系中小麦施磷后效对大豆产量、营养状况的影响[J]. 植物营养与肥料学报 ,2013 ,19(2): 331-339. (Chen Y X ,Zhou T ,Huang W ,et al. Phosphorous aftereffects on soybean yield and nutrition status in wheat/maize/soybean intercropping system[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science ,2013 ,19(2): 331-339.)
- [23] 林雅茹 ,唐宏亮 ,申建波. 野生大豆根系形态对局部磷供应的响应及其对磷吸收的贡献[J]. 植物营养与肥料学报 ,2013 ,19(1): 158-165. (Lin Y R ,Tang H L ,Shen J B. Effect of localized phosphorus supply on root morphological traits and their contribution to phosphorus uptake in wild soybean [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science ,2013 ,19(1): 158-165.)
- [24] 都韶婷. 不同供磷水平对饭豆体内铁有效性的影响[J]. 植物营养与肥料学报 ,2010 ,16(1): 247-251. (Du S T. Effect of phosphorus supply on iron efficiency in rice bean (*Vigna umbellata*) [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science ,2010 ,16(1): 247-251.)
- [25] Ward J T ,Lahner B ,Yakubova E ,et al. The effect of iron on the primary root elongation of *Arabidopsis* during phosphate deficiency [J]. Plant Physiology ,2008 ,147: 1181-119.
- [26] 唐江华 ,苏丽丽 ,罗家祥 ,等. 不同耕作方式对夏大豆干物质积累及转运特性的影响[J]. 核农学报 ,2015 ,29(10): 2026-2032. (Tang J H ,Su L L ,Luo J X ,et al. Effects of different tillage methods on dry matter accumulation and transfer characteristics of summer soybean [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences ,2015 ,29(10): 2026-2032.)
- [27] 王树起 ,韩晓增 ,严君 ,等. 缺磷胁迫对大豆根系形态和氮磷吸收积累的影响[J]. 土壤通报 ,2010 ,41(3): 644-650. (Wang S Q ,Han X Z ,Yan J ,et al. Impact of phosphorus deficiency stress on root morphology ,nitrogen concentration and phosphorus accumulation of soybean (*Glycine max* L.) [J]. Chinese Journal of Soil Science ,2010 ,41(3): 644-650.)
- [28] 李利华 ,邱旭华 ,李香花 ,等. 水稻低磷胁迫基因表达谱分析[J]. 科学通报 ,2010 ,55(3): 212-219. (Li L H ,Qiu X H ,Li X H ,et al. Transcriptomic analysis of rice responses to low phosphorus stress [J]. Chinese Science Bull ,2010 ,55: 212-219.)
- [29] 高家合 ,邓碧儿 ,曾秀成 ,等. 烟草磷效率的基因型差异及其与根系形态构型的关系[J]. 西北植物学报 ,2010 ,30(8): 1606-1613. (Gao J H ,Deng B E ,Zeng X C ,et al. Genotypic variation in phosphorus efficiency of tobacco in relation to root morphological characteristics and root architecture [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica ,2010 ,30(8): 1606-1613.)