

低磷条件下熊猫豆光合特性及 碳水化合物累积变化研究

廉满红¹, 田宵鸿², 曹翠玲¹

(1. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 利用水培方法研究了熊猫豆对低磷胁迫时间的生理响应。结果表明, 磷胁迫下熊猫豆根系最大根长增加 46%; 但叶片面积变小, 且发育延迟。缺磷时熊猫豆幼苗叶片光合速率、气孔导度、叶绿素含量以及蒸腾速率均下降, 但是胞间 CO₂ 上升; 缺磷植株还原性糖、可溶性总糖含量均降低, 但是还原糖向根系的分配比例增加; 缺磷植株根系活力上升、酸性磷酸酶活性上升。低磷胁迫下熊猫豆干物质累积量显著降低; 地上部分干物质累积减少, 根系干物质累积增加, 因此低磷胁迫导致植物根冠比增大。

关键词: 磷胁迫; 光合作用; 碳水化合物分配; 酸性磷酸酶活性

中图分类号: S311 文献标识码: A 文章编号: 1000-7601(2011)05-0087-07

磷是电子传递、光合磷酸化、CO₂ 固定、卡尔文循环、同化物运输和淀粉合成中的结构组分, 对光合作用有重要调节作用^[1], 同时磷元素还直接参与作物光合作用的光合磷酸化和碳同化过程。研究表明, 当磷供给量较低并成为限制因素时, 对植物叶片的扩展产生显著影响, 即叶片总叶面积、叶片生长速率和叶片数量显著减少, 从而降低了同化面积并严重限制光合作用的总碳固定量^[2]。

熊猫豆(*Phaseolus coccineus* L.)是我国河西走廊的珍稀名贵彩色豆种, 属豆科一年生植物, 适应性较强, 具有耐旱、耐低温、耐瘠薄等优点, 全国各地均可种植, 形状和口感独特, 营养丰富, 易熟, 经济价值特别高。低磷胁迫对熊猫豆幼苗的形态、生理生化指标均有影响, 尤其是光合作用以及碳水化合物分配方面。

本试验采用水培, 通过分析测定低磷胁迫条件下熊猫豆幼苗的生长指标、光合速率、碳水化合物累积量等生理指标, 旨在为揭示植物耐低磷生理机理提供理论依据, 具有重要的理论和实践意义。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验所用的熊猫豆, 购于陕西省杨凌华星绿色种苗有限公司。

1.2 试验处理设计

本试验于 2010 年 2 月至 6 月在西北农林科技

大学北校区光照培养间温室进行, 采用水培法。精选的熊猫豆种子, 用 10% H₂O₂ 表面消毒 30 min, 清水洗净后, 在 25℃ 条件下催芽。待熊猫豆露出胚根后播入清洗干净沙子中。待地上部两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 h/d, 温度为 18℃ ~ 26℃, 光强 180 ~ 210 μmol/(m²·s) 的人工培养室中培养。移植后 1 ~ 5 d 用 1/2 强度营养液培养, 6 ~ 25 d 用全营养液培养。试验设高磷 1.0 mmol/L(CK)、低磷 1(100 μmol/L)(P1)、低磷 2(10 μmol/L)(P2) 三个磷水平, 营养液磷水平用 KH₂PO₄ 调配。因低磷而引起的 K 减少, 以 KCl 补充。Hoagland 营养液组成如下: 5.044 mmol/L KNO₃、4.997 mmol/L Ca(NO₃)₂·4H₂O、1.988 mmol/L MgSO₄·7H₂O、EDTA - Fe II、46.254 μmol/L H₃BO₃、11.987 μmol/L MnCl₂·4H₂O、0.765 μmol/L ZnSO₄·7H₂O、0.320 μmol/L CuSO₄·5H₂O、0.197 μmol/L H₂MoO₄·4H₂O(85% Mo₂O₃)。每天用 0.1 N NaOH 或 0.1 N HCl 将溶液 pH 调至 6.5。每 5 天更换一次营养液。每个处理重复 3 次, 共有 18 个植株。在培养的第 10 天、第 15 天、第 20 天和第 25 天取样测定以下指标。

收稿日期: 2011-01-15

作者简介: 廉满红(1984—), 女, 陕西礼泉人, 硕士研究生。

通讯作者: 曹翠玲(1960—), 女, 陕西眉县人, 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.

1.3 测定分析方法

1.3.1 形态学指标的测定 每次每处理每盆各取 2 株植株, 用于统计: 株高、根长(用直尺测量); 鲜重、干重(称重法测定); 鲜样在 80℃ 下烘干至恒重, 称量干重后计算根冠比; 叶面积, 用叶面积仪(CI 202) 测定

1.3.2 生理生化指标测定

(1) 光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs) 及胞间 CO_2 (CO_2i) 浓度用雅新—1102 便携式光合蒸腾速率测定仪(中国) 测定。

(2) 叶绿素含量测定: 丙酮提取法^[3]。

(3) 植物叶片、根系还原性糖采用 3,5-二硝基水杨酸法测定, 总可溶性糖测定采用蒽酮- H_2SO_4 法^[4]。

(4) 根系活力测定: 采用 TTC 法^[4]。

(5) 叶片可溶性蛋白含量: 考马斯亮蓝法测定^[4]。

(6) 表面和组织酸性磷酸酶活性测定: p-NPP(对硝基苯酚)比色法^[5,6]。

1.4 数据统计

试验数据用 Excel 2003 和 SPSS 18.0 软件进行方差分析(LSD 检验), 数值表示用 5 次重复的平均

值 ± 标准差。

2 结果与分析

2.1 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗株高、根长、鲜重、干重、根冠比、叶面积的影响

在缺磷逆境中最先感受养分胁迫的器官是根系。根系感受低磷胁迫信号后产生相应的生理反应, 继而影响地上部分的生长^[7]。低磷胁迫常常迫使植物形成一种挖掘养分的机制, 表现在根部形态的改变^[8]。试验结果表明, 磷胁迫下豇豆根系最大根长增加, 侧根数目增加, 根系体积增加; 但是缺磷时叶片面积变小, 且发育延迟。本试验与上述结果相似。本试验结果(表 1)表明, 不论熊猫豆生长几天, 都是磷水平越低, 株高越低、根长越长, 叶面积越小。同时本文结果还显示, 不论熊猫豆生长 10 天、15 天, 还是 20 天、25 天, 两个低磷水平下的株高和叶面积相对于对照总是保持一个相对稳定值; 但是, 根长增加幅度却越来越小。株高和叶面积的变化似乎说明, 植物体内的磷水平决定了地上部分生长发育程度; 根长增加幅度减小, 可能是随着时间的延长, 侧根数量增加, 根系体积增大, 因此抑制了主根的生长^[9]。

表 1 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗生长的影响

Table 1 Effect of phosphorus levels and treatment time on growth of *Phaseolus coccineus* L.

采样时间(d) Time	磷水平($\mu\text{mol/L}$) P level	株高(cm) Height	叶面积/株(cm^2) Total leaf area	主根长(cm) Main root length
10	CK	36.2 ± 1.51a (100)	135.4 ± 16.7a (100)	9.2 ± 0.92c (100)
	P1	32.2 ± 1.42b (89)	126.2 ± 6.7b (93)	10.4 ± 0.72b (113)
	P2	28.5 ± 1.38c (78)	118.4 ± 2.6c (87)	13.4 ± 0.65a (146)
15	CK	55.5 ± 1.79a (100)	199.9 ± 15.9a (100)	10.4 ± 0.73c (100)
	P1	47.7 ± 1.46b (86)	189.0 ± 12.7b (95)	12.4 ± 0.72b (119)
	P2	43.3 ± 1.48c (78)	182.3 ± 11.7c (91)	15.0 ± 0.70a (145)
20	CK	69.4 ± 1.58a (100)	250.2 ± 12.5a (100)	11.8 ± 0.52c (100)
	P1	61.5 ± 1.68b (89)	234.4 ± 10.5b (94)	13.9 ± 0.65b (118)
	P2	56.3 ± 1.76c (81)	210.7 ± 9.6c (84)	16.1 ± 0.47a (136)
25	CK	80.4 ± 1.38a (100)	304.4 ± 8.5a (100)	13.7 ± 0.89c (100)
	P1	71.3 ± 1.75b (89)	276.2 ± 5.1b (91)	15.3 ± 0.89b (112)
	P2	64.3 ± 1.85c (80)	257.2 ± 7.3c (84)	18.7 ± 0.91a (137)

注: 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, $P = 0.05$)(括号中数字为相对值)。下同。

Note: Data are shown as mean SD of three replicates; Values with different letters in the same column indicate significant difference at $P = 0.05$ level according to LSD test (the data in bracket was the relative value). The same as below.

根系生物量相对增加和根冠比增加被认为是植物对低磷胁迫适应性反应和耐低磷能力的标志^[10]。本文试验结果(表 2)表明, 不论熊猫豆生长多少天, 都是磷水平越低, 地上部鲜重、干重越低, 而根鲜重、根干重越高。从增幅变化大小来看, 在最初的 10 天

内, 根干重增幅最大, 以后的增幅则比较小。从根冠比看, 也都是磷水平越低根冠比就越高而不论熊猫豆生长多少天; 在最初的 10 天内, 根冠比变化最大。这表明, 磷在植物最初形态建成中有极其重要的作用; 同时低磷条件下, 植物光合产物优先向根系分

配,从而保证和加快根系的生长,扩大根系吸收磷的范围^[11,12],但其代价是牺牲地上部的生长。

表2 供磷水平及时间对熊猫豆幼生物量的影响

Table 2 Effect of phosphorus levels and treatment time on biomass of *Phaseolus coccineus* L.

采样时间 Time (d)	磷水平 P level (μmol/L)	地上部鲜重 Shoot fresh weight (g)	地上部干重 Shoot dry weight (g)	根鲜重 Root fresh weight (g)	根干重 Root dry weight (g)	植株鲜重 Whole plant fresh weight (g)	植株干重 Whole plant dry weight (g)	根冠比 Root/shoot ratio
10	CK	5.35 ± 0.14a (100)	0.380 ± 0.013a (100)	1.63 ± 0.11 (100)	0.048 ± 0.003c (100)	6.98 ± 0.50a (100)	0.428 ± 0.012a (100)	0.126 ± 0.013c (100)
	P1	4.64 ± 0.43b (87)	0.365 ± 0.008a (96)	1.68 ± 0.13 (103)	0.055 ± 0.002b (116)	6.32 ± 0.50ab (91)	0.420 ± 0.008ab (98)	0.151 ± 0.006b (121)
	P2	4.23 ± 0.15b (79)	0.327 ± 0.026b (86)	1.72 ± 0.08 (105)	0.069 ± 0.007a (144)	5.95 ± 0.50b (85)	0.396 ± 0.033b (93)	0.210 ± 0.011a (167)
	CK	5.84 ± 0.50a (100)	0.564 ± 0.042a (100)	1.83 ± 0.02b (100)	0.111 ± 0.016 (100)	7.67 ± 0.34a (100)	0.674 ± 0.057 (100)	0.195 ± 0.015b (100)
	P1	4.94 ± 0.08b (85)	0.538 ± 0.032ab (96)	1.88 ± 0.05ab (103)	0.114 ± 0.017 (103)	6.82 ± 0.25b (89)	0.652 ± 0.049 (97)	0.210 ± 0.018ab (108)
	P2	4.36 ± 0.20c (75)	0.510 ± 0.012c (91)	1.94 ± 0.05a (106)	0.117 ± 0.012 (106)	6.30 ± 0.27c (82)	0.627 ± 0.024 (93)	0.228 ± 0.017a (117)
20	CK	7.44 ± 0.42a (100)	0.803 ± 0.023a (100)	2.18 ± 0.10b (100)	0.168 ± 0.014b (100)	9.62 ± 0.48a (100)	0.971 ± 0.036a (100)	0.210 ± 0.012c (100)
	P1	6.34 ± 0.37b (85)	0.770 ± 0.021b (96)	2.22 ± 0.07b (102)	0.182 ± 0.009ab (108)	8.56 ± 0.39b (89)	0.952 ± 0.030b (98)	0.237 ± 0.006b (113)
	P2	5.36 ± 0.12c (72)	0.729 ± 0.022c (91)	2.40 ± 0.04a (110)	0.189 ± 0.013a (112)	7.76 ± 0.29c (81)	0.918 ± 0.035c (95)	0.259 ± 0.011a (124)
	CK	8.67 ± 0.12a (100)	0.926 ± 0.019a (100)	2.51 ± 0.14b (100)	0.212 ± 0.012b (100)	11.18 ± 0.48a (100)	1.138 ± 0.028a (100)	0.229 ± 0.011c (100)
25	P1	7.03 ± 0.12b (81)	0.893 ± 0.007b (96)	2.93 ± 0.06a (117)	0.221 ± 0.003ab (104)	9.96 ± 0.46b (79)	1.114 ± 0.008ab (98)	0.248 ± 0.013b (108)
	P2	6.08 ± 0.24c (70)	0.859 ± 0.013c (93)	3.11 ± 0.11a (124)	0.230 ± 0.005a (108)	9.19 ± 0.41c (68)	1.089 ± 0.014b (96)	0.268 ± 0.007a (117)

2.2 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗叶绿素含量、光合速率、气孔导度、胞间CO₂含量及蒸腾速率的影响

叶绿素(Chl)是光反应的物质基础,是将光能转变为化学能的关键色素,其含量高低能够在一定程度上反映叶片光合性能的高低^[13]。氮素是叶绿素的主要组成元素,磷素对氮素吸收有明显影响。齐炳林等^[14]研究表明,磷胁迫明显影响了植物的氮素同化,低磷条件下豇豆根系及叶片硝态氮含量下降,硝酸还原酶活性下降。

本试验结果(表3)表明,不论是熊猫豆生长几天,叶绿素a(Chla)和叶绿素b(Chlb)含量均随着磷水平降低而降低,随生长天数延长降幅变化不大。这可能是由于熊猫豆在低磷条件下叶面减小而发生的生物浓缩效应。由表3还可以看出,供磷量对Chla和Chlb均有影响,且对Chlb的影响大于Chla

的影响,从而导致Chla/Chlb比值升高。

磷元素与光合作用密不可分。试验结果(表4)还表明,低磷水平下气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)都随着磷水平的下降而下降。随着熊猫豆生长时间的延长,磷水平越低,G_s、Tr都越小。从降幅看,生长天数越多,G_s降幅越大;生长10天、25天时Tr降幅比生长15天、20天降幅大一些。

低磷水平下胞间CO₂浓度(CO₂i)随着磷水平的下降而上升;不论熊猫豆生长几天,都是磷水平越低CO₂i就越高。从增幅来看,生长天数越多,CO₂i升高幅度越大。这可能是由于生长天数越长,磷水平越低,Pn也就越低所致。从降幅看,生长天数越多,Pn速率降低幅度越小。这可能是随着生长发育的进行,根系充分发育后,植株体内积累了较多的磷而弥补了外界供磷的不足^[15]。

表 3 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 3 Effect of phosphorus levels and treatment time on chlorophyll content in leaf of *Phaseolus coccineus* L.

供磷时间 Time (d)	磷水平 P level (μmol/L)	叶绿素 a 含量 Chla content (mg/g FW)	叶绿素 b 含量 Chlb content (mg/g FW)	叶绿素总量 Chla + b content (mg/g FW)	叶绿素 a/叶绿素 b Chla/chlb
10	CK	2.295 ± 0.027a(100)	0.914 ± 0.041a(100)	3.209 ± 0.026a(100)	2.515 ± 0.137(100.0)
	P1	1.851 ± 0.031b(81)	0.716 ± 0.040b(78)	2.567 ± 0.033b(80)	2.591 ± 0.173(103.0)
	P2	1.565 ± 0.027c(68)	0.564 ± 0.085c(62)	2.129 ± 0.077c(66)	2.824 ± 0.461(112.3)
15	CK	1.536 ± 0.019a(100)	0.720 ± 0.050a(100)	2.256 ± 0.032a(100)	2.142 ± 0.176c(100.0)
	P1	1.412 ± 0.027b(92)	0.584 ± 0.039b(81)	1.996 ± 0.059b(88)	2.423 ± 0.137b(113.1)
	P2	1.358 ± 0.026c(88)	0.505 ± 0.022c(70)	1.863 ± 0.020c(83)	2.696 ± 0.154a(125.9)
20	CK	1.449 ± 0.034a(100)	0.591 ± 0.010a(100)	2.040 ± 0.044a(100)	2.454 ± 0.139(100.0)
	P1	1.336 ± 0.028b(92)	0.544 ± 0.031a(92)	1.880 ± 0.018b(92)	2.465 ± 0.190(100.4)
	P2	1.256 ± 0.023c(87)	0.478 ± 0.028b(81)	1.734 ± 0.037c(85)	2.652 ± 0.214(108.1)
25	CK	1.329 ± 0.017a(100)	0.545 ± 0.046a(100)	1.874 ± 0.047a(100)	2.451 ± 0.126(100.0)
	P1	1.242 ± 0.016b(93)	0.506 ± 0.023ab(93)	1.748 ± 0.039b(93)	2.457 ± 0.078(100.2)
	P2	1.111 ± 0.016c(84)	0.453 ± 0.035c(83)	1.563 ± 0.068c(83)	2.461 ± 0.133(100.4)

表 4 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 含量及蒸腾速率的影响Table 4 Effect of phosphorus levels and treatment time on photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration and transpiration rate of *Phaseolus coccineus* L.

供磷时间 Time (d)	磷水平 P level (μmol/L)	净光合速率 Photosynthetic rate [μmol/(m ² ·s)]	气孔导度 Stomatal conductance [mmol/(m ² ·s)]	胞间 CO ₂ Intercellular CO ₂ (ppm)	蒸腾速率 Transpiration rate [mmol/(m ² ·s)]
10	CK	1.004 ± 0.096a(100)	10.26 ± 0.80a(100)	229.3 ± 29.8(100)	0.256 ± 0.034a(100)
	P1	0.604 ± 0.102b(60)	9.30 ± 0.85ab(91)	259.0 ± 30.4(113)	0.164 ± 0.038b(64)
	P2	0.340 ± 0.097c(34)	8.24 ± 0.76b(80)	271.6 ± 29.9(118)	0.158 ± 0.028b(62)
15	CK	1.398 ± 0.107a(100)	22.18 ± 1.68a(100)	355.2 ± 13.2b(100)	0.616 ± 0.059(100)
	P1	0.900 ± 0.118b(64)	18.52 ± 1.41b(83)	370.4 ± 14.9ab(104)	0.566 ± 0.053(92)
	P2	0.748 ± 0.100b(54)	15.78 ± 1.51c(71)	381.0 ± 12.4a(107)	0.525 ± 0.066(85)
20	CK	1.072 ± 0.072a(100)	15.40 ± 1.63a(100)	255.8 ± 16.1b(100)	0.336 ± 0.047(100)
	P1	0.774 ± 0.063b(72)	14.14 ± 1.54a(92)	286.1 ± 16.9a(112)	0.318 ± 0.045(95)
	P2	0.618 ± 0.081c(58)	11.15 ± 1.69b(72)	304.1 ± 17.0a(119)	0.303 ± 0.055(90)
25	CK	0.592 ± 0.068(100)	14.46 ± 1.14a(100)	131.7 ± 16.7c(100)	0.424 ± 0.042a(100)
	P1	0.558 ± 0.073(94)	9.88 ± 0.96b(68)	159.5 ± 13.2b(121)	0.208 ± 0.046b(49)
	P2	0.493 ± 0.048(83)	7.98 ± 0.91c(55)	187.8 ± 14.5a(143)	0.178 ± 0.048b(42)

2.3 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗还原性糖、可溶性总糖含量的影响

根据最适量论, 植物为了获取对其生长影响最大的元素, 在各器官间分配生物量时总是向获得该资源的器官分配较高比例的生物量, 使其获得该资源的能力最大化^[16]。

还原糖包括了所有单糖及大部分的双糖。双糖、单糖直接参与呼吸作用, 而呼吸作用是植物代谢中枢, 正是通过呼吸作用, 使糖与细胞结构形成、细胞成分合成及各种生理过程进行紧密关联。本文试验结果(表 5)表明, 同一供磷水平下, 根系中的还原糖含量总是高于叶片中还原糖含量; 不论熊猫豆生

长几天, 磷水平越低, 叶片、根系还原性糖含量都越低, 说明植物器官中的还原糖含量和磷含量有密切关系; 生长到 20 d 时, 不论正常供磷水平还是低磷水平, 叶片、根系还原性糖含量都达到最大值, 说明还原糖含量和植物发育进程有关。

本试验结果(表 5)表明, 叶片可溶性糖含量总是高于根系的; 3 种磷水平下, 随着熊猫豆发育天数的延续, 叶片可溶性总糖含量呈现下降趋势; 但 15 d、20 d、25 d 时根系可溶性总糖都较 10 d 的为高, 且依 15 d、20 d、25 d 顺序依次降低, 10 d 时含量最低。从低磷水平下的降幅看, 根系下降幅度大于叶片的下降幅度。

表5 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗叶片、根系的还原性糖以及可溶性总糖含量的影响

Table 5 Effect of phosphorus levels and treatment time on reducing sugar and total soluble content in leaf and root of *Phaseolus coccineus* L.

供磷时间 Time (d)	磷水平 P level (μmol/L)	叶片还原性糖含量 Leaf reducing sugar content(mg/g DW)	根系还原性糖含量 Root reducing sugar content(mg/g DW)	叶片可溶性总糖含量 Leaf total soluble sugar content(mg/g DW)	根系可溶性总糖含量 Root total soluble sugar content(mg/g DW)
10	CK	2.41 ± 0.10a(100)	5.09 ± 0.07a(100)	9.53 ± 0.25a(100)	3.68 ± 0.17a(100)
	P1	1.87 ± 0.12b(78)	4.67 ± 0.06b(92)	7.60 ± 0.26b(80)	1.04 ± 0.06b(28)
	P2	1.32 ± 0.08c(55)	4.05 ± 0.06c(80)	6.28 ± 0.23c(66)	0.70 ± 0.10c(19)
15	CK	2.64 ± 0.04a(100)	5.36 ± 0.11a(100)	9.23 ± 0.22a(100)	6.37 ± 0.22a(100)
	P1	2.49 ± 0.06b(95)	4.94 ± 0.08b(92)	6.15 ± 0.23b(67)	3.10 ± 0.25b(49)
	P2	2.41 ± 0.05c(92)	4.40 ± 0.11c(82)	4.06 ± 0.21c(44)	1.29 ± 0.20c(20)
20	CK	3.18 ± 0.05a(100)	5.66 ± 0.11a(100)	6.96 ± 0.10a(100)	5.28 ± 0.25a(100)
	P1	2.99 ± 0.05b(94)	5.26 ± 0.12b(93)	5.34 ± 0.14b(77)	2.74 ± 0.22b(52)
	P2	2.54 ± 0.08c(80)	4.82 ± 0.10c(85)	3.74 ± 0.11c(54)	1.13 ± 0.14c(21)
25	CK	2.96 ± 0.06a(100)	5.28 ± 0.12a(100)	5.74 ± 0.17a(100)	4.89 ± 0.15a(100)
	P1	2.81 ± 0.05b(95)	4.89 ± 0.10b(93)	4.15 ± 0.16b(72)	2.57 ± 0.09b(52)
	P2	2.55 ± 0.05c(86)	4.54 ± 0.10c(86)	3.04 ± 0.22c(53)	0.79 ± 0.16c(16)

2.4 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗磷含量的影响

从测定结果(表6)来看,熊猫豆幼苗根、茎、叶中磷含量,从绝对量来看,不论其生长几天,根系、茎、叶片磷含量从多到少的顺序总是:根系>叶片>茎。这可能是由于根系是植株最早构建的器官,且植株首先要保证吸收水分和养分以供根系构建,而叶片又是植物制造有机养分的主要器官,因此从生物学意义上讲,植株就首先保证这些器官的养分供给,所以根系磷含量最高,叶片次之。

本文结果的相对量(表6)显示,随着熊猫豆生

长天数增加,同一磷水平下根、茎、叶的磷含量随之越低。表6还显示,比较不同发育天数时的P1和P2的磷含量可以看出,根系的磷含量(不论熊猫豆生长几天)在P1和P2之间从最初的10 d一直到25 d差异均较大,而茎和叶片随着发育天数增加,其差异才逐渐增大。说明熊猫豆有较强的调动磷从根部输送到叶片的能力。比较相同生长天数时同一磷水平根、茎、叶的磷含量比例,可以看出,茎磷含量比例最高,其次是叶片,而根含量最低。

表6 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗根、茎、叶片磷含量的影响

Table 6 Effect of phosphorus levels and treatment time on phosphorus content in leaf, stem, root of *Phaseolus coccineus* L.

供磷时间(d) Time	磷水平(μmol/L) P level	根磷含量(mg/g) Root P content	茎磷含量(mg/g) Stem P content	叶片磷含量(mg/g) Leaf P content
10	CK	14.77 ± 0.17a(100)	5.62 ± 0.14a(100)	7.92 ± 0.22a(100)
	P1	11.57 ± 0.29b(78)	4.53 ± 0.09b(81)	5.95 ± 0.20b(75)
	P2	4.31 ± 0.29c(29)	3.90 ± 0.17c(69)	4.99 ± 0.21c(63)
15	CK	12.31 ± 0.05a(100)	4.62 ± 0.15a(100)	7.40 ± 0.14a(100)
	P1	10.77 ± 0.15b(88)	3.50 ± 0.08b(76)	5.02 ± 0.13b(68)
	P2	4.01 ± 0.26c(33)	3.05 ± 0.06c(66)	3.48 ± 0.13c(47)
20	CK	11.21 ± 0.12a(100)	2.68 ± 0.08a(100)	6.46 ± 0.12a(100)
	P1	9.12 ± 0.12b(81)	2.28 ± 0.06b(85)	3.88 ± 0.14b(60)
	P2	3.19 ± 0.34c(28)	1.69 ± 0.04c(63)	2.54 ± 0.18c(39)
25	CK	10.44 ± 0.18a(100)	3.92 ± 0.10a(100)	5.27 ± 0.09a(100)
	P1	7.75 ± 0.26b(74)	1.77 ± 0.12b(45)	2.88 ± 0.04b(55)
	P2	2.79 ± 0.12c(27)	1.44 ± 0.08c(37)	2.39 ± 0.10c(45)

2.5 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗酸性磷酸酶活性的影响

酸性磷酸酶是一种诱导酶,其活性受植物供磷

状况的影响。很多研究表明,磷胁迫能够显著提高植物体内的酸性磷酸酶活性,其活性增加是植物对缺磷胁迫的一种适应性反应^[17,18]。

酸性磷酸酶包括表面酸性磷酸酶和组织酸性磷酸酶。表面酸性磷酸酶活性的高低反映了植物对环境中磷同化能力的强弱, 组织酸性磷酸酶活性反映了植物细胞对磷同化的能力高低。本试验结果(图 1 A、B)表明, 不论是熊猫豆生长几天, 磷水平越低, 植物器官中表面酸性磷酸酶活性、组织酸性磷酸活

性都越高, 说明低磷胁迫对酸性磷酸酶活性有显著的影响; 三个磷浓度处理下根系表面、组织酸性磷酸酶活性在植物生长到 25 d 时达到最大值, 说明根系酸性磷酸酶活性和植物根系的生长状况有关系(长度、生物量)。

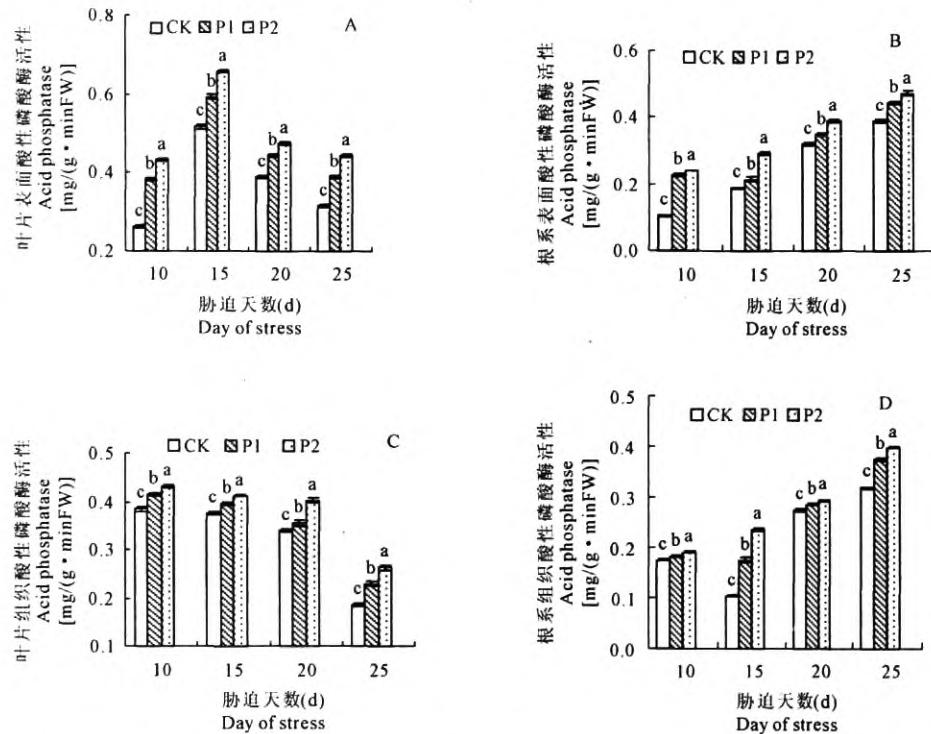


图 1 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗叶片(A、C)、根系(B、D)表面酸性磷酸酶活性以及组织酸性磷酸酶活性的影响

Fig. 1 Effect of phosphorus levels and time on acid phosphatase in leaf (A, C)、root (B, D) of *Phaseolus coccineus* L.

2.6 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗根系活力的影响

根系活力是指根系新陈代谢的活动能力是一种客观地反映根系生命活动的生理指标其强度高低可在一定程度上反映植株的生长能力、根系吸收能力^[19]。本文试验结果(图 2)表明, 不论是熊猫豆生长几天, 磷水平越低, 根系活力都越高。从增幅看, 生长天数越多, 根系活力增加幅度越大。

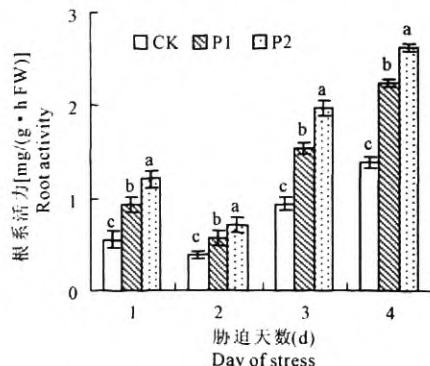


图 2 供磷水平及时间对熊猫豆幼苗根系活力的影响

Fig. 2 Effect of phosphorus levels and treatment time

on root activity of *Phaseolus coccineus* L.

3 讨 论

磷是植物体内主要功能物质, 如核酸、ATP、磷脂等的重要组成部分, 核酸是遗传信息的重要载体, 控制着所有蛋白质的合成过程; ATP 是生物体内能量传递的载体, 光合作用和呼吸作用都离不开 ATP 的参与, 磷脂则是生物膜的主要成分, 而生物膜则是物质进出细胞的重要门户。因此, 磷是植物生长发育的必需大量元素, 对其生长发育具有重要的调控作用。

低磷促进大麦^[20]、拟南芥^[21]等根系生长, 本试验结果与此相似: 在 P2 处理 10 d 时, 熊猫豆根系干重增加幅度近乎 40%, 说明低磷胁迫下熊猫豆能够适应性的增加根系长度及体积, 以便从环境中吸收磷来满足植物生长的需要, 使植物能顺利完成其生活史。曹翠玲等^[15]试验结果显示, 低磷条件下, 豇豆幼苗叶片发育延缓, 叶面积减小, 株高降低, 本文

结果也是如此。因此磷对碳水化合物在植物体内累积、地上部与根系之间分配有重要的影响。分析其中原因,是由于磷缺乏时光合速率降低导致了植物同化力的减弱因此碳水化合物累积量减少;而低磷下,植株为了吸收更多的养分元素,又要加强根系的生长因此向根系分配了更多的还原糖;因此就造成了植物叶面积、叶片生长速率和叶片数量显著减少,从而降低了同化面积因此严重限制光合作用的总碳固定量^[2]。因此,低磷条件下的根系增强生长是以降低地上部生长为代价的,磷缺乏对植物地上部分影响大于对根系的影响。

熊猫豆除了在根系形态上对低磷环境条件做出响应外,也从生理上对低磷有响应,表现在低磷条件下根系活力增强,而且磷水平越低,根系活力越强。这很可能是因为植物在低磷条件下,向根系的还原糖比例增加(表5),而还原糖几乎包括了所有的单糖,同时测定结果显示根系可溶性糖含量极低(表5),因此低磷条件下根系活力增强,很可能是由于可溶性糖直接进入呼吸途径,从而为根系体积增加提供了物质保障,同时呼吸作用也为根系吸收磷素提供了能量,因为磷吸收依赖于质膜 H⁺—ATPase^[22]。

光合作用是植物最基本的生理过程,是作物产量形成的基础。一些研究者认为,低磷导致光合速率下降主要由于磷素不足影响了代谢过程,气孔导度降低不是主要原因^[23]。但是本文结果表明,磷缺乏时熊猫豆叶片光合速率降低,究其原因,是因为缺磷不仅导致叶绿素含量降低(表3),而且还导致气孔密度减小^[15],气孔导度降低(表4);所以低磷条件下光合速率的下降,既有气孔因素,也有非气孔因素。同时,低磷条件下叶片蒸腾速率(表4)下降、植株磷含量降低,也是造成植株光合速率下降的必不可少的因素。

综上所述,植物对低磷胁迫的响应是全方位的,既有形态响应,也有生理响应。但是低磷条件下还原糖向根系分配增多的信号机制,还值得做进一步的探讨。

参考文献:

- [1] Pieters A J, Paul M J, Lawlor D W. Low sink demands limits photosynthesis under Pi deficiency[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52:1083—1091.
- [2] Mollier A, Pellerin S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorous deficiency[J]. *J Exp Bot*, 1999, 50:487—497.
- [3] Hegedű S A, Erdei S, Horváth G. Comparative studies of H₂O₂ detoxifying enzymes in green and greening barley seedling under cadmium stress[J]. *Plant Sci*, 2001, 60:1085—1093.
- [4] 高俊风.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006:61—63.
- [5] 孙海围,张福锁.缺磷条件下的小麦根系酸性磷酸酶活性研究[J].应用生态学报,2002,13(3):379—381.
- [6] 樊明寿,徐冰,王艳.缺磷条件下玉米根系酸性磷酸酶活性的变化[J].中国农业科技导报,2001,3(3):33—35.
- [7] 庞欣,张福锁,李春俭.部分根系供磷对黄瓜根系和幼苗生长及根系酸性磷酸酶活性影响[J].植物生理学报,2000,26(2):153—158.
- [8] Raghothamal K G, Karthikeyan A S. Phosphate acquisition[J]. *Plant Soil*, 2005, 274:37—49.
- [9] 曹爱琴,廖红,严小龙.低磷土壤条件下菜豆根构型的适应性变化与磷效率[J].土壤学报,2002,39(2):276—281.
- [10] 严小龙,廖红,戈振扬,等.植物根构型特性与磷吸收效率[J].植物学通报,2000,17(6):511—519.
- [11] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiol*, 1995, 109:7—31.
- [12] 孙海国,张福锁,杨军芳.不同供磷水平小麦苗期根系特征与其相对产量的关系[J].华北农学报,2001,16:98—104.
- [13] 张可炜,王贤丽,李坤朋.低磷胁迫对耐低磷玉米自交系幼苗光合特性的影响[J].山东大学学报(理学版),2007,42(3):89—94.
- [14] 齐炳林,曹翠玲,王菲.磷胁迫对豇豆幼苗硝酸还原酶活性和硝态氮含量的影响[J].干旱地区农业研究,2010,28(1):147—151.
- [15] 曹翠玲,毛圆辉,曹朋涛.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.
- [16] Klemens J A. Biomass Allocation and Growth of Tropical Dry Forest Tree Seedlings Across Light And Soil Gradients [M]. Dissertation in The University of Pennsylvania, USA. Orlando: Academic Press, 2003:15—20.
- [17] Tadano T, Sakai H. Secretion of acid phosphatase by the roots of several crop species under phosphorus-deficient conditions[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, 37(1):129—140.
- [18] 樊明寿,徐冰,王艳.缺磷条件下玉米根系酸性磷酸酶活性的变化[J].中国农业科技导报,2001,3(3):33—36.
- [19] 贺军军,罗微,林清火.不同施磷水平对橡胶树根系活力的影响[J].中国土壤与肥料,2009,(1):17—19.
- [20] Gahoonia T S, Nielsen N E. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus up take[J]. *Euphytica*, 1997, 98:177—181.
- [21] Carla A T, Carla A D, Steffen A. Attenuation of phosphate starvation responses by phosphate in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2001, 127:963—972.
- [22] Sakano K, Yazaki Y, Mimura T. Cytoplasmic acidification induced by inorganic phosphate uptake in suspension cultured *Catharanthus roseus* cells[J]. *Plant Physiol*, 1992, 99:672—680.
- [23] Jacob J, Lawlor D W. Stomatal and mesophyll limitation of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants[J]. *J Exp Bot*, 1991, 42:1003—1011.

(英文摘要下转第 99 页)

- [11] 王茅雁,邵世勤,张建华,等.水分胁迫对玉米保护酶系活力及膜系统结构的影响[J].华北农学报,1995,10(2):43—49.
- [12] 张海明,王茅雁.干旱对玉米过氧化氢,MDA含量及SOD,CAT活性的影响[J].内蒙古农牧学院学报,1993,14(4):92—95.
- [13] 张正斌.作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M].北京:科学出版社,2003.
- [14] 周桂,李杨瑞.植物干旱诱导蛋白研究进展[J].广西农业科学,2007,38(4):379—385.
- [15] Mrema A. Granhall U. Sennerby-Forsse plant growth, leaf water potential, nitrogenase activity and nodule anatomy in *Leucaena leucocephala* as affected by water stress and nitrogen availability [J]. Trees-Structure and Function, 1997,12(1):42—48.

Study on the relation of soluble sugar, protective enzyme and drought resistance in wheat

WANG Chuan, XIE Hui-min, WANG Na, WANG Hong-li

(Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to study the correlation of drought resistance with certain factors under drought-stressed and non-stressed conditions, soluble sugar (SS), SOD and POD of 21 winter wheat varieties at seeding stage were measured, and the grain yield and drought resistance index (DRI) were analysed as target traits. The results showed that there were great differences in SS, SOD and POD in different cultivars under each treatment; The content of SS, SOD and POD of the most high-yield and drought-resistant wheat varieties reaches 41.68 mg/g, 496.3 U/(g·min FW) and 169.73 U/(g·min FW) or even more. The analysis of relativity indicated that SS, SOD and POD were highly correlated with DRI, the correlation ranked as $r_{SS} > r_{POD} > r_{SOD}$; The pathway indicated that SS played an important role in the yield and DRI under drought stress; The coefficient of effects was 0.5584 and 0.5264; The SS, SOD and POD played positive direction effect on yield and DRI under drought-stressed conditions. In conclusion, they can be used as indicators to identify drought-resistant varieties.

Keywords: wheat; soluble sugar; SOD; POD; DRI

(上接第 93 页)

Effect of phosphorous stress on photosynthesis characteristics and distribution of carbohydrate of *Phaseolus coccineus* L. seedlings

LIAN Man-hong¹, TIAN Xiao-hong², CAO Cui-ling¹

(1. College of Life Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Effect of phosphorus levels and treatment time on some physiological characteristics of *Phaseolus coccineus* L. were studied by hydroponic culture method. The results showed that the root length under the low availability of no phosphorus was about 46% higher than that of the control, while the leaf area was decreased when the culture solution had lower phosphate. When there had lower phosphorus supplied, the root activity and acid phosphatase activity was increased. Under phosphorus deficiency, both photosynthetic rate and chlorophyll content were decreased, but intercellular CO₂ was increased; both reducing sugar content and total soluble sugar content were decreased; and root activity and acid phosphatase were increased. Under phosphorus deficiency, the dry mass decreased remarkably; shoot dry mass decreased; while root dry mass increased. These results show that phosphorus deficiency affects the distribution of carbohydrates.

Keywords: phosphorous deficiency; photosynthesis; distribution of carbohydrates; acid phosphatase activity