植物营养与肥料学报 2010,16(6):1379-1386
Plant Nutrition and Fertilizer Science

低磷胁迫对不同基因型甜菜抗性生理特征的效应

周建朝,林晓坤,王孝纯,邓艳红,王 艳
(黑龙江省普通高校甜菜遗传育种重点实验室,黑龙江大学,中国农业科学院甜菜研究所,黑龙江哈尔滨 150080)

摘要:选用对低磷胁迫抗性各异的3个甜菜品种:品20、品17和品14,在人工培养室内采用沙培试验法,研究了甜菜抗耐低磷胁迫的生理机制。结果表明,低磷胁迫限制了甜菜对磷的吸收,导致植株含磷量和生物产量显著下降;不同品种间差异显著,品14降幅最大,品17次之,品20最小。与足磷处理(P 100 μmol/L)相比,低磷胁迫后甜菜品种间体内抗性生理特征差异显著。其中,品14和品17的丙二醛含量、脯氨酸含量、过氧化物酶活性均显著增加;品20的丙二醛含量、脯氨酸含量极显著下降,而过氧化物酶活性变化不显著。叶片中Mg^{2+}-ATPase活性降低,不同品种降幅各异,从小到大依次为品20<品17<品14,其中品20与后两者间的差异均达显著。品20和品17体内的钙调素(CaM)含量显著增加,而品14变化不明显,其相对值从大到小依次为品20>品17>品14,差异显著,与品种自身抗磷胁迫能力顺序一致。不同磷素营养条件对甜菜抵御外界不良环境有较大影响,叶片在受到热伤害时,抗磷胁迫能力较弱的品14和品17在低磷胁迫时质膜损伤率显著增加;而抗磷胁迫能力较强的品20叶片质膜的损伤率显著下降,抗热能力得到改善。

关键词:甜菜(*Beta vulgaris* L.);磷胁迫;抗逆生理
中图分类号:S566.3;Q945.78　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2010)06-1379-08

Effects of Pi deficiency on characteristics of resistant physiology in different sugar beet (*Beta vulgaris* L.) genotypes

ZHOU Jian-chao, LIN Xiao-kun, WANG Xiao-chun, DENG Yan-hong, WANG Yan
(*The Key Laboratory of Sugarbeet Genetic Breeding, Colleges of Heilongjiang Prorince/Heilongjiang University/ Sugarbeet Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150080, China*)

Abstract: The effects of phosphorus stress on the physiological properties of the individual attached leaves of sugar beet plants (*Beta vulgaris* L., *cv.* 14, *cv.* 17 and *cv.* 20 with different resistance to phosphorus stress) was studied using the sand culture in growth chambers. The results were showed as follows: P deficiency constrained P uptake, consequently, the P contents in plant and biomass in all three varieties were decreased significantly among which, P content and biomass of *cv.* 14 decreased most, followed by *cv.* 17 and *cv.* 20. Pi deficiency resulted in different physiological responses which was genetic dependent: First, the contents of MDA, Pro and POD activity were increased significantly in *cv.* 14 and *cv.* 17, while the content of MDA and Pro decreased significantly in *cv.* 20. The activity of POD changed slightly; Second, the activity of Mg^{2+}-ATPase in all three varieties were decreased with the order of *cv.* 20 < *cv.* 17 < *cv.* 14; Third, compared with the normal Pi supply (P 100 μmol/L), the contents of CaM content in sugar beet leaf was significantly increased in *cv.* 20 and *cv.* 17 under Pi deficiency, but it kept stable in *cv.* 14. Fourth, different Pi nutrient levels had a big influence on the resistant ability of sugar beet to harsh environment which was also genetic dependent, Plasma membrane permeability of individual attached leaves in *cv.* 14 and *cv.* 17 increased significantly under higher temperature (40℃), while it decreased significantly in *cv.* 20 indicating resistant ability to heat stress was improved.

Key words: sugar beet (*Beta vulgaris* L.); phosphorus deficiency; resistant physiology

---

收稿日期:2009-12-17　　**接受日期**:2010-04-16
基金项目:国家自然科学基金项目(30471111)资助。
作者简介:周建朝(1959—),男,辽宁省大连市人,研究员,博士生导师,主要从事植物营养与生理的研究。E-mail:caaszjc@yahoo.com.cn

近年来,为发掘植物自身对磷吸收、利用的潜力,在水稻、小麦、玉米、大麦、大豆和白羽扇豆等[1-6]作物上进行了磷胁迫条件下不同基因型的形态特性和代谢生理特性等方面的研究,认为作物在受到低磷胁迫时,可以通过增加根长、根表面积、侧根长度和侧根数量[5,7-8]以及根毛长度[4],根系分泌物的质子[6,9],有机酸和磷酸酶[9]的含量和组成[10]来提高磷的吸收。同一作物不同基因型上述指标变化各异,磷高效型相对较高,同时在植株磷含量、光合速率、RuBPase 羧化酶活性[11]等方面的降幅也较小。

在甜菜形态学上的研究表明,磷胁迫时不同基因型的根毛长度和密度、根组织空隙度、根中柱面积、根维管束环间薄壁组织面积、根组织分化度及皮层细胞密度等差异显著[12]。在光合生理方面,甜菜受到低磷胁迫时,叶片中 ATP、$NADP^+$、NADPH、NAD^+[13-15],光呼吸、暗呼吸[16],单叶的光合速率[14,16-17]、新固定碳输出速率均大幅下降 87%[14];且不同基因型间的植株磷含量、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和单叶光合速率的降幅差异显著[18]。但在抗性生理方面研究较少,特别是对磷胁迫下不同基因型间的抗性生理特点还不清楚。本研究旨在探明磷胁迫对不同基因型甜菜的抗性生理特性的效应及其与抗低磷胁迫能力的关系,揭示甜菜对磷胁迫的部分抗性机理,为发掘甜菜本身有效利用磷素资源的潜力、高效利用土壤磷素资源,提高甜菜生产中的经济和环保效益提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试品种及种子处理

根据以往的研究结果[19-20],选用血缘关系较远、抗低磷胁迫能力差异较大的品 14、品 17 和品 20 3 个甜菜(*Beta vulgaris* L.)种质材料,其中品 14 为二倍体,抗低磷胁迫能力最弱,来自德国 KWS AG 育种公司;品 17 为四倍体,抗低磷胁迫能力居中,来自中国农业科学院甜菜研究所产业发展研究室;品 20 为三倍体,抗低磷胁迫能力最强,来自荷兰 Advanta 育种公司。为了防止苗期立枯病等病害的发生,进行必要的播前种子处理:取饱满、大小均匀的甜菜种子,用 1:600 的福美双溶液浸泡 6 h,然后用蒸馏水洗净备用。

1.2 试验设计

试验按两因素完全均衡方案设计,即 3 个品种(系) 品 14、品 17、品 20;3 个无机磷浓度 短期无磷(营养液 P 0 μmol /L, 以 P_0 表示)、长期低磷(营养液 P 1 μmol/L,以 P_1 表示)、正常磷(营养液 P 100 μmol/L,以 P_{100}表示)。取 0.42—0.21 mm 粒径的石英砂,5% 盐酸浸泡 4 h,自来水冲洗至无氯离子,再用蒸馏水浸泡 24 h,最后用蒸馏水冲洗 3 次,烘干后称取 1750 g 装入一盆底带出水孔的 2.5 L 塑料花盆中,墩实、弄平,按 10 次重复将经表面灭菌的各品种(系)分 20 穴,均匀播入盆中,上覆 150g 干砂,置于昼 14 h,光照强度 200 μmol/(m^2·s),温度 25 ℃,夜 20℃的培养室中,每天按处理用含有 1 μmol/L KH_2PO_4 (P_1) 和 100 μmol/L KH_2PO_4(P_{100})的 1/2 强度的 Hoagland 营养液分别浇灌至盆底有水渗出。在苗龄 30 d 时将 P_{100}处理的各品种分别取出 5 个重复,改用 KH_2PO_4 浓度为 P 0 μmol /L (P_0)的 1/2 强度的 Hoagland 营养液进行磷胁迫处理,30 d 后进行相关性状测。

1.3 测试内容与方法

苗龄 50 d 时测定生物产量和地上部含磷量,苗龄 60 d 时随机抽取健康叶片,测定叶片丙二醛含量、过氧化物酶含量、游离脯氨酸含量、CaM(钙调素)含量和抗热性。每个处理 3 次重复。

叶片丙二醛含量、脯氨酸含量测定参照李合生的方法[21]。过氧化物酶活性和 Mg^{2+}-ATPase 活性测定参照中国科学院上海植物生理研究所的方法[22]和李合生的方法[21]。CaM 的提取参见武淑萍的方法[23],CaM 含量测定利用 Uscn Life Science & Technology Company 的 ELISA 试剂盒。抗热性是将叶片经 40℃ 高温处理 1h 后,采用电导仪法测质膜透性而得[21]。

为便于不同基因型间的比较,以杨建昌等[24]方法为参考,按照仇光星等[25]的方法,将上述各性状的实测值转化为无量纲的相对值。各基因型甜菜相关性状指标的相对值计算公式为:

性状相对值 = P_1 或 P_0 处理的某一性状测定值/P_{100}处理的某一性状测定值 ×100%

试验数据采用 Excel 和 DPS V3.01 软件进行分析。

2 结果分析

2.1 低磷胁迫对甜菜的生物产量和含磷量的效应

同一品种,不同磷胁迫处理对甜菜生物产量的影响显著。表 1 看出,无论是 P_0还是 P_1 处理对单株干重的胁迫效果与 P_{100}比,3 个品种均达显著水平,胁迫时间越长(P_1),单株干重降低越明显。在相同磷水平条件下,不同品种的生物产量受胁迫的程度不同,从单株干重的相对值可看出,无论是在 P_0还是在 P_1 胁迫下,3 个品种抗低磷胁迫的能力从大到小依次均为:品 20 > 品 17 > 品 14。

表 1　磷胁迫下植株生物产量和含磷量

Table 1　The effects of P stress on biological yield and P content of sugar beet plant

品种 Variety	磷水平 P levels (μmol/L)	含磷量 P content (%)	相对值 Relative value (%)	干重 Dry weight (g/plant)	相对值 Relative value (%)
cv. 14	P_0	0.261 b	54	0.54 b	54
	P_1	0.044 c	9.2	0.40 c	41
	P_{100}	0.483 a		0.99 a	
cv. 17	P_0	0.284 b	62.8	0.63 b	60
	P_1	0.083 c	18.5	0.48 c	46
	P_{100}	0.452 a		1.05 a	
cv. 20	P_0	0.290 b	71.3	0.79 b	75
	P_1	0.117 c	28.7	0.65 c	63
	P_{100}	0.407 a		1.05 a	

注(Note): 同列数据后的不同字母表示同一品种不同磷处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in same column are significant between treatments for the same variety at 5% level.

缺磷严重限制了甜菜对磷的吸收。表 1 可见,参试的 3 个品种的 2 种低磷处理(P_0、P_1)的植株含磷量均显著低于 P_{100}处理,且长期低磷(P_1)比在苗龄 30d 开始磷胁迫(P_0)的降低更明显。植株含磷量的相对值表明,2 种低磷胁迫对不同品种吸磷的影响程度不同,均表现为品 14 受影响最大,品 20 受影响最小。

2.2 低磷处理对甜菜膜脂抗氧化能力和膜透性的影响

膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量是反映膜脂过氧化程度的重要指标,MDA 可使多种酶和膜系统遭受严重损伤[26-30],其含量的大幅度增加标志着作物体内膜脂过氧化作用的增强。甜菜在受到磷胁迫条件下,体内的过氧化作用发生变化,与 P_{100}处理比,无论在较短期(P_0)还是长期(P_1)磷胁迫下,品 14 的 MDA 含量均显著增加,品 17 的丙二醛含量虽有增加,但只有在 P_1 时才达到显著; 而品 20 的 MDA 含量在较短期缺磷胁迫时保持不变,随着胁迫时间的延长,其含量显著降低(表 2)。将不同低磷处理的丙二醛含量与正常磷处理进行无量纲化处理后,可以更加清楚地看出,不同品种受影响的程度各异,在 P_0 处理时品 14 的相对值最高,品 17 居中,品 20 最小,三者间差异分别达到了显著水平; 在 P_1 处理时,品 17 和品 14 差异不大,但两者均显著高于品 20(图 1A)。

表 2　磷胁迫对甜菜相关生理生化性状的影响

Table 2　Effects of Pi deficiency on the related physiological characteristics in different sugar beet genotypes

品种 Variety	磷水平 P levels (μmol/L)	丙二醛 MDA content (nmol/g)	质膜伤害率(%) Damaging rate of membrane	Mg^{2+}-ATPase [Pi μmol/(mg · min), protein]	过氧化物酶 POD activity [U/(mg · min), protein]	脯氨酸 Proline content (μg/g, FW)	CaM (μg/g, FW)
cv. 14	P_0	8.4 a	3.54 a	0.134 c		32 a	5.14 a
	P_1	6.8 b	4.13 a	0.200 b	52 a	25 b	4.90 a
	P_{100}	5.3 c	2.13 b	0.284 a	32 b	21 b	5.93 a
cv. 17	P_0	5.1 ab	4.45 b	0.163 b		42 a	7.11 a
	P_1	6.0 a	5.46 a	0.192 ab	41 a	31 b	4.67 b
	P_{100}	4.3 b	2.97 c	0.252 a	30 b	26 b	3.44 b
cv. 20	P_0	6.1 a	5.19 a	0.163 b		35 a	7.67 a
	P_1	4.6 b	4.49 a	0.248 a	36 a	22 b	6.62 a
	P_{100}	6.3 a	4.83 a	0.259 a	37 a	30 a	3.61 b

注(Note): 同列数据后的不同字母表示同一品种不同磷处理间差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters in same column are significant between treatments for the same variety at 5% level.

不同磷素营养条件对甜菜抵御外界不良环境有较大影响,与正常磷营养(P_{100})处理比,P_0 处理,品 14 和品 17 的叶片受热伤害后,质膜损伤率显著增加,随着胁迫时间的延长(P_1),质膜损伤率进一步增加,而品 20 的 2 个磷胁迫处理均没有从本质上改变质膜的透性(表 2)。3 个品种在质膜伤害率上对磷胁迫的抗性差异显著,无论是在 P_0 还是在 P_1 条件下,品 20 受的伤害都是最小的,与其他 2 个品种比均达到了显著水平(图 1B)。

2.3 低磷处理对甜菜 POD 和 Mg^{2+}-ATPase 活性的影响

长期低磷(P_1)处理引起品 14 和品 17 号的过氧化物酶活性的大幅提高,与 P_{100} 处理比差异达到了显著水平,而品 20 在低磷胁迫下的过氧化物酶活性与 P_{100} 处理比差异不显著(表 2),说明品 20 在低磷条件下体内过氧化作用受到的影响较小。比较不同品种过氧化物酶活性的相对值(图 2A),各品种在这一性状上受低磷胁迫影响从大到小依次为:品 14 > 品 17 > 品 20,品 20 与品 17 和品 14 间的差异分别达到了显著水平。

Mg^{2+}-ATPase 具有维持类囊体膜内外化学渗透势的功能,在稳定类囊体膜的结构和功能方面具有重要作用。表 2 可见,无论相对较短(P_0)还是长期(P_1)缺磷,甜菜叶片中 Mg^{2+}-ATPase 活性均有不同程度的降低。

在磷胁迫初期(P_0)3 个品种的 Mg^{2+}-ATPase 活性均显著地低于 P_{100} 处理;随着磷胁迫时间延长(P_1),各品种的 Mg^{2+}-ATPase 活性有所提高。其中,品 20 提高幅度较大,几乎达到了与 P_{100} 同样高的水平;但品 14 和品 17 仍处于较低水平。不同品种在 Mg^{2+}-ATPase 活性这一性状上对低磷胁迫的抗性差异显著(图 2B)。在 P_0 条件下,品 20 和品 17 的酶活性接近,两者均显著高于品 14;在 P_1 条件下,品 20 的抗磷胁迫能力凸显出来,Mg^{2+}-ATPase 活性的相对值显著高于品 14 和品 17,但后两者间差异不显著。

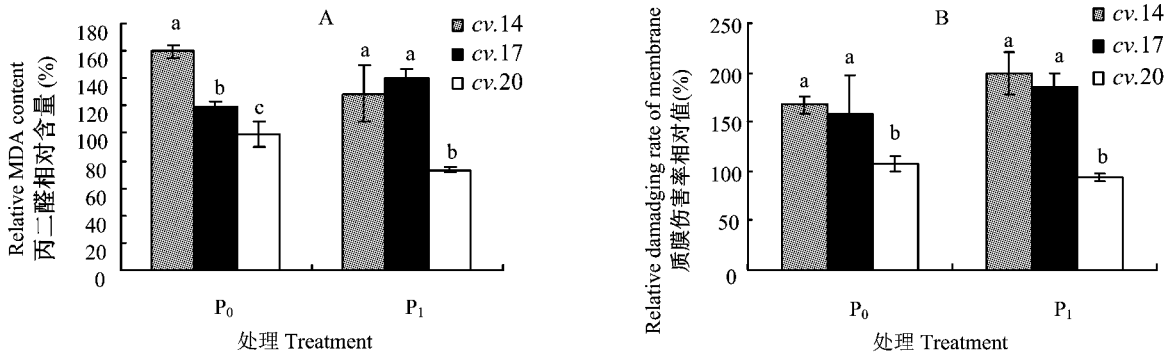

图 1 磷胁迫对甜菜体内丙二醛含量(A)和质膜伤害率(B)相对值的影响

Fig. 1 Effects of P deficiency on malondialdehyde content(A) and the damaging rate of membrane(B) in sugar beet.

[注(Note):柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平 Different letters above the bars mean significant between varieties at 5% level.]

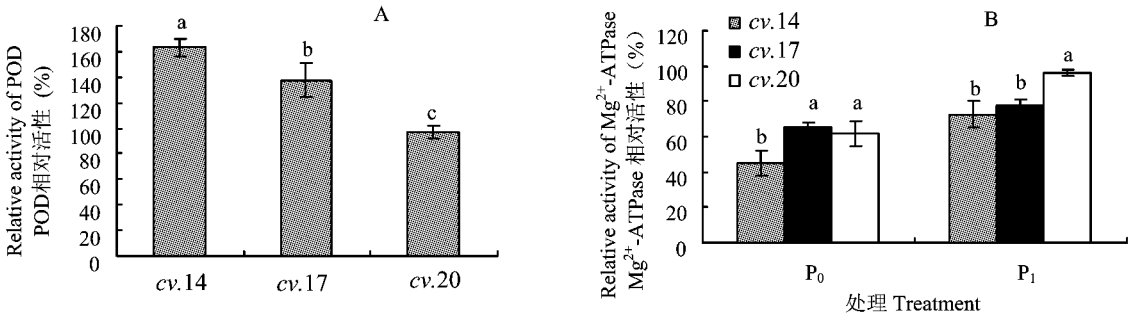

图 2 低磷胁迫对甜菜过氧化物酶活性(A, P_1)和 Mg^{2+}-ATPase 活性(B)相对值的影响

Fig. 2 Effect of Pi deficiency on the relative value of POD (A,P_1) and Mg^{2+}-ATPase(B) activity in different sugar beet genotypes.

[注(Note):柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平 Different letters above the bars mean significant between varieties at 5% level.]

2.4　低磷处理对不同基因型甜菜脯氨酸含量的影响

脯氨酸是作物体内氮代谢的中间产物,当作物生长异常,氮代谢受阻后,体内的脯氨酸含量会积累;但过高或积累时间过长,会影响植株的正常生长和发育。不同磷胁迫处理对甜菜体内的脯氨酸含量的影响各异,胁迫时间较短(P_0),各品种均有明显升高,其中品 14 和品 17 达到了显著水平。随着胁迫时间的延长(P_1),甜菜逐渐适应环境,脯氨酸的含量大幅回落,与 P_0 比,3 个品种均达显著水平(表 2)。参试 3 个品种脯氨酸相对值表明(图 3),低磷胁迫对甜菜脯氨酸含量影响因品种而异。其中,品 20 无论在 P_0 还是在 P_1 时的脯氨酸相对值都显著地低于品 14 和品 17,而后两者间差异不显著。说明磷胁迫对品 20 的氮代谢阻碍较小,体内脯氨酸积累较少。

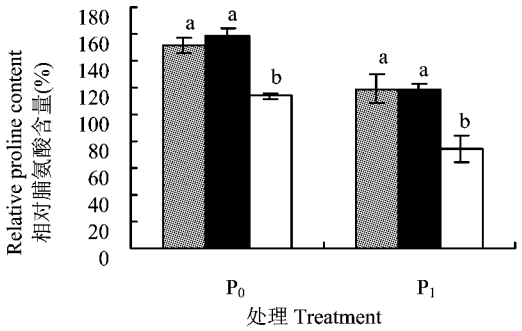

图 3　低磷胁迫对甜菜脯氨酸含量相对值的影响

Fig. 3　Effects of Pi deficiency on relative value of proline in different sugar beet genotypes

[注(Note): 柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平 Different letters above the bars mean significant between varieties at 5% level.]

2.5　低磷处理对不同基因型甜菜 CaM 含量的影响

CaM 是信号传导系统的重要组成部分,其含量变化表明了植物对外界环境刺激的应答。CaM 的实测值表明(表 2),在 2 种低磷胁迫条件下,品 14 的含量均有一定程度的降低,而品 20 和品 17 均有大幅增加,并都达到了显著水平。低磷胁迫对甜菜 CaM 含量的影响程度存在明显的生物多样性特点。比较 CaM 相对值可见(图 4),在 2 种低磷条件下,CaM 相对值从大到小依次均为品 20 > 品 17 > 品 14; 特别是 P_1 处理,3 个品种间的差异达到了显著水平。说明在磷胁迫条件下,品 20 体内的信号传递功能增加最强,自身能较迅速地对磷胁迫做出抗性应答,以适应逆境,降低磷胁迫对自身生长的影响; 品 17 的信号传递功能处于中间,对磷胁迫能做出一定程度的抗性应答; 品 14 的信号传递功能最弱,不能对逆境进行有效的抗性反应,这一结果与 3 个品种的抗低磷胁迫能力完全一致。

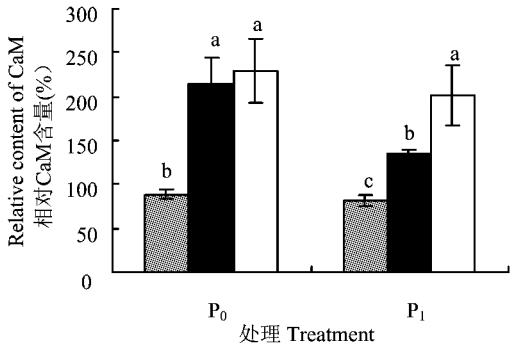

图 4　低磷胁迫对甜菜 CaM 含量相对值的影响

Fig. 4　The effect of Pi deficiency on the relative value of CaM in different sugar beet genotypes.

[注(Note): 柱上不同字母表示品种间差异达 5% 显著水平 Different letters above the bars mean significant between varieties at 5% level.]

3　讨论

植物器官衰老过程中或在逆境条件下,往往发生膜脂过氧化作用,细胞内活性氧产生与消除之间的平衡遭到破坏,积累起来的活性氧就会对细胞产生伤害[8]。植物体内的活性氧可以通过多部位和多途径产生,它们具有很强的与细胞内成分反应的能力,能够直接或间接启动膜脂的过氧化作用。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的最终分解产物,其含量可以反映植物遭受逆境伤害的程度。本研究表明(表 2,图 1A),低磷胁迫使不同基因型甜菜叶片 MDA 含量发生不同程度的变化,其中对低磷较敏感的品 14 和品 17 MDA 含量均有显著增加,而抗磷胁迫较强的品 20 MDA 保持不变(胁迫期较短)或显著下降(长期胁迫)。在玉米上的研究得出,低磷胁迫下抗性强的品种叶片中丙二醛含量较高,叶片的膜脂过氧化作用较强,但其脂膜有较强的损伤修复能力[3]。与此相反,甜菜在低磷胁迫时,抗性强的品种 MDA 含量下降,膜脂过氧化作用并没有增强,不可能存在自身脂膜损伤修复的问题,两种作物在膜稳定性方面的抗性机理是不同的。对甜菜而言,抗磷胁迫能力强的品种,在低磷胁迫时可能体内活性氧积累没有增加或是较少。这可从不同抗性品种甜菜的 MDA 含量和 POD 活性的结果得到证明(表 1)。

刘惠等[31]对不同磷营养油菜根膜透性与磷外

渗透率的差异研究表明,根中总电解质的量和根膜透性越大,磷的外渗率就越大。缺磷处理的膜透性低于有磷处理,可能是油菜对缺磷的一种适应机理。本研究中磷胁迫处理后的品20的质膜受热伤害率显著降低,说明低磷改善了其抗热能力,可能是由于缺磷会引起品20叶片细胞膜质增厚,细胞间隙变小,热伤害时细胞内电解质外渗较少,质膜透性小,从而具有较好的抵抗外界逆境的能力。而品14和品17在磷胁迫条件下伤害率较大,膜透性增加,可能与二者的质膜结构并没有适应低磷胁迫而发生改变,细胞间隙相对较大,受到外界刺激后极易发生变化,耐低磷性较差,抗热性较差有关。

Mg^{2+}-ATPase活性的高低在较大程度上受到叶绿体Pi浓度的调节[32]。本试验表明,在较短期磷胁迫条件下,3个品种的Mg^{2+}-ATPase均有显著下降,随着胁迫时间的延长,品14和品17仍有较大幅度的下降,而品20逐渐恢复到正常磷营养的水平(图2B),因而在磷等营养元素的跨膜运输上会和正常磷营养的细胞膜一样有效,使其叶绿体类囊体膜的结构和功能受到低磷胁迫的影响相对较小,这是品20具有较高抗磷胁迫能力的一个重要原因。

逆境胁迫条件下,脯氨酸合成的增加和降解的减少会导致植物体内脯氨酸大量累积,植物通过提高体内脯氨酸的含量调节渗透平衡,从而保护细胞的结构。低磷胁迫导致玉米游离脯氨酸含量增加[3]。本研究中,较短期的磷胁迫使品20的脯氨酸含量略有增加,长期低磷胁迫条件下品20的脯氨酸含量降低,可能是由于品20在低磷胁迫初期需要脯氨酸含量增加以维持体内的渗透平衡,长期的低磷胁迫可能使品20通过对自身代谢的调节来适应这种胁迫作用,因而不需要脯氨酸的大量累积。品14和品17则由于很难适应低磷环境,因而在较短期或长期低磷条件下,均需较多的脯氨酸以维系体内的渗透平衡,表现为脯氨酸含量的明显增加。

CaM作为细胞内主要的Ca^{2+}受体蛋白在介导Ca^{2+}信号传导途径中发挥重要作用,并通过与下游靶蛋白结合或调节靶蛋白酶的活性来完成其生物学功能;许多环境刺激与钙-钙调素系统有关。拟南芥在一系列无害的刺激下,会表达*TCH*基因,这类基因可以编码CaM及CaM相关蛋白[33]。热激促进植物细胞中[Ca^{2+}]提高的同时,也增加了细胞中CaM的浓度,热激会使小麦幼苗中CaM浓度增加[34]。水分胁迫会引起小麦幼苗CaM含量增加,而且CaM含量对水分胁迫信号较为敏感[35]。本试验中,低磷胁迫时抗低磷胁迫能力强的品20的CaM含量增幅最大,其次是抗低磷胁迫中等的品17,两者的增幅均达到显著,这一点与以往的研究结果一致;但对低磷胁迫敏感的品14变化不明显。这进一步证明,不同基因型甜菜在抗低磷胁迫能力上的差异正是由于体内Ca^{2+}受体蛋白的CaM含量不同,对逆境胁迫信号传递功能各异所致。

低磷胁迫时间对甜菜含磷量、生物产量和抗性生理性状的影响程度和品种间的反应各异。其中,含磷量和生物产量均随磷胁迫时间的延长而大幅下降,降幅从大到小依次为品14 > 品17 > 品20(表1)。丙二醛含量、质膜伤害率在品种间的差异随胁迫时间的延长变得更加明显(图1)。3个品种的Mg^{2+}-ATP酶活性在较短期磷胁迫时降幅均较大,随着胁迫时间延长,均有显著增加,与此相反,脯氨酸含量随磷胁迫时间延长,3个品种均有显著下降(表2),说明甜菜体内的酶和氮代谢自修复能力逐渐增强。不同基因型甜菜CaM含量对磷胁迫时间长短反应各异,随着胁迫时间的延长,品14CaM含量相对值始终处于较低水平,品17下降了72个百分点,而品20变化不显著,始终处于最高水平(图4),这可能是品20在两种磷胁迫处理时间均具有最高抗性的原因之一。

参考文献:

[1] 李锋,李木英,潘晓华,朱安繁. 不同水稻品种幼苗适应低磷胁迫的根系生理生化特性[J]. 中国水稻科学,2004,18(1):48-52.
Li F, Li M Y, Pan X H, Zhu A F. Biochemical and physiological characteristics in seedlings roots of different rice cultivars under low-phosphorus stress[J]. Chin. J. Rice Sci., 2004, 18(1): 48-52.

[2] 李慧明,高志强,张永清,苗果园. 不同基因型春小麦根系对低磷胁迫的生物学响应[J]. 山西农业大学学报,2006,26(2):138-140.
Li H M, Gao Z Q, Zhang Y Q, Miao G Y. The biological response of root system of different genotypes spring wheat to low phosphorus stress[J]. J. Shanxi Agric. Univ., 2006, 26(2): 138-140.

[3] 梁秀兰,林英春,年海,解丽霞. 低磷胁迫对不同基因型玉米主要生理生化特性的影响[J]. 作物学报,2005,31(5):667-669.
Liang X L, Lin Y C, Nian H, Xie L X. The effect of low phosphorus stress on main physiological traits of different maize genotypes[J]. Acta Agron. Sin., 2005, 31(5): 667-669.

[4] Ghaoonia T S, Asmar F, Giese H *et al*. Root released organic acids and phosphorus uptake of two barley cultivars in laboratory

and field experiments[J]. Eur. J. Agron., 2000, 12: 281-289.

[5] Borkert C M, Barber S A. Effect of supplying P to a portion of the soybean root system on root growth and P uptake kinetics[J]. J. Plant Nutr., 1983, 6: 685-910.

[6] Li M G. Distribution of exudates of lupin roots in the rhizosphere under phosphorus deficiency condition[J]. Plant Nutr., 1997, 43(1): 273.

[7] Newmen E I, Andrews R E. Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density[J]. Plant Soil, 1973, 38: 49-69.

[8] 李海波,夏铭,吴平. 低磷胁迫对水稻苗期侧根生长及养分吸收的影响[J]. 植物学报,2001,43(11): 1154-1160.
Li H B, Xia M, Wu P. Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption[J]. Acta Bot. Sin., 2001,43(11): 1154-1160.

[9] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: a review[J]. Plant Soil, 2001, 237: 173-195.

[10] Rengel Z. Genetic control of root exudation[J]. Plant Soil, 2002, 245: 59-70.

[11] 潘晓华,刘水英,李锋,李木英. 低磷胁迫对不同水稻品种幼苗光合作用的影响[J]. 作物学报,2003,25(5): 770-774.
Pan X H, Liu S Y, Li F, Li M Y. Effect of low phosphorus stress on leaf photosynthesis in the seedlings of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. Acta Agron. Sin., 2003, 25(5): 770-774.

[12] 周建朝,奚红光. 不同基因型甜菜根形态解剖学研究[J]. 中国甜菜糖业,2006,193(4): 2-5.
Zhou J C, Xi H G. Studies on root morphologic and anatomic properties of different sugarbeet genotypes[J]. China Beet Sugar, 2006, 193(4): 2-5.

[13] Rao M, Abadia J, Terry N. The role of orthophosphate in the regulation of photosynthesis in vivo[A]. Biggins J (ed.). Progress in photosynthesis research, vol.3[C]. The Hague: martinmas nihoff/Dr. Junk W. Publishers, 1987. 325-327.

[14] Rao M, Arulanantham R, Terry N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet Ⅱ. Diurnal changes in sugar phosphates, adenylates, and nicotinamide nucleotides[J]. Plant Physiol., 1989, 90: 820-826.

[15] Rao M, Abadia J, Terry N. Leaf phosphate status, and its effects on photosynthetic carbon partitioning and export in sugar beet [A]. Biggins J (ed.). Progress in photosynthesis research, vol.3[C]. The Hague: martinmas nihoff/Dr. Junk W. Publishers, 1987. 571-574.

[16] Terry N, Ulrich A. Effects of phosphorus deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet[J]. Plant Physiol., 1973, 51: 43-47.

[17] Abadia J, Rao M, Terry N. Changes in leaf phosphate status have only small effects on the photochemical apparatus of sugar beet leaves[J]. Plant Sci., 1987, 50: 49-55.

[18] 周建朝,范晶,王孝纯,等. 磷胁迫下不同基因型甜菜的光合特征[J]. 植物营养与肥料学报,2009,15(4): 910-916.
Zhou J C, Fan J, Wang X C *et al*. Effects of phosphorus deficiency on photosynthetic properties of different sugarbeet genotypes[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2009, 15(4): 910-916.

[19] 周建朝,於丽华,王孝纯. 无机磷形态对甜菜生长和磷吸收的效应[J]. 中国糖料,2007,(4): 1-5.
Zhou J C, Yu L H, Wang X C. Effects of Pi form on the growth and P uptake by sugarbeet[J]. Sugar Crops China, 2007, (4): 1-5.

[20] 陈锐. 低磷胁迫条件下不同类型甜菜品种吸磷能力的研究[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文,2006.
Chen R. Studies on phosphorus uptake ability of different sugar beet cultivars under phosphorus deficiency[D]. Beijing: MS thesis of Chinese Academy of Agricultural Science, 2006.

[21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社,2003. 164-263.
Li H S. The mechanism and technology of plant physiological and biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2003. 164-263.

[22] 中国科学院上海植物生理研究所,上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 科学出版社,1999. 264-265.
Institute of Shanghai Plant Physiology of CAS, Society of Shanghai Plant Physiology. Experiment guide of modern plant physiology[M]. Beijing: Science Press, 1999. 264-265.

[23] 武淑萍,张学勤,王建平,王友爱. 检测钙调素的 NAD 激酶法[J]. 植物生理学通讯,1994,30(1): 37-39.
Wu S P, Zhang X Q, Wang J P, Wang Y A. NADK method for calmodulin[J]. Plant Physiol. Comm., 1994, 30(1): 37-39.

[24] 杨建昌,王志琴,朱庆森. 水稻品种的抗旱性及其生理特性的研究[J]. 中国农业科学,1995,28(5): 65-72.
Yang J C, Wang Z Q, Zhu Q S. Drought resistance and its physiological characteristics in rice varieties[J]. Sci. Agric. Sin., 1995, 28(5): 65-72.

[25] 陈万金,信迺诠. 中国北方旱地农业综合发展与对策[C]. 中国农业科技出版社,1994. 281-285.
Chen W J, Xin N Q. The agricultural comprehensive development and strategies of arable land in North China[C]. Beijing: China Agricultural Scientech Press, 1994. 281-285.

[26] 商闯,马春红,翟彩霞. 丙二醛(MDA)含量在玉米诱导抗病过程中的变化[J]. 华北农学报,2007,22(增刊): 29-32.
Shang C, Ma C H, Zhai C X. The changes of malondialdenyde content on course of the induced disease-resistance[J]. Acta Agric. Bor.-Sin., 2007, 22(Suppl.): 29-32.

[27] 朱雪竹,孔繁翔,宗良纲. 活性铝对小麦谷胱甘肽和丙二醛含量的影响[J]. 农村生态环境,2005,21(4): 58-62.
Zhu X Z, Kong F X, Zong L G. Activated aluminum and contents of glutathione and malondialdehyde in wheat[J]. Rur. Eco-Environ., 2005, 21(4): 58-62.

[28] 马翎健,李啸,宋喜悦,等. 两类小麦雄性不育系花粉发育中丙二醛含量及膜透性变化研究[J]. 中国农学通报,2006,22(5): 203-205.
Ma L J, Li X, Song X Y *et al*. The comparative investigation on

content of MDA and membrane permeability dismutase of 1B/1R and non-1B/1R wheat male sterile lines[J]. Chin. Agric. Sci. Bull., 2006,22(5): 203-205.

[29] 曹艳平,朱立新,贾克功. 叶水势、丙二醛含量及保护酶活性与桃砧木抗旱性的关系[J]. 北京农学院学报,2007,22(3): 7-11.
Cao Y P, Zhu L X, Jia K G. Relations among water potential, MDA, protective enzymes activities and drought-resistance of peach rootstocks[J]. J. Beijing Univ. Agric., 2007, 22(3): 7-11.

[30] 冯绪猛,罗时石,胡建伟,等. 农药对水稻叶片丙二醛及叶绿素含量的影响[J]. 核农学报,2003,17(6): 481-484.
Feng X M, Luo S S, Hu J W *et al*. Effect of pesticides on MDA and chlorophyll content of rice leaves[J]. Acta Agric. Nucl. Sin., 2003, 17(6): 481-484.

[31] 刘慧,刘景福,刘武定. 不同磷营养油菜品种根系形态及生理特性差异研究[J]. 植物营养与肥料学报,1999,5 (1): 40-45.
Liu H, Liu J F, Liu W D. Differences of root morphology and physiological characteristics between tow rape genotypes with different P efficiency[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 1999, 5 (1): 40-45.

[32] 符云鹏,杨燕,薛剑波. 低磷胁迫对晒红烟内源激素和根系活力的影响[J]. 中国农学通报,2005,21(6): 227-229.
Fu Y P, YangY, Xue J B. Influence under low P-deficient stress on endogenous hormone and root activities of dark sun-cured tobacco[J]. Chin. Agric. Sci. Bull., 2005, 21(6): 227-229.

[33] Braam J, Davis R W. Rain-, wind-, and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes[J]. Cell, 1990, 60: 357-367.

[34] 樊志和,周人纲,李晓芝,白娟. 钙-钙调素与小麦苗中热激蛋白的诱导[J]. 植物生理学报,2000,26 (4): 331-336.
Fan Z H, Zhou R G, Li X Z, Bai J. Calcium-calmodulin and the inducement of heat shock proteins in wheat seedling[J]. Acta Photophysiol. Sin., 2000, 26 (4): 331-336.

[35] 黄国存,崔四平,马春红,周洪显. 水分胁迫下小麦幼苗中CaM水平变化及其与SOD活性的关系[J]. 植物生理学通讯,1995,31 (5): 335-337.
Huang G C, Cui S P, Ma C H, Zhou H X. Change of CaM in seedling of wheat and relation to SOD activity under water stress [J]. Plant Physiol. Comm., 1995, 31 (5): 335-337.