

# 低磷胁迫下大豆根系的适应性研究进展

杨松花, 石贵阳, 王晶琴, 杨通黎, 马秀国, 陈竹\*

贵州大学农学院, 贵州 贵阳

收稿日期: 2021年10月20日; 录用日期: 2021年11月18日; 发布日期: 2021年11月26日

## 摘要

大豆是主要的粮食和经济作物, 作为油脂、蛋白质及保健活性物质的重要来源, 发展潜力巨大。根系是植物吸收土壤养分、水分的最主要器官, 养分和水分主要通过根系的直接截获或者通过质流、扩散到根表后被根系吸收。磷是作物生长发育不可缺少的营养元素, 但它在土壤中有效性是非常低的, 低磷胁迫是限制大豆产量最主要的因素之一。在磷亏缺的土壤中大豆根系会产生一系列适应性的变化, 选育适应低磷胁迫环境和高效吸收利用土壤中有限的有效磷的大豆品种已经成为当前的研究热点, 本文分别从低磷胁迫环境下, 大豆根系的形态改变、根系生理生化的适应性变化和响应低磷的分子研究进展进行了初步概述, 对大豆耐低磷品种的高效选育进行了展望, 以期为我国大豆耐低磷品种高效的遗传育种研究提供参考。

## 关键词

低磷胁迫, 大豆, 根系, 适应性, 分子调控

# Research Progress on Adaptability of Soybean Roots under Low Phosphorus Stress

Songhua Yang, Guiyang Shi, Jingqin Wang, Tongli Yang, Xiuguo Ma, Zhu Chen\*

College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang Guizhou

Received: Oct. 20<sup>th</sup>, 2021; accepted: Nov. 18<sup>th</sup>, 2021; published: Nov. 26<sup>th</sup>, 2021

## Abstract

Soybean is the main food and economic crop, and as an important source of oil, protein and health

\*通讯作者。

文章引用: 杨松花, 石贵阳, 王晶琴, 杨通黎, 马秀国, 陈竹. 低磷胁迫下大豆根系的适应性研究进展[J]. 植物学研究, 2021, 10(6): 797-808. DOI: 10.12677/br.2021.106099

active substances, it has great development potential. Root system is the most important organ for plants to absorb soil nutrients and water. Nutrients and water are mainly absorbed by root system after being intercepted directly by root system or diffused to root surface through mass flow. Phosphorus is an indispensable nutrient for crop growth and development, but its availability in soil is very low. Low phosphorus stress is one of the most important factors limiting soybean yield. In the phosphorus-deficient soil, soybean root system will produce a series of adaptive changes. Breeding soybean varieties that adapt to low phosphorus stress environment and efficiently absorb and utilize the limited available phosphorus in soil has become the current research hotspot. The adaptive changes of root physiology and biochemistry and the molecular research progress in response to low phosphorus were summarized, and the high-efficiency breeding of soybean varieties with low phosphorus tolerance has been prospected, so as to provide a reference for the high-efficiency genetic breeding of soybean varieties with low phosphorus tolerance in China.

## Keywords

Low Phosphorus Stress, Soybean, Root System, Adaptability, Molecular Regulation

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)富含蛋白质和油脂,是供给粮食和动物饲料的重要农作物之一,属于喜磷作物,一般种植在热带、亚热带和温带地区。土壤缺磷是制约大豆单产的主要营养因素[1],我国土壤中虽然全磷含量较高,但速效磷含量较低[2]。增加磷肥的施用量是缓解土壤缺磷与作物生长矛盾的传统方法,但磷在土壤中被固定住,不仅降低了磷肥的利用率,还增加了农业成本[3],不能有效解决作物缺磷问题。另外,磷肥被淋洗进入水体后,易造成环境污染[4],加重环境污染负担。

低磷胁迫会抑制大豆根瘤的生长,降低大豆的固氮能力[5],从而影响大豆生长和产量,因此挖掘大豆自身活化和利用土壤磷的潜力,选育在不施或少施磷肥的情况下仍能获得优质高产的磷高效大豆品种,或者在大豆种植中进行适宜的生态调控,对我国经济、农业、环境的可持续发展具有重要的意义。大豆适应低磷胁迫的途径如图 1, 本文通过综述磷亏缺条件下,大豆根系的形态变化、低磷胁迫对大豆根系生理的影响和分子研究进展, 以期为我国大豆耐低磷品种高效的遗传育种研究提供参考,更好地实现环境友好型农业生产。

## 2. 大豆根系的形态变化

根系是大豆吸收土壤中养分、水分的最主要和直接的器官,提高大豆磷吸收利用效率重点在于提高根系对土壤磷的吸收效率。植物根系寻找和吸收磷的能力主要依赖于其形态学和生理特征[6],其在土壤中合理的分布,即理想根构型的建成,为植物高效吸收土壤中的有效磷奠定了基础[7]。低磷胁迫下,根系构型的改变能够增加根系吸收土壤磷的面积,从而改善对磷的吸收[8] [9] [10]。不定根的形成、根毛密度和长度的增加、侧根的形成和数量的增加都会扩大根系的吸收范围,缩短磷离子向植物根系的扩散距离。这些根系形态参数的变化有利于根系向营养丰富的表层土的分布和表层土对磷的吸收,以适应低磷胁迫[11]。王树起等的研究表明,低磷胁迫促进了大豆根系的生长,根长、根表面积和根体积均比正常供磷条件下增加[12],缺磷还会诱导根毛长度和密度增加,根分枝增多[13]。在低磷胁迫条件下,磷高

效大豆品种往往表现为主根伸长，侧根数、根毛密度和根毛长度增加，根变细，但主根伸长区的分化和初生根伸长受到抑制[14]。根干重和根冠比的增加促进了大豆根系的伸长，这是植物适应低磷条件的一个重要特征，植物通过提高根冠比增加根系生物量，有利于大豆根系对水分和养分的吸收利用[15]。感受到低磷信号后，根系将信号传导至植物体内，大豆做出相应的改变，侧根密度增加，主根长度减少，形成“伞状”浅根，因为大部分土壤磷积累在表层。在这种环境下，大豆根系的形态结构将朝着有利于植物获取更多磷的方向变化，这主要体现在根系能接触到更多的土壤磷[16]。

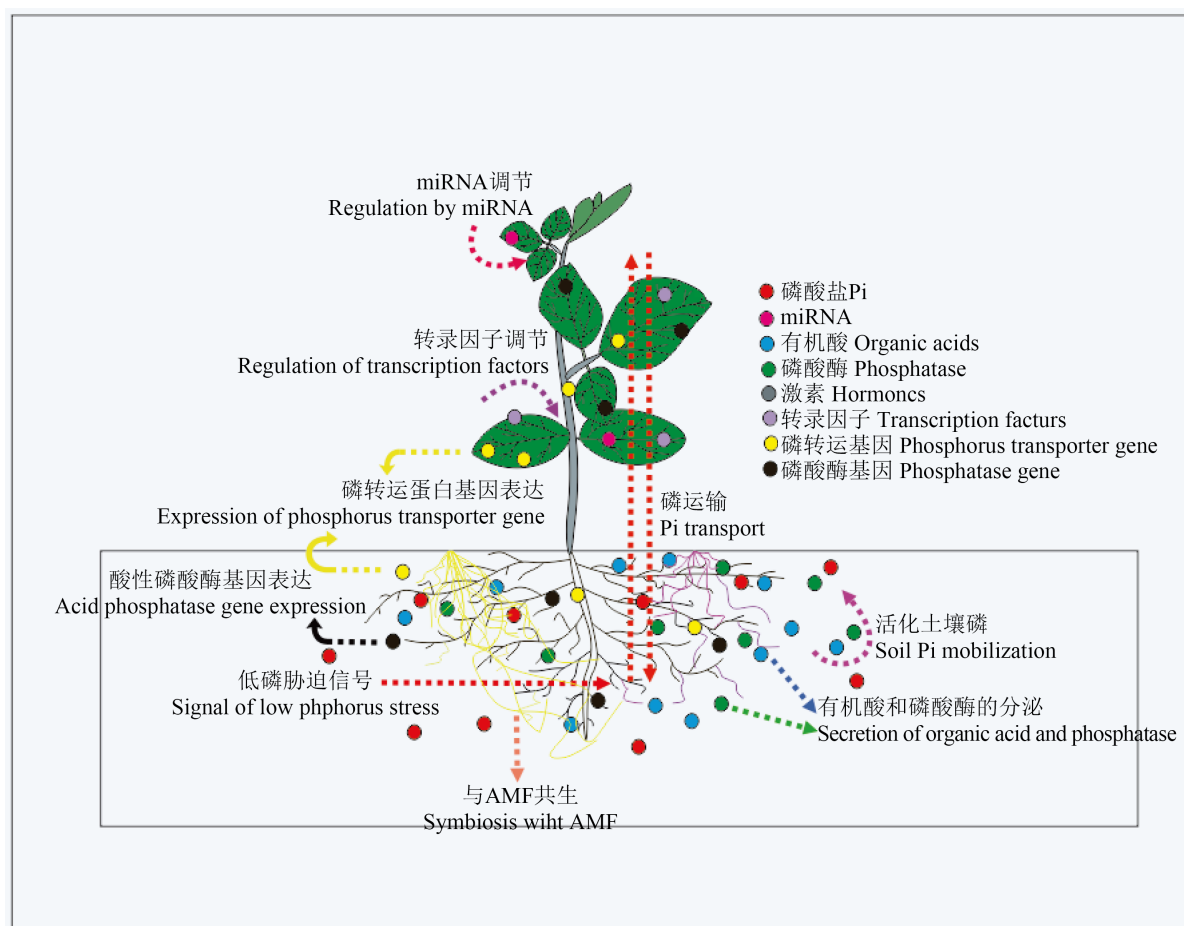


Figure 1. The mechanism of soybean adaptation to low phosphorus stress

图 1. 大豆适应低磷胁迫的机制

大豆根系形态构型的变化显著地增加了根系与土壤中磷的接触面积，从而增加了植物对磷的吸收利用。

### 3. 低磷胁迫对大豆根系生理生化的影响

受到养分胁迫时，植物会通过改变自身代谢来维持营养需求，在低磷胁迫下，大豆在不同生长周期的响应机制是不同的，主要通过增加相关分泌物的分泌量和活性以及与 AM 菌根的共生作用来提高土壤中有效磷的浓度和大豆吸收磷的能力。在低磷条件下，大豆主要靠分泌有机酸和酸性磷酸酶来活化土壤中难溶性磷，不同基因型大豆的有机酸和酸性磷酸酶分泌能力都存在遗传多样性且与磷吸收效率及产量有关[17]。

### 3.1. 低磷胁迫下大豆根系分泌有机酸的变化

土壤总磷含量虽高,但主要以难溶态的形式存在,如铝磷、铁磷、钙磷等,难以被植物利用。有机酸进入根际不仅可以降低根际的 pH 值,还可以通过络合和还原反应从铝磷、铁磷、钙磷等固磷基质中释放磷,促进植物对磷的吸收[18]。有机酸合成后,大豆根系组织向土壤的分泌是一个具有选择性、逆电化梯度 and 耗能的主动过程。同时还受质膜  $H^+$ -ATP 酶活性的调节[19]。在正常供磷条件下,随着豆科植物的生长,根系分泌物中有机酸的释放呈增加趋势,释放高峰一般出现在营养生长期,与植物代谢高峰相一致,此时,植物体内的有机酸代谢旺盛,通过根系释放的有机酸量也会增加[20]。

在低磷条件下,大豆根系中 64%~75% 的代谢产物被分泌到根际土壤中[21]。不同基因型大豆的根系均能主动向外界环境分泌有机酸,柠檬酸、草酸、酒石酸和苹果酸是主要分泌的有机酸[22]。无论在水培还是在砂培条件下,不同水平的磷处理对大豆根系分泌有机酸均有显著的影响,缺磷胁迫条件下,不论是有机酸总量还是各有机酸组分的含量均显著高于正常供磷水平[23],这与申建波等的水培试验结果相似[19]。有机酸在豆科成熟排根组织中的积累及其和质子从胞液向根际的分泌过程,不仅诱导新陈代谢和根际 pH 值的变化,而且还充当着酸化解毒和防止过量柠檬酸在液泡积累的作用[24]。

### 3.2. 低磷胁迫下大豆根系分泌酸性磷酸酶的变化

磷亏缺时,大豆通过增加酸性磷酸酶、RNA 酶和氧化物歧化酶等酶的分泌量和活性,将土壤中难溶态的有机磷水解成可溶性的磷酸盐,从而提高了土壤中有效磷的浓度。其中,酸性磷酸酶是磷高效基因型作物品种选育常用的重要生化指标[25]。当土壤中的有机磷以铁磷的形式存在时,酸性磷酸酶活性最大,当土壤中的磷源为铝磷或是钙磷时,酸性磷酸酶对有机磷的溶解速度逐渐下降。刘渊等通过分析不同磷处理下的根尖酸性磷酸酶活性与植株磷利用率间的相关性,结果显示,低磷处理下,根尖酸性磷酸酶活性与磷利用率间存在极显著正相关[26]。磷亏缺条件下,酸性磷酸酶分泌的增加将难溶性磷水解为可溶性无机磷供大豆根系吸收利用[27],钟鹏等的研究结果也表明,低磷条件下,大豆植物体内酸性磷酸酶的活性呈上升趋势[28],且酸性磷酸酶低磷时的活性是适磷处理时活性的 1.3 倍[29],磷高效基因型品种的酸性磷酸酶渗出量明显高于低效基因型品种[30]。Tao 等的研究表明,在低磷条件下,磷高效基因型的有机酸分泌率和酸性磷酸酶活性均高于磷低效基因型[31]。

### 3.3. 磷亏缺条件下大豆与 AM 真菌共生

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungus, AMF)是自然界中分布极其广泛的一类土壤真菌,能与大部分农作物形成共生关系[32]。AMF 帮助寄主植物从土壤中吸收磷,植物提供其光合作用产物来帮助其生长发育[33],因此,植物与菌根真菌形成共生体系也是植物对低磷胁迫的一种重要的适应机制[34]。主要是 AM 真菌能溶解、活化和吸收土壤中的磷和锌等矿质营养,从而改善植物的矿质营养状况[35],尤其是磷的吸收[36],AMF 还能够提高植物在低温、干旱、水涝、土壤盐渍化、重金属污染和病虫害等逆境下的抗性[37]。

与植物的根系相比,AMF 的根外菌丝可以延伸到更远的区域,缩短养分在土壤中的扩散距离,可以延伸到更远的区域,缩短养分在土壤中的扩散距离。使其与土壤的接触面积远远超过普通植株的根毛与土壤的接触面积,从而提高了植物对矿质元素,尤其是磷元素的吸收利用[38]。菌根真菌促进植物生长的效应与菌根侵染改善植物磷营养密切相关,菌根植物吸收与利用磷的能力显著高于非菌根植物[39]。供磷不足的土壤环境中,接种菌根真菌可以提高玉米植株全磷含量以及籽粒中磷的积累量[40],促进小麦幼苗对土壤磷的吸收[41],显著增加番茄幼苗主根长和降低植株的根冠比及一级侧根长[42]。油松菌根化处理和不接种相比,显著提高植物根系总长度、投影面积、表面积、平均直径和分叉数[43]。

对豆科植物如紫云英[44]、紫花苜蓿[45] [46] [47]、菜豆[48]、小扁豆[49]和大豆[50]，同时接种根瘤菌和 AMF 与单接种根瘤菌相比，可以显著提高作物的生物量和氮、磷吸收量以及酸性磷酸酶活性，促进植株生长。低磷土壤大豆接种菌根真菌效果显著，增加植株对磷的吸收效率，且不同根构型大豆的菌根侵染率差异显著[51]。在大田条件下，外源接种 AM 真菌能显著提高大豆的根瘤数和根基土壤微生物的数量[52]。王硕等的研究发现，在玉米/大豆间作体系中，接种 AM 真菌增加了大豆的株高、生物量、地上部磷含量及根系磷吸收量[53]。

## 4. 大豆响应低磷胁迫的分子研究现状

植物在适应低磷胁迫过程中发生的一系列生理生化变化是植物感应和响应低磷胁迫的信号，这些适应性变化是调控磷缺乏时植物体内特异性相关基因共同表达的结果。

### 4.1. 大豆响应低磷胁迫的相关基因

目前与磷高效相关基因主要包含六类，包括磷转运蛋白基因、转录因子基因、植酸与磷酸酶基因、根系及其分泌物相关基因、核糖核酸酶基因和其他类型的植物磷效率基因[54]。其中，大豆的磷转运蛋白基因研究较为广泛，近年来，转录因子基因和磷酸酶基因也越来越多。

#### 4.1.1. 磷转运蛋白基因

大豆对磷素的吸收是通过磷酸盐转运蛋白介导的，可将大豆磷转运蛋白划分为 *Pht1*、*Pht2*、*Pht3*、*Pho1* 和 *Pho2* 五大家族[55]，*Pht1* 家族负责从土壤中摄取磷到植物中[56] [57]，*Pht2* 家族通过介导叶绿体对磷的摄取影响植物光合作用[58] [59]，*Pht3* 家族负责线粒体中的磷转运[60]，*Pho1* 家族基因在大豆根部发挥磷转运的功能[61] [62]，低磷处理后大豆根系 *Pho2* 基因被抑制[63]，具体的转运机制还未清楚。目前对 *Pht1* 的研究最为深入，*Pht1* 家族成员的结构与序列具有高度保守性[64]，在大豆 *Pht1* 家族中已确定的基因有 14 个(*GmPT1*~*GmPT14*)，他们对磷吸收和转运具有重要作用[65]，且 14 个 *Pht1* 的相似性为 48%~99% [66]。*GmPT1* 和 *GmPT2* 是低亲和磷酸盐转运体，这两个基因是轻微诱导表达可能参与植物体内磷的运输[67]。赵志豪的研究结果表明，在低磷条件下 *GmPT2*、*GmPT3*、*GmPT6* 在侧根和主根处都有表达，*GmPT5* 则主要在低磷条件下的主根表达[68]。*GmPT5* 和 *GmPT7* 协同调控大豆根瘤对磷的获取，影响大豆的根瘤数、花期、结荚数和产量[69]。于人杰[70]利用生物信息学及转录组数据分析得到了 57 个大豆基因，分析了 13 个目的基因在低磷干旱胁迫下的表达情况，并结合含磷量数据分析了基因表达水平与含磷量的相关性，从而进一步确定关键基因有 *GmPht1;1*、*GmPht1;7*、*GmPht4;7*、*GmPht4;8*、*GmPht4;10*、*GmPho1;4*、*GmPho1;5*、*GmPho1;7*。*GmPHO1;7* 的表达受低磷诱导并且主要在根部发挥功能[71]，近年来的研究证明了 *PHF1* 也是磷酸转运蛋白吸收和转运相关的基因[72]。

#### 4.1.2. 转录因子基因

转录水平的调控是当下研究最广泛，也是动植物中发现最主要的调控方式。在低磷胁迫时，参与低磷调控作物根系生长的转录因子有很多，例如 MYB 家族，目前在拟南芥[73]和在水稻[74] [75] [76] [77] 的研究较多，它们参与植物体内磷饥饿应答和根部结构的调节。吴冰[78]的研究结果表明，*GmPTF1* 具有促进低磷条件下转基因拟南芥根系生长的作用，而 *GmPHR1* 具有提高低磷条件下转基因拟南芥磷素利用效率的功能。通过 qRT-PCR 分析发现 *GmMYB48* 基因可以受到磷饥饿胁迫的诱导表达，是一个潜在的磷饥饿调控基因[79]。WRKY 家族转录因子在植物适应逆境胁迫中也起着重要的调控作用[80]。早在 2008 年，就有研究者发现 WRKY 家族的基因(*GmWRKY6*、*GmWRKY13*、*GmWRKY21*、*GmWRKY27* 和 *GmWRKY54*) 在植物防御反应和发育过程中起着多种作用，但是它们在非生物胁迫反应中的作用还不清楚[81]。近年来，

蛋白结构及功能预测表明 *WRKY31* 也是一类转录因子, 参与胁迫反应[82], *WRKY* 家族基因的作用也逐渐被熟知, *GmWRKY57B* [83]、*GmWRKY20* [84] [85]、*GmWRKY70* [86]、*GmWRKY47* 和 *GmWRKY58* [87] 基因在大豆根、茎、叶中均有表达, 在转基因植株中的过表达能够提高转基因植株的抗旱性。*GmWRKY21* 基因参与了对低温的胁迫应答, 进而提高了大豆的抗低温胁迫能力[88], 盐胁迫下, 大豆 *GmWRKY92*、*GmWRKY144* 和 *GmWRKY165* 基因表达的增加[89], 和 *GmWRKY111* 过表达[87], 均增强了大豆的耐盐性, *GmWRKY142* 基因与耐镉胁迫相关[90]。关于大豆响应低磷胁迫的研究发展速度也较快, 林国强[91]的研究报道, 在铝、低磷、盐等胁迫下, *GmWRKY* 表达均有不同程度的增加, 说明低磷胁迫下 *GmWRKY* 在大豆抗逆中可能发挥重要作用。接着发现了大豆磷饥饿诱导了相关基因 *GmSPX* 和 *GmWRKY75* 的表达[79], 随之 *GmWRKY75* 和 *GmWRKY6* 基因被证实是参与大豆响应低磷胁迫的重要转录因子[92], 缺磷和缺铁上调了 *GmWRKY7*、*GmWRKY8*、*GmWRKY13* 和 *GmWRKY15* 基因在叶片和根系的表达水平, 说明它们都是大豆根系内磷平衡的相关基因[93]。

#### 4.1.3. 磷酸酶基因

紫色酸性磷酸酶(purple acid phosphatase, PAP)广泛存在于植物、动物、微生物, 具有 5 个保守基序、7 个高度保守氨基酸残基和 1 个金属离子双核中心。Li [94]等利用已测序大豆基因组数据, 通过同源比对方法进行预测, 认为大豆基因组中可能存在 35 个紫色酸性磷酸酶基因。宋海娜[71]的研究发现, 磷饥饿下, *GmACP1* 基因过表达的转基因大豆根毛复合体株系在可溶性有机磷的营养液中生长, 根系的酸性磷酸酶活性, 干重、磷含量和根系磷的吸收效率均显著提高。经系统发育树分析显示 *GmPAP14* 与苜蓿 *MtPAP1* 及大豆 *GmPAP1* 具有同源性, 预测可能与植物磷素高效吸收利用有关[95]。*GmPAP4* 与植酸磷的吸收利用相关[96], *GmPAP4* 被证实其超表达能显著提高转基因拟南芥有机磷的利用效率[97]。孔佑宾[98]等获得大豆 *GmPAP4* 启动子, 通过不同组织 GUS 染色和不同磷环境 GUS 表达分析, 确定了该启动子主要在根部且受低磷信号诱导表达, 为诱导型启动子。赵莉莉[99]利用农杆菌介导转化技术将酸性磷酸酶 *GmPAP4*、转录因子 *AtPHR1* 转入大豆, 获得了 11 份转基因新种质, 结果转基因植株在植酸磷处理条件下根系和地上部的生长势明显优于野生型对照。耿昭等[100]在赵莉莉的基础上, 利用农杆菌介导与常规杂交技术进行双基因共转化, 获得了经 PCR 及 DNA 测序分析验证正确的转 *GmPHR1* 与 *GmPAP4* 双基因新材料“JD12-PHR1-PAP4”。*GmPAP21* 是一个新的响应大豆磷饥饿胁迫的紫色酸性磷酸酶, 其除了参与植物内部磷的再利用, 可能还参与大豆根瘤中的磷代谢, 菌根诱导表达的 *GmPAP33* 可能参与了菌根丛枝膜结构中的磷脂类物质的水解和磷的循环再利用[101]。徐金灵[102]提出低磷胁迫对大豆两个同源紫色酸性磷酸酶基因 *GmPAP8* 和 *GmPAP17* 的表达存在不同的调控模式。颜硕[103]证实了 *GmPAP17* 具有提高转基因植物根际周围植酸酶活性, 提高植酸磷利用效率的功能, 且课题组前期创制的转 *GmPAP14* 大豆新材料能够稳定遗传表达, 单株荚数、粒数、百粒重与生物重等性状较野生型显著提高。

## 4.2. 大豆适应低磷胁迫相关蛋白的研究

植物在生长发育过程中会遭遇各种胁迫, 常见的非生物胁迫如干旱、高温、低温和高盐等, 生物胁迫如病原菌侵染和虫害等。当感受到环境中的逆境信号后, 植物根系会通过信号转导将胁迫信号传到细胞内, 进而诱导细胞内抗逆相关蛋白的表达, 来调整自身的构型、形态和生理生态来适应不利环境。

蛋白组学的不断发展, 使植物逆境蛋白组学在研究植物的生长、发育、代谢等生理活动规律等方面越来越广泛。2010 年, 随着 Williams82 的基因组序列测定的完成, 标志着大豆的研究又上了一个层面, 分子水平研究在此基础上得到了快速发展[104]。蛋白组学技术在大豆研究领域得到了广泛的应用, 包括大豆种子[105]-[110]、叶片和花[111] [112] [113]、木质部[114]、根瘤[115]和根系[116] [117] [118] [119]

[120], 鉴定到的蛋白参与初级代谢、次级代谢、细胞结构、应激反应、核酸代谢、蛋白质合成、蛋白质折叠、代谢物转运和疾病/防御等生物功能和过程。

低磷胁迫使光合关键基因转录水平下降, 大豆叶片叶肉和叶绿体受到严重损伤, 检测到约有 55 个蛋白质点发生了变化, 诱导低磷反应基因和蛋白的表达[121]。Sha [122]等对大豆品种 BX10 在低磷和高磷条件下进行了蛋白质组学比较分析, 共有 61 个独特的蛋白被鉴定为可能的磷缺乏反应蛋白, 这些蛋白质涉及碳水化合物代谢、蛋白质生物合成/加工、能量代谢、细胞过程、环境防御/相互作用、核苷酸代谢、信号转导、次生代谢等代谢相关过程, 其中参与能量代谢、细胞过程和蛋白质生物合成与加工的蛋白质在地上部和根部均上调, 而与碳水化合物代谢有关的蛋白质则下调。Vengavasi [123]等比较了不同基因型(高效基因型和低效基因型)的根系蛋白质组, 鉴定到 105 个差异蛋白, 蛋白质鉴定和注释表明, 差异蛋白参与了多种功能, 包括羧酸合成、碳水化合物、蛋白质和脂肪代谢, 在胁迫条件下, 不同代谢途径之间的交互作用使得大豆根系有更高的磷获取效率。

寻找大豆抗逆性相关蛋白对于了解大豆的抗逆性机制, 提高大豆的抗逆性具有重要意义, 这些研究为揭示大豆生长发育的本质提供了参考, 蛋白质组学技术的应用为我们寻找更有效的抗逆蛋白开辟了新的方向。

## 5. 展望

近年来对豆科植物适应低磷胁迫机制的研究越来越多, 选育高效吸收土壤中的磷素的高效品种种质的研究成为现在研究的热点。在研究中通常把根长、根表面积作为筛选磷高效基因型大豆的重要指标, 把根生物量作为辅助的筛选指标。但是分子生物学研究暗示: 根系形态构型、根系分泌物以及与菌根共生这三个策略并非单独调控, 而是以共享核心调控因子以及多重反馈机制协调的形式存在。大豆磷效应是由微效多基因控制的数量性状, 选育磷高效品种从跟根系形态、生理生化等考虑是欠缺的, 虽然在蛋白组上的研究有一点成效。但是在选育磷高效品种方面仍存在诸多挑战。

在磷亏缺的土壤中, 对大豆种植进行生态调控, 研究作物地下部互作对土壤磷的吸收利用具有重要意义。目前大多数研究都集中在大豆/玉米间作, 在低磷胁迫下大豆与其他作物的生态调控研究相对欠缺, 应给予重点关注。今后, 大豆蛋白质组学的研究将向宽领域、深层次发展, 在分子层面, 我们不仅要与表型组学、基因组学、代谢组学、转录组学等相关学科相结合, 还要深入亚细胞水平, 关注细胞器的相应功能和更多的微观结构, 这样不仅可以从多个角度全面解释大豆相关研究的分子机制, 而且更容易阐明相关问题的内在机制, 以期为培育出对土壤有机态磷利用效率高、能够更好地适应土壤低磷条件的大豆新品种提供依据。

## 基金项目

国家自然科学基金地区基金项目(31860115); 贵州大学培育项目(202108)。

## 参考文献

- [1] 徐青萍, 罗超云, 廖红, 严小龙, 年海. 大豆不同品种对磷胁迫反应的研究[J]. 大豆科学, 2003, 22(2): 108-114.
- [2] 李中阳. 我国典型土壤长期定位施肥下土壤无机磷的变化规律研究[D]: [硕士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007.
- [3] 任海红, 刘学义, 李贵全. 大豆耐低磷胁迫研究进展[J]. 分子植物育种, 2008, 6(2): 316-322.
- [4] 刘海旭, 吴俊江, 王金生, 鹿文成, 徐鹏飞, 张淑珍. 大豆耐低磷研究进展[J]. 大豆科学, 2017, 36(4): 639-644.
- [5] 王树起, 韩晓增, 乔云发, 等. 缺磷胁迫对大豆根瘤生长和结瘤固氮的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(6): 1000-1003.

- [6] Hinsinger, P. (2001) Bioavailability of Soil Inorganic P in the Rhizosphere as Affected by Root-Induced Chemical Changes: A Review. *Plant and Soil*, **237**, 173-195. <https://doi.org/10.1023/A:1013351617532>
- [7] 梁翠月, 廖红. 植物根系响应低磷胁迫的机理研究[J]. 生命科学, 2015, 27(3): 389-397.
- [8] Dorlodot, S., Forster, B., *et al.* (2007) Root System Architecture: Opportunities and Constraints for Genetic Improvement of Crops. *Trends in Plant Science*, **12**, 474-481. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.08.012>
- [9] Niu, Y.F., Chai, R.S., Jin, G.L., *et al.* (2013) Responses of Root Architecture Development to Low Phosphorus Availability: A Review. *Annals of Botany*, **112**, 391-408. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs285>
- [10] 严小龙. 植物根构型对缺磷的适应性变化[C]//青年学者论土壤与植物营养科学——第七届全国青年土壤暨第二届全国青年植物营养科学工作者学术讨论会论文集. 2000.
- [11] Liao, H., Rubio, G., Yan, X., *et al.* (2001) Effect of Phosphorus Availability on Basal Root Shallowness in Common Bean. *Plant and Soil*, **232**, 69-79. <https://doi.org/10.1023/A:1010381919003>
- [12] 王树起, 韩晓增, 严君, 李晓慧, 乔云发. 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.
- [13] Vance, C.P., Uhde-Stone, C. and Allan, D.L. (2003) Phosphorus Acquisition and Use: Critical Adaptations by Plants for Securing a Nonrenewable Resource. *New Phytologist*, **157**, 423-447. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x>
- [14] Yao, F.N., Ru, S.C., Gu, L.J., *et al.* (2013) Responses of Root Architecture Development to Low Phosphorus Availability: A Review. *Annals of Botany*, **112**, 391-408. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs285>
- [15] 朱向明, 韩秉进. 不同供磷水平下苗期大豆根系形态特征及吸水特性[J]. 土壤与作物, 2014, 3(3): 112-116.
- [16] Egamberdieva, D., Jabborova, D., Wirth, S.J., *et al.* (2018) Interactive Effects of Nutrients and *Bradyrhizobium japonicum* on the Growth and Root Architecture of Soybean (*Glycine max* L.). *Frontiers in Microbiology*, **9**, 1000. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01000>
- [17] Shen, H., Yan, X., *et al.* (2002) Exudation of Organic Acids in Common Bean as Related to Mobilization of Aluminum- and Iron-Bound Phosphates. *Environmental and Experimental Botany*, **48**, 1-9. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00009-6](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00009-6)
- [18] Walker, T.S. (2003) Root Exudation and Rhizosphere Biology. *Plant Physiology*, **132**, 44-51. <https://doi.org/10.1104/pp.102.019661>
- [19] 申建波, 张福锁, 毛达如. 磷胁迫下大豆根分泌有机酸的动态变化[J]. 中国农业大学学报, 1998(S3): 44-48.
- [20] 田中民, 李春俭, 王晨, 赵紫娟. 缺磷白羽扇豆排根与非排根区根尖分泌有机酸的比较[J]. 植物生理学报, 2000, 26(4): 317-322.
- [21] Tawarayama, K., Horie, R., Shinano, T., *et al.* (2014) Metabolite Profiling of Soybean Root Exudates under Phosphorus Deficiency. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, **60**, 679-694. <https://doi.org/10.1080/00380768.2014.945390>
- [22] 张振海, 陈琰, 韩胜芳, 张孟臣, 王冬梅. 低磷胁迫对大豆根系生长特性及分泌 H<sup>+</sup> 和有机酸的影响[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(2): 135-140.
- [23] 王树起, 韩晓增, 乔云发, 严君, 李晓慧. 缺磷胁迫条件下大豆根系有机酸的分泌特性[J]. 大豆科学, 2009, 28(3): 409-414.
- [24] Langlade, N.B. (2002) A Physiological and Development of Cluster Roots in White Lupin (*Lupinus albus* L.). The University of Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland.
- [25] Song, J.Y. and Kaepler, S.M. (2001) Induction of Maize Acid Phosphatase Activities under Phosphorus Starvation. *Plant and Soil*, **237**, 109-115. <https://doi.org/10.1023/A:1013329430212>
- [26] 刘渊, 李喜焕, 张彩英. 大豆酸性磷酸酶活性变化及磷高效基因型的筛选与相关分析[J]. 华北农学报, 2013, 28(3): 145-151.
- [27] 丁洪, 李生秀, 郭庆元, 张学江, 徐巧珍. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关研究[J]. 植物营养与肥料报, 1997(2): 123-128.
- [28] 钟鹏, 吴俊江, 刘丽君, 林蔚刚, 董德建, 王建丽. 低磷和干旱胁迫对不同基因型大豆光合生理特性的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 806-810.
- [29] 高彬, 曹翠玲, 李涛. 乙烯对低磷胁迫下大豆根形态和生理特性的影响[J]. 大豆科学, 2012, 31(1): 58-63.
- [30] Yan, X., Hong, L., Beebe, S.E., *et al.* (2004) QTL Mapping of Root Hair and Acid Exudation Traits and Their Relationship to Phosphorus Uptake in Common Bean. *Plant & Soil*, **265**, 17-29. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-0693-1>
- [31] Zhou, T., Du, Y., Ahmed, S., Liu, T., Ren, M., Liu, W. and Yang, W. (2016) Genotypic Differences in Phosphorus Efficiency and the Performance of Physiological Characteristics in Response to Low Phosphorus Stress of Soybean in



- Southwest of China. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article No. 1776. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01776>
- [32] Brundrett, M. and Tedersoo, L. (2019) Misdiagnosis of Mycorrhizas and Inappropriate Recycling of Data Can Lead to False Conclusions. *New Phytologist*, **221**, 18-24. <https://doi.org/10.1111/nph.15440>
- [33] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001.
- [34] Jez, J.M., Lee, S.G. and Sherp, A.M. (2016) The Next Green Movement: Plant Biology for the Environment and Sustainability. *Science*, **353**, 1241-1244. <https://doi.org/10.1126/science.aag1698>
- [35] 董昌金. 根瘤菌与 AM 真菌双接种对大豆植株生长的影响[J]. 湖北农业科学, 2004(5): 41-43.
- [36] Abbaspour, H., Saeidi-Sar, S., Afshari, H., et al. (2012) Tolerance of Mycorrhiza Infected Pistachio (*Pistacia vera*) Seedling to Drought Stress under Glasshouse Conditions. *Journal of Plant Physiology*, **169**, 704-709. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.014>
- [37] 谌诺君, 李辉, 赵子豪, 杨春雪. 丛枝菌根真菌提高植物抗逆性研究进展[J]. 河南农业科学, 2014, 43(10): 1-5.
- [38] 李大荣, 杨文港, 向嘉. 丛枝菌根对植物营养元素吸收及生长影响的研究进展[J]. 南方农业, 2018, 12(27): 143-145.
- [39] 郭艳娥, 李芳, 李应德, 段廷玉. AM 真菌促进植物吸收利用磷元素的机制[J]. 草业科学, 2016, 33(12): 2379-2390.
- [40] Calderon-Vazquez, C., Ibarra-Laclette, E., Caballero-Perez, J., et al. (2008) Transcript Profiling of *Zea mays* Roots Reveals Gene Responses to Phosphate Deficiency at the Plant- and Species-Specific Levels. *Journal of Experimental Botany*, **59**, 2479-2497. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern115>
- [41] Glassop, D., Smith, S.E. and Smith, F.W. (2005) Cereal Phosphate Transporters Associated with the Mycorrhizal Pathway of Phosphate Uptake into Roots. *Planta*, **222**, 688-698. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0015-0>
- [42] 江夏, 陈伟立, 徐春香, 朱红惠, 姚青. 丛枝菌根真菌和磷水平对番茄幼苗侧根形成的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1186-1192.
- [43] 祁金玉, 邓继峰, 尹大川, 蔡立新, 刘冬萍, 张丽丽, 林梅. 外生菌根菌对油松幼苗抗氧化酶活性及根系构型的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(8): 2826-2832. <https://doi.org/10.5846/stxb201805091027>
- [44] Dong, C. and Zhao, B. (2004) Interaction between AM Fungi and Rhizobium and Effects of Flavonoids on It. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **15**, 1585-1588.
- [45] Li, Y. and Yuan, L. (2020) Effects of Rhizobia and Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Nodulation, Yield and Quality of *Medicago sativa*. *Acta Pedologica Sinica*, **57**, 1292-1298.
- [46] Tian, C., Li, Q., Xu, Q.-F., et al. (2020) Effects of AMF and Rhizobium Inoculation on the Nitrogen and Phosphorus of Alfalfa and Soil in Mining Areas. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, **48**, 580-583, 587.
- [47] Ashrafi, E., Zahedi, M. and Razmjoo, J. (2014) Co-Inoculations of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Rhizobia under Salinity in Alfalfa. *Soil Science and Plant Nutrition*, **60**, 619-629. <https://doi.org/10.1080/00380768.2014.936037>
- [48] 刘圆圆, 赵乾旭, 邓曦, 王豹, 张乃明, 宗庆富, 夏运生. 土著 AMF 与氮形态对辣椒|菜豆间作系统植株氮利用及其影响因素研究[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(2): 245-254.
- [49] Xavier, L. and Germida, J.J. (2002) Response of Lentil under Controlled Conditions to Co-Inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Rhizobia Varying in Efficacy. *Soil Biology & Biochemistry*, **34**, 181-188. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00165-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00165-1)
- [50] 丁效东, 张林, 李淑仪, 冯固. 丛枝菌根真菌与根瘤菌接种对大豆根瘤分布及磷素吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(3): 662-669.
- [51] 刘灵, 廖红, 王秀荣, 等. 丛枝菌根对大豆磷效率的影响及其与根构型的相互关系[C]//中国植物生理学会. 2007 中国植物生理学会全国学术会议论文集. 2007.
- [52] 程蛟. 田间接种 AM 真菌对大豆生长效应的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2012.
- [53] 王硕, 张仕颖, 史静, 谷林静, 张乃明, 柳斌, 夏运生. 丛枝菌根真菌与间作对滇池流域红壤上大豆生长及磷累积的影响[J]. 作物杂志, 2015(6): 106-111.
- [54] 李喜焕, 常文锁, 张彩英. 提高植物磷营养效率(候选)基因研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(1): 83-97.
- [55] 张雪琦, 蔡柏岩. 大豆磷、硫转运蛋白研究进展[J]. 植物科学报, 2019, 37(6): 828-834.
- [56] 郑璐, 包媛媛, 张鑫臻, 杨明, 张新永. 植物磷转运蛋白基因的研究进展[J]. 生态环境学报, 2017, 26(2): 342-349.
- [57] 杨存义, 刘灵, 沈宏, 严小龙. 植物 *Pht1* 家族磷转运子的分子生物学研究进展[J]. 分子植物育种, 2006, 4(2): 153-159.

- [58] Ayadi, A., David, P., Arrighi, J.F., *et al.* (2015) Reducing the Genetic Redundancy of Arabidopsis *PHOSPHATE TRANSPORTER1* Transporters to Study Phosphate Uptake and Signaling. *Plant Physiology*, **167**, 1511-1526. <https://doi.org/10.1104/pp.114.252338>
- [59] Guo, C., Guo, L., Li, X., *et al.* (2014) TaPT2, a High-Affinity Phosphate Transporter Gene in Wheat (*Triticum aestivum* L.), Is Crucial in Plant Pi Uptake under Phosphorus Deprivation. *Acta Physiologiae Plantarum*, **36**, 1373-1384. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1516-x>
- [60] Jia, F., Wan, X., Wei, Z., *et al.* (2015) Overexpression of Mitochondrial Phosphate Transporter 3 Severely Hampers Plant Development through Regulating Mitochondrial Function in Arabidopsis. *PLoS ONE*, **10**, e0129717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129717>
- [61] He, L., Zhao, M., Wang, Y., Gai, J. and He, C. (2013) Phylogeny, Structural Evolution and Functional Diversification of the Plant *PHOSPHATE1* Gene Family: A Focus on *Glycine max*. *BMC Ecology and Evolution*, **13**, Article No. 103. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-103>
- [62] 刘丽薇, 付禹, 于人杰, 何旭, 杨雪, 杨美英. 大豆磷转运蛋白 *GmPHO1;7* 基因克隆、表达分析与功能的初步研究[J/OL]. 吉林农业大学学报, 1-11. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/22.1100.S.20210311.1455.004.html>, 2021-04-05.
- [63] 刘倩, 徐锋, 金紫薇, 等. 大豆 *miR399* 家族及其对低磷胁迫的响应[C]// 中国作物学会. 2013 全国植物生物学大会论文集. 2013.
- [64] 陈丽玉, 秦璐, 赵静, 廖红. 豆科植物 *Pht1* 磷转运蛋白家族基因的研究进展[J]. 大豆科学, 2015, 34(6): 1057-1065.
- [65] Rao, I.M., Miles, J.W., Beebe, S.E. and Horst, W.J. (2016) Root Adaptations to Soils with Low Fertility and Aluminium Toxicity. *Annals of Botany*, **118**, 593-605. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw073>
- [66] Qin, L., Guo, Y., Chen, L., *et al.* (2012) Functional Characterization of 14 *Pht1* Family Genes in Yeast and Their Expressions in Response to Nutrient Starvation in Soybean. *PLoS ONE*, **7**, e47726. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047726>
- [67] 武兆云. 大豆苗期耐低磷性状评价和低磷胁迫的分子机理初步研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [68] 林志豪. 大豆根部特异表达的磷转运子基因 *GmPT4* 的功能分析[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [69] 陈丽玉. 大豆磷转运蛋白基因 *GmPT5* 和 *GmPT7* 的功能分析及其翻译后调控[D]: [博士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- [70] 于人杰. 响应低磷干旱胁迫磷转运蛋白基因在大豆组织中的表达及功能分析[D]: [硕士学位论文]. 长春: 吉林农业大学, 2019.
- [71] 宋海娜. 大豆磷效率相关基因 *GmACP1* 和 *GmPht1;1* 的克隆与功能研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [72] 单玉姿. 大豆低磷胁迫差异表达基因挖掘及 *GmPHF1* 基因的克隆与转化[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- [73] 查蕾. *PHR1*、*WRKY75* 在拟南芥低磷应答中的功能差异研究[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中师范大学, 2020.
- [74] 孙丽超. 拟南芥 *PHL2* 和 *PHR1* 共同调控对低磷胁迫的转录响应[D]: [博士学位论文]. 北京: 清华大学, 2015.
- [75] 刘芳. 水稻中 *OsPHR2* 调控磷酸盐转运子 *OSPT2* 的分子和遗传分析[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [76] Liang, C., Wang, J., Jing, Z., *et al.* (2014) Control of Phosphate Homeostasis through Gene Regulation in Crops. *Current Opinion in Plant Biology*, **21**, 59-66. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.06.009>
- [77] Yang, W.T., Baek, D., Yun, D.J., *et al.* (2014) Overexpression of *OsMYB4P*, an *R2R3*-Type *MYB* Transcriptional Activator, Increases Phosphate Acquisition in Rice. *Plant Physiology & Biochemistry*, **80**, 259-267. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.024>
- [78] 吴冰. 大豆耐低磷转录因子 *GmPTF1* 与 *GmPHR1* 功能分析[D]: [硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2013.
- [79] 张璟曜. 大豆磷饥饿诱导相关基因 *GmSPX* 和 *GmWRKY75* 的功能研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [80] Bakshi, M. and Oelmüller, R. (2014) *WRKY* Transcription Factors: Jack of Many Trades in Plants. *Plant Signaling & Behavior*, **9**, e27700. <https://doi.org/10.4161/psb.27700>
- [81] Zhou, Q.Y., Tian, A.G., Zou, H.F., *et al.* (2008) Soybean *WRKY*-Type Transcription Factor Genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, Confer Differential Tolerance to Abiotic Stresses in Transgenic Arabidopsis Plants.

- Plant Biotechnology Journal*, **6**, 486-503. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2008.00336.x>
- [82] 孙晶, 盛碧涵, 韩英鹏, 赵雪, 王强, 孟宪新, 魏淑红, 李文滨. 大豆基因组 *WRKY31* 同源基因的生物信息学分析[J]. 大豆科学, 2014, 33(5): 642-647.
- [83] Zhang, L., Wang, X.P., Bi, Y.D., et al. (2008) Isolation and Functional Analysis of Transcription Factor *GmWRKY57B* from Soybean. *Chinese Science Bulletin*, **53**, 3538-3545. <https://doi.org/10.1007/s11434-008-0483-2>
- [84] 宁文峰. *GmWRKY20* 基因的表达特性及功能研究[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [85] 刘冬冬. 大豆 *GmWRKY20* 基因干涉及其表达研究[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [86] 胡兴旺. 农杆菌介导的 *GmWRKY70* 基因转化大豆的研究[D]: [硕士学位论文]. 金华: 浙江师范大学, 2016.
- [87] Song, H., Wang, P., Hou, L., et al. (2016) Global Analysis of WRKY Genes and Their Response to Dehydration and Salt Stress in Soybean. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00009>
- [88] 胡小丽. 农杆菌介导 *GmWRKY21* 基因转化大豆的研究[D]: [硕士学位论文]. 金华: 浙江师范大学, 2011.
- [89] Ali, Z. (2014) Over-Expression of *GmWRKY111* Enhances NaCl Tolerance of Salt-Sensitive Genotype of *Glycine max*. *International Journal of Agriculture and Biology*, **16**, 153-159.
- [90] Cai, Z., Xian, P., Wang, H., et al. (2020) Transcription Factor *GmWRKY142* Confers Cadmium Resistance by Up-Regulating the Cadmium Tolerance 1-Like Genes. *Frontiers in Plant Science*, **11**, 724. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00724>
- [91] 林国强, 陈志雄, 胡润芳, 张广庆, 滕振勇. 大豆防御应答相关 *WRKY* 转录因子的克隆与表达分析[J]. 福建农业学报, 2011, 26(1): 29-32.
- [92] 徐影. 大豆耐低磷相关转录因子和 *GmWRKY75* 和 *GmWRKY6* 的克隆及功能分析[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [93] 彭俊楚. 大豆 *GmWRKYs* 基因的克隆和功能研究[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [94] Li, C., Gui, S., Yang, T., Walk, T., Wang, X. and Liao, H. (2012) Identification of Soybean Purple Acid Phosphatase Genes and Their Expression Responses to Phosphorus Availability and Symbiosis. *Annals of Botany*, **109**, 275-285. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr246>
- [95] 孔佑宾, 宁英达, 刘渊, 李喜焕, 常文锁, 张彩英. 大豆紫色酸性磷酸酶 *GmPAP14* 克隆与生物信息学分析[J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(2): 7-11+24.
- [96] 孔佑宾. 大豆紫色酸性磷酸酶 *GmPAP4* 和 *GmPAP14* 克隆与功能研究[D]: [硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2012.
- [97] Kong, Y., Li, X., Ma, J., et al. (2014) *GmPAP4*, a Novel Purple Acid Phosphatase Gene Isolated from Soybean (*Glycine max*), Enhanced Extracellular Phytate Utilization in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*, **33**, 655-667. <https://doi.org/10.1007/s00299-014-1588-5>
- [98] 孔佑宾, 李喜焕, 张彩英. 大豆紫色酸性磷酸酶基因 *GmPAP4* 启动子结构与活性分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(3): 582-590.
- [99] 赵莉莉. 耐低磷 *GmPAP4* 与 *AtPHR1* 转化大豆及转基因新材料创制[D]: [硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2013.
- [100] 耿昭, 孔佑宾, 赵莉莉, 刘翠, 杜汇, 李喜焕, 张彩英. 大豆磷高效基因 *GmPHR1* 和 *GmPAP4* 共转化及新种质创制[J]. 作物杂志, 2016(3): 58-62.
- [101] 李成晨. 酸性磷酸酶参与微生物共生影响大豆磷利用的生理分子机制研究[D]: [博士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [102] 徐金灵. 低磷胁迫调控大豆磷平衡和酸性磷酸酶活性的生理和分子机制[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- [103] 颜硕. 大豆酸性磷酸酶 *GmPAP17* 功能分析及转 *GmPAP14* 新材料评价[D]: [硕士学位论文]. 保定: 河北农业大学, 2018.
- [104] Schmutz, J., Cannon, S.B., Schlueter, J., et al. (2010) Genome Sequence of the Palaeopolyploid Soybean. *Nature*, **463**, 178-183. <https://doi.org/10.1038/nature08670>
- [105] Kim, H.T., Choi, U.K., Ryu, H.S., et al. (2011) Mobilization of Storage Proteins in Soybean Seed (*Glycine max* L.) during Germination and Seedling Growth. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1814**, 1178-1187. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2011.05.004>
- [106] Han, C., Yin, X., He, D., et al. (2013) Analysis of Proteome Profile in Germinating Soybean Seed, and Its Comparison with Rice Showing the Styles of Reserves Mobilization in Different Crops. *PLoS ONE*, **8**, e56947.

- <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056947>
- [107] Mooney, B.P. and Thelen, J.J. (2004) High-Throughput Peptide Mass Fingerprinting of Soybean Seed Proteins: Automated Workflow and Utility of UniGene Expressed Sequence Tag Databases for Protein Identification. *Phytochemistry*, **65**, 1733-1744. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.04.011>
- [108] 徐晓燕, 郑蕊, 李春梅, 盖钧镒, 喻德跃. 大豆种子萌发过程中的差异蛋白质组研究[J]. 生物化学与生物物理进展, 2006, 33(11): 1106-1112.
- [109] Hajduch, M. (2005) A Systematic Proteomic Study of Seed Filling in Soybean. Establishment of High-Resolution Two-Dimensional Reference Maps, Expression Profiles, and an Interactive Proteome Database. *Plant Physiology*, **137**, 1397-1419. <https://doi.org/10.1104/pp.104.056614>
- [110] 郑蕊, 徐晓燕, 李春梅, 盖钧镒, 喻德跃. 大豆种子发育过程中差异表达蛋白的蛋白质组分析(英文) [J]. 大豆科学, 2008(4): 556-563.
- [111] Ahsan, N. and Komatsu, S. (2010) Comparative Analyses of the Proteomes of Leaves and Flowers at Various Stages of Development Reveal Organ-Specific Functional Differentiation of Proteins in Soybean. *Proteomics*, **9**, 4889-4907. <https://doi.org/10.1002/pmic.200900308>
- [112] 赫卫, 姜振峰, 赵琳, 韩英鹏, 李文滨. 不同光长条件下大豆蛋白质组比较研究[J]. 大豆科学, 2009, 28(3): 388-393.
- [113] Li, M., Sha, A., Zhou, X. and Yang, P. (2012) Comparative Proteomic Analyses Reveal the Changes of Metabolic Features in Soybean (*Glycine max*) Pistils upon Pollination. *Sexual Plant Reproduction*, **25**, 281-291. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0197-0>
- [114] Krishnan, H.B., Natarajan, S.S., Bennett, J.O., et al. (2011) Protein and Metabolite Composition of Xylem Sap from Field-Grown Soybeans (*Glycine max*). *Planta*, **233**, 921-931. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1352-9>
- [115] Salavati, A., Khatoon, A., Nanjo, Y., et al. (2012) Analysis of Proteomic Changes in Roots of Soybean Seedlings during Recovery after Flooding. *Journal of Proteomics*, **75**, 878-893. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2011.10.002>
- [116] Ulrike, M., Djordjevic, M.A., Marie, O., et al. (2011) Comparative Proteomic Profiles of the Soybean (*Glycine max*) Root Apex and Differentiated Root Zone. *Proteomics*, **11**, 1707-1719.
- [117] Brechenmacher, L., Nguyen, T., Hixson, K., et al. (2012) Identification of Soybean Proteins from a Single Cell Type: The Root Hair. *Proteomics*, **12**, 3365-3373. <https://doi.org/10.1002/pmic.201200160>
- [118] Brechenmacher, L., Lee, J., Sachdev, S., et al. (2009) Establishment of a Protein Reference Map for Soybean Root Hair Cells. *Plant Physiology*, **149**, 670-682. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131649>
- [119] Komatsu, S. and Hashiguchi, A. (2018) Subcellular Proteomics: Application to Elucidation of Flooding-Response Mechanisms in Soybean. *Proteomes*, **6**, Article No. 13. <https://doi.org/10.3390/proteomes6010013>
- [120] Komatsu, S., Oh, M.W., Jang, H.Y., et al. (2014) Proteomic Analyses of Soybean Root Tips during Germination. *Protein and Peptide Letter*, **21**, 1308-1319. <https://doi.org/10.2174/0929866521666140526152426>
- [121] Chu, S., Li, H., Zhang, X., et al. (2018) Physiological and Proteomics Analyses Reveal Low-Phosphorus Stress Affected the Regulation of Photosynthesis in Soybean. *International Journal of Molecular Sciences*, **19**, Article No. 1688. <https://doi.org/10.3390/ijms19061688>
- [122] Sha, A., Li, M. and Yang, P. (2016) Identification of Phosphorus Deficiency Responsive Proteins in a High Phosphorus Acquisition Soybean (*Glycine max*) Cultivar through Proteomic Analysis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics*, **1864**, 427-434. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2016.02.001>
- [123] Vengavasi, K., Pandey, R., Abraham, G., et al. (2017) Comparative Analysis of Soybean Root Proteome Reveals Molecular Basis of Differential Carboxylate Efflux under Low Phosphorus Stress. *Genes*, **8**, Article No. 341. <https://doi.org/10.3390/genes8120341>