中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

**不同春小麦品种耐低磷性评价及种质筛选**

刘露露，汪军成，姚立蓉，孟亚雄，李葆春，杨轲，司二静，王化俊，马小乐，尚勋武，李兴茂

引用本文:
刘露露, 汪军成, 姚立蓉, 等. 不同春小麦品种耐低磷性评价及种质筛选[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(7): 999–1009.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200098

(向下翻页，阅读全文)

**您可能感兴趣的其他文章**

Articles you may be interested in

低氮胁迫对谷子苗期性状的影响和耐低氮品种的筛选

Effects of low nitrogen stress on foxtail millet seedling characteristics and screening of low nitrogen tolerant varieties

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(4): 523–534 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190847

黑豆种质苗期耐荫性评价及其根系对弱光胁迫的响应

Evaluation for shade tolerance of black soybean germplasms and their root structure response to shade stress at seedling stage

中国生态农业学报. 2017, 25(6): 893–902 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.161092

陕A群、陕B群选育的玉米自交系氮效率评价

Evaluation of nitrogen efficiency for selected Shaan A and B maize inbred lines

中国生态农业学报. 2016, 24(11): 1521–1528 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.160433

基于根系形态对磷吸收的贡献解析小麦||蚕豆间作促进磷吸收的作用

Contribution of root morphology to phosphorus absorption in wheat and faba bean intercropping system

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(7): 954–959 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200163

河北省滨海盐渍土地区油葵综合性状分析

Comprehensive analysis of oil sunflower traits in salinized coastal soils in Hebei Province

中国生态农业学报. 2018, 26(5): 693–702 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.170736

中国生态农业学报(中英文) 2020 年 7 月 第 28 卷 第 7 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jul. 2020, 28(7): 999−1009

**DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200098**

刘露露, 汪军成, 姚立蓉, 孟亚雄, 李葆春, 杨轲, 司二静, 王化俊, 马小乐, 尚勋武, 李兴茂. 不同春小麦品种耐低磷性评价及种质筛选[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(7): 999−1009

LIU L L, WANG J C, YAO L R, MENG Y X, LI B C, YANG K, SI E J, WANG H J, MA X L, SHANG X W, LI X M. Evaluation of low phosphorus tolerance and germplasm screening of spring wheat[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(7): 999−1009

# 不同春小麦品种耐低磷性评价及种质筛选*

刘露露[1], 汪军成[1,2], 姚立蓉[1,2], 孟亚雄[1,2], 李葆春[2], 杨 轲[1], 司二静[1,2], 王化俊[1,2], 马小乐[1,2**], 尚勋武[1], 李兴茂[3]

(1. 甘肃农业大学农学院 兰州 730070; 2. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室 兰州 730070; 3. 甘肃省农业科学院旱作农业研究所 兰州 730070)

**摘 要:** 筛选磷高效作物是充分利用土壤磷素和减少磷肥施用量的重要手段。本研究以 162 份春小麦种质资源为材料, 对其苗期的株高、总根长、根表面积等 8 个指标的耐低磷系数进行分析, 采用隶属函数法综合评价春小麦苗期的耐低磷特性, 初步筛选耐低磷材料, 并进一步进行成株期的耐低磷特性鉴定, 筛选出耐低磷材料和磷敏感材料, 分析其在低磷下酸性磷酸酶的活性变化。结果表明, 低磷胁迫下春小麦材料苗期和成株期的各性状均受到不同程度的影响, 并随着胁迫程度的增加, 小麦生长受抑制程度增强。通过主成分分析将苗期 8 个指标转化成 4 个综合指标(累计贡献率为 82.60%), 将成株期的 10 个指标转化为 3 个综合指标(累计贡献率为 83.23%); 采用隶属函数法计算耐低磷综合评价值($D$)值, 对 $D$ 值进行聚类分析, 将苗期的 162 份春小麦种质资源划分为耐低磷型(10 份)、较耐低磷型(26 份)、低磷较敏感型(91 份)、低磷敏感型(35 份)4 类。选取耐低磷型材料(5 份)和低磷敏感型材料(4 份), 进一步进行成株期鉴定, 最终筛选 1 份耐低磷材料 wp-35 和 1 份磷敏感材料 wp-119。通过分析其酸性磷酸酶活性, 发现在低磷胁迫下春小麦根系和叶片中的酸性磷酸酶活性均升高, 且耐低磷材料的酸性磷酸酶活性高于磷敏感材料。本研究结果可为解析春小麦耐低磷特性、培育耐低磷品种提供种质资源和理论依据。

**关键词:** 春小麦; 低磷胁迫; 种质筛选; 综合评价; 形态特征; 酸性磷酸酶

**中图分类号:** S512.1+2 开放科学码(资源服务)标识码(OSID):

# Evaluation of low phosphorus tolerance and germplasm screening of spring wheat*

LIU Lulu[1], WANG Juncheng[1,2], YAO Lirong[1,2], MENG Yaxiong[1,2], LI Baochun[2], YANG Ke[1], SI Erjing[1,2], WANG Huajun[1,2], MA Xiaole[1,2**], SHANG Xunwu[1], LI Xingmao[3]

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Gansu Provincial Key Laboratory of Arid Land Crop Science, Lanzhou 730070, China; 3. Dry Agriculture Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

* 甘肃省农业小麦产业体系项目(GARS-01-05)、甘肃省教育厅高校科研项目(2018D-14)、甘肃省科技支撑计划项目(1604NCK052)、甘肃省科技重大专项计划项目(17ZD2NA016)和甘肃省农业科学院育种专项(2019GAAS07)资助

** 通信作者: 马小乐, 主要研究方向为小麦品质育种工作。E-mail: 819166521@qq.com
刘露露, 主要研究方向为小麦耐瘠薄特异种质的筛选。E-mail: 755922374@qq.com

收稿日期: 2020-02-18 接受日期: 2020-03-20

* This study was supported by Gansu Agricultural Wheat Industry System Project (GARS-01-05), the Science and Technology Project of Education Department of Gansu Province (2018D-14), Gansu Provincial Science and Technology Support Plan Project (1604NCK052), Gansu Provincial Science and Technology Major Special Project (17ZD2NA016), and the Breeding Special Project of Gansu Academy of Agricultural Sciences (2019GAAS07).

** Corresponding author, E-mail: 819166521@qq.com

Received Feb. 18, 2020; accepted Mar. 20, 2020

**Abstract:** Phosphorus deficiency is one of the important abiotic stresses affecting agricultural production. Screening phosphorus-efficient crops is an important method for optimizing soil phosphorus and reducing phosphate fertilizer applications. In this study, the low phosphorus tolerance of 162 spring wheat germplasms was evaluated, and the tolerant materials were screened at seedling and adult stages. A correlation analysis and a principal component analysis of low phosphorus tolerance coefficients of eight indicators were conducted at the seedling stage to find the comprehensive indicators; a cluster analysis was performed to determine the low phosphorus tolerance of 162 materials according to their comprehensive evaluation value calculated with the subordinative function values. Then, low phosphorus tolerant materials and phosphorus sensitive materials were selected by determining the comprehensive evaluation value at the adult stage of the screened materials. The changes in acid phosphatase activity of the selected materials were analyzed. The results showed that there were different effects on the growth indicators at seedling stage and adult stage under low phosphorus stress, and that spring wheat growth inhibition increased as the stress time extension. Eight indicators at the seedling stage and 10 indicators at the adult stage were transformed into four comprehensive indicators (the cumulative contribution rate was 82.60%) and three comprehensive indicators (the cumulative contribution rate was 83.23%) by the principal component analysis, respectively. The cluster analysis showed that the 162 spring wheat germplasms at the seedling stage were divided into four types: low phosphorus tolerant (10 germplasms), slightly low phosphorus tolerant (26 germplasms), slightly low phosphorus sensitive (91 germplasms) and low phosphorus sensitive (35 germplasms). Five low phosphorus tolerant materials and four phosphorus sensitive materials were selected for phosphorus-efficient identification at the adult stage. Finally, one low phosphorus tolerant material, wp-35, and one phosphorus sensitive material, wp-119, were selected. The analysis of the two materials showed that the acid phosphatase activities in roots and leaves increased under low phosphorus stress, and that the acid phosphatase activity in wp-35 was higher than in wp-119. This study can provide germplasm resources, and a theoretical basis for the analysis of low phosphorus tolerance and the cultivation of low phosphorus tolerant spring wheat varieties.

**Keywords:** Spring wheat; Low phosphorus stress; Germplasm selection; Comprehensive evaluation; Morphological characteristics; Acid phosphatase

磷素对植物生长发育至关重要[1-2]，参与多种代谢途径如蛋白活化、信号传导等。而我国 60%以上的土壤有效磷匮乏，通常是通过增施磷肥来缓解该现状，但大部分被 $Ca^{2+}$、$Fe^{3+}$、$Mn^{2+}$等金属离子固定在土壤中，从而造成土壤酸碱失衡和生态污染[3-5]。另外，农业生产所用磷肥为不可再生资源，随着农业对磷肥需求量的不断增加，磷矿将在未来 50~200 年面临枯竭[6-7]。因此，为了应对未来缺磷对农业生产带来的危机，研究作物的磷胁迫响应机制和培育耐低磷品种显得尤为重要。

小麦(*Triticum aestivum* L.)是重要的粮食作物之一，在我国小麦是最重要的商品粮和战略储备粮，在粮食生产以及流通和消费领域具有重要地位。但通过超量施用化肥达到小麦高产的目的有悖于“绿色农业”和“可持续发展农业”的号召。为了响应我国“双减农业”政策，降低小麦生产中磷肥的施用量，减少生态污染，耐低磷小麦种质的培育显得尤为重要。目前关于耐低磷种质资源的筛选与评价在水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、小麦、谷子(*Setaria italica* L.)等作物中已有研究[8-11]。耐低磷品种通常是采用苗期生物学性状、成株期株高、千粒重等性状和酸性磷酸酶活性等指标进行筛选、鉴定和评价[13]。但上述研究主要是针对苗期或成株期单一生育期的耐低磷能力特性评价，有的采用大田和土培试验，肥力和水分难以控制一致，试验结果存在不确定性。在小麦耐低磷种质的筛选中，通常采用苗期筛选体系，因苗期磷素营养状况直接影响小麦的生长发育，最终导致产量和品质下降，且苗期筛选成本较低，再结合成株期盆栽试验能更加准确、有效地评价小麦的耐低磷特性[14-15]。但综合考虑小麦苗期与成株期的耐低磷特性的研究鲜见报道。

本研究对春小麦苗期及成株期的耐低磷能力进行综合筛选、鉴定和评价，苗期通过种子萌发袋筛选试验对 162 份春小麦的形态指标进行统计分析，以期筛选出苗期耐低磷候选材料和低磷敏感候选材料，并对其进行盆栽苗的成株期鉴定，最终筛选出苗期和成株期耐低磷材料和磷敏感材料，并进一步分析其在低磷胁迫下酸性磷酸酶的活性变化，旨在为进一步研究小麦耐低磷特性、培育耐低磷品种提供理论依据和种质资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试材料为甘肃农业大学农学院麦类遗传育种实验室提供的 162 份春小麦种质资源。

### 1.2 试验设计

#### 1.2.1 种子萌发袋试验

每份材料挑选籽粒饱满且大小一致的种子，

用 5% NaClO 溶液消毒 5 min, 之后用蒸馏水冲洗 3 次, 再将种子放入铺有滤纸的培养皿中萌发 12 h, 然后将露白的种子接入种子萌发袋[规格为 18 cm(高)×12.5 cm(宽)]的纸芯上, 每袋 5 粒; 设正常磷处理(0.2 mmol·L$^{-1}$)和低磷胁迫处理(0.02 mmol·L$^{-1}$), 3 次重复。以 $KH_2PO_4$ 为磷源, 同时在低磷胁迫的营养液中加入 0.18 mmol·L$^{-1}$ 的 KCl 补足 K 元素, pH 为 6.8±0.1, 其余营养液[16]成分均相同; 每个种子袋中初始加入 20 mL 该营养液, 待种子接入 5 d 后, 每 3 d 加 5 mL 营养液。培养条件参考 Ren 等[17]。共培养 30 d 后, 每重复挑选 3 株有代表性的小麦幼苗采用根系扫描仪(Epson, Long Beach, CA, USA)和 WinRHIZO 软件(Quebec, QC, CAN)计算根系相关指标[18], 同时测量地上部与根系的干重, 并计算根冠比。

**1.2.2　盆栽试验**

种子处理和营养液配比同种子萌发袋试验。将种子接入盛有 8 L 沙子和蛭石(体积比为 1∶2)的花盆中, 每盆 5 株, 在室外按照完全随机区组试验设计摆放。待其生长 7 d 后, 进行正常磷处理(0.2 mmol·L$^{-1}$)和低磷胁迫处理(0.02 mmol·L$^{-1}$), 每次 5 株, 3 次重复, 共计 15 株, 其余管理均相同。成熟后收获每个重复所有植株的地上部分测量不同处理的总分蘖数、无效分蘖数、株高、穗长、不孕小穗数、穗粒数、株粒重、地上部干物质、千粒重、粒长和粒宽等性状。

**1.2.3　水培试验**

对上述筛选的耐低磷材料和磷敏感材料进行水培试验, 培养环境和营养液的配比同种子萌发袋试验, 设 3 次重复, 每重复选取 3 株长势一致且具有代表性的小麦幼苗, 分别在胁迫 3 d、7 d、14 d、21 d、30 d 测定地上、地下部干重和根系与叶片组织中酸性磷酸酶的活性变化。

**1.2.4　酸性磷酸酶(APase)活性测定**

参照 Liu 等[19]方法测定叶片和根组织中 APase 活性, APase 活性以单位时间内单位质量的根或叶生成的对硝基苯酚(PNP)的量来表示[μg·g$^{-1}$·h$^{-1}$(FW)]。

**1.3　数据处理**

采用 Microsoft Excel 2010 和 GraphPad Prism 6.01、R 语言分析作图, 利用 SPSS 19.0 进行数据分析, 采用隶属函数法对小麦苗期和成株期进行耐低磷综合评价, 参考相关文献[11]计算指标。

$$耐低磷系数=低磷测量值/正常磷测量值 \quad (1)$$

$$\mu(X_j)=(X_j-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min}) \quad (j=1, 2, 3, \cdots, n) \quad (2)$$

式中: $\mu(X_j)$为第 $j$ 个综合指标的隶属函数值, $X_j$ 为第 $j$ 个综合指标值, $X_{\max}$ 为第 $j$ 个综合指标的最大值, $X_{\min}$ 为第 $j$ 个综合指标的最小值。

$$W_j = P_j \Big/ \sum_{j=1}^{m} P_j \quad (j=1, 2, 3, \cdots, n) \quad (3)$$

式中: $W_j$ 为第 $j$ 个综合指标在所有综合指标中的重要程度及权重, $P_j$ 为各品种第 $j$ 个综合指标的贡献率。

$$D=\sum_{j=1}^{m}\left[\mu\left(X_j\right)\times W_j\right] \quad (j=1, 2, 3, \cdots, n) \quad (4)$$

式中: $D$ 为在低磷胁迫条件下各品种耐低磷能力的综合评价值。

## 2　结果与分析

### 2.1　春小麦苗期耐低磷种质的筛选

**2.1.1　耐低磷系数的相关性分析**

通过测定苗期不同磷素处理下的地上部及地下部的各个指标, 计算出相应指标的耐低磷系数, 并对其进行相关性分析(表 1)。结果表明: 地上部干重与地下部干重的耐低磷系数呈极显著正相关, 与根冠比的耐低磷系数呈极显著负相关; 株高与总根长

**表 1　供试春小麦材料苗期各生长性状耐低磷系数的相关性**

Table 1　Correlation among low phosphorus tolerance coefficients of growth indicators at seedling stage of the tested spring wheat materials

| | 株高 PH | 根长 RL | 总根长 TRL | 根表面积 RSA | 根体积 RV | 地上部干重 ADW | 地下部干重 UDW | 根冠比 RSDW |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 株高 PH | 1.000 | | | | | | | |
| 根长 RL | 0.070 | 1.000 | | | | | | |
| 总根长 TRL | 0.215** | 0.193* | 1.000 | | | | | |
| 根表面积 RSA | 0.200* | 0.234** | 0.706** | 1.000 | | | | |
| 根体积 RV | 0.124 | 0.201* | 0.470** | 0.926** | 1.000 | | | |
| 地上部干重 ADW | 0.211** | 0.184* | 0.512** | 0.540** | 0.476** | 1.000 | | |
| 地下部干重 UDW | 0.164* | 0.185* | 0.501** | 0.580** | 0.542** | 0.706** | 1.000 | |
| 根冠比 RSDW | −0.033 | −0.015 | −0.020 | 0.013 | 0.029 | −0.281** | 0.300** | 1.000 |

*和**分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 显著相关。* and ** represents significant correlation at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels, respectively. PH: plant height; RL: root length; TRL: total root length; RSA: root surface area; RV: root volume; ADW: aboveground dry weight; UDW: underground dry weight; RSDW: ratio of root and shoot dry weight.

和地上部干重的耐低磷系数呈极显著正相关，与根表面积和地下部干重的耐低磷系数呈显著正相关；根长与根表面积的耐低磷系数呈极显著正相关，与总根长、根体积、地上部干重和地下部干重的耐低磷系数呈显著正相关；总根长、根表面积、根体积、地上部干重和地下部干重 5 个指标的耐低磷系数两两之间均存在极显著正相关。

### 2.1.2 主成分分析

对供试材料苗期各项指标的耐低磷系数进行主成分分析[20]，以特征值0.9为提取临界值，共提取4个主成分(表2)。第1主成分的贡献率最大，为44.30%，主要为反映根系因子的根表面积、根体积、地下部干重等指标；第2主成分载荷较高的是根冠比，贡献率为15.06%；第3主成分载荷较高的是株高，贡献率为11.78%；第4主成分载荷较高的是根长，贡献率为11.46%。前4个综合指标的累计贡献率达82.60%，可以代表苗期8个指标的绝大部分信息，因此将原始数据中的8个指标转化为4个相互独立的综合指标，后续将利用这4个指标对供试材料苗期耐低磷能力进行综合分析。

**表 2 供试春小麦材料苗期各生长指标耐低磷系数载荷矩阵、指标特征值及贡献率**

Table 2 Load matrix, characteristics value and contribution rate of low phosphorus tolerance coefficient of each growth indicator of the tested spring wheat materials at seedling stage

| 生长指标 Growth indicator | 主成分 Principal component | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 株高 Plant height | 0.301 | −0.217 | 0.860 | 0.291 |
| 根长 Root length | 0.329 | −0.062 | −0.337 | 0.878 |
| 总根长 Total root length | 0.769 | −0.056 | 0.041 | −0.044 |
| 根表面积 Root surface area | 0.914 | 0.045 | −0.113 | −0.096 |
| 根体积 Root volume | 0.829 | 0.095 | −0.189 | −0.13 |
| 地上部干重 Aboveground dry weight | 0.772 | −0.325 | 0.015 | −0.129 |
| 地下部干重 Underground dry weight | 0.795 | 0.313 | 0.084 | −0.062 |
| 根冠比 Ratio of root and shoot | 0.011 | 0.967 | 0.176 | 0.113 |
| 贡献率 Contributive ratio (%) | 44.30 | 15.06 | 11.78 | 11.46 |
| 权重 Weight (%) | 53.63 | 18.23 | 14.27 | 13.87 |

### 2.1.3 耐低磷能力的聚类分析

以 2.1.2 提出的综合指标为基础，采用隶属函数法，计算出各供试春小麦材料苗期耐低磷综合评价值 $D$ 值(表 3)，$D$ 值越大表示其耐低磷能力越强，$D$ 值越小表示其耐低磷能力越弱；然后基于 $D$ 值进行聚类分析(图 1)。结果表明，供试材料可被分为 4 类，第 Ⅰ 类包含 10 份材料，占 6.17%，$D$ 值范围为 0.448 2~0.592 6，为耐低磷品种，其中品种 wp-26、wp-29、wp-35、wp-72、wp-139 的 $D$ 值依次为最高，为耐低磷候选材料；第 Ⅱ 类包含 26 份材料，$D$ 值范

**表 3 不同春小麦材料苗期的耐磷综合评价值(*D*)及耐低磷类型**

Table 3 Comprehensive evaluation value ($D$) and low phosphorus tolerance types of seedlings of different spring wheat materials

| 材料 Materials | $D$ | 排名 Order | 类型 Type | 材料 Materials | $D$ | 排名 Order | 类型 Type | 材料 Materials | $D$ | 排名 Order | 类型 Type |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| wp-1 | 0.299 0 | 56 | Ⅲ | wp-55 | 0.185 4 | 135 | Ⅳ | wp-109 | 0.292 1 | 59 | Ⅲ |
| wp-2 | 0.263 2 | 76 | Ⅲ | wp-56 | 0.197 6 | 126 | Ⅲ | wp-110 | 0.309 1 | 47 | Ⅲ |
| wp-3 | 0.323 9 | 34 | Ⅱ | wp-57 | 0.404 7 | 12 | Ⅱ | wp-111 | 0.471 5 | 9 | Ⅰ |
| wp-4 | 0.256 3 | 82 | Ⅲ | wp-58 | 0.448 2 | 10 | Ⅰ | wp-112 | 0.301 9 | 54 | Ⅲ |
| wp-5 | 0.213 6 | 117 | Ⅲ | wp-59 | 0.476 4 | 8 | Ⅰ | wp-113 | 0.309 3 | 44 | Ⅲ |
| wp-6 | 0.277 0 | 66 | Ⅲ | wp-60 | 0.262 0 | 78 | Ⅲ | wp-114 | 0.243 8 | 88 | Ⅲ |
| wp-7 | 0.150 5 | 154 | Ⅳ | wp-61 | 0.191 0 | 130 | Ⅳ | wp-115 | 0.239 0 | 92 | Ⅲ |
| wp-8 | 0.180 0 | 138 | Ⅳ | wp-62 | 0.211 1 | 119 | Ⅲ | wp-116 | 0.218 6 | 111 | Ⅲ |
| wp-9 | 0.322 4 | 36 | Ⅱ | wp-63 | 0.252 6 | 86 | Ⅲ | wp-117 | 0.340 9 | 28 | Ⅱ |
| wp-10 | 0.283 0 | 63 | Ⅲ | wp-64 | 0.264 2 | 75 | Ⅲ | wp-118 | 0.240 8 | 90 | Ⅲ |
| wp-11 | 0.242 3 | 89 | Ⅲ | wp-65 | 0.176 6 | 144 | Ⅳ | wp-119 | 0.116 2 | 161 | Ⅳ |
| wp-12 | 0.219 9 | 110 | Ⅲ | wp-66 | 0.227 9 | 102 | Ⅲ | wp-120 | 0.178 9 | 142 | Ⅳ |

续表 3

| 材料 Materials | *D* | 排名 Order | 类型 Type | 材料 Materials | *D* | 排名 Order | 类型 Type | 材料 Materials | *D* | 排名 Order | 类型 Type |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| wp-13 | 0.153 1 | 152 | Ⅳ | wp-67 | 0.269 2 | 72 | Ⅲ | wp-121 | 0.225 8 | 105 | Ⅲ |
| wp-14 | 0.161 0 | 149 | Ⅳ | wp-68 | 0.329 7 | 31 | Ⅱ | wp-122 | 0.253 5 | 84 | Ⅲ |
| wp-15 | 0.186 3 | 132 | Ⅳ | wp-69 | 0.163 8 | 148 | Ⅳ | wp-123 | 0.178 9 | 143 | Ⅳ |
| wp-16 | 0.186 2 | 133 | Ⅳ | wp-70 | 0.230 4 | 99 | Ⅲ | wp-124 | 0.214 7 | 114 | Ⅲ |
| wp-17 | 0.202 0 | 124 | Ⅲ | wp-71 | 0.315 1 | 37 | Ⅲ | wp-125 | 0.324 6 | 33 | Ⅱ |
| wp-18 | 0.154 1 | 151 | Ⅳ | wp-72 | 0.500 7 | 5 | Ⅰ | wp-126 | 0.279 0 | 64 | Ⅲ |
| wp-19 | 0.269 8 | 69 | Ⅲ | wp-73 | 0.313 9 | 38 | Ⅲ | wp-127 | 0.309 3 | 45 | Ⅲ |
| wp-20 | 0.212 5 | 118 | Ⅲ | wp-74 | 0.239 7 | 91 | Ⅲ | wp-128 | 0.201 8 | 125 | Ⅲ |
| wp-21 | 0.214 5 | 116 | Ⅲ | wp-75 | 0.484 1 | 7 | Ⅰ | wp-129 | 0.303 4 | 52 | Ⅲ |
| wp-22 | 0.160 6 | 150 | Ⅳ | wp-76 | 0.385 6 | 17 | Ⅱ | wp-130 | 0.277 2 | 65 | Ⅲ |
| wp-23 | 0.226 0 | 104 | Ⅲ | wp-77 | 0.362 7 | 21 | Ⅱ | wp-131 | 0.308 4 | 49 | Ⅲ |
| wp-24 | 0.197 3 | 127 | Ⅲ | wp-78 | 0.414 8 | 11 | Ⅱ | wp-132 | 0.308 6 | 48 | Ⅲ |
| wp-25 | 0.328 1 | 32 | Ⅱ | wp-79 | 0.269 5 | 71 | Ⅲ | wp-133 | 0.226 7 | 103 | Ⅲ |
| wp-26 | 0.592 6 | 1 | Ⅰ | wp-80 | 0.283 3 | 62 | Ⅲ | wp-134 | 0.229 8 | 100 | Ⅲ |
| wp-27 | 0.225 5 | 106 | Ⅲ | wp-81 | 0.238 2 | 94 | Ⅲ | wp-135 | 0.305 0 | 51 | Ⅲ |
| wp-28 | 0.149 5 | 155 | Ⅳ | wp-82 | 0.260 6 | 81 | Ⅲ | wp-136 | 0.231 9 | 96 | Ⅲ |
| wp-29 | 0.512 9 | 4 | Ⅰ | wp-83 | 0.395 8 | 14 | Ⅱ | wp-137 | 0.307 7 | 50 | Ⅲ |
| wp-30 | 0.311 0 | 43 | Ⅲ | wp-84 | 0.371 2 | 19 | Ⅱ | wp-138 | 0.164 7 | 147 | Ⅳ |
| wp-31 | 0.214 5 | 115 | Ⅲ | wp-85 | 0.191 1 | 129 | Ⅳ | wp-139 | 0.520 0 | 3 | Ⅳ |
| wp-32 | 0.183 3 | 162 | Ⅳ | wp-86 | 0.179 7 | 139 | Ⅳ | wp-140 | 0.150 7 | 153 | Ⅳ |
| wp-33 | 0.127 6 | 159 | Ⅳ | wp-87 | 0.217 0 | 112 | Ⅲ | wp-141 | 0.127 2 | 160 | Ⅳ |
| wp-34 | 0.165 4 | 146 | Ⅳ | wp-88 | 0.323 7 | 35 | Ⅱ | wp-142 | 0.260 9 | 79 | Ⅲ |
| wp-35 | 0.542 8 | 2 | Ⅰ | wp-89 | 0.268 9 | 73 | Ⅲ | wp-143 | 0.355 1 | 22 | Ⅱ |
| wp-36 | 0.299 5 | 55 | Ⅲ | wp-90 | 0.252 2 | 87 | Ⅲ | wp-144 | 0.192 6 | 128 | Ⅳ |
| wp-37 | 0.184 0 | 137 | Ⅳ | wp-91 | 0.185 7 | 134 | Ⅳ | wp-145 | 0.348 0 | 25 | Ⅱ |
| wp-38 | 0.144 3 | 156 | Ⅳ | wp-92 | 0.496 3 | 6 | Ⅰ | wp-146 | 0.401 4 | 13 | Ⅱ |
| wp-39 | 0.286 0 | 61 | Ⅲ | wp-93 | 0.276 2 | 67 | Ⅲ | wp-147 | 0.223 8 | 107 | Ⅲ |
| wp-40 | 0.228 3 | 101 | Ⅲ | wp-94 | 0.290 7 | 60 | Ⅲ | wp-148 | 0.309 2 | 46 | Ⅲ |
| wp-41 | 0.221 5 | 109 | Ⅲ | wp-95 | 0.342 6 | 27 | Ⅱ | wp-149 | 0.237 8 | 95 | Ⅲ |
| wp-42 | 0.184 2 | 136 | Ⅳ | wp-96 | 0.231 5 | 97 | Ⅲ | wp-150 | 0.179 2 | 141 | Ⅳ |
| wp-43 | 0.255 7 | 83 | Ⅲ | wp-97 | 0.392 4 | 15 | Ⅱ | wp-151 | 0.188 2 | 131 | Ⅳ |
| wp-44 | 0.303 3 | 53 | Ⅲ | wp-98 | 0.299 0 | 57 | Ⅲ | wp-152 | 0.203 7 | 122 | Ⅲ |
| wp-45 | 0.389 9 | 16 | Ⅱ | wp-99 | 0.260 8 | 80 | Ⅲ | wp-153 | 0.269 7 | 70 | Ⅲ |
| wp-46 | 0.313 7 | 39 | Ⅲ | wp-100 | 0.295 6 | 58 | Ⅲ | wp-154 | 0.311 8 | 41 | Ⅲ |
| wp-47 | 0.354 6 | 23 | Ⅱ | wp-101 | 0.202 6 | 123 | Ⅲ | wp-155 | 0.172 4 | 145 | Ⅳ |
| wp-48 | 0.312 6 | 40 | Ⅲ | wp-102 | 0.179 7 | 140 | Ⅳ | wp-156 | 0.384 6 | 18 | Ⅱ |
| wp-49 | 0.266 9 | 74 | Ⅲ | wp-103 | 0.209 9 | 120 | Ⅲ | wp-157 | 0.207 5 | 121 | Ⅲ |
| wp-50 | 0.252 7 | 85 | Ⅲ | wp-104 | 0.137 7 | 157 | Ⅳ | wp-158 | 0.262 0 | 77 | Ⅲ |
| wp-51 | 0.238 3 | 93 | Ⅲ | wp-105 | 0.330 4 | 30 | Ⅱ | wp-159 | 0.343 1 | 26 | Ⅱ |
| wp-52 | 0.333 4 | 29 | Ⅱ | wp-106 | 0.271 0 | 68 | Ⅲ | wp-160 | 0.311 1 | 42 | Ⅲ |
| wp-53 | 0.370 0 | 20 | Ⅱ | wp-107 | 0.222 6 | 108 | Ⅲ | wp-161 | 0.215 1 | 113 | Ⅲ |
| wp-54 | 0.230 6 | 98 | Ⅲ | wp-108 | 0.348 0 | 24 | Ⅱ | wp-162 | 0.131 6 | 158 | Ⅳ |

围为 0.322 4~0.414 8, 为较耐低磷品种; 第Ⅲ类包含 91 份材料, 占 56.17%, *D* 值范围为 0.197 3~0.315 1; 第Ⅳ类包含材料 35 份材料, *D* 值范围为 0.083 3~0.192 6, 其中 wp-32、wp-33、wp-119、wp-141 的 *D*

值最小且耐低磷能力最弱。

### 2.2 春小麦成株期耐低磷种质的鉴定

为了鉴定苗期种子萌发袋试验结果的可靠性，进一步对苗期筛选的耐低磷材料(5 份)和磷敏感材料(4 份)进行盆栽成株期特性分析(图 1)，结果显示，低磷胁迫对耐低磷候选材料的长势影响较小，而对磷敏感候选材料的生长抑制作用较大，主要表现出植株矮小、分蘖减少和结实率下降等明显的缺素症状。

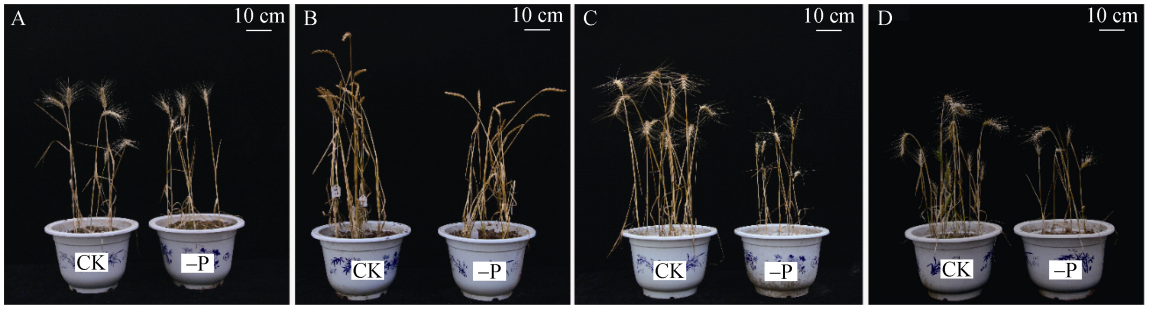


**图 1 耐低磷基因型与低磷敏感基因型小麦材料在成株期的长势情况**

Fig. 1 Growth situation of wheat materials of low phosphorus tolerant and sensitive genotypes at maturity

图 A、B 分别为磷高效利用材料 wp-35 和 wp-139 成熟期的表现，图 C、D 分别为磷敏感材料 wp-26 和 wp-119 成熟期的表现。CK 为正常磷水平处理，–P 为低磷胁迫处理。A and B show the performance of efficient phosphorus utilization materials wp-35 and wp-139 at maturity. C and. D show the performance of phosphorus sensitive materials wp-26 and wp-119 at maturity, respectively. CK: normal phosphorus level; –P: low phosphorus level.

对不同磷处理下 10 个成株期指标进行主成分分析(表 4)，结果表明第 1 主成分的贡献率最大，为 40.21%，其主要包含株高、穗长、地上生物量、株粒重等性状；第 2 主成分的贡献率为 26.06%，其中载荷较高的是株粒数、总分蘖数；第 3 主成分的贡献率为 16.96%，其中载荷较高的是穗粒数。前 3 个综合指标的累计贡献率达 83.23%，利用这 3 个相互独立的综合指标对苗期筛选出的 9 份春小麦的耐低磷能力进行评价。

对上述的 3 个综合指标采用隶属函数法，计算所筛选 9 份春小麦的综合评价值 $D$ 值(表 5)，并对 $D$ 值进行聚类分析(图 2)，结果表明，供试材料被分为 2 类：第 1 类包含 5 份材料，其中综合评价值最高的为 wp-35，即耐低磷能力最强；第 2 类包含 4 份材料，其中 wp-119 的综合评价值最低，即耐低磷能力最弱。

### 2.3 耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在低磷胁迫下根系和叶片干重和酸性磷酸酶活性的变化

干物质作为植物苗期生长情况的重要考量指标，不仅能反映各非生物胁迫对植物生长过程中的综合影响，还能在特定条件下考量其对植物长势的影响。对耐低磷材料 wp-35 和磷敏感材料 wp-119 进行水培试验，分别在胁迫 3 d、7 d、14 d、21 d、30 d

**表 4 供试春小麦材料成株期各综合指标的载荷矩阵、指标特征值及贡献率**

Table 4 Load matrix, index characteristic value and contribution rate of each comprehensive index at adult stage of spring wheat materials

| 耐低磷指数 Low phosphorus tolerant index | 主成分 Principal component | | |
|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 |
| 总分蘖数 Total number of tillers | 0.327 5 | 0.766 8 | –0.415 6 |
| 无效分蘖数 Invalid tiller number | –0.754 2 | –0.032 5 | 0.207 6 |
| 株高 Plant height | 0.904 4 | –0.242 5 | 0.026 7 |
| 穗长 Spike length | 0.777 0 | –0.398 3 | 0.418 6 |
| 基部不孕小穗 Number of sterile spikelets at base | 0.622 5 | –0.337 7 | 0.494 9 |
| 穗粒数 Grain number of spike | –0.586 7 | 0.372 5 | 0.642 4 |
| 单株粒数 Grain number per plant | –0.354 6 | 0.812 1 | 0.404 2 |
| 地上生物量 Biomass of shoot | 0.735 6 | 0.647 4 | 0.150 8 |
| 株粒重 Grain weight per plant | 0.719 7 | 0.669 6 | 0.139 8 |
| 千粒重 Thousand-grain weight | 0.084 4 | 0.140 0 | –0.663 8 |
| 贡献率 Contributive ratio (%) | 40.21 | 26.06 | 16.96 |
| 权重 Weight | 48.31 | 31.31 | 20.38 |

**表 5　供试春小麦材料成熟期的综合性状指标值、权重、$\mu(X)$及综合评价值($D$)**

Table 5　Comprehensive index, index weight, $\mu(X)$ and comprehensive evaluation value ($D$) of the spring wheat materials at maturity stage

| 材料 Materials | $Z1$ | $Z2$ | $Z3$ | $\mu(X_1)$ | $\mu(X_2)$ | $\mu(X_3)$ | 综合评价值($D$) Comprehensive assessment value ($D$) | 排序 Order |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| wp-26 | −0.929 7 | −0.656 1 | −0.120 9 | 0.193 8 | 0.095 3 | 0.090 6 | 0.379 7 | 8 |
| wp-29 | 0.280 8 | 1.000 5 | −1.399 0 | 0.373 3 | 0.257 2 | 0.000 0 | 0.630 5 | 4 |
| wp-32 | −0.105 3 | −1.630 2 | 1.078 3 | 0.316 1 | 0.000 0 | 0.175 6 | 0.491 6 | 6 |
| wp-33 | 0.007 7 | −0.985 9 | −1.126 2 | 0.332 8 | 0.063 0 | 0.019 3 | 0.415 1 | 7 |
| wp-35 | 0.799 9 | −0.061 3 | 0.365 0 | 0.450 3 | 0.153 4 | 0.125 0 | 0.728 7 | 1 |
| wp-72 | 0.996 4 | 0.110 1 | −0.573 4 | 0.479 4 | 0.170 2 | 0.058 5 | 0.708 1 | 2 |
| wp-119 | −2.236 9 | 1.110 0 | −0.150 1 | 0.000 0 | 0.267 9 | 0.088 5 | 0.356 5 | 9 |
| wp-139 | −0.336 4 | 0.010 5 | 1.474 9 | 0.281 8 | 0.160 4 | 0.203 7 | 0.645 9 | 3 |
| wp-141 | 0.501 7 | −0.469 6 | −0.732 3 | 0.406 1 | 0.113 5 | 0.047 3 | 0.566 8 | 5 |
| 权重 Weight | 0.483 2 | 0.313 1 | 0.203 7 | | | | | |

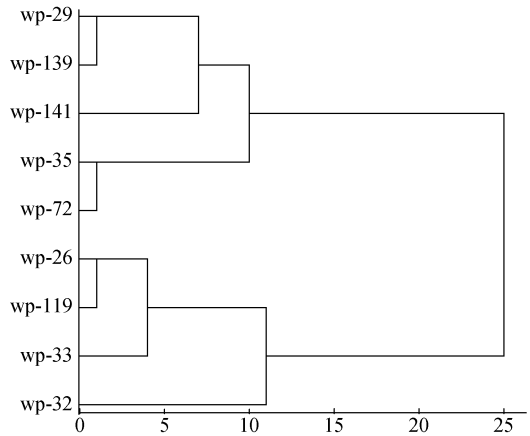


**图 2　基于种子袋筛选结果的春小麦材料成株期的耐低磷性聚类图**

Fig. 2　Low phosphorus tolerance clustering diagram of spring wheat material during the whole growth period based on screening results

测定地上部与根系干重的变化。由图 3A 可知，与对照相比，在低磷胁迫下, wp-35 和 wp-119 在 7 d 以前对叶片干重影响较小，在 7 d 以后小麦苗期根系和叶片的干物质积累均受到不同程度影响，总体呈现下降的趋势; wp-35 在胁迫 21 d 地上部开始下降，到胁迫 30 d 达到极显著下降；而 wp-119 在胁迫 14 d 后与对照相比显著下降。由图 3 B 可知, wp-35 在低磷胁迫后总体下降幅度较小，而 wp-119 在低磷胁迫 7~14 d 根系的干重高于对照，在胁迫 30 d 后，其根系干重显著下降，说明在低磷胁迫 7 d 时, wp-119 对外界缺磷环境做出响应，以增加外界磷素的获取，而在胁迫 30 d 时，缺磷环境下的小麦难以维持根系的快速生长，呈显著下降。

从图 4A 可知，低磷胁迫处理 30 d，小麦根系组织内的 APase 活性均升高，但不同磷效率小麦升高幅度存在差异。磷敏感品种 wp-119 升高幅度较小，缺磷处理为正常磷处理的 1.77 倍，耐低磷品种 wp-35 APase 活性升高幅度最大，为正常磷处理的 1.97 倍。总体来看，随着磷胁迫程度的不断加深，小

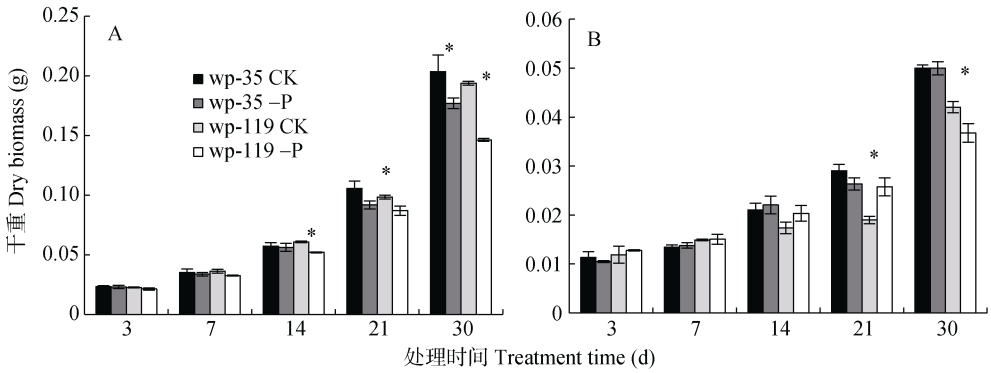


**图 3　春小麦耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在不同磷水平处理下地上部(A)和根系(B)干重变化**

Fig. 3　Changes in dry weight of shoots (A) and roots (B) of spring wheat material wp-35 (low phosphorus tolerant) and wp-119 (low phosphorus sensitive) under different phosphorus levels

CK: 正常磷水平; −P: 低磷胁迫。*代表对照与处理间差异达显著水平($P$<0.05)。CK: normal phosphorus level; −P: low phosphorus level. * indicates significant differences between CK and −P treatments ($P$ < 0.05).

麦根系组织内 APase 活性不断上升。

从图 4B 来看，在低磷胁迫 3 d 和 7 d 时，wp-35 在对照和低磷处理下叶片 APase 活性增幅分别为 28.53%和 30.85%，而 wp-119 增幅分别为 24.75%和 44.33%；在低磷胁迫处理 14 d、21 d 和 30 d 时 wp-35 和 wp-119 叶片 APase 活性均呈上升趋势，且 wp-35 的 APase 活性更高。总体来看，叶片中的 APase 活性随着处理时间的延伸不断提高，且达到显著性水平。

### 2.4 耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在不同磷水平处理下成株期的特征变化

为进一步分析耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在低磷素胁迫下成株期的特征变化，测定了其在不同磷浓度处理下的形态和经济指标。结果表明：低磷胁迫对两品种粒宽(图 5A)的影响较小，且未达显著水平；而对于粒长、千粒重和株高而言(图 5B、5C、5D)，wp-35 的株高、粒长、千粒重在低磷胁迫下较对照分别下降 2.38%、4.55%和 9.41%，而 wp-119 的降幅高达 15.36%、15.78%和 24.05%，并且 wp-119 的粒长、千粒重和株高在低磷胁迫下与对照相比达显著差异。而对于地上生物量、穗长、穗粒数、单株粒重而言(图 5E、5F、5G、5H)，两品种与对照相比都呈显著性下降，缺磷对其影响都较大。从上述各指标在不同磷处理条件下的变化看，低磷胁迫不同程度上影响了 wp-35 和 wp-119 的正常生长，其中对 wp-119 的影响较大。

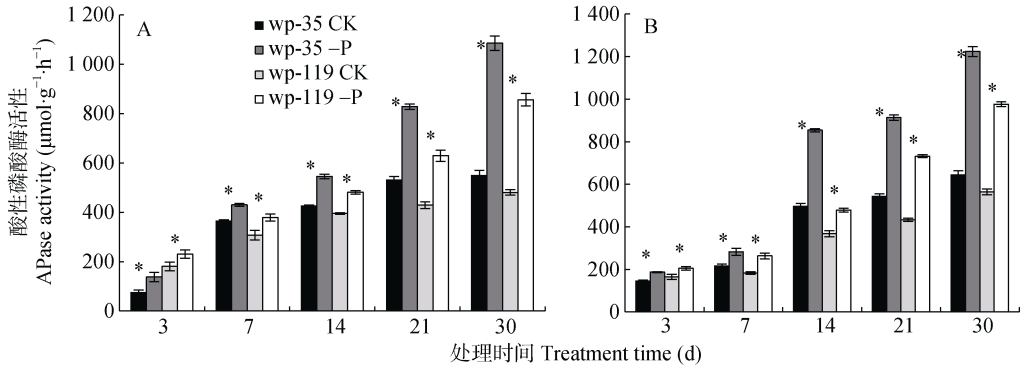


**图 4 春小麦耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在不同磷水平处理下根系(A)和叶片(B)APase 活性变化**

Fig. 4 Changes of APase activity in roots (A) and leaves (B) of spring wheat material wp-35 (low phosphorus tolerant) and wp-119 (low phosphorus sensitive) under different phosphorus levels

CK：正常磷水平；–P：低磷胁迫。*代表对照与处理间差异达显著水平($P < 0.05$)。CK: normal phosphorus level; –P: low phosphorus level. * indicates significant differences between CK and –P treatment ($P < 0.05$).

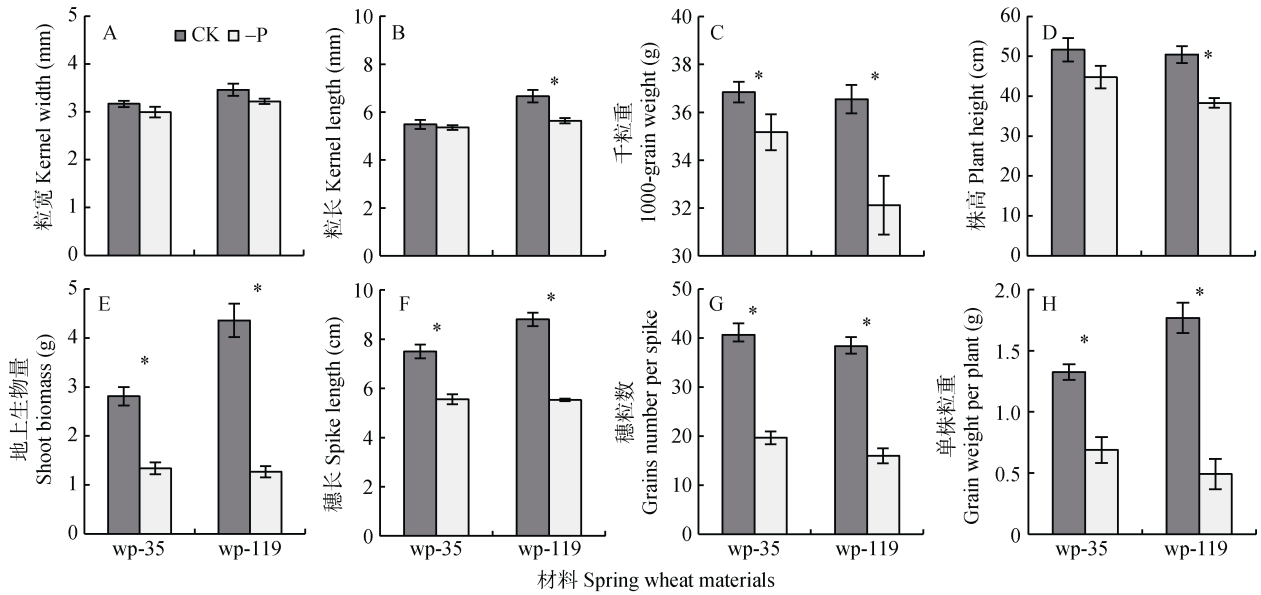


**图 5 春小麦耐低磷基因型 wp-35 和磷敏感基因型 wp-119 在不同磷水平处理下形态和经济性状的变化**

Fig. 5 Changes of morphology and economic traits of spring wheat material wp-35 (low phosphorus tolerant) and wp-119 (low phosphorus sensitive) under different phosphorus levels

CK：正常磷水平；–P：低磷胁迫。*代表对照与处理间差异达显著水平($P<0.05$)。CK: normal phosphorus level; –P: low phosphorus level. * indicates significant differences between CK and –P treatments ($P < 0.05$).

## 3 讨论

小麦的耐低磷特性是一个复杂的综合性状, 主要涉及植株对磷元素的吸收转运和利用等, 与植株的形态结构和生理生化等性状密切相关。苗期又是作物营养吸收的瓶颈期和筛选耐性指标的关键时期[20]。苗期初筛不仅能快速、准确地鉴定和筛选耐低磷品种, 还可明显地减少田间筛选的工作量与成本[21]; 而盆栽试验被认为是进行养分胁迫筛选试验最简便有效且精确度较高的方法[22]。但综合考虑小麦苗期与成株期耐低磷性鉴定评价鲜有报道。本研究分别选取小麦苗期与成株期耐低磷胁迫相关指标, 将其结合起来, 采用综合评价方式分析, 结果显示苗期和成株期各指标受低磷胁迫影响的程度有所不同, 且各指标间存在一定程度的相关性。故此, 直接利用这些指标难以客观、准确地评价小麦种质资源的耐低磷特性, 从而影响耐低磷特性鉴定结果。通过主成分分析, 将苗期 8 个和成株期 10 个指标分别转化成 4 个和 3 个新的相互独立的综合指标, 使评价工作简化且客观准确, 然后采用隶属函数法对苗期 162 份春小麦材料的耐低磷特性进行研究, 发现供试材料可被聚为 4 类: 耐低磷型、较耐低磷型、低磷较敏感型和低磷敏感型, 从中筛选苗期耐低磷候选材料 5 份和磷敏感候选材料 4 份, 并进一步对其采用盆栽方法进行成株期鉴定, 最后共同鉴定出耐低磷材料 wp-35 和磷敏感材料 wp-119, 同时发现 wp-26 为苗期耐低磷品种成株期磷敏感品种, wp-141 为苗期磷敏感品种成株期耐低磷品种, 这可能是小麦苗期和成株期在耐低磷特性方面的遗传机制不同所致。因此, 就小麦不同磷效率基因型的筛选而言, 仅仅只凭苗期来筛选耐低磷材料很难对复杂的小麦耐低磷能力进行全面确定, 需结合盆栽和水培的方法做进一步的鉴定分析, 才能筛选得苗期和成株期相统一的耐低磷材料, 为后续研究提供可靠的材料支持。

磷素是植物体内核酸、植素和卵磷脂的组成成分, 在能量代谢、糖分代谢和光合作用等代谢过程中起重要作用, 很大程度上决定了作物的最终产量和品质[23]。在磷胁迫条件下, 小麦的根干重、地上部干重、增产潜力均受到不同程度的影响[24]。本研究发现在低磷胁迫下苗期地上部干重和根系干重均受到明显的抑制作用, 且磷敏感材料较耐低磷材料降幅更大, 可能是因为耐低磷材料对磷素的吸收与转运高于磷敏感材料; 成株期株高、粒长、粒宽、千粒重穗长、穗粒数、单株粒重、地上生物量等形态和经济指标与对照相比均明显下降, 其中耐低磷材料 wp-35 的株高、粒宽和千粒重等性状与对照相比下降较小, 而磷敏感材料 wp-119 与其对照相比达显著差异, 株高、粒宽和千粒重等性状可以作为区分小麦不同耐低磷特性的重要指标, 说明低磷会限制小麦的生长发育, 严重影响经济产量, 且对磷敏感材料的影响远大于耐低磷材料, 进一步说明材料的可靠性。

APase 是一种适应性诱导酶, 低磷胁迫对细胞内的 APase 活性有明显的诱导作用, 其生理意义可能是增加对植物体内有机磷化合物的水解, 以促进其体内磷源的再利用, 以提高磷素的利用效率[25]。如耐低磷基因型小麦‘小偃 54’在低磷胁迫下可以通过提高根系 APase 活性来增加磷素吸收[26]。本研究发现, 低磷处理 14 d, 小麦根系和叶片组织内的 APase 活性大幅升高, 耐低磷品种 wp-35 升高幅度大于磷敏感品种 wp-119, 植物体内的 APase 具有将有机磷转化为无机磷的能力, 故推测植物体内 APase 活性与植物体内磷素的再利用有关。表明低磷胁迫对不同基因型小麦根系酶活性具有不同的调控作用, 耐低磷品种和低磷敏感性品种在低磷胁迫下的响应存在差异, 因而再利用作物体内磷素的能力也不同。本研究与烟草(*Nicotiana tabacum*)[27]和玉米(*Zea mays*)[28]等有关 APase 活性研究结果相一致。

## 4 结论

本研究首先对 162 份春小麦种质的苗期耐低磷特性进行研究, 筛选出苗期耐低磷候选材料和磷敏感候选材料, 进一步对其采用盆栽方法进行成株期鉴定, 最终筛得苗期和成株期共同耐低磷材料 wp-35 和磷敏感材料 wp-119。其中不同磷效率基因型的 APase 对低磷胁迫的响应程度也不同, 根系和叶片系统中的 APase 活性 wp-35 普遍高于 wp-119, 进一步说明 wp-35 对低磷环境具有更强的适应性。该研究结果可为研究小麦耐低磷特性、培育耐低磷品种提供理论依据和种质资源。

## 参考文献 References

[1] LAN P, LI W F, SCHMIDT W. ‘Omics’ approaches towards understanding plant phosphorus acquisition and use[M]//PLAXTON W C, LAMBERS H. Annual Plant Reviews. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc., 2015, 48: 65–98

[2] XU Y J, LIU F, HAN G M, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of phosphate starvation-responsive transcription factors in maize and three other gramineous

plants[J]. Plant Cell Reports, 2018, 37(5): 711–726

[3] 朱春权, 朱晓芳, 沈仁芳. 硫化氢促进缺磷条件下水稻根系细胞壁磷的再利用[J]. 土壤, 2018, 50(1): 51–58
ZHU C Q, ZHU X F, SHEN R F. Hydrogen sulfide promote rice (*Oryza sativa*) cell wall P remobilization under P starvation conditions[J]. Soils, 2018, 50(1): 51–58

[4] 丁广大, 陈水森, 石磊, 等. 植物耐低磷胁迫的遗传调控机理研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(3): 733–744
DING G D, CHEN S S, SHI L, et al. Advances in genetic regulation mechanism of plant tolerance to phosphorus deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2013, 19(3): 733–744

[5] SCHRÖDER J J, SMIT A L, CORDELL D, et al. Improved phosphorus use efficiency in agriculture: A key requirement for its sustainable use[J]. Chemosphere, 2011, 84(6): 822–831

[6] CORDELL D, DRANGERT J O, WHITE S. The story of phosphorus: Global food security and food for thought[J]. Global Environmental Change, 2009, 19(2): 292–305

[7] BAKER A, CEASAR S A, PALMER A J, et al. Replace, reuse, recycle: Improving the sustainable use of phosphorus by plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(12): 3523–3540

[8] 宋爱梅, 黄新朋, 孙淑斌, 等. 氮高效水稻品种苗期耐低磷种质的筛选与鉴定[J]. 中国水稻科学, 2010, 24(5): 479–486
SONG A M, HUANG X P, SUN S B, et al. Screening and identification of rice cultivars with relatively high nitrogen use efficiency for tolerance to phosphorus deficiency at seedling stage[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2010, 24(5): 479–486

[9] 张吉海, 高世斌, 杨克诚, 等. 玉米耐低磷种质资源的筛选与鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 335–339
ZHANG J H, GAO S B, YANG K C, et al. Screening and identification for tolerance to low phosphorus stress of maize germplasm resources[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(3): 335–339

[10] 袁园园, 董贝, 曹晓慧, 等. 黄淮麦区小麦成株期磷高效基因型的鉴定和筛选[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(1): 56–65
YUAN Y Y, DONG B, CAO X H, et al. Identification and screening of high phosphorus use efficiency genotypes of wheat at adult stage in Huang-Huai wheat area[J]. Journal of Triticeae Crops, 2017, 37(1): 56–65

[11] 苑乂川, 陈小雨, 李明明, 等. 谷子苗期耐低磷种质筛选及其根系保护酶系统对低磷胁迫的响应[J]. 作物学报, 2019, 45(4): 601–612
YUAN Y C, CHEN X Y, LI M M, et al. Screening of germplasm tolerant to low phosphorus of seedling stage and response of root protective enzymes to low phosphorus in foxtail millet[J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(4): 601–612

[12] 郭再华, 贺立源, 徐才国. 磷水平对不同耐低磷水稻苗根系生长及氮、磷、钾吸收的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(4): 449–452
GUO Z H, HE L Y, XU C G. Effect of phosphorus level on root growth and N, P & K uptake of rice with different P efficiencies at seedling stage[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2006, 12(4): 449–452

[13] 丁洪, 李生秀, 郭庆元, 等. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(2): 123–128
DING H, LI S X, GUO Q Y, et al. Study on correlation between acid phosphatase activity and low phosphorus tolerance of soybean[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 1997, 3(2): 123–128

[14] 张嘉莉, 朱从桦, 豆攀, 等. 硅、磷配施对玉米苗期生长及氮磷钾积累的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(5): 677–688
ZHANG J L, ZHU C H, DOU P, et al. Effect of phosphorus and silicon application on the uptake and utilization of nitrogen, phosphorus and potassium by maize seedlings[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(5): 677–688

[15] DA SILVA A, BRUNO I P, FRANZINI V I, et al. Phosphorus uptake efficiency, root morphology and architecture in Brazilian wheat cultivars[J]. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry, 2016, 307(2): 1055–1063

[16] YUAN Y Y, GAO M G, ZHANG M X, et al. QTL mapping for phosphorus efficiency and morphological traits at seedling and maturity stages in wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 614

[17] REN P R, MA X L, LI B C, et al. Identification and selection of low-phosphate-tolerant germplasm in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2016, 62(5/6): 471–480

[18] WANG J, SUN J J, MIAO J, et al. A phosphate starvation response regulator *Ta-PHR1* is involved in phosphate signalling and increases grain yield in wheat[J]. Annals of Botany, 2013, 111(6): 1139–1153

[19] LIU Y, MI G H, CHEN F J, et al. Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability[J]. Plant Science, 2004, 167(2): 217–223

[20] 连盈, 卢娟, 胡成梅, 等. 低氮胁迫对谷子苗期性状的影响和耐低氮品种的筛选[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(4): 523–534
LIAN Y, LU J, HU C M, et al. Effects of low nitrogen stress on foxtail millet seedling characteristics and screening of low nitrogen tolerant varieties[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(4): 523–534

[21] LIAO M T, FILLERY I R P, PALTA J A. Early vigorous growth is a major factor influencing nitrogen uptake in wheat[J]. Functional Plant Biology, 2004, 31(2): 121–129

[22] 王凡坤, 薛珂, 付为国. 土壤氮磷状况对小麦叶片养分生

态化学计量特征的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(1): 60–71
WANG F K, XUE K, FU W G. Effects of soil nitrogen and phosphorus contents on ecological stoichiometry of wheat leaf[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(1): 60–71

[23] 张恩和, 王惠珍, 阎秋洁. 不同基因型春小麦对磷胁迫的适应性反应[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(2): 117–120
ZHANG E H, WANG H Z, YAN Q J. Adaptable effects of phosphorus stress on different genotypes of spring wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2006, 26(2): 117–120

[24] 杨瑞吉, 张小红, 王鹤龄, 等. 不同基因型春小麦对磷胁迫适应性研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2314–2318
YANG R J, ZHANG X H, WANG H L, et al. Adaptabilities of different genotypes of spring wheat to phosphorous deficiency[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(11): 2314–2318

[25] LÓPEZ-ARREDONDO D L, LEYVA-GONZÁLEZ M A, GONZÁLEZ-MORALES S I, et al. Phosphate nutrition: Improving low-phosphate tolerance in crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65(1): 95–123

[26] 孔忠新, 杨丽丽, 张政值, 等. 小麦耐低磷基因型的筛选[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 591–595
KONG Z X, YANG L L, ZHANG Z Z, et al. Screening of wheat germplasms tolerant to low phosphorus[J]. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(4): 591–595

[27] 龚丝雨, 梁喜欢, 杨帅强, 等. 低磷胁迫对不同磷效率基因型烟草苗期生长及生理特征的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(6): 1217–1224
GONG S Y, LIANG X H, YANG S Q, et al. Effect on growth and physiological characteristics of tobacco genotypes with different P-efficiency at seedling stage under low-phosphorus stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(6): 1217–1224

[28] 黄爱缨, 蔡一林, 滕中华, 等. 玉米自交系苗期耐低磷的根系生理特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(6): 1419–1422
HUANG A Y, CAI Y L, TENG Z H, et al. Physiological characteristics of inbred line maize seedling root under phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2008, 16(6): 1419–1422