

不同基因型小麦耐低磷生理机制研究

杨文博, 程云, 张艳, 林德立, 李雪, 邢国珍, 许君, 郑文明*

(河南农业大学 生命科学学院, 小麦玉米作物学国家重点实验室, 河南 郑州 450002)

摘要: 为揭示小麦耐低磷机制和培育磷高效基因型品种, 以黄淮麦区 20 个小麦品种为材料, 系统测定了水培体系中低磷胁迫 ($5 \mu\text{mol/L}$) 和正常供磷 ($500 \mu\text{mol/L}$) 条件下不同基因型小麦苗期的生物量、磷吸收量、根冠比和根效率, 并对其耐低磷生理特性进行了比较分析。结果表明, 不同基因型小麦应对低磷胁迫的生理特性有明显差异, 可通过增加根系生物量、提高根系吸磷效率或增加植株体内磷利用效率等途径应对低磷胁迫; 济麦 17、矮抗 58、晋麦 47 显示出磷吸收高效, 豫麦 49 和川农 17 显示出磷利用高效。综合比较, 济麦 17、晋麦 47、川农 17 为磷高效基因型小麦品种, 具有较高的小麦磷高效育种应用价值。

关键词: 小麦; 基因型; 低磷反应; 磷利用高效; 磷吸收高效

中图分类号: S181 S512.1 文献标志码: A 文章编号: 1004-3268(2014)05-0024-06

Physiological Features of Different Wheat Genotypes Exposed to Low Phosphate under Hydroponic Culture

YANG Wen-bo, CHENG Yun, ZHANG Yan, LIN De-li, LI Xue,
XING Guo-zhen, XU Jun, ZHENG Wen-ming*

(National Key Laboratory of Crop Science for Wheat and Maize, College of Life Sciences,
Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Deepening dissection on the physiological features of different wheat genotypes exposed to low phosphate can find the primary basis for revealing the mechanism of low P tolerance and high P efficiency breeding for wheat. This paper reported a systemic analysis for the physiological features of 20 different wheat genotypes exposed to low phosphate under hydroponic culture. The biomass, P-uptake, shoot/root ratio, and root efficiency of wheat seedlings were measured at different P regimes (low P, $5 \mu\text{mol/L}$, P-; full P, $500 \mu\text{mol/L}$, P+). The obtained results indicated that there existed obvious differences among their physiological characters of different wheat genotypes in low phosphorus response. They could enhance their P efficiency by increasing root biomass, root P uptake, or use efficiency. Wherein, Jimai 17, Aikang 58 and Jinmai 47 showed the high phosphate absorption efficiency, whereas Yumai 49 and Chuannong 17 showed the high phosphate utilization efficiency. As a comprehensive screening result, Jimai 17, Jinmai 47, and Chuannong 17 are sorted as high P efficiency genotypes of wheat, which possess the great potentials in wheat P-efficient breeding.

Key words: wheat; genotype; low-phosphate response; high phosphate utilization efficiency; high phosphate absorption efficiency

收稿日期: 2014-02-04

基金项目: 河南省重点科技攻关项目 (112102110206); 河南省杰出青年基金项目 (084100410025)

作者简介: 杨文博 (1986-), 女, 河南郑州人, 硕士, 主要从事植物分子生物学研究。E-mail: bbgyang@yahoo.com.cn

* 通讯作者: 郑文明 (1964-), 男, 河南永城人, 教授, 主要从事植物养分高效功能基因组学和植物病原真菌基因组学研究。
E-mail: wmzheng@henau.edu.cn

磷是构成各种生物生命活动最重要的元素之一,通过参与植物体内的生理生化反应,在植物的生长发育中发挥着关键作用^[1]。磷是所有土壤基本营养中利用效率最低的一种,作物产量常因缺磷而受损。由于磷素在酸性或碱性土壤中通常与土壤中钙、铁、铝或土壤黏粒结合,形成难溶性的磷酸盐,使得植物利用磷肥及土壤磷素的效率极低,表现缺磷症状,即土壤磷的“遗传学缺乏”^[2]。

施用磷肥是缓解土壤中磷素供应不足、提高作物产量的主要措施之一。然而,过度施用磷肥是水生生态系统出现水体富营养化的主要原因^[3-4]。因此,利用作物的基因型差异,筛选和利用耐低磷(或磷高效)作物品种无疑是克服磷危机的最有效途径^[5-7]。

目前,对小麦不同品种磷高效(耐低磷)性状筛选的研究较多^[8-11]。然而,这些性状的筛选主要是在田间或土壤盆栽条件下根据施磷量与产量性状的关系确定的,试验结果易受肥力分布及水分、光照、温度等因素的综合影响。另一方面,植物磷效率是一个复杂性状,可以进一步分解为磷吸收效率(phosphate acquisition efficiency, PAE)和磷利用效率(phosphate use efficiency, PUE),二者都可以成为“磷高效”高产性状的重要组分^[12-13]。在养分严格可控的环境中系统研究蕴含于不同小麦品种(系)中的 PAE 和 PUE 性状,对认识小麦低磷胁迫应答网络和发掘利用这些优良性状都具有重要意义。

学者们对我国长江流域小麦品种在磷源液相控制释放系统下进行了生理测定,筛选出 231104、231106 和 231122 为磷高效品种,并根据 SSR 多态性标记揭示了它们的耐低磷种质可能与洛夫林 10 及小偃 54 不同^[14]。目前,尚缺乏对我国黄淮冬麦区小麦品种在营养严格可控条件下磷效率特性的系统分析。为此,本研究以黄淮麦区 20 个小麦品种为材料,测定了水培体系中低磷胁迫(5 $\mu\text{mol/L}$)和正常供磷(500 $\mu\text{mol/L}$)2 种供磷条件下供试小麦品种苗期的生物量、磷吸收量、根冠比和根效率,对其耐低磷生理特性进行了比较研究,以期小麦耐低磷种质资源的评价和利用,以及小麦磷高效育种提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

小麦种子由河南农业大学国家小麦工程技术中

心和河南农业大学农学院提供,以黄淮冬麦区品种为主,共 20 个不同基因型品种,包括矮抗 58、豫麦 49、豫麦 18、豫农 202、晋麦 47、周麦 18、济麦 17、川农 17、新麦 18、陇麦 862、小偃 54、衡观 35、济麦 19、中国春、小偃 6、石新 828、石麦 18、邯 6172、烟辐 188、济麦 20。

1.2 培养方法

选取饱满、均匀的小麦种子,用 75% 的乙醇对种子表面消毒 30 s,清水洗净后转移到培养皿中浸种 24 h,而后根据不同基因型的春化类型春化(-4 $^{\circ}\text{C}$) 7~28 d,再(25 \pm 3) $^{\circ}\text{C}$ 催芽成苗。待幼苗长至二叶一心时,选取生长一致的幼苗移栽到盛有适量 Hoagland 营养液^[15]的容器内进行培养。试验以 KH_2PO_4 为磷源,每个品种均设 2 个处理水平,即正常供磷(500 $\mu\text{mol/L}$,对照)和低磷胁迫(5 $\mu\text{mol/L}$),其余成分各处理间相同。每 3 d 更换一次营养液,每天 16 h/8 h 光暗处理,电动气泵通气。移栽后 21 d 取样,用于生物量和磷含量测定。

1.3 测定方法

1.3.1 生物量 每个小麦品种取 5 株,按地上部和地下部分开收获、测定。120 $^{\circ}\text{C}$ 杀青,65 $^{\circ}\text{C}$ 烘干 48 h 至恒质量,称质量获得生物量。

1.3.2 磷含量 烘干后的样品由河南省科学院分析测试中心采用 ICP 法测定磷含量,使用仪器为 TJA 公司电感耦合等离子体原子发射光谱仪(ICP-AES)。

1.3.3 吸收效率和根效率 按照“磷含量/生物量”计算吸收效率,“整株磷含量/根质量”计算根效率。

按照“低磷处理/正常供磷处理 \times 100%”计算整株、地上部和根系的相对生物量、相对吸磷量、相对吸收效率和相对根效率^[12,16]。

1.4 数据处理

利用 SPSS 分析软件^[17]进行基本统计量相关性分析和差异显著性测验。

2 结果与分析

2.1 低磷处理下不同基因型小麦品种的相对生物量变化

测定结果显示,水培条件下苗期的低磷胁迫对小麦总生物量和地上部、地下部生物量的影响因基因型而异(表 1)。各基因型小麦品种的整株相对生物量变幅在 61.64%~111.70%,其中川农 17、晋麦 47、济麦 17、矮抗 58、豫麦 49 和新麦 18 相对生物量较高,为总生物量磷高效基因型。地上部相对生物

量显示出与整株相对生物量相似的情况, 济麦 17、川农 17 和晋麦 47 优于其他基因型品种。地下部相对生物量变化趋势与整株和地上部相对生物量变化趋势差异较大, 大多数品种低磷胁迫下的地下部生物量大于正常供磷, 以晋麦 47、豫农 202、新麦 18 最为显著, 相对生物量达 150% 以上; 而济麦 17、小偃 6、邯 6172、烟辐 188 和济麦 20 的低磷处理地下部生物量显著低于正常供磷处理, 表明这 2 类品种应对低磷胁迫的机制可能不同。

表 1 低磷处理下不同小麦品种的相对生物量 %

供试品种	整株	地上部	地下部
川农 17	111.70A	103.60A	142.42A
晋麦 47	111.11A	101.75A	161.90A
济麦 17	107.02A	108.51A	95.00C
矮抗 58	103.00A	91.36B	145.00A
豫麦 49	99.27A	91.82B	125.00B
新麦 18	97.46A	82.98B	154.17A
豫麦 18	90.15B	82.08B	126.92B
陇麦 862	87.78B	80.00B	115.00C
小偃 54	88.66B	76.92B	130.00B
衡观 35	86.52B	74.14B	138.46A
济麦 19	84.89B	80.17B	108.70C
中国春	84.46B	80.17B	103.70C
周麦 18	84.11B	74.14B	117.14C
小偃 6	79.09C	77.01B	86.96D
豫农 202	76.47C	61.54C	154.17A
石新 828	76.00C	68.09C	108.82C
石麦 18	72.73C	65.38C	103.57C
邯 6172	69.05C	61.45C	97.73C
烟辐 188	64.54C	58.18C	90.32D
济麦 20	61.64C	56.14C	78.13D

注: 同列数据后不同字母表示差异达 1% 显著水平, 下同。

2.2 低磷处理下不同基因型小麦品种的相对吸磷量变化

不同小麦品种的相对吸磷量有显著变化(表 2)。各基因型小麦整株相对吸磷量最大的是济麦 17、矮抗 58、晋麦 47; 中国春、豫农 202 和邯 6172 相对吸磷量则最小, 分别为 15.39%、15.86%、16.47%。各基因型小麦地上部相对吸磷量与整株相对吸磷量有类似变化趋势, 以济麦 17、矮抗 58、晋麦 47 最高, 中国

春、豫农 202 和邯 6172 最低。而地下部相对吸磷量在基因型间表现和前者有明显不同, 以晋麦 47 最高 (>50%), 小偃 6 和济麦 20 最低。

表 2 低磷处理下不同小麦品种的相对吸磷量 %

供试品种	整株	地上部	地下部
川农 17	25.96B	24.58C	33.33C
晋麦 47	29.82A	26.62B	50.30A
济麦 17	31.37A	31.03A	33.81C
矮抗 58	29.96A	27.83B	40.13B
豫麦 49	24.86B	23.10C	34.78C
新麦 18	20.62C	16.83D	39.27B
豫麦 18	20.10C	18.58D	26.84D
陇麦 862	24.26B	23.56C	26.61D
小偃 54	26.54B	23.21C	39.78B
衡观 35	24.33B	22.58C	31.43C
济麦 19	22.38C	20.38C	32.39C
中国春	15.39D	13.90E	24.75D
周麦 18	18.78C	17.46D	23.18D
小偃 6	20.69C	21.77C	17.56E
豫农 202	15.86D	13.40E	30.32C
石新 828	22.76C	20.78C	33.77C
石麦 18	21.06C	18.97D	32.78C
邯 6172	16.47D	15.06E	22.54D
烟辐 188	17.23D	16.35D	20.21E
济麦 20	17.14D	16.94D	17.87E

综合比较各基因型小麦的地下部相对吸磷量与地上部相对吸磷量发现, 大多数小麦品种低磷条件下地下部获得的磷元素更多, 只有小偃 6 例外。

2.3 低磷处理下不同基因型小麦品种的相对磷吸收效率变化

磷吸收测定结果显示(表 3), 小偃 54、石新 828、济麦 17、矮抗 58 的整株相对磷吸收效率较高, 在 29.23%~30.13%, 中国春最低为 18.19%。总体上不同基因型小麦地上部相对磷吸收效率多在 20.34%~30.55%, 中国春则明显低于其他基因型(仅为 17.44%)。济麦 17 的地下部相对磷吸收效率为 34.63%, 高于其他基因型的相对吸收效率(19.72%~32.56%)。综合比较发现, 济麦 17、小偃 54、石新 828、石麦 18 的各项相对吸收效率均较高, 说明这些小麦品种具有以较少的生物量获得较大吸磷量的能力。

表 3 低磷处理下不同小麦品种的相对磷吸收效率 %

供试品种	整株	地上部	地下部
川农 17	23.29C	23.65C	23.08C
晋麦 47	26.88B	26.14B	31.61A
济麦 17	29.45A	28.50A	34.63A
矮抗 58	29.24A	30.22A	27.76B
豫麦 49	25.02B	25.07B	27.23B
新麦 18	21.11C	20.34C	25.22C
豫麦 18	22.19C	22.66C	21.35D
陇麦 862	27.54A	29.39A	22.97C
小偃 54	30.13A	30.25A	29.85A
衡观 35	28.11A	30.43A	22.39C
济麦 19	26.28B	25.22B	30.33A
中国春	18.19D	17.44D	23.57C
周麦 18	22.29C	23.53C	19.73D
小偃 6	26.16B	28.07A	20.70D
豫农 202	20.84C	21.64C	19.72D
石新 828	29.93A	30.55A	30.83A
石麦 18	28.87A	29.21A	31.89A
邯 6172	23.78C	24.46B	22.85C
烟辐 188	26.59B	28.19A	22.71C
济麦 20	27.88A	29.87A	22.88C

表 4 低磷处理下不同小麦品种的磷吸收相对根效率

供试品种	相对根效率/%
川农 17	18.02D
晋麦 47	18.76D
济麦 17	32.49A
矮抗 58	20.59C
豫麦 49	19.31D
新麦 18	13.30F
豫麦 18	15.97E
陇麦 862	21.03C
小偃 54	19.98C
衡观 35	17.19E
济麦 19	20.94C
中国春	14.53F
周麦 18	16.04E
小偃 6	24.16B
豫农 202	10.32F
石新 828	20.65C
石麦 18	20.47C
邯 6172	16.79E
烟辐 188	19.26D
济麦 20	21.80C

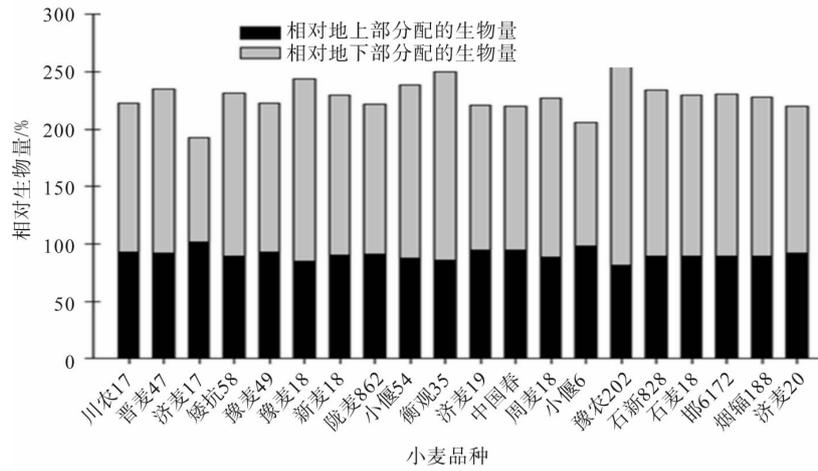
2.4 低磷处理下不同基因型小麦品种的磷吸收相对根效率

根效率代表单位根质量(干质量)所吸收的整株磷量,直接反映小麦从土壤中吸磷的能力(表 4)。统计结果显示,济麦 17 相对根效率最高,其次是小偃 6 号,低磷处理分别为正常供磷的 32.49% 和 24.16%,最低的是豫农 202,仅为 10.32%。结合相对吸收效率分析结果(表 3)可以看出,在低磷胁迫下济麦 17 和小偃 6 的根部具有较强的磷素吸收能力和吸收效率,为 PAE 基因型,它们主要通过增加磷吸收量来应对低磷胁迫。同时,结合表 1 数据,川农 17、晋麦 47、豫麦 49、新麦 18 等相对生物量较高的品种的相对磷吸收效率和相对根效率偏低,可能反映了另一类应对低磷胁迫的方式即 PUE,主要通过提高磷利用效率的各种机制应对低磷环境,它们能以较少的吸磷量获得较大的生长生物量。

2.5 不同基因型小麦品种地上部、地下部的相对生物量和相对吸磷量分配规律

植物在低磷条件下相对正常供磷条件下的相对生物量和相对吸磷量在地上、地下部(根冠)的分配规律可以反映不同基因型植株的磷代谢特征^[18]。本试验低磷处理后小麦地上部、地下部生物量占整株生物量的比例和正常磷处理条件下相比产生的变化因基因型不同而异,总体上低磷处理使小麦植株地上部生物量占总生物量的比例下降(图 1)。其中,豫农 202 下降的最多,低磷处理下降 19%。而济麦 17(100%)和小偃 6 号(97%)在低磷处理中地上部生物量基本未发生变化。所有基因型品种地下部的相对生物量比例变化介于 90%~200%。其中,豫农 202 为 200%,济麦 17 和小偃 6 号为 90%和 108%。这说明豫农 202 在低磷条件下将更多的光合同化物运送到根部,通过促进根系生长应对磷胁迫;相反,济麦 17 和小偃 6 的地上部和地下部生物量占总生物量的比例在处理组和对照组中的变化不大,表明其可能存在与通过改变地上部和地下部生长量分配应对低磷胁迫不同的机制。

对不同品种地上部和地下部吸磷量占总吸磷量的比例(吸磷比)在不同供磷条件下变化动态分析表明,低磷胁迫下不同基因型植株体内的磷含量分配



相对地上部分配的生物量:低磷处理地上部生物量占整株生物量比例与正常磷处理地上部生物量占整株生物量比例的比值(%);相对地下部分配的生物量:低磷处理地下部生物量占整株生物量比例与正常磷处理地下部生物量占整株生物量比例的比值(%).图2计算方法相同

图 1 不同基因型小麦品种地上、地下部(根冠)相对生物量分配

变化动态有明显不同(图 2)。低磷处理下地上部吸磷比为正常供磷下吸磷比的 82%~105%，多数品种低磷处理后其地上部吸磷比较正常供磷条件下降低。其中，新麦 18 和豫农 202 下降的最多，分别下降至正常供磷条件下吸磷比的 18% 和 16%；而济麦 20(98%)和济麦 17(98%)在低磷处理中吸磷比几乎未发生变化，小偃 6 地上部吸磷比增加了 5%。地下部吸磷比在不同供磷条件下

的变幅为 85%~196%。其中，济麦 17、济麦 20 和陇麦 862 地下部吸磷比为正常供磷条件下的 105%、107%、109%，豫农 202 和新麦 18 则为 191% 和 189%，而小偃 6 仅为 85%。由此可以看出，低磷处理后除小偃 6 号外各基因型小麦均增大了地下部的磷分配，优先保证根部生长的磷营养。而小偃 6 可能存在不同的应对机制，因而向地下部分配的磷元素并没有增加。

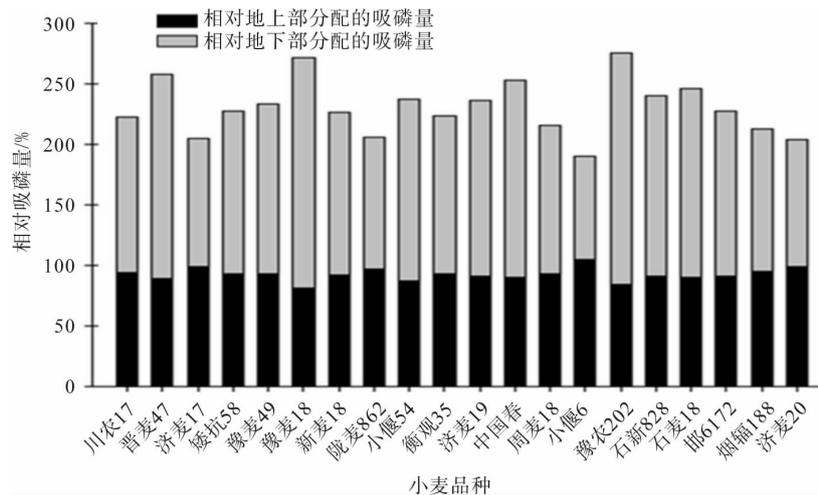


图 2 不同基因型小麦品种地上部、地下部(根冠)相对吸磷量分配

3 结论与讨论

小麦在长期进化中形成了多层次的低磷应对机制,包括形态建成变化、体内运输变化和全基因组范围基因表达变化等,对这些机制的深入探究可为鉴定小麦优良种质资源、磷高效育种及品种合理应用提供重要支撑^[13,19-21]。

本研究以生物量、吸磷量、磷吸收效率和根效率为生理指标,对低磷胁迫和正常供磷条件下,水培 21 d 的 20 个不同基因型小麦品种苗期磷效率特性进行了评价分析。综合鉴定出济麦 17、矮抗 58、川农 17、晋麦 47、豫麦 49 和新麦 18 为磷高效基因型品种。其中,济麦 17、矮抗 58 和晋麦 47 具有较高的整株相对吸磷量,济麦 17 和矮抗 58 整株相对吸

收效率最高。济麦 17 还具有较高的相对根效率,显示了典型的 PAE 基因型特征,具有良好应用潜力,其磷高效吸收的机制值得进一步深入研究。

济麦 17 和小偃 6 相对地上部吸磷量大于相对地下部吸磷量,二者生物量和吸磷量在地下部和地下的分配情况,都说明其并不是靠增加根系生物量来增加吸磷量的,且并未分配给地下部更多的磷元素用于生长,这 2 个基因型适应低磷的机制可能主要是依赖于提高其根系的吸收效率。

晋麦 47 和矮抗 58 的整株、地上部和地下部相对生物量、相对吸磷量和相对吸收效率均较高,是 PAE 基因型品种。但其相对根效率偏低,且生物量和吸磷量分配给地下部较多,说明其应对低磷胁迫的途径是通过增加根系生物量进而增加吸磷量。

川农 17 和豫麦 49 具有较高的整株相对生物量,但整株相对吸磷量和吸收效率均不高,其可能存在与济麦 17 不同的低磷适应途径,从生物量考虑可作为 PUE 基因型品种;豫农 202 和中国春整株相对生物量和吸磷量均不高,是磷低效基因型品种,这与孔忠新等^[14]利用磷源液相控制释放系统对中国春的测定结果是一致的。其地下部相对生物量较高,根系吸收了更多的磷元素,表明它们在生长过程中通过优先保证根系生长需要以缓解低磷胁迫。

小麦磷高效基因型的筛选及表型分析是小麦磷高效育种及低磷胁迫分子机制研究的重要基础。小麦苗期磷效率性状研究有利于开展高通量的快速、高效种质资源评价,研究表明,小麦苗期土培或水培条件下的磷效率表型性状与其产量性状存在相关性^[22-23]。本研究结果可为黄淮冬麦区小麦磷高效育种提供重要依据,也为进一步开展小麦 PAE 和 PUE 性状的分子机制研究提供了重要基础。

参考文献:

[1] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants[J]. *Plant Cell & Environment*, 1988, 11: 47-54.
 [2] 严小龙,张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京:中国农业出版社,1997.
 [3] Carpenter S R. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 10.
 [4] Abelson P H. A potential phosphate crisis[J]. *Science*, 1999, 283: 2015-2017.
 [5] Suh S, Yee S. Phosphorus use-efficiency of agriculture and food system in the US[J]. *Chemosphere*, 2011, 2011(2): 17-22.

[6] 刘建中,李振声,李继云. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J]. *生态农业研究*, 1994, 2(2): 16-22.
 [7] 张福锁,林翠兰,曹一平. 土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[M]. 北京:中国农业大学出版社,1992.
 [8] Lipsett J. The phosphorus content and yield of grain of different wheat varieties in relation to phosphorus deficiency [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1964, 15(1): 1-8.
 [9] 王树亮,田奇卓,李娜娜,等. 不同小麦品种对磷素吸收利用的差异[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(3): 476-483.
 [10] 曹卫东,贾继增,金继运. 小麦磷素利用效率的基因位点及其交互作用[J]. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(3): 285-292.
 [11] 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.
 [12] Föhse D, Claassen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species[J]. *Plant and Soil*, 1988, 110(2): 102-113.
 [13] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 423-447.
 [14] 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.
 [15] 杨秀君,刘顺通,王明凤,等. 不同基因型小麦在水培体系下的磷胁迫反应研究[J]. *河南农业大学学报*, 2009, 43(2): 109-112.
 [16] 陆景陵. 植物营养学(上册)[M]. 北京:中国农业大学出版社,2002.
 [17] Levesque R. SPSS programming and data management; A guide for SPSS and SAS users[M]. Fourth Edition. Chicago:SPSS Inc., 2007.
 [18] Blair G J, Cordero S. The phosphorus efficiency of three annual legumes[J]. *Plant and Soil*, 1978, 50: 387-398.
 [19] Schroder J. Improved phosphorus use efficiency in agriculture; A key requirement for its sustainable use [J]. *Chemosphere*, 2011, 2: 22-25.
 [20] Teng W, Chen X P, Xu X F, et al. Characterization of root response to phosphorus supply from morphology to gene analysis in field-grown wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(5): 1403-1411.
 [21] Lynch J P, Brown K M. Root strategies for phosphorus acquisition: The ecophysiology of plant-phosphorus interactions[M]. Netherland:Springlink, 2008.
 [22] 邢宏燕,王二明,李滨,等. 有效利用土壤磷的小麦种质筛选方法研究[J]. *作物学报*, 2000, 26(6): 839-844.
 [23] 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(3): 98-104.