

缺磷胁迫下不同磷效率小麦品种及其杂种 F_1 的磷吸收利用特性

李宾兴¹ 郭程瑾¹ 王斌² 肖凯^{1,*} 李雁鸣^{1,*}

(¹河北农业大学农学院,河北保定 071001; ²国家救灾备荒种子管理中心,河北石家庄 050011)

摘要: 在缺磷胁迫下,对磷低效、磷吸收高效和利用高效 3 个小麦品种及其杂种 F_1 的磷吸收、利用特性进行了研究。结果表明,与磷低效品种 Nc37 相比,磷吸收高效品种 81(85)单株次生根数较多、次生根直径较大、根系干物质重量较大、TTC(氯化三苯基四氮唑)还原力较高和单株全磷量较多。其对磷素吸收量的增加,是根系形态和根体构型改变和对土壤中难溶性磷素利用能力增强两方面共同作用的结果。利用高效品种(蚂蚱麦)具有较高的旗叶酸性磷酸化酶活性和较高的磷利用效率,对于改善植株体内磷的代谢周转和再利用能力,进而提高植株的磷利用效率可能具有较重要作用。在 $F_{1,1}$ [Nc37 × 81(85)], $F_{1,2}$ (Nc37 × 蚂蚱麦)和 $F_{1,3}$ [81(85) × 蚂蚱麦] 3 个杂种 F_1 中,单株次生根数、次生根粗度、单位土体根系干重、根系 TTC 还原力、植株成熟期全磷量和旗叶酸性磷酸化酶活性的离中优势(H_m)和超高亲优势(H_h)多为正向优势。其单株籽粒产量的 H_m 和 H_h 均为正值,分别变化在 31.7% ~ 32.8% (H_m)和 18.5% ~ 29.6% (H_h)之间。用高效吸收、利用 2 个不同类型的小麦品种作亲本配制杂交组合,充分利用 F_1 代在磷吸收利用上的杂种优势,对于改善在磷胁迫下小麦的磷素营养可能具有重要作用。

关键词: 磷效率;小麦(*Triticum aestivum* L.);杂种 F_1 ;磷胁迫

中图分类号: S512

Acquisition and Utilization Characteristics of Phosphorus in Hybrid F_1 and Parents with Different P Efficiencies under Phosphorus Deficient Condition

LI Bin-Xing¹, GUO Cheng-Jin¹, WANG Bin², XIAO Kai^{1,*} and LI Yan-Ming^{1,*}

(¹ College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, Hebei; ² Center of Seed Administration for Natural Disaster Preparation and Saving of China, Shijiazhuang 050011, Hebei, China)

Abstract: Three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars with different phosphorus(P) efficiency and the hybrid F_1 s from the careers between three cultivars were used to compare phosphorus acquisition and utilization properties under P-deficient conditions. As compared with cultivar with low P efficiency(Nc37), cultivar with high P acquisition efficiency[81(85)] had much more secondary root number per plant, larger diameter of secondary root, higher root dry weight per cm^3 soil (Fig. 1), higher TTC reductive activity in root and much more accumulation of P in plant (Fig. 2, 3). Its increase of P uptake under P-deficient condition was due to the changes of root amount and the enhancement of acquisition of insoluble phosphorus from the soil. The higher APase activity in flag leaf possibly had important role to improve the utilization efficiency of P in cv. Mazhamai by promoting the metabolic circling and re-utilization of P in plants (Fig. 4). The H_m (heterosis from mid-parent value) and H_h (heterosis from high-parent value) on secondary root number per plant, diameter of secondary root, root dry weight per cm^3 soil, TTC reductive activities in root, total P content in plant and APase activity in flag leaves were almost all positive values (Table 1, 2). The H_m and H_h of grain yield per plant in three hybrid F_1 s were 31.7%~32.8% and 18.5%~29.6%, respectively (Table 1). Making the hybrid combinations from the parents with high acquisition efficiency and variety with high utilization efficiency of P, and fully utilizing the heterosis of F_1 on acquisition and utilization of P, will possibly have important roles to improve the P nutrition of wheat under P-deficient condition.

Key words: Phosphorus efficiency; Wheat (*Triticum aestivum* L.); Hybrid F_1 ; P-deficient condition

全世界30%以上的农田磷素供应不足,磷素缺乏已成为限制作物生长发育和籽粒产量的主要原因之一。有报道指出,由于农田长期施磷肥和磷矿石资源的开采,世界上不可再生的磷矿石资源可能在2050年枯竭^[1]。我国有2/3的农田缺磷,构成对作物生长发育和籽粒产量的限制^[2]。近年来研究表明,不同植物以及同一植物不同品种(基因型)间在磷吸收和利用效率上存在着明显的遗传多样性现象^[3-5],筛选和利用磷高效基因型和品种,可望成为作物对磷素资源高效利用的一条有效途径^[6-9]。

在缺磷条件下,植物的磷高效表现为对磷的高效吸收和利用两个方面^[6-7],即为植株磷吸收数量的增加和吸收单位磷素的物质生产及籽粒产量水平的提高。迄今,关于小麦磷营养基因型差异的研究,国内外多集中在磷高效基因型的筛选以及评价指标方面^[10-13]。有关不同磷效率小麦品种磷素吸收、利用特性的生理机制及其杂种优势的表现特征还缺乏系统研究。本研究从88个小麦品种中筛选出典型的磷低效、吸收高效和利用高效3个不同磷效率品种并以其杂种 F_1 ,在缺磷条件下,较系统研究了它们不同的磷素吸收、利用特性和部分相关形态及生理指标,旨在初步阐明磷高效小麦品种高效吸收、利用磷素的生理机制,以及杂种 F_1 在磷素吸收、利用上的优势,为今后小麦的磷高效遗传改良和生产实践提供理论依据。

1 材料与与方法

1.1 试材及其种植

在1997—1999年度以磷酸盐下的单株吸磷量、单株籽粒产量为指标,筛选出了磷低效(Nc37)、磷吸收高效[81(85)]和磷利用高效(蚂蚱麦)3个典型的磷效率品种。1999—2000年度,在田间配制杂交组合 $F_{1,1}$ [Nc37×81(85)]、 $F_{1,2}$ (Nc37×蚂蚱麦)和 $F_{1,3}$ [81(85)×蚂蚱麦],成熟期收获杂种 F_1 种子。

2000—2002年度,设缺磷处理田间试验。设置在磷耗竭试验田中进行,该田耗竭试验持续了5年10个生长季(小麦—玉米),土壤含有机质13.0 g/kg、碱解氮45.2 mg/kg、速效磷(P_2O_5)8.3 mg/kg和速效钾(K_2O)120.1 mg/kg。其中,在2001—2002年度,另在普通农田设置丰磷处理作为缺磷处理研究的补充,主要用于不同磷水平下各供试材料根系特征的比较研究。土壤含有机质含量13.0 g/kg、碱解氮

43.5 mg/kg、速效磷(P_2O_5)28.5 mg/kg和速效钾(K_2O)130.1 mg/kg。在2种处理中,Nc37、81(85)和蚂蚱麦分别种植于长3 m、宽2 m小区,小区内行距0.25 m;因种子量限制, $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 种子相邻种植在同一小区中部,各2行,两侧另种植3个亲本各2行。各供试材料基本苗数约每米行长75株,重复4次。丰、缺磷处理均底、追(起身期)氮素75 kg/hm²,丰磷处理另底施磷素112.5 kg/hm²。生育期间管理同一般麦田。

1.2 测定项目及方法

主要在缺磷处理下,于春季生长发育期间,测定下述性状及指标。

1.2.1 单株次生根数 抽穗期,在田间挖取各供试材料2行植株40 cm×40 cm×40 cm土体,重复3次。分别以自来水缓慢冲至根系洁净,从中选出次生根完整的代表性植株10株,记其次生根数。

1.2.2 次生根粗度 次生根查数后,用游标卡尺测量距分蘖节3 cm处次生根的粗度。每个供试材料测量10株,每株测量代表性根10条。

1.2.3 单株根系干重 选择具有完整次生根系的代表性植株10株,剪下全部根系,100℃杀青30 min,然后于80℃烘烤48 h至恒重,称取单株根系干重。

1.2.4 根系TTC还原力 抽穗期及蜡熟期挖取的根系,冲洗干净后立即剪取尖端部位根系1 g左右,参照张雄(1982)的方法测定根系TTC还原力^[14];采用与抽穗期相同的方法获取根系样本,并按相同的方法测定根系TTC还原力。

1.2.5 植株全磷量 在抽穗期和成熟期,收集各供试处理10株的地上部分,于105℃杀青30 min后,80℃烘烤48 h至恒重。按照Murphy等的方法^[15]测定。

1.2.6 旗叶酸性磷酸酶(APse)活性 旗叶全展后0 d、15 d和30 d,取各供试处理代表性旗叶,参照曹黎明等(2002)方法^[16],略加修改。取旗叶1 g,加8 mL醋酸钠缓冲液(pH 5.8),冰浴研磨,用双层纱布过滤,滤液在12 000×g下离心15 min。取上清液1 mL,加入底物(10 mmol p-Nitrophenylphosphate)2 mL,37℃水浴30 min,再加1 mmol·L⁻¹的NaOH溶液2 mL终止反应。3 000×g离心2 min后于405 nm比色。以单位时间内生成的对硝基酚(PNP)表示。

1.2.7 单株籽粒产量 成熟期,各供试小区均选取30株代表性植株,手工脱粒、风干后称量籽粒重量。通过总籽粒重量与取样植株数计算单株籽粒

产量。

1.2.8 植株磷利用效率 单株籽粒产量与单株全磷量的比值。

1.2.9 杂种优势 用 H_m (离中优势)和 H_h (超高亲优势)两种方法表示, $H_m = (F_1 - M_p) / M_p \times 100\%$
 $H_h = (F_1 - H_p) / H_p \times 100\%$, 式中, F_1 为杂种 F_1 值, M_p 为双亲均值, H_p 为双亲中的高亲值。

2 结果与分析

2.1 不同磷效率品种及其杂种 F_1 的根系形态特征
 在缺磷条件下, 不同磷效率品种的单株次生根

数以吸收高效品种 81(85)(H_1) 最多, 利用高效品种蚂蚱麦(H_2) 次之, 低效品种 Ne37(L) 最少。 H_1 和 H_2 的单株次生根数分别较 L 多 47.1% 和 26.1% (图 1)。与 L 相比, H_1 和 H_2 的次生根粗度分别增大 25.0% 和 6.3%, 单位土体根系干重分别增加 92.9% 和 42.9% (图 1); 其中, H_1 和 H_2 分别较 L 的次生根粗度大。与亲本相比, F_{1-1} 、 F_{1-2} 和 F_{1-3} 的离中优势 (H_m) 在上述性状中均为正值, 变化在 8.5% ~ 29.4% 之间。与 H_m 相比, F_{1-1} 、 F_{1-2} 和 F_{1-3} 上述性状的超高亲优势值 (H_h) 降低 (表 1), 其中, 各杂种 F_1 在测试性状中的数值多与其高亲值相近 (图 1)。

表 1 F_{1-1} 、 F_{1-2} 和 F_{1-3} 根系性状、籽粒产量和磷利用效率的杂种优势值

Table 1 Values of heterosis in root traits, grain yield and use P efficiency in F_{1-1} , F_{1-2} and F_{1-3} (%)

杂种优势 Heterosis	杂种 Hybrid	单株次生根数 Roots per plant	次生根直径 Root diameter	根系干重 Root dry weight	单株产量 Yield per plant	单株含 P Total P per plant	P 利用效率 P use efficiency
H_m	F_{1-1}	8.5 b	16.7 b	21.9 b	31.7 a	31.1 a	-4.5 b
	F_{1-2}	10.3 b	9.1 d	29.4 a	32.8 a	30.1 a	2.1 a
	F_{1-3}	17.2 a	21.6 a	27.7 a	32.1 a	24.3 b	0.3 a
H_h	F_{1-1}	-8.9 d	5.0 e	-7.4 d	18.5 b	2.4 c	-18.7 c
	F_{1-2}	-1.2 c	5.9 e	18.0 b	21.5 b	25.0 a	-3.2 b
	F_{1-3}	8.9 b	12.5 c	11.1 c	29.6 a	0.0 c	-18.3 c

注: 每栏数据后的不同字母表示差异在 5% 显著性水平, 下同。

Notes: Values followed by a different letter within each column are significantly different at the 0.05 probability level, respectively. The same below.

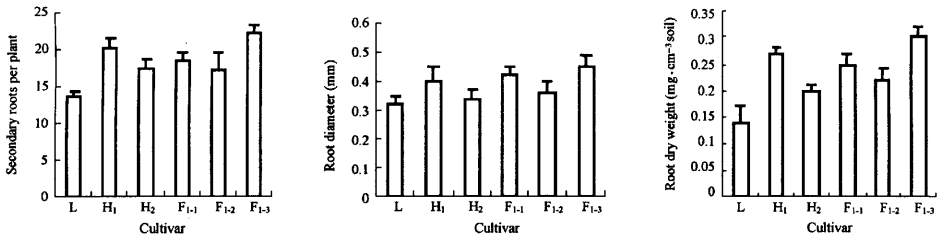


图 1 不同磷效率品种及其 F_1 的单株次生根数、次生根直径和单位土体 (cm^3) 的根系干重

Fig. 1 Secondary roots per plant, diameter of secondary root and root dry weight per cm^{-3} soil of F_1 and parents

2.2 不同磷效率品种及其杂种 F_1 的根系 TTC 还原力

抽穗期和蜡熟期各供试材料的根系 TTC 还原力见图 2。3 个不同磷效率品种中, 上述时期的根系 TTC 还原力以 H_1 最高, H_2 次之, L 最低; 在抽穗期和蜡熟期, H_1 和 H_2 分别较增加 117.5%、71.9% 和 177.1%、80.0%。与亲本相比, F_{1-1} 、 F_{1-2} 和 F_{1-3} 在抽穗期和蜡熟期根系 TTC 还原力的杂种优势值多为较大正值。表明不同磷效率品种配制的杂交组合, 在反映根系生理功能强弱的根系 TTC 还原力上存在较明显的杂种优势。

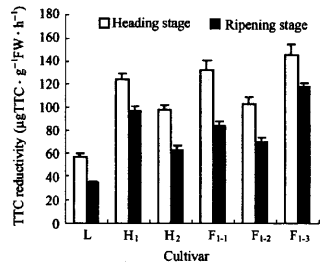


图 2 不同磷效率品种及其 F_1 抽穗期和蜡熟期的根系 TTC 还原力

Fig. 2 TTC reductive activities in root at heading stage and ripening stage in F_1 and parents

2.3 不同磷效率品种及其杂种 F_1 的植株全磷量

在3个不同磷效率品种中,抽穗期和成熟期的植株全磷量也以 H_1 最高, H_2 次之, L 最低(图3)。这可能与各自根系形态和根系生理功能的差异密切相关。磷胁迫条件下,吸收高效品种 H_1 具有相对发达的根系建成和较高的根系 TTC 还原力可能是其植株吸磷量增多的重要内在原因。在上述时期, $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 的 H_m 和 H_h 为较高正值(表2),表明用2个磷效率均高的品种作为亲本,充分利用其杂种 F_1 的杂种优势,对于提高磷胁迫下小麦的吸收效率可能有较重要的价值。

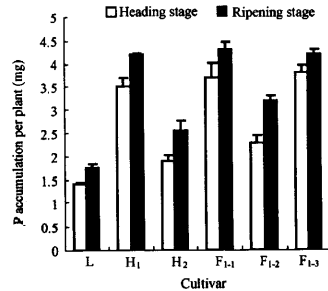


图3 不同磷效率品种及其 F_1 抽穗期和成熟期的植株全磷量

Fig. 3 P accumulation amount per plant at heading stage and ripening stage in F_1 and parents

表2 $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 根系 TTC 还原力和植株全磷量的杂种优势值

Table 2 Values of heterosis of TTC reductive activities in root and total P in plants in $F_{1,1}$, $F_{1,2}$ and $F_{1,3}$ (%)

杂种优势 Heterosis	杂种 Hybrid	TTC 还原力 TTC reductive activity		全磷量 Total amount of P	
		抽穗期 Heading stage	成熟期 Ripening stage	抽穗期 Heading stage	成熟期 Ripening stage
		H_m	$F_{1,1}$ 45.9 a	30.3 b	39.6 a
	$F_{1,2}$ 32.9 b	42.9 a	24.3 b	30.4 a	
	$F_{1,3}$ 31.5 b	47.5 a	25.9 b	24.4 b	
H_h	$F_{1,1}$ 6.5 d	-13.4 e	5.7 c	2.4 c	
	$F_{1,2}$ 5.1 d	11.1 d	21.1 b	25.5 b	
	$F_{1,3}$ 21.7 c	21.7 c	8.6 b	0 c	

2.4 不同磷效率品种及其杂种 F_1 的旗叶酸性磷酸化酶 (APase) 活性

随着旗叶生长进程,各供试材料的旗叶酸性磷酸化酶 (APase) 活性不断增加(图4)。在旗叶展后 0 d、15 d 和 30 d,利用高效品种 H_2 较 H_1 和 L 具有明显提高的 APase 活性。在所有测试时期, $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 的 H_m 和 H_h 均为正值,其中, H_m 变化在 3.3% ~ 43.7% 之间, H_h 变化在 2.6% ~ 29.9% 之间(表3)。研究表明,存在于细胞内部的 APase 能通过降解部分含磷有机化合物,释放无机态磷,在调控植物体内磷

的代谢周转和再度利用过程中具有重要作用^[17-19]。在本研究中,吸收高效品种 H_2 具有较高的叶片 APase 活性,表明在磷胁迫下其植物体内磷的代谢周转和再利用效率较高。供试杂种 F_1 在叶片 APase 活性上表现出较明显的杂种优势,与亲本相比,杂种 F_1 植物体内磷的代谢周转和再利用效率有所增强。

表3 $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 在旗叶 APase 活性上的杂种优势

Table 3 Values of heterosis of acid phosphatase (APase) activities in flag leaves in $F_{1,1}$, $F_{1,2}$ and $F_{1,3}$ (%)

杂种优势 Heterosis	杂种 Hybrid	旗叶全展后天数 Days after full expansion of flag leaf		
		0 d	15 d	30 d
H_m	$F_{1,1}$	3.3 d	12.4 b	18.7 e
	$F_{1,2}$	29.2 b	32.4 a	38.4 b
	$F_{1,3}$	32.6 a	28.0 a	43.7 a
H_h	$F_{1,1}$	2.6 d	12.5 b	8.2 f
	$F_{1,2}$	6.0 od	15.1 b	29.9 c
	$F_{1,3}$	9.4 e	11.6 b	23.7 d

2.5 不同磷效率品种及其杂种 F_1 的单株籽粒产量和磷利用效率

低磷条件下,不同磷效率品种成熟期的籽粒产量以 L 最低(1.08 g),吸收高效 H_1 (1.35 g) 和利用高效 H_2 (1.30 g) 无明显差异(图5),分别较 L 多 25.0%

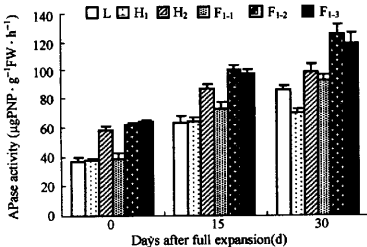
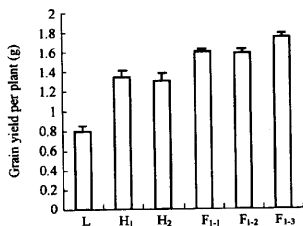


图4 不同磷效率品种及其 F_1 旗叶的 APase 活性
Fig. 4 APase activities in flag leaf in F_1 and parents

和 20.4%。与亲本相比, $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 的单株籽粒产量均有所增加(图 5)。其 H_m 分别为 31.7%、32.8% 和 32.1%; H_d 分别为 18.5%、21.5% 和 29.6%(表 1)。表明杂种 F_1 的应用, 可能是改善磷胁迫下小麦植株体内磷营养进而提高产量形成能力



的一种有效途径。在缺磷条件下, 不同磷效率品种的磷利用效率以 H_2 最高, L 次之, H_1 最低(图 5)。与双亲均值相比, 供试杂种 F_1 未表现出杂种优势。 $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 和 $F_{1,3}$ 的 H_m 分别为 -4.5%、2.1% 和 0.3%, H_d 均为负值(表 1)。

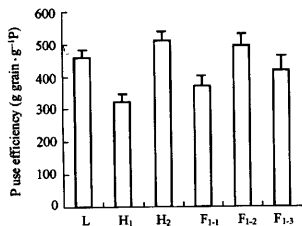


图 5 不同磷效率品种及其 F_1 的单株籽粒产量和成熟期的的磷利用效率
Fig. 5 Grain yields per plant and P use efficiencies in F_1 and parents

3 讨论

在缺磷胁迫下, 植物体通常形成一些有利于根系对土壤磷素吸收的适应性机制, 包括根系形态特征和根体构型的改变, 如根毛的形成、诱导酸性磷酸化酶及根系特异分泌物的形成和分泌等^[6,20-24]。根系形态及根体构型的改变有利于根系接触土壤不同部位的有效磷^[20]; 通过根系酸性磷酸化酶分泌量的增加, 可加速催化占土壤全磷量 50% 的有机态磷化合物的降解, 释放可被根系吸收的有效态磷^[6,23,25]。磷胁迫下根系吸收的磷在植株体内代谢周转和再利用的效率通常也发生改变, 与正常供磷条件下相比, 表现为增加趋势^[1,24,25]。不同植物基因型(品种)对磷胁迫适应能力和适应机制上存在着差异, 并导致植物在低磷下磷素吸收和利用效率的遗传多样性^[3,5]。

物体磷的代谢周转和再利用具重要作用^[17-19]。本研究中, 蚂蚱麦旗叶各测定时期的 APase 活性均明显高于低效品种 Nc37 和吸收高效品种 81(85)。因此, 磷利用高效品种叶片具有较高的酸性磷酸化酶活性, 相对改善了植株体内磷的代谢周转和再利用能力, 可能是其吸收至植株体内的单位磷生产干物质及籽粒产量能力增强的原因之一。此外, 通过丰磷试验(资料未列出), 对部分测试性状如根系形态指标单株次生根数、单位土体根系干重和根系 TTC 还原力在不同供磷水平下的表现特征进行的对比分析发现, 与丰磷处理相比, 缺磷条件下各供试材料在上述性状中均表现相似的变化规律, 即次生根数增加、单位土体根系干重增加、根系 TTC 还原力提高, 不同供试材料在上述性状和指标上所表现的变异系数(CV)在缺磷条件下明显增大。表明与正常供磷条件相比, 在磷胁迫条件下, 不同供试磷效率品种及其 F_1 在根系形态及其生理指标上的遗传变异幅度增大。

本研究表明, 与磷低效品种 Nc37 和利用高效品种蚂蚱麦相比, 磷吸收高效品种 81(85)在磷胁迫下成熟期的磷吸收量明显增加, 同时其根系形态特征和生理功能表现出与其他供试材料明显的差异, 其单株次生根数增加, 单位土体的根系分布量增多, 反映根系生理功能强弱的 TTC 还原力明显增强。这表明 H_1 在磷胁迫下对磷素吸收量的增加, 是由于根系形态、构型改变和对土壤中难溶性磷素利用能力增强两方面共同作用的结果。酸性磷酸化酶(APase)广泛存在于植物的不同组织和器官中, 通过降解部分含磷有机化合物, 释放无机态磷, 对调控植

本研究用不同磷效率品种配制的杂种 $F_{1,1}$ [Nc37 × 81(85)]、 $F_{1,2}$ (Nc37 × 蚂蚱麦) 和 $F_{1,3}$ [81(85) × 蚂蚱麦] 根系形态学和生理指标、旗叶 APase 活性、成熟期籽粒产量和磷利用效率, 多表现出明显的杂种优势, 且均以 H_m 大于 H_d , 即与高亲相比的超高亲优势较小。 $F_{1,3}$ 与 $F_{1,1}$ 、 $F_{1,2}$ 相比, 在根系形态学性状和根、叶生理参数上多表现更为明显的杂种优势, 单株籽粒产量和成熟期植株全磷量均有一定幅度的增

加。这表明选用在磷胁迫下具有磷高效吸收和高效利用特征的小麦品种作为杂交亲本配制杂交组合, 生产 F_1 种子并在生产中应用, 对于改善磷胁迫下小麦植株对磷素的吸收, 增强植株磷代谢, 进而增加小麦的籽粒产量形成能力, 具有较重要的潜在价值。

References

- [1] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 2003, 157:423-447
- [2] Shen S-M(沈善敏). Production and application of phosphorus fertilizer in China. *Acta Pedologica Sin* (土壤学报), 1985, (4):145-161 (in Chinese with English abstract)
- [3] Li J-Y(李继云), Liu X-D(刘秀娣), Zhou W(周伟), Li Z-S(李振声). Studies on novel techniques of crop breeding effectively utilizing nutrients in the soil. *Chin Sci (Series B)* (中国科学 B 辑), 1995, 25 (1):41-48 (in Chinese)
- [4] Fageria N K, Baligar V C. Phosphorus-use efficiency in wheat genotypes. *J Plant Nutr*, 1999, 22(2):331-341
- [5] He W-S(何文寿). Differences in phosphorus nutrition in spring wheat of different genotypes in Ningxia province. *Acta Agron Sin* (作物学报). 2004, 30(2):131-137 (in Chinese with English abstract)
- [6] Yan X-L(严小龙), Zhang F-S(张福锁). *Genetics of Plant Nutrition (植物营养遗传学)*. Beijing: China Agriculture Press, 1997 (in Chinese)
- [7] Wang Y(王艳), Li X-L(李晓林). Progress in adaptive mechanisms of different genotypic plants to low phosphorus stress. *Eco-agric Res* (生态农业研究), 2000, 8(4):34-36 (in Chinese)
- [8] Liu J-Z(刘建中), Li J-Y(李继云). Utilization of plant potentialities to enhance the bio-efficiency of phosphorus in soil. *Eco-agric Res* (生态农业研究), 1994, 2(1):16-23 (in Chinese with English abstract)
- [9] Baligar V C, Barber S A. Genotypic differences of corn for ion uptake. *Agron J*, 1979, (71):870-873
- [10] Wang Q-R(王庆仁), Li Z-S(李振声). Studies on critical values of phosphorus in wheat genotypes with phosphorus efficiencies. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1999, 19 (3):363-370 (in Chinese with English abstract)
- [11] Ding H(丁洪), Li S-X(李生秀). Genetic difference of response of soybean cultivars to low phosphorus stress and phosphorus fertilizer. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 1998, 4 (3):257-263 (in Chinese with English abstract)
- [12] Su D-C(苏德纯), Zou F-C(邹凤春). Response of winter wheat genotypes of different P efficiency to spatial distribution of soil P. *Chin J Soil Sci* (土壤通报), 1999, 30(6):271-273 (in Chinese)
- [13] Batten G D. A review of phosphorus efficiency in wheat. *Plant and Soil*, 1992, (146):163-168
- [14] Zhang X(张雄). Measurement of activities of root and pollen in wheat by TTC and its application. *Commun Plant Physiol* (植物生理学通讯), 1982, (3):48-50
- [15] Murphy J, Riley J P. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta*, 1962, (27):31-36
- [16] Cao L-M(曹黎明), Pan X-H(潘晓华). Preliminary studies on the tolerant mechanism for deficient Pi in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报) 2002, 28(2):260-264 (in Chinese with English abstract)
- [17] Duff S M, Plaxton W C, Lefebvre D D. Phosphate-starvation response in plant cell: de novo synthesis and degradation of acid phosphatases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, (88):9538-9542
- [18] del Pozo J C, Allona I, Rubio V, Layva A, de la Pena, Aragonillo C, pez-Ares J. A type 5 acid phosphatase gene from *Arabidopsis thaliana* is induced by phosphate starvation and by some other types of phosphate mobilizing/oxidative stress conditions. *Plant J*, 1999, (19):579-589
- [19] Baldwin J C, Athikatturvalu S K, Raghobama K G. LEPS2, a phosphorus starvation-induced novel acid phosphatase from tomato. *Plant Physiol*, 2001, (125):728-737
- [20] Yan X-L(严小龙), Liao H(廖红), Ge Z-Y(戈振扬), Luo X-W(罗锡文). Root architectural characteristics and phosphorus acquisition efficiency in plants. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 2000, 17(6):511-519 (in Chinese with English abstract)
- [21] Goldstein A H, Baerlein D A, Danon A. Phosphate starvation stress as an experimental system for molecular analysis. *Plant Mol Biol Rep*, 1989, (7):7-16
- [22] Lee R R. Phosphate influx and extracellular phosphatase activity in barley roots and rose cells. *New Phytologist*, 1988(109):141-148
- [23] Lefebvre D D, Duff S M G, Fife C, Julien-inalsingh C, Plaxton W C. Response to phosphate deprivation in *Brassica nigra* suspension cells: enhancement of intracellular, cell surface and secreted phosphatase activities compared to increases in Pi-absorption rate. *Plant Physiol*, 1990, (93):504-511
- [24] Li C-J(李春俭), Pang X(庞欣), Zhang F-S(张福锁). Comparison on responses of different phosphorus-efficient wheat varieties to phosphorus-deficiency stress. *Acta Bot Sin* (植物学报), 2003, 45(8):936-943
- [25] Zhang F-S(张福锁). Recent Progress in Researches of Soil and Plant Nutrition(土壤与植物营养研究进展). Beijing: China Agriculture Press, 1995 (in Chinese)