

中国大豆磷素营养及磷高效品种筛选最新进展

李喜焕, 常文锁, 张彩英

(河北农业大学 教育部“华北作物种质资源研究与利用”重点实验室, 河北 保定 071001)

摘要:磷是影响植物新陈代谢和生长发育的重要元素,但由于其极易被土壤固定,因而有效性非常低。缺磷已成为限制当前农作物产量提高和品质改良主要因素之一,传统农业生产一般通过施肥和土壤改良来提高植物对磷素的利用率。近年来,有学者提出通过发掘和利用磷高效品种来解决植物需磷和土壤供磷矛盾的新途径。文章综述了中国土壤磷素营养及其遗传改良的必要性,并针对目前大豆磷素营养的现状,整理了中国开展磷高效育种以来获得的所有高效及低效大豆材料,为进一步克隆磷代谢相关基因、解析磷高效生理及分子机制、选育磷高效新品种提供依据。

关键词:大豆;土壤低磷;磷素高效;品种资源

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2011)02-0322-06

Advances of Soybean (*Glycine max* L.) Phosphorus Nutrition and High P-efficient Germplasms Screening in China

LI Xi-huan, CHANG Wen-suo, ZHANG Cai-ying

(North China Key Laboratory of Crop Germplasm Resources, Education Ministry of China, Agriculture University of Hebei, Baoding 071001, Hebei, China)

Abstract: Phosphorus (P) is one of the most important inorganic nutrients that significantly affect plant growth and metabolism, while its availability is lower than other elements in soil because of the higher P-fixing capacity of most arable soils in China. Low phosphorus starvation has become the primary limiting factors for crop production and quality improving. In the past, fertilization and soil improvement are the major measures to meet the demands of phosphorus for crops in traditional agriculture management. Recently, some scholars proposed a new approach to solve the contradiction between P supply and demand by screening and utilizing P efficient varieties. In this review, the condition of soil phosphorus nutrition and significance of crop phosphorus character genetic modification were analyzed and summarized. More important in this paper is that the soybean germplasms with different P-efficiency were documented from the beginning of such research in China. Using these screening varieties summarized in our paper, plant breeding and molecular biology researchers can select the suitable germplasm to clone more phosphorus-metabolism related genes, to understand the physiological and molecular mechanisms of P-efficiency in plant, and also to breed more P-efficient varieties in China.

Key words: Soybean; Low phosphorus starvation; High phosphorus-efficiency; Germplasm

随着人们对资源与环境问题严峻性认识的不断加深,以节约资源、保护环境为前提的农业持续发展热潮波及全球。植物遗传改良目标和重点也不仅仅体现在高产潜力一方面,而是要高产、高效、优质、抗逆并举。目前,植物营养性状遗传改良已日益受到重视,许多国家都把这一内容列为农业基础研究前沿课题和优先发展领域,第15届国际土壤学会更是把这一研究提高到“优化养分循环,减少养分投入,提高养分利用效率,促进农业持续发展”的高度^[1]。

在植物所需17种必需营养元素中,磷对于植物新陈代谢和正常生长发育具有极其重要的作用。

然而由于磷肥在施入土壤后极易被固定,有效性非常低,缺磷已成为限制当前主要农作物产量提高和品质改良的主要因素之一。近年来,有学者提出充分利用植物自身遗传多样性,挖掘其利用土壤磷素的潜力,筛选和培育磷高效新品种是解决植物需磷和土壤供磷矛盾的重要途径。目前,不同学者在水稻、小麦、玉米、番茄、大豆、菜豆、拟南芥、油菜、花生等作物上相继开展了磷高效种质资源筛选研究^[2-7]。但所遴选的磷营养高效材料真正用于作物育种实践的却很少。鉴于此,笔者在分析中国大豆磷素营养现状的基础上,结合课题组多年来从事大豆磷素营养研究的成果,详细整理了中国自开展磷

收稿日期:2010-12-20

基金项目:国家转基因重大专项课题资助项目(2009ZX08004-004B);国家自然科学基金资助项目(31071441);河北省自然科学基金资助项目(C2010000749);河北省教育厅科学研究资助项目。

第一作者简介:李喜焕(1974-),女,副教授,博士,从事大豆分子生物学与转基因研究。E-mail:lixihuan@hebau.edu.cn。

通讯作者:张彩英(1960-),女,研究员,博士,主要从事大豆分子生物学与转基因研究。E-mail:zhangcaying@hebau.edu.cn。

高效育种以来所获得的所有高效及低效型大豆资源材料,旨在为进一步利用这些材料进行磷代谢相关基因克隆、磷高效生理及分子机制解析、磷高效新品种选育提供依据。

1 土壤磷素现状及磷营养性状遗传改良的紧迫性

在植物营养性状遗传改良过程中,磷营养性状遗传改良尤为重要,分析其原因,主要有以下4个方面。首先,磷在土壤中的有效含量低,由于中国特有的“遗传学缺磷”现象,故只有向土壤中不断施用磷肥,才能保证植物获得或维持较高产量^[8-9]。据统计^[10],中国缺磷(有效磷 $\leq 10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)的耕地面积约占81.5%,其中严重缺磷(有效磷 $\leq 5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)的耕地占总面积50.5%左右。其次,磷肥当季利用效率低^[11-12]。由于受土壤类型、作物种类、气候条件、灌溉水平、栽培管理以及肥料种类、比例、用量、施用方法等多种因素的影响,且磷肥较易被酸性(中国南方地区)或碱性土壤(中国北方地区)固定,加之磷在土壤中移动距离较小(2 cm),中国磷肥当季利用率(10%~25%)较氮肥和钾肥都要明显偏低(氮肥30%~40%,钾肥40%~50%)。第三,磷矿石是一种不可再生的自然资源。目前全世界磷矿石资源,尤其是高品质磷矿石已严重不足。据估计,目前磷矿石剩余量只占磷肥可供量的8%,全世界已探明的适于磷肥生产的磷矿贮备量最多也只能维持50 a,60~90 a后世界上的磷矿资源将会耗竭。第四,由于长期使用磷肥,已造成土壤板结、地力下降和水资源污染等诸多严重问题出现^[13]。因此,充分挖掘植物自身磷素利用潜力,筛选、培育和利用磷高效品种资源以分解土壤中的难溶态磷,已成为近年来国内、外众多科研工作者的研究热点之一^[14]。以提高作物磷效率的基因型筛选和品种选育的新育种技术,有可能成为传统施肥改良土壤的补充或替代性手段。

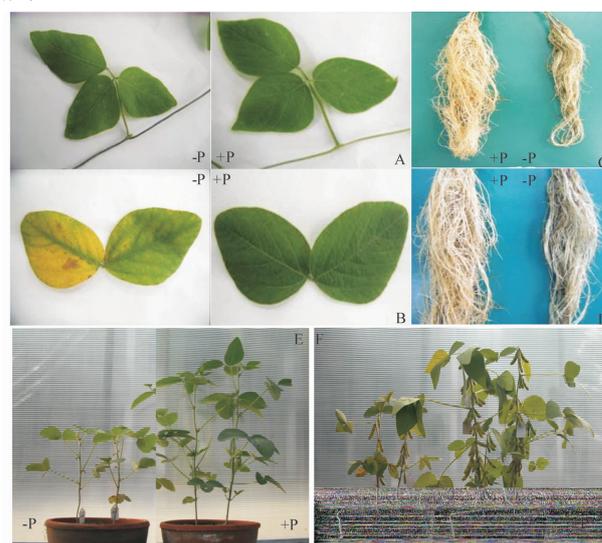
2 大豆磷素营养现状及植株缺磷症状

2.1 大豆对磷元素的需求规律

磷素营养对大豆籽粒产量和品质形成具有重要作用。大豆吸磷过程只有在磷元素处于高氧化状态时才易进行,同时磷在大豆体内不需还原,而是以高氧化态进行有机结合,形成糖磷脂、核酸和核苷等。大豆对磷元素的吸收在不同生育期也有所不同,其中以幼苗到开花期是对磷素需求最为敏感的阶段,此时缺磷将严重影响大豆的正常生长发育;植株结荚期是磷素吸收高峰期,以后对磷的吸收又逐渐下降。另外,在不同生育时期,磷在大豆植株各部分分配利用情况也不相同,其中以分生组织最为丰富,生育后期磷素则主要集中在荚果内。

2.2 大豆植株缺磷后的症状表现

大豆是需磷量较大的农作物之一,其籽粒含磷量远远高于水稻、小麦和玉米。据估算,每生产100 kg大豆籽粒约需要纯 P_2O_5 1.5~2.0 kg,一般大豆田的施磷总量(纯有效养分含量)约为90~120 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,相当于过磷酸钙300~375 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。大豆植株缺磷后表现明显的缺磷症状,并严重影响其产量和品质。Howell等^[15]早在1954年就提出,大豆缺磷会出现植株变矮、叶片变小、下部叶片出现坏死斑点的症状;曹敏建等^[16]研究发现,大豆结荚期缺磷将导致植株矮小,上部叶片变小且颜色暗绿,下部叶片变黄、脱落,花期延迟、结荚变少。笔者^[17]通过观察150多份大豆材料在缺磷条件下的症状表现发现,缺磷条件下,大豆植株表现出叶片变小、茎色发紫(图1-A)、下部叶片出现黄色并伴有坏死斑点(图1-B)、根系变褐(图1-C、图1-D)、植株生长速度变缓、株高变矮、单株结荚数量减少(图1-E、图1-F)等症状;同时考察植株地上部、根系干重相对值(低磷干重/适磷干重)发现,相对值分别为0.43~0.91(地上部平均值0.65,差异可达2.12倍),0.49~1.15(根系平均值0.82,差异可达2.12倍)。



- P 代表低磷; + P 代表充足磷供应

- P indicated low P; + P indicated enough P.

图1 大豆植株缺磷症状表现

Fig. 1 Symptoms of soybean plants grown in low P soil

3 大豆磷营养效率鉴定及磷高效品种筛选

3.1 中国大豆品种资源中蕴藏着丰富的磷营养效率差异类型

有观点认为,植物营养性状的形成是植物在某一生态环境中进化的结果,土壤中矿质元素的胁迫情况与某些特定性状的形成密切相关。因此,若要获得某一营养性状的植物材料,最有效的方法应是到存在着该元素胁迫压力的生态环境中去寻找一

些有潜力的个体或群体,而在没有选择压力的区域就很难收集到理想的材料^[1]。Snaydon 等^[18]比较澳大利亚各地收集的白车轴草的不同野生群体,发现不同群体的磷效率与原收集地的磷胁迫程度成正相关,即土壤有效磷含量低的地区进化的植物群体对土壤低磷有较强的适应能力。另外,对澳大利亚多种植物与土壤养分(包括磷素营养)关系研究发现,由于当地植物在长期进化过程中已经形成了对低养分土壤的适应性,因而在外源添加磷素营养的作用下(与不添加磷营养的低养分相比),植株将出现生物产量降低及“磷素中毒”等症状^[19]。

在中国,南方的酸性红壤和北方的石灰性土壤是2种典型的土壤类型,南方酸性红壤一般比较瘦瘠,养分含量低,其中尤以磷素缺乏最为明显。据统计,在中国华南地区,土壤缺磷面积可占到78%以上。同时,中国北方土壤由于含有较多的钙、镁等离子,因而土壤固定化作用较强。由于上述原因,中国农业上施用的化学磷肥极易被北方石灰性土壤中的钙盐和南方酸性土壤中的铁、铝氢氧化物所固定或被土壤胶体所吸附,因而使其转化形成难以被植物直接吸收利用的非有效态。按照上述“养分胁迫压力——植物磷高效筛选”的理论来分析,在中国南方和北方大豆品种资源中应该蕴藏着丰富的磷营养效率优异类型,因此可以从中筛选得到表现优异的种质材料。

3.2 中国已获得的大豆磷高效、磷低效品种资源

关于中国大豆磷营养效率鉴定和磷高效资源筛选方面的研究,以南方一些省份和地区开展较

早,且进展较快;近年来,中国北方一些省份和地区也逐渐开展了磷高效资源筛选和鉴定研究。目前主要开展相关研究单位包括:吉林农业大学、沈阳农业大学、东北农业大学、牡丹江师范学院、黑龙江省农业科学院、中国科学院东北地理与农业生态研究所、内蒙古民族大学、山西省农业科学院、河北农业大学、中国农业科学院油料作物研究所、中国科学院南京土壤研究所、南京农业大学、华南农业大学等。可见,中国由北向南均已开展了大豆磷营养效率资源鉴定研究,南、北方不同地区均在筛选适合当地生态条件和土壤环境的种质材料,以更有针对性地进行磷高效育种。

与上述研究单位相对应,目前中国已筛选获得的磷高效大豆品种也涉及了不同生态类型,其中包括:铁7555、辽豆13、辽豆16、晋豆20、铁丰30、锦豆33、湘春91-100、浙春2号、成豆4号、长农4号、巴西10号、涟源泥冬黄豆、上海大青豆、惠民铁竹杆、中黄15、中黄19、冀豆11等共58个品种(表1)。同时获得的磷低效材料有:凤交5915、辽豆11、锦8-14、铁丰3号、辽9111、垦鉴4、绥农10、湘豆3号、黑农37、吉林27、辽豆10、桂阳傲泉黄豆、中黄10、冀黄13、牛毛黄等38个品种(表2)。在这些品种资源中,有少数材料已用于磷高效相关基因克隆、植物磷高效生理生化及分子机制解析以及作物磷高效新品种选育研究中,植物育种家和分子生物学家可以从中选择适宜的资源材料用于今后的磷营养效率研究。

表1 中国目前已筛选获得的大豆磷高效种质资源
Table 1 High P-efficiency soybean germplasms in China

品种 Variety	研究单位 Research department	文献 Reference	年代 Time	品种 Variety	研究单位 Research department	文献 Reference	年代 Time
长农4号	吉林农业大学	20	1995	锦豆33,铁7555,大黄豆,辽豆13	内蒙古民族大学	31	2007
成豆4号,浙春2号,宁镇2号,成豆6号	中国农业科学院油料作物研究所	21	1997	南农94-156	南京农业大学	32	2007
涟源泥冬黄豆,湘春91-100,浙春2号	中国科学院南京土壤研究所	22	1999	黑河27,垦鉴27,绥农4,丰收24,克交05-1397	黑龙江省农业科学院	33	2008
浙春2号,梅州春豆,南雄黄豆	华南农业大学	23	1998	品种12,14,17,20,67(名称未列出)	中国科学院东北地理与农业生态研究所	34	2008
巴西10号	华南农业大学	24	2003	中黄15,中黄19,Nf37	河北农业大学	35	2008
BX10,GD1,BD1	华南农业大学	25	2003	皮狐狸黄豆,本地黑豆	河北农业大学	36	2009
大黄豆,铁7555,辽豆13,锦豆33	内蒙古民族大学	26	2004	锦豆33,大黄豆,辽豆13,辽豆16	沈阳农业大学	37	2009
晋豆20,铁丰30,701	山西省农业科学院	27	2005	HP119,HP134	东北农业大学	38	2010
上海大青豆,惠民铁竹杆,齐黄1号	南京农业大学	28	2005	D34,D37,D38	牡丹江师范学院	39	2010
辽豆13	内蒙古民族大学	29	2005	华夏1号,华夏2号,华夏3号,桂夏豆2号	华南农业大学	40	2010
九农21,齐黄24,晋遗15	山西省农业科学院	30	2006	冀豆11,绿75,黑大粒,中黄15,浙98-14,大毛角,大黄豆,扎赉特旗	河北农业大学	41	2010

表 2 中国目前已筛选获得的大豆磷低效种质资源
Table 2 Low P-efficiency soybean germplasms in China

品种 Variety	研究单位 Research department	文献 Reference	年代 Time
辽豆 10, 黑农 37, 吉林 27	华南农业大学	23	1998
湘豆 3 号, 桂阳傲泉黄豆	中国科学院南京土壤研究所	22	1999
BX11, GD2, BD2	华南农业大学	25	2003
风交 5915, 辽豆 11, 锦 8-14, 铁丰 3 号, 辽 9111	内蒙古民族大学	26	2004
风交 59-15	内蒙古民族大学	29	2005
锦 8-14, 风交 5915, 铁丰 3 号, 辽豆 11, 辽 9111	内蒙古民族大学	31	2007
垦鉴 4, 绥农 10, 丰收 25, 绥农 23, 绥农 18	黑龙江省农业科学院	33	2008
品种 1, 9, 34, 43, 46(名称未列出)	中国科学院东北地理与农业生态研究所	34	2008
中黄 10, 冀黄 13	河北农业大学	35	2008
铁丰 3 号, 锦 8-14	沈阳农业大学	37	2009
LP113, LP102	东北农业大学	38	2010
D3, D17, D18	牡丹江师范学院	39	2010
冀豆 3 号, 牛毛黄, 汾豆 53, 田庄大乌豆, 天鹅蛋, 平顶黄, Nf 58, 中豆 32	河北农业大学	41	2010

4 大豆磷高效资源利用现状及存在问题

4.1 磷高效品种资源的利用现状

在现有植物磷高效种质资源中,已有部分材料得到进一步挖掘与利用。Yi 等^[42]利用水稻磷高效品种“Kasalath”低磷胁迫诱导 SSH 文库,克隆了磷高效相关转录因子 *OsPTF1* (GenBank No AY238991),该基因增强表达可使水稻植株干物重和磷含量高出野生型 30% 以上。苗鸿鹰等^[43]利用磷高效小麦品种“石新 828”低磷诱导 SSH 文库,克隆了转录因子基因“*TaWRKY72b-1*”(GenBank No EF368363),该基因超表达烟草在低磷条件下的植株干重、单株磷累积量和磷利用效率均较对照明显增加。赵静等^[44]构建了磷高效大豆低磷胁迫诱导 SSH 文库,从中发现 21 个已知功能基因和 9 个未知功能基因。

常胜合等^[45]利用磷高效小麦品种“小偃 54”克隆了 2 个磷转运蛋白基因(*TaPT8*、*TaPHT2:1*)和 3 个核糖核酸酶基因(*WRN1*、*WRN2*、*WRN3*),进一步功能分析发现,*TaPT8* 可能参与了磷素吸收过程,

TaPHT2:1 可能参与了磷素转运过程。笔者所在课题组^[41,46]在鉴定 150 余份大豆品种资源磷营养效率的基础上,利用筛选获得的磷高效大豆品种“中黄 15”、“冀豆 11”为材料,克隆了磷高效相关转录因子基因 *GmPTF1* (bHLH 类)和 *GmPHR1* (MYB 类),超表达转基因拟南芥耐低磷试验表明,基因具有提高拟南芥在低磷条件下的耐低磷能力的作用;同时课题组^[47]还构建了磷高效大豆品种“中黄 15”在低磷胁迫诱导条件下的 SSH 文库,文库平均插入片段长度在 500 bp 左右,目前 116 条序列已提交 NCBI dbEST。所有这些磷高效相关基因的克隆及分析,均为植物磷高效生理及分子机制的解析以及磷高效育种提供了物质资源。

4.2 大豆磷高效育种存在问题及解决策略

中国目前虽已筛选获得 50 多份磷高效大豆资源材料,也克隆获得部分磷高效相关基因,但相对于丰富的大豆种质资源数量而言,仍然缺乏更大范围的磷高效资源筛选与鉴定;而在现有的磷高效资源中,也仅有少部分的优良种质得到了进一步的挖掘与利用。对现有种质资源的挖掘利用力度也远远不够,磷高效品种缺乏仍是限制中国很多地区大豆发展的主要原因之一。因此,进一步发掘与利用潜在的以及现有的大豆磷高效种质,通过转基因技术结合常规育种方法培育既能在低磷条件下生长良好,同时外施磷肥又能显著增加产量的新品种是我国大豆现代磷高效育种的重要研究课题,是达到“高产、高效、优质、耐逆”这一目标的新途径,也是保持中国大豆育种可持续性发展的必由之路。

参考文献

- [1] 严小龙,张福锁.植物营养遗传学[M].北京:中国农业出版社,1997:8-9. (Yan X L, Zhang F S. Plant nutrition genetics [M]. Beijing: China Agricultural Press, 1997:8-9.)
- [2] 刘亚,李自超,米国华,等.水稻耐低磷种质的筛选与鉴定[J].作物学报,2005,31(2):238-242. (Liu Y, Li Z C, Mi G H, et al. Screening and identification for tolerance to low-phosphorus stress of rice germplasm (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(2):238-242.)
- [3] Li C J, Pang X, Zhang F S. Comparison on responses of different phosphorus-efficient wheat varieties to phosphorus-deficiency stress [J]. Acta Botanica Sinica, 2003, 45(8):936-943.
- [4] 梁秀兰,林英春,年海,等.低磷胁迫对不同基因型玉米主要生理生化特性的影响[J].作物学报,2005,31(5):667-669. (Liang X L, Lin Y C, Nian H, et al. The effect of low phosphorus stress on main physiological traits of different maize genotypes [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(5):667-669.)
- [5] Chevalier F, Pata M, Nacry P, et al. Effects of phosphate availa-

- bility on the root system architecture: large-scale analysis of the natural variation between *Arabidopsis* accessions [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26:1839-1850.
- [6] 李继云, 刘秀娣, 李振声, 等. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究[J]. *中国科学(B辑)*, 1995, 25(1):41-48. (Li J Y, Liu X D, Li Z S, et al. Studies on new breeding technology of crop efficiently utilizing soil nutritions[J]. *Science in China (Series B)*, 1995, 25(1): 41-48.)
- [7] Yan X, Beebe S E, Lynch J P. Phosphorus efficiency in common bean genotypes in contrasting soil types. II Yield response [J]. *Crop Science*, 1995, 35:1094-1099.
- [8] 尹凌霄, 华璐, 张振贤, 等. 土壤中磷素的有效性及其循环转化机制研究[J]. *首都师范大学学报*, 2005, 26(3):95-101. (Yin X X, Hua L, Zhang Z X, et al. Study on the effectiveness of phosphorus and mechanism of its circle in soil[J]. *Journal of Capital Normal University*, 2005, 26(3): 95-101.)
- [9] Yan X L, Wu P, Ling H Q, et al. Plant nutriomics in China: An overview[J]. *Annals of Botany*, 2006, 98: 473-482.
- [10] 曾宪坤. 磷的农业化学(II)[J]. *磷肥与复肥*, 1999(2):63-69. (Zeng X K. Agrochemistry of phosphorus (II)[J]. *Phosphate & Compound Fertilizer*, 1999(2): 63-69.)
- [11] 崔党群, 郝西, 李艳, 等. 小麦磷效率的遗传研究进展[J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(3):110-113. (Cui D Q, Hao X, Li Y, et al. Progress of genetic study on phosphorus efficiency of wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2004, 24(3): 110-113.)
- [12] 曾宪坤. 磷的农业化学(IV)[J]. *磷肥与复肥*, 1999(4):61-64. (Zeng X K. Agrochemistry of phosphorus (IV)[J]. *Phosphate & Compound Fertilizer*, 1999 (4): 61-64.)
- [13] 汤翠凤, 徐福荣, 余腾琼, 等. 水稻耐低磷种质的初步筛选[J]. *分子植物育种*, 2005, 3(5):711-715. (Tang C F, Xu F R, Yu T Q, et al. Preliminary screening of rice germplasm for tolerance to low-phosphorus [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2005, 3(5): 711-715.)
- [14] 郭程瑾, 李宾兴, 王斌, 等. 小麦高效吸收和利用磷素的生理机制[J]. *作物学报*, 2006, 32(6):827-832. (Guo C J, Li B X, Wang B, et al. Physiological mechanisms of absorption and use of phosphorus with high efficiency in wheat cultivars[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(6): 827-832.)
- [15] Howell R W. Phosphorus nutrition of soybeans[J]. *Plant Physiology*, 1954: 477-483.
- [16] 曹敏建, 佟占昌, 韩明祺, 等. 磷高效利用的大豆遗传资源的筛选与评价[J]. *作物杂志*, 2001(4):22-24. (Cao M J, Tong Z C, Han M Q, et al. Selection and evaluation of soybean strains with high-efficient utilization phosphorus[J]. *Crops*, 2001(4): 22-24.)
- [17] Li X H, Gai J Y, Chang W S, et al. Identification of phosphorus starvation tolerant soybean (*Glycine max*) germplasm[J]. *Frontiers of Agriculture in China*, 2010, 4(3): 272-279.
- [18] Snaydon R W, Bradshaw A D. Differences between natural populations of *Trifolium repens* L. in response to mineral nutrients. I Phosphate[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1962, 13: 422-434.
- [19] Thomson V P, Leishman M R. Survival of native plants of Hawkesbury Sandstone communities with additional nutrients: effect of plant age and habitat[J]. *Australian Journal of Botany*, 2004, 52: 141-147.
- [20] 李志洪, 陈丹, 曹国军, 等. 磷胁迫不同基因型大豆根系生长和吸磷动力学反应[J]. *吉林农业大学学报*, 1995, 17(2): 54-57. (Li Z H, Chen D, Cao G J, et al. P stress response in the growth and the kinetics of P uptake on difference genotype soybean roots[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 1995, 17(2): 54-57.)
- [21] 丁洪, 郭庆元, 李志玉, 等. 大豆品种磷素积累和利用效率的基因型差异[J]. *中国油料*, 1997, 19(4):52-54. (Ding H, Guo Q Y, Li Z Y, et al. Genotypic differences of uptake and utilization efficiency of soybean cultivars to P nutrition[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 1997, 19(4): 52-54.)
- [22] 丁洪, 蔡贵信, 姜秀勇, 等. 不同大豆品种在酸性红壤和石灰性土壤上耐低磷能力的差异[J]. *中国油料作物学报*, 1999, 21(3):56-60. (Ding H, Cai G X, Jiang X Y, et al. Tolerance changes of soybean cultivars with different low phosphorus tolerance on two types of soil [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 1999, 21(3): 56-60.)
- [23] 年海, 郭志华, 余让才, 等. 不同来源大豆品种耐低磷能力的评价[J]. *大豆科学*, 1998, 17(2):108-114. (Nian H, Guo Z H, Yu R C, et al. Evaluations for low P tolerance of soybean cultivars from different geographical origins [J]. *Soybean Science*, 1998, 17(2): 108-114.)
- [24] 徐青萍, 罗超云, 廖红, 等. 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. (Xu Q P, Luo C Y, Liao H, et al. Study on the response of soybean varieties to P deficiency[J]. *Soybean Science*, 2003, 22(2): 108-114.)
- [25] 王应祥, 廖红, 严小龙. 大豆适应低磷胁迫的机理初探[J]. *大豆科学*, 2003, 22(3):208-212. (Wang Y X, Liao H, Yan X L. Preliminary studies on the mechanisms of soybean in adaptation to low P stress[J]. *Soybean Science*, 2003, 22(3): 208-212.)
- [26] 李志刚, 谢甫缙, 宋书宏. 大豆高效利用磷素基因型的筛选[J]. *中国农学通报*, 2004, 20(5):126-129. (Li Z G, Xie F T, Song S H. The selection of high phosphorus using efficient soybean genotype[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2004, 20(5): 126-129.)
- [27] 丁玉川, 陈明昌, 程滨, 等. 不同大豆品种磷吸收利用特性比较研究[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(9):1791-1797. (Ding Y C, Chen M C, Cheng B, et al. Phosphorous uptakes and uses of different soybean varieties[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(9): 1791-1797.)
- [28] 刘莹, 盖钧镒, 吕慧能. 大豆根区逆境耐性的种质鉴定及其与根系性状的关系[J]. *作物学报*, 2005, 31(9):1132-1137. (Liu Y, Gai J Y, Lü H N. Identification of rhizosphere abiotic stress tolerance and related root traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(9): 1132-1137.)
- [29] 钟鹏, 朱占林, 李志刚, 等. 干旱和低磷胁迫对大豆叶保护酶活性的影响[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(2):153-154, 204. (Zhong P, Zhu Z L, Li Z G, et al. Effects of low-phosphorus and drought stresses on protective enzyme activities of soybean [J].

- Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(2): 153-154, 204.)
- [30] 丁玉川,陈明昌,程滨,等. 北方春大豆磷高效基因型的筛选[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(4):597-600. (Ding Y C, Chen M C, Cheng B, et al. The selection of spring soybean genotypes with high phosphorus efficiency in northern China[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2006, 12(4): 597-600.)
- [31] 王聪,罗冬梅,徐颖利,等. 不同磷效率基因型大豆的筛选[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版), 2007, 22(2):150-153. (Wang C, Luo D M, Xu Y L, et al. The screening of soybean genotypes with tolerance to phosphorus[J]. Journal of Inner Mongolia University for Nationalities (Natural science edition), 2007, 22(2): 150-153.)
- [32] 崔世友,耿雷跃,孟庆长,等. 大豆苗期耐低磷性及其QTL定位[J]. 作物学报, 2007, 33(3):378-383. (Cui S Y, Geng L Y, Meng Q C, et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L.) during seedling stage[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(3): 378-383.)
- [33] 吴俊江,钟鹏,刘丽君,等. 不同大豆基因型耐低磷能力的评价[J]. 大豆科学, 2008, 27(6):983-987. (Wu J J, Zhong P, Liu L J, et al. Evaluation on the low phosphorous tolerance of different soybean genotypes[J]. Soybean Science, 2008, 27(6): 983-987.)
- [34] Pan X W, Li W B, Zhang Q Y, et al. Assessment on phosphorus efficiency characteristics of soybean genotypes in phosphorus-deficient soils[J]. Agricultural Sciences in China, 2008, 7(8): 958-969.
- [35] 张晓红,韩胜芳,张振海,等. 不同大豆基因型耐低磷能力的评价[J]. 河北农业大学学报, 2008, 31(2):6-10. (Zhang X H, Han S F, Zhang Z H, et al. Evaluation on the low phosphate endurance of different soybean genotypes[J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2008, 31(2): 6-10.)
- [36] 王英,李喜焕,张彩英. 河北大豆地方品种耐低磷种质筛选[J]. 大豆科学, 2009, 28(4):588-594. (Wang Y, Li X H, Zhang C Y. Screening of low P tolerant soybean landraces from Hebei growing-areas[J]. Soybean Science, 2009, 28(4): 588-594.)
- [37] 敖雪,谢甫缙,刘婧琦,等. 不同磷效率大豆品种光合特性的比较[J]. 作物学报, 2009, 35(3):522-529. (Ao X, Xie F T, Liu J Q, et al. Comparison of photosynthetic characteristics in soybean cultivars with different phosphorus efficiencies[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(3): 522-529.)
- [38] 吴俊江,马凤鸣,林浩,等. 不同磷效率大豆干物质积累、光合生理特性及产量的研究[J]. 大豆科学, 2010, 29(2):247-250. (Wu J J, Ma F M, Lin H, et al. Assimilate accumulation, photosynthetic characteristics and yield of soybean genotypes with different phosphorus efficiency[J]. Soybean Science, 2010, 29(2):247-250.)
- [39] 张彦丽. 不同磷效率大豆基因型根形态构型对低磷胁迫的响应[J]. 中国农学通报, 2010, 26(14):182-185. (Zhang Y L. Response of low-phosphorus stress on root morphology and architecture of soybean genotype with different phosphorus efficiency[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(14): 182-185.)
- [40] 程凤娟,涂攀峰,严小龙,等. 酸性红壤中磷高效大豆新种质的磷营养特性[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(1):71-81. (Cheng F X, Tu P F, Yan X L, et al. Phosphorus nutrition characters for new soybean germplasm with high phosphorus efficiency in acid red soils[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(1):71-81.)
- [41] 李喜焕. 大豆品种资源耐低磷鉴定及相关转录因子基因 *GmPTF1* 的克隆[D]. 保定:河北农业大学, 2008:50-51. (Li X H. Identification of low phosphorus tolerance varieties and cloning of transcription factor gene *GmPTF1* in soybean[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2008:50-51.)
- [42] Yi K K, Wu Z C, Zhou J, et al. OsPTF1, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice[J]. Plant Physiology, 2005, 138:2087-2096.
- [43] 苗鸿鹰,赵金峰,李小娟,等. 转录因子基因 *TaWRKY72b-1* 的克隆、表达及在烟草中表达对植株磷效率的影响[J]. 作物学报, 2009, 35(11):2029-2036. (Miao H Y, Zhao J F, Li X J, et al. Cloning and expression of wheat transcription factor gene *TaWRKY72b-1* and its effect on phosphorus use efficiency in transgenic tobacco plants[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(11): 2029-2036.)
- [44] 赵静. 大豆根构型对缺磷的适应性反应及相关基因的克隆[D]. 广州:华南农业大学, 2004:69-72. (Zhao J. Adaptive responses of root architecture to phosphorus deficiency and cloning of related genes in soybean[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2004:69-72.)
- [45] 常胜合,舒海燕,童依平,等. 三个类核糖核酸酶基因在磷饥饿条件下的表达[J]. 作物学报, 2005, 31(9):1115-1119. (Chang S H, Shu H Y, Tong Y P, et al. Expressions of three wheat S-like Rnase genes were differentially regulated by phosphate starvation[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(9): 1115-1119.)
- [46] 王运杰. 大豆 MYB 转录因子 *GmPHR1* 的基因克隆与功能研究[D]. 保定:河北农业大学, 2010:37-38. (Wang Y J. Molecular cloning and function analysis of MYB transcription factor *GmPHR1* in soybean[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2010:37-38.)
- [47] 张俊红. 低磷诱导大豆根系 SSH 文库构建与分析[D]. 保定:河北农业大学, 2010:17-26. (Zhang J H. Construction and characterization of SSH root library induced by low phosphorus stress in soybean (*Glycine max*)[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2010:17-26.)