

大豆苗期耐低磷主成分及隶属函数分析

武兆云^{1,2}, 郭娜¹, 赵晋铭¹, 李丽红¹, 盖钧镒¹, 邢邯¹

(1. 南京农业大学 国家大豆改良中心, 农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室, 江苏 南京 210095; 2. 河南农业大学 烟草学院, 河南 郑州 450002)

摘要:应用主成分和隶属函数分析对国内 20 种大豆基因型的耐低磷能力进行评价, 结果表明: 11 个差异显著的耐低磷评价指标通过主成分分析归纳为地上部分生物量因子、磷因子、根系因子 3 个主成分; 供试基因型耐低磷由强到弱的顺序为: 赶泰、五河齐黄豆、7650、湘豆 4 号、先进 2 号、苏 88M-21、Peking、高作选 1 号、科丰一号、新沂小黑豆、南农 1138-2、94-156、87-23、荷 84-5、波高、RN-9、通山薄皮甲、皖 82-178、湘秋豆 2 号、垫江早黄豆。

关键词:大豆; 耐低磷; 主成分分析; 隶属函数分析

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2012)01-0042-05

Principal Components and Membership Function Analysis of Low Phosphate Tolerance at Seedling Stage in Soybean

WU Zhao-yun^{1,2}, GUO Na¹, ZHAO Jin-ming¹, LI Li-hong¹, GAI Jun-yi¹, XING Han¹

(1. Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, Key Laboratory of Biology and Genetics and Breeding for Soybean, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, Jiangsu; 2. College of Tobacco Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: The low phosphate tolerance of 20 soybean genotypes were evaluated by principal components and membership function analysis. Results showed that the 11 significantly different low phosphate tolerance indexes could be classified into three principal components including: shoot biomass factor, phosphorus factor, and root system factor. The low P tolerance (from strongest to weakest) of tested soybean were as follows: Gantai, Wuheqihuangdou, 7650, Xiangdou No. 4, Xianjin No. 2, Su 88M-21, Peking, Gaozuoxuan No. 1, Kefeng No. 1, Xinyixiaoheidou, Nannong 1138-2, 94-156, 87-23, He 84-5, Bogao, RN-9, Tongshanbopijia, Wan 82-178, Xiangqiudou No. 2, Dianjiangzaohuangdou.

Key words: Soybean; Low Phosphate tolerance; Principal components analysis; Membership function analysis

大豆是世界上最重要经济作物之一, 为人类提供大量的植物蛋白和油分^[1-3]。磷是大豆生长发育所必须的大量元素, 土壤中磷的可利用性低限制了大豆生长。磷肥的利用可以部分弥补磷的缺乏, 然而大量施用磷肥会造成严重的环境问题^[4-6]。培育和筛选在低磷土壤条件下能够高效吸收利用土壤有限磷素的耐低磷品种是解决上述问题的有效途径。

相关研究表明, 不同大豆基因型对低磷胁迫和磷肥利用效率有显著的遗传差异^[7], 表现为磷素吸收积累量^[8-10]、磷素代谢特性^[11-12]以及干生物量重量^[13]的差异。该研究以 20 种大豆基因型为材料, 选用多个测量指标, 应用主成分和隶属函数分析方法对大豆耐低磷能力进行评价, 旨在为耐低磷大豆的筛选和培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验选用 20 种大豆基因型, 由南京农业大学国家大豆改良中心提供(表 1)。

1.2 试验方法

采用营养液栽培方法, 营养液设 2 个磷浓度处理: 高磷 ($1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaH}_2\text{PO}_4$) 和低磷 ($0.02 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaH}_2\text{PO}_4$), 营养液配方为 ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$): 5.0 KNO_3 、 $5.0 \text{ Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 2.0 MgSO_4 、 0.02 Fe-EDTA 。每个处理 3 次重复。

挑选大小一致饱满的种子将其播入湿润的沙中, 每个 350 mL 一次性塑料杯直播 10 粒。播种 7 d 后将每个塑料杯中生长一致的 6 株大豆幼苗移栽进水培箱 ($524 \times 371 \times 164 \text{ mm}$) 中, 每箱种植 30 株

收稿日期: 2011-11-23

基金项目: 玉米大豆高产优质品种分子设计和选育基础研究(2009CB118400); 大豆现代产业技术体系(nycytx-004); 优质、抗病转基因大豆新品种培育计划(2009ZX08009-055B)。

第一作者简介: 武兆云(1982-), 男, 博士, 现研究方向为烟草遗传育种。E-mail: zhaoyun_wu@hotmail.com。

通讯作者: 邢邯(1963-), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向为大豆遗传育种。E-mail: hanx@njau.edu.cn。

幼苗,每箱 20 L 营养液,株距 8.6 ×7.8 cm,每 7 d 更换 1 次营养液,移入水培箱后第 21 天取样并测量幼苗相关指标。

表 1 供试大豆基因型

Table 1 The soybean genotypes used for the experiment			
代码 Code	基因型 Genotype	代码 Code	基因型 Genotype
1	Peking	11	赶泰 Gantai
2	皖 82-178 Wan 82-178	12	新沂小黑豆 Xinyixiaohedou
3	通山薄皮甲 Tongshanbopijia	13	苏 88M-21 Su88M-21
4	南农 1138-2 Nannong 1138-2	14	科丰一号 Kefeng No. 1
5	先进 2 号 Xianjin No. 2	15	五河齐黄豆 Wuheqihuangdou
6	94-156	16	菏 84-5 He 84-5
7	RN-9	17	湘豆 4 号 Xiangdou No. 4
8	波高 Bogao	18	湘秋豆 2 号 Xiangqiudou No. 2
9	87-23	19	垫江早黄豆 Dianjiangzaohuangdou
10	7650	20	高作选 1 号 Gaozuoxuan No. 1

1.3 测量项目与方法

植株取样后,分别采集地上部分和根系(以子叶节为界)并测量这两部分相关指标。

株高:子叶节至植株顶端生长点的高度(cm)。

干重:将地上部分和根系放入烘箱中,在 100℃ 左右杀青 4 h,之后 72℃ 烘干至恒重,分别称重(g)。

根冠比:根冠比 = 植株的根系生物量(鲜重或干重)/地上部分生物量(鲜重或干重)。

磷素测定:采用硫酸—过氧化氢消煮,钒钼黄比色法^[14]。

地上部分磷浓度:地上部分单位鲜重中所含磷素的量(mg·g⁻¹)。

地上部分磷积累量:地上部分磷素总量(mg)。

地上部分磷利用效率:地上部分鲜重生物量/地上部分磷积累量。

植株磷积累量:植株磷素总量(mg)。

植株磷利用效率:植株鲜重生物量/植株磷积累量。

共测量 12 个指标:株高、地上部分鲜重、根鲜重、鲜重根冠比、地上部分干重、根干重、干重根冠比、地上部分磷浓度、地上部分磷积累量、地上部分磷利用效率、植株磷积累量、植株磷利用效率。

1.4 数据分析

使用 Excel 2003 和 SPSS 15.0 软件进行方差分析并用相对值(低磷水平测量指标/高磷水平测量指标)做主成分分析,最后利用隶属函数评价出 20 个大豆耐低磷性状的强弱。

隶属函数值计算公式:

$$R(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \tag{1}$$

反隶属函数值计算公式:

$$R(X_i) = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \tag{2}$$

式中 X_i 为指标测定值, X_{\min} 、 X_{\max} 为所有参试材料某一指标的最小值和最大值。当某性状与植物的耐低磷成正相关时,用公式(1);当某性状与植物耐低磷成负相关时,用公式(2)。

2 结果与分析

2.1 方差分析

方差分析(表 2)结果表明,20 种基因型的 12 个指标中有 11 个指标在试验材料间差异显著或极显著,只有植株磷积累在材料间差异不显著;12 项指标在磷浓度间差异均极显著。材料间存在显著

表 2 20 种大豆基因型耐低磷性状的

12 个指标方差分析及 F 值检验

Table 2 Variance analysis and F test of 12 indexes of 20 soybean genotypes under phosphate starvation

指标 Index	基因型间差异 Difference among genotypes	浓度间差异 Difference among concentrations
株高 PH	29.292 **	177.255 **
地上部分鲜重 SFW	2.807 *	69.612 **
根鲜重 RFW	6.414 **	66.665 **
根冠比(鲜重)RSFW	1.902 *	161.303 **
地上部分干重 SDW	3.267 *	32.585 **
根干重 RDW	5.993 **	103.652 **
根冠比(干重)RSDW	4.051 *	528.462 **
地上部分磷浓度 PCS	1.457 *	401.620 **
地上部分磷积累量 TPS	1.734 *	497.903 **
地上部分磷利用效率 PUE-S	1.326 *	175.276 **
植株磷积累量 TP	1.169	177.353 **
植株磷利用效率 PUE	1.569 *	230.562 **

F 检验,*表示差异显著($P < 0.05$);**表示差异极显著, ($P < 0.01$)。

F test,* indicates significant difference at 0.05 level;** indicates significant difference at 0.01 level. PH:Plant Height;SFW;Fresh Weight of Shoot;RFW;Fresh Weight of Root;RSFW;Shoot/Root Ratio (Fresh Weight);SDW;Dry Weight of Shoot;RDW;Dry Weight of Root;RSDW;Shoot/Root Ratio(Dry Weight);PCS;P Content of Shoot;TPS;Total P of Shoot;PUE-S;Phosphorus Utilization Efficiency of Shoot;TP;Total of P;PUE;Phosphorus Utilization Efficiency of Plant.

差异才可进行主成分分析,因而 11 个指标可用于主成分分析。

2.2 主成分分析

相关性分析及指标相对值相关分析(数据未显示)表明指标间存在一定的相关性且评价指标过多,造成评价指标在一定程度上有所重叠。主成分分析是将原来指标重新组合成一组新的互相无关的几个综合指标,同时根据实际需要从中可以取出几个较少的综合指标尽可能多地反映原来指标的信息,这样可以快捷地评价大豆耐低磷能力。

根据主成分的特征值和贡献率选择相应的主成分,将 20 种大豆基因型在低磷浓度下的 12 个与耐低磷性状有关的指标转化为 11 个主成分。前 3 个主成分的累积方差贡献率为 91.743% (表 3),表

明前 3 个主成分已经体现出 20 种大豆基因型耐低磷性状 91.743% 的信息,因而选取前 3 个主成分作为评价 20 种大豆基因型耐低磷能力的综合指标,各指标的载荷矩阵见表 4。

表 3 低磷浓度下的大豆耐低磷性状的主成分分析
Table 3 Results of principal components analysis of soybean phosphate-deficiency plant

成分 Component	特征值 Eigenvalues	贡献率 Contribution rate/%	累积贡献率 Accumulative contribution rate/%
1	4.583	41.665	41.665
2	3.482	31.658	73.323
3	2.026	18.420	91.743

表 4 各因子载荷矩阵
Table 4 Component matrix

指标 Index	成分 1 Component 1	成分 2 Component 2	成分 3 Component 3
地上部分鲜重 SFW	0.956	0.136	-0.014
地上部分干重 SDW	0.940	0.263	-0.010
株高 PH	0.749	-0.033	-0.445
地上部分磷浓度 PCS	-0.669	0.623	-0.387
根干重 RDW	0.619	0.568	0.497
根鲜重 RFW	0.573	0.563	0.517
植株磷利用效率 PUE	0.169	0.940	-0.191
地上部分磷积累量 TPS	0.070	0.877	-0.434
地上部分磷利用效率 PUE-S	0.623	-0.624	0.414
根冠比(鲜重)RSFW	-0.600	0.316	0.676
根冠比(干重)RSDW	-0.532	0.472	0.558

第一主成分特征值为 4.583,贡献率为 41.665%,对应 5 个较大的特征向量:地上部分鲜重、地上部分干重、株高、地上部分磷浓度、根冠比(鲜重)。地上部分鲜重、地上部分干重和株高均与地上生物量有关,地上部分鲜重的载荷值最大,将第一主成分命名为地上部分生物量因子。

第二主成分特征值为 3.482,贡献率为 31.658%,正向载荷值较大指标有植株磷利用效率和地上部分磷积累量,负向载荷值较大指标有地上部分磷利用效率。这些指标均与磷有关,将第二主成分命名为磷因子。

第三主成分特征值为 2.026,贡献率为 18.420%,对应 4 个较大的特征向量有根冠比(鲜重)、根冠比(干重)、根鲜重、根干重,这些特征向量都与根系性状有关,且载荷值较大,将第三主成分命名为称根系因子。

2.3 隶属函数分析

主成分分析中各特征值大小反映了各综合指标相对于总遗传方差贡献的大小,特征向量表示各指标相对于综合指标贡献的大小。第一主成分和第二主成分累积贡献率为 73.323%,表明前 2 个主成分反映了 20 种大豆基因型耐低磷能力 73.323% 的信息。第一主成分和第二主成分中的较大特征向量有地上部分鲜重、地上部分干重、株高、地上部分磷浓度、地上部分磷利用效率、根冠比(鲜重)、植株磷利用效率和地上部分磷积累量 8 个指标,选取这些指标进行隶属函数分析:地上部分鲜重、地上部分干重、株高、植株磷利用效率和地上部分磷积累量采用隶属函数公式(1)计算其函数值;地上部分磷浓度、地上部分磷利用效率、根冠比(鲜重)采用反隶属函数公式(2)计算其函数值,对各基因型 8 个指标的隶属函数值 $R(1) \sim R(8)$ 进行计算并求平

均值 $S(1)$, 根据 $S(1)$ 大小顺序评判其耐低磷强弱顺序。

根据隶属函数平均值 $S(1)$ 大小对大豆耐低磷能力进行排序(表 5), 20 种大豆基因型耐低磷能力由强到弱的顺序为: 赶泰、五河齐黄豆、7650、湘豆 4 号、先进 2 号、苏 88M-21、Peking、高作选 1 号、科丰一号、新沂小黑豆、南农 1138-2、94-156、87-23、荷 84-5、波高、RN-9、通山薄皮甲、皖 82-178、湘秋豆 2 号、垫江早黄豆。

表 5 低磷胁迫条件下大豆隶属函数值
Table 5 Membership function values of soybean under P_i -deficiency treatment

基因型代码 Code	$R(1)$	$R(2)$	$R(3)$	$R(4)$	$R(5)$	$R(6)$	$R(7)$	$R(8)$	$S(1)$
11	0.914	0.675	0.288	0.972	1.000	0.000	1.000	1.000	0.731
15	0.326	1.000	0.296	1.000	0.596	0.194	0.645	0.928	0.623
10	0.654	0.061	1.000	0.733	0.641	0.166	0.537	0.707	0.562
17	0.309	0.975	0.172	0.973	0.101	0.760	0.177	0.394	0.483
5	0.569	0.377	0.602	0.935	0.152	0.665	0.210	0.330	0.480
13	0.840	0.845	0.002	0.715	0.346	0.401	0.292	0.397	0.480
1	0.878	0.570	0.276	0.748	0.000	1.000	0.026	0.277	0.472
20	1.000	0.714	0.151	0.718	0.022	0.940	0.035	0.152	0.467
14	0.290	0.760	0.388	0.694	0.192	0.600	0.162	0.341	0.428
12	0.336	0.317	0.483	0.519	0.625	0.175	0.406	0.525	0.423
4	0.409	0.343	0.441	0.610	0.335	0.414	0.239	0.441	0.404
6	0.441	0.312	0.459	0.583	0.286	0.470	0.192	0.387	0.392
9	0.392	0.521	0.033	0.741	0.245	0.523	0.222	0.269	0.368
16	0.209	0.559	0.000	0.437	0.517	0.249	0.288	0.389	0.331
8	0.614	0.099	0.489	0.483	0.147	0.674	0.057	0.083	0.331
7	0.285	0.141	0.594	0.370	0.118	0.727	0.002	0.071	0.289
3	0.708	0.000	0.472	0.072	0.307	0.445	0.001	0.000	0.251
2	0.000	0.208	0.368	0.404	0.253	0.512	0.100	0.081	0.241
18	0.295	0.046	0.138	0.114	0.397	0.351	0.064	0.169	0.197
19	0.456	0.032	0.173	0.000	0.369	0.378	0.000	0.023	0.179

表中 $R(1)$ 、 $R(2)$ 、 $R(3)$ 、 $R(4)$ 、 $R(5)$ 、 $R(6)$ 、 $R(7)$ 、 $R(8)$ 分别表示株高、地上部分鲜重、根冠比(鲜重)、地上部分干重、地上部分磷浓度、地上部分磷利用效率、地上部分磷积累量、植株磷积累量; $S(1)$ 代表隶属函数平均值。

$R(1)$ 、 $R(2)$ 、 $R(3)$ 、 $R(4)$ 、 $R(5)$ 、 $R(6)$ 、 $R(7)$ 、 $R(8)$ indicate the membership function values of Height, Fresh Weight of Shoot, Root /Shoot (Fresh Weight), Dry Weight of Shoot, P Content of Shoot, Phosphorus Utilization Efficiency of Shoot, Total P of Shoot, Total P of Plant, respectively. $S(1)$ indicates the average value of membership function values.

3 结论与讨论

3.1 大豆耐低磷的主成分分析

通过主成分分析将 11 个大豆耐低磷测量指标综合为地上部分生物量因子、磷因子、根系因子 3 个主成分。第一主成分中地上部分鲜重、地上部分干重、株高均为正向标,地上部分磷浓度、根冠比(鲜重)为负向标,这表明地上部分生物量大、地下生物量积累小、根冠比较小且植株高度相对高大有利于大豆提高耐低磷能力。第二主成分载荷值较大且为正的指标有植株磷利用效率和地上部分磷积累量,这表明大豆耐低磷强的大豆基因型其植株磷利用效率和地上部分磷积累量能力相对较强。

第三主成分根系因子是评价大豆耐低磷能力的重要指标,这是因为根系是植物从土壤中吸收磷酸盐的主要器官。在低磷胁迫下,耐性强的基因型其侧根多且长,从而增加了根系表面积,以便更多地吸取土壤中的磷酸盐;而耐性弱的基因型因其侧根少、根系表面积小,因而不能更多地吸收土壤中的磷酸盐,随着低磷胁迫的持续,将严重影响植株生长。

3.2 大豆耐低磷评价的主成分和隶属函数分析方法

隶属函数分析提供了一种基于多个测量指标对大豆耐低磷能力进行综合评价的方法,从而避免了因单一或少数指标评价大豆基因型耐性所产生

的片面性。不同大豆基因型对低磷胁迫有着不同的响应。因此,利用多个指标对大豆不同基因型的耐低磷能力进行综合评价,从而更好地发现大豆对低磷胁迫的反应机制,进而提高大豆耐低磷能力评价的准确性。然而多个指标的测定带来工作量的增加,应用主成分分析方法减少了一些指标的测定,能明显减少工作量,该研究在主成分分析结果上选择了8个指标进行隶属函数分析,这为评价大豆苗期耐低磷能力提供了简单快捷评价方法。

3.3 磷利用效率与磷吸收效率关系

主成分分析表明,大豆耐低磷能力与植株磷利用效率和地上部分磷积累量密切相关。在大量文献中出现了很多磷效率的定义^[13,15-17],一般可分为磷吸收效率(Phosphorus acquisition efficiency, PAE)和磷利用效率(Phosphorus utilization efficiency, PUE),这二者是磷高效基因型筛选的重要指标。PAE可定义为植物从难溶盐和/或土壤溶液中吸收磷的能力^[18],而PUE则表示单位磷植物所产生的生物量^[13,19]。PAE是所有磷效率中重要的指标^[8,19-20],然而PUE影响PAE^[21]。

在低磷条件下高PUE与高根冠比密切相关,这表明有更多的碳水化合物分配到根系从而提高PUE。然而,高PUE伴随着更多的碳水化合物运输到根系降低了PAE。Huang等^[21]在大麦上的研究表明高PUE对PAE有副作用,当磷供给有限时所有基因型增加PUE以优化植株生长,在低磷条件下具有高PUE基因型的根冠比增加。这说明更多的碳水化合物分配到根系的同时,磷也更多地运输到根系。

PUE是现代作物品种提高磷效率的重要因素。植株PUE的增加将引起碳水化合物分配到根系的增加,这对植株碳水化合物的产生和PAE都有着负面影响。因此,优化植物的PUE以便在低投入的农业体系中获得更高的PAE和产量^[21]。

致谢:感谢南京农业大学农学院廖永萍老师在磷素测定实验中给予的指导和帮助!

参考文献

- [1] Graham P H, Vance C P. Legumes: Importance and constraints to greater use[J]. *Plant Physiology*, 2003, 131: 872-877.
- [2] Schmutz J, Cannon S B, Schlueter J, et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean[J]. *Nature*, 2010, 463: 178-183.
- [3] Shoemaker R C, Schlueter J, Doyle J J. Paleopolyploidy and gene duplication in soybean and other legumes[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9: 104-109.
- [4] Cakmak I. Plant nutrition research: Priorities to meet human needs for food in sustainable ways[J]. *Plant and Soil*, 2002, 247: 3-24.
- [5] Gahoonia T S, Nielsen N E. Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties[J]. *Plant and Soil*, 2004, 260: 47-57.
- [6] 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: 423-447.
- [7] 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: 958-969.
- [8] Baker D E, Jarrell A E, Marshall L E, et al. Phosphorus uptake from soils by corn hybrids selected for high and low phosphorus accumulation[J]. *Agronomy Journal*, 1970, 62: 103-106.
- [9] Clark R. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbreds[J]. *Crop Science*, 1974, 14: 505-508.
- [10] Robinson R. The mineral content of various clones of white clover when grown on different soils[J]. *Journal of the American Society of Agronomy*, 1942, 34: 933-939.
- [11] Fageria N, Wright R, Baligar V. Rice cultivar evaluation for phosphorus use efficiency[J]. *Plant and Soil*, 1988, 111: 105-109.
- [12] 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: 1-8.
- [13] Yan X, Lynch J P, Beebe S E. Genetic variation for phosphorus efficiency of common bean in contrasting soil types: I. Vegetative response[J]. *Crop Science*, 1995, 35: 1086-1093.
- [14] Ames B N. Assay of inorganic phosphate, total phosphate and phosphatase[J]. *Methods in Enzymology*, 1966, 8: 115-118.
- [15] Gourley C, Allan D, Russelle M. Defining phosphorus efficiency in plants[J]. *Plant and Soil*, 1993, 155: 289-292.
- [16] Hammond J P, Broadley M R, White P J, et al. Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1953-1968.
- [17] Narang R A, Bruene A, Altmann T. Analysis of phosphate acquisition efficiency in different *Arabidopsis* accessions[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124: 1786-1799.
- [18] Ozturk L, Eker S, Torun B, et al. Variation in phosphorus efficiency among 73 bread and durum wheat genotypes grown in a phosphorus-deficient calcareous soil[J]. *Plant and Soil*, 2005, 269: 69-80.
- [19] Ismail A M, Heuer S, Thomson M J, et al. Genetic and genomic approaches to develop rice germplasm for problem soils[J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65: 547-570.
- [20] Ramaekers L, Remans R, Rao I M, et al. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants[J]. *Field Crops Research*, 2010, 117: 169-176.
- [21] Huang C Y, Shirley N, Gene Y, et al. Phosphate utilization efficiency correlates with expression of low-affinity phosphate transporters and non-coding RNA, IPS1 in barley[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156: 1217-1229.