

大豆耐低磷研究进展

刘海旭<sup>1</sup>, 吴俊江<sup>2</sup>, 王金生<sup>2</sup>, 鹿文成<sup>3</sup>, 徐鹏飞<sup>1</sup>, 张淑珍<sup>1</sup>

(1. 东北农业大学 大豆研究所/大豆生物学教育部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所/农业部大豆栽培重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150086; 3. 黑龙江省农业科学院 黑河分院, 黑龙江 黑河 164300)

**摘要:**大豆是世界重要的粮油兼用作物,也是人类优质蛋白及畜牧业饲料蛋白的主要来源。大豆是喜磷作物,磷不仅是大豆遗传物质的重要组成成分,同时参与大豆体内酶促、新陈代谢、根瘤固氮等生理生化过程。全世界耕地中近1/2的耕地处于缺磷状态,我国耕地中大约有2/3的耕地属于缺磷状态,磷胁迫是限制大豆产量最主要的因素之一。文章分别从低磷胁迫下大豆形态学变化以及大豆生理生化反应、遗传图谱的构建及大豆耐低磷QTL定位研究进展进行了初步概述,并对大豆耐低磷QTL定位进行了展望,以期为我国大豆耐低磷遗传育种研究提供参考。

**关键词:**耐低磷;大豆;QTL  
**中图分类号:**S565. 1      **文献标识码:**A      **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2017. 04. 0639

Progress of Research on Tolerance to Low-phosphorus Stress in Soybean

LIU Hai-xu<sup>1</sup>, WU Jun-jiang<sup>2</sup>, WANG Jin-sheng<sup>2</sup>, LU Wen-cheng<sup>3</sup>, XU Peng-fei<sup>1</sup>, ZHANG Shu-zhen<sup>1</sup>

(1. Soybean Research Institute of Northeast Agricultural University/Key Laboratory of Soybean Biology of Chinese Ministry of Education, Harbin 150030, China; 2. Soybean Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Soybean Cultivation of Ministry of Agriculture P. R. China, Harbin 150086, China; 3. Heihe Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Heihe 164300, China)

**Abstract:** Soybean is an important grain and oil crop in the world, and it is also the main source of high quality protein and animal feed protein. Soybean is one of the P-loving crops. Phosphorus is not only an important component of soybean genetic material, but also participates in physiological and biochemical processes such as enzymatic metabolism, metabolism, nodule nitrogen fixation and so on. Nearly one-half of the world's arable land is in the state of phosphorus deficiency, and about two-thirds of the cultivated land in China is in phosphorus deficiency. Phosphorus stress is one of the most important factors limiting soybean yield. In this paper, the morphological changes, the physiological and biochemical responses of soybean, the construction of genetic map and the QTL mapping of soybean tolerance to low phosphorus were reviewed. The QTL mapping of soybean tolerance to low phosphorus was prospected, which would provide theoretic basis for improving the research advance on genetics and breeding of tolerance to low phosphorus stress.

**Keywords:** Tolerance to low phosphorus stress; Soybean; QTL

大豆是世界重要的粮油兼用作物,也是人类优质蛋白及畜牧业饲料蛋白的主要来源。一般种植在热带、亚热带、温带地区,是喜磷作物<sup>[1]</sup>。磷不仅是大豆遗传物质的重要组成成分,同时参与大豆体内酶促、新陈代谢、根瘤固氮等生理生化过程。全世界耕地中有将近1/2的耕地处于缺磷状态,我国耕地中大约有2/3的耕地属于缺磷状态<sup>[2-3]</sup>。土壤中全磷含量并不低,但可被大豆有效利用的有效磷含量低,在酸性和钙质土壤中,缺磷更易成为大豆高产的重要限制因素之一<sup>[4]</sup>。传统方法施加的磷肥利用效率过低,不能有效解决土壤的缺磷问题<sup>[5-6]</sup>。有研究表明,不同基因型大豆对低磷胁迫的适应机制有显著的遗传差异<sup>[7]</sup>。本文通过综述磷效率及其在大豆品种间的差异,低磷胁迫下大豆形态学变化,低磷胁迫下大豆生理生化反应,遗传图谱的构建,提出通过大豆耐低磷相关性状的QTL

定位等分子辅助选择育种手段,选育磷高效大豆基因型,不但可以减少磷肥的施用量,而且能够提高大豆从土壤和磷肥中吸收磷的能力以及磷的利用效率,实现环境和经济的友好型农业生产。

1 磷效率及其在大豆品种间的差异

磷效率主要包括磷吸收效率和磷利用效率<sup>[8]</sup>。磷吸收效率,被定义为单株的吸磷量,即植物对土壤中磷的吸收能力。磷利用效率,被定义为植物利用单位含量的磷所生产的干物重,即植物对体内磷的代谢利用能力<sup>[9]</sup>。低磷条件下,植物主要通过增加磷的利用效率促进植株生长。磷高效一般指的是作物在获得相同的磷时能产生更多的生物量,或是在土壤中磷不足时获得更多的磷<sup>[10-11]</sup>。磷效率在不同的作物品种或同一品种不同基因型之

收稿日期:2017-03-23  
基金项目:国家自然科学基金(31671719)。  
第一作者简介:刘海旭(1988-),女,硕士,主要从事大豆抗病遗传育种研究。  
通讯作者:张淑珍(1972-),教授,博导,主要从事大豆抗病遗传育种研究。E-mail:zhangshuzhen@neau.edu.cn。

间差异显著。

在低磷胁迫时,大豆磷的吸收效率降低,磷的利用效率上升,并且磷的吸收效率和利用效率一直呈现极显著负相关<sup>[9]</sup>。相对于磷低效大豆品种,磷高效大豆品种的吸收效率和利用效率都相对较高<sup>[12]</sup>。虽然磷高效基因型大豆在低磷胁迫下的适应机制有所不同,但是磷吸收效率的改变,是大豆磷效率变化的主要原因<sup>[13]</sup>。磷的吸收效率对大豆磷效率的影响所占的比重更大一些<sup>[14-15]</sup>。低磷处理比适磷处理更容易引起大豆磷效率相关基因的遗传表达<sup>[2]</sup>。

## 2 低磷胁迫下大豆形态学变化

根系是大豆吸收土壤中养分、水分的最主要和直接的器官。磷的吸收能力所表现出的基因型差异,主要体现在根系生长的发达程度或是根际磷的吸收效率,即每平方厘米的根表面所吸收的微克磷的含量。大豆植株可以通过扩大根系系统的大小及扩展程度吸收距离根系较远的土壤中的磷元素,通过扩大根系所在土壤的空间范围来提高磷的吸收效率。由于大豆通过根系从土壤中吸收的有效磷也会促进根系的生长,因此根系的生长与根际磷的吸收效率具有显著的相关性。

研究表明,磷易被土壤中的金属离子和粘粒固定,导致磷在土壤中的扩散距离和移动距离都非常短,作物根系只能吸收距离根系表面 0.2 ~ 1 mm 的磷元素,土壤中的磷不能被作物根系完全吸收利用,因此土壤往往表现缺磷状态<sup>[16]</sup>。

土壤中有效磷浓度较低时,大豆根系通过自身形态结构的改变,提高大豆从土壤中吸收磷的能力。不同磷高效基因型大豆在适应低磷环境时根系形态结构的改变存在显著性差异<sup>[17]</sup>,而磷低效基因型对低磷胁迫环境适应性较差。磷高效基因型大豆根系的形态学变化主要体现在以下几个方面:大豆的根系长度变长,表现为大豆主根伸长,侧根的数量、根直径、根毛的密度、根毛的长度都有所增加,根系变细,但是主根伸长区的分化和初生根的伸长受到抑制<sup>[18]</sup>,大豆的根体积、根质量、根表面积、根重都呈现增大的趋势。大豆根长、根表面积、根体积、根生物量等与磷的吸收效率呈显著负相关,与磷的利用效率呈显著正相关,因此常把根系的长度、根表面积和根体积作为影响大豆的耐低磷性的重要指标,根生物量作为筛选磷高效基因型的辅助指标<sup>[12]</sup>。根构型是根系在土壤中的形态和空间结构,根构型影响大豆的磷效率,磷吸收效率与根构型具有显著相关性<sup>[17]</sup>。磷高效基因型大豆都

有较浅的根构型,包括根的平均生长角度变小,基根角度变小,根构型在不同基因型之间表现差异性显著。低磷胁迫诱导植物特殊的侧生根排根的生成,排根可以增大根系与土壤中养分的接触面积,增加了土壤中营养元素的生物有效性<sup>[19]</sup>。

低磷处理对大豆的株高、分枝数、主茎节数影响较小,与其它形态指标没有显著相关性<sup>[20]</sup>。植物碳水化合物在地上部和地下部的分配受到磷元素的调节。低磷胁迫使大豆叶片光合产物优先向根系的根尖分配,从而加速了根的生长,增加了地下部分干重,减少了地上部分干重,增加了根冠比,根冠比增加是大豆适应低磷胁迫的典型标志<sup>[21]</sup>。

在大豆花和荚的形成过程中都需要磷元素的参与,磷的缺乏将导致落花和落荚从而影响大豆的产量<sup>[22-23]</sup>。研究表明,低磷胁迫时存在较高的脱花率和未成熟荚的脱荚率,并且只有 1/4 左右的花能生成荚<sup>[24-26]</sup>。

## 3 低磷胁迫下大豆生理生化反应

在低磷胁迫时,大豆在不同生长周期的应答机制有所不同,大豆主要通过增加相关分泌物的分泌量和活性、菌类共生等适应机制来提高土壤中有效磷的浓度和大豆吸收磷的能力。

### 3.1 低磷胁迫下大豆分泌有机酸的变化及代谢

在低磷条件下,大豆根系中 64% ~ 75% 的代谢产物被分泌到根际土壤中<sup>[27]</sup>。低磷胁迫时,大豆通过提高根系有机酸和 H<sup>+</sup> 的分泌量和分泌速度,将土壤中潜在的大量不可溶性无机磷溶解成可溶性磷,提高了土壤中可以大豆吸收的有效磷的浓度。有机酸的分泌不但加速了大豆根际土壤中无机磷的溶解,而且可以促进大豆内部磷的吸收和积累<sup>[28]</sup>,保证了根生物量的形成及根系的正常生长<sup>[29]</sup>。大豆根系分泌的有机酸和 H<sup>+</sup> 同时会引起根系土壤的酸化,保证了土壤正常的酸碱度和根系酶的活性,从而使大豆可以进行正常的生理生化反应。

在低磷处理时,大豆根系经常向外界分泌的大量有机酸包括柠檬酸、苹果酸、酒石酸和草酸等,苹果酸是分泌量最多的有机酸<sup>[10]</sup>,同时根系也分泌少量的乌头酸、琥珀酸、脂肪酸等羧酸到根际土壤<sup>[27]</sup>。低磷胁迫时,大豆根系分泌的有机酸的存在形式包括有机阴离子、有机阳离子、中性粒子。大豆根系分泌物中的有机酸阴离子对土壤中无机磷的活化作用显著高于有机阳离子和中性粒子,土壤中的无效磷大都被有机阴离子所溶解从而被大豆吸收利用<sup>[30]</sup>。大豆在应对低磷胁迫时,根部磷转运蛋白得到高效表达,导致根系质膜上的 H<sup>+</sup>-ATPase 活性增

强,加速了  $H^+$  的分泌量和释放速度<sup>[31]</sup>。Shen 等<sup>[31]</sup>和 Tang 等<sup>[32]</sup>研究认为,在低磷的条件下,大豆根部有机酸阴离子和  $H^+$  的分泌量不存在一致性,有机酸的分泌也同时受到质膜  $H^+$ -ATPase 酶活性的调节。

低磷胁迫时,不同基因型大豆分泌有机酸的数量有所不同,但是分泌有机酸的种类一致。大豆分泌的不同种类的有机酸在低磷胁迫时存在浓度的差异性表达,有些有机酸的浓度变化不明显,有些有机酸的浓度只出现暂时性的变化,硫酸盐可以被用来鉴定大豆在低磷胁迫时分泌的有机酸的种类。豆科作物的品种不同,则分泌有机酸的种类和数量都有显著性差异<sup>[33-35]</sup>。

土壤的酸碱性决定了土壤中无机磷的类型,但是不同的豆科品种分泌的有机酸的种类和含量差异显著,单一有机酸溶解不同种类的无机磷的能力有所不同,进而决定了土壤磷酸盐的溶解速度和可溶性磷酸盐的浓度,因此应该在酸碱度不同的土壤种植不同种类的植物来缓解低磷胁迫<sup>[36]</sup>。

### 3.2 低磷胁迫下大豆分泌酶的变化

低磷胁迫时,大豆通过增加酸性磷酸酶、RNA 酶、氧化物歧化酶(SOD)等酶的分泌量和活性,将土壤中难溶态的有机磷水解成可溶性的磷酸盐,从而提高了土壤中有效磷的浓度<sup>[37]</sup>。磷高效基因型大豆能够显著增大分泌酶的活性和分泌量来应对低磷胁迫,而磷低效基因型大豆分泌酶的变化幅度相对较小。

酸性磷酸酶常常作为磷高效基因型作物品种选育的重要生化指标<sup>[37-39]</sup>。低磷胁迫时,大豆根尖和叶片中酸性磷酸酶的活性都显著增加,根尖酸性磷酸酶与大豆耐低磷性呈极显著正相关,叶片酸性磷酸酶与大豆耐低磷性相关性不显著。大豆根系分泌的酸性磷酸酶不但可以溶解土壤中的有机磷,也可以分解大豆自身的残根。高彬等<sup>[40]</sup>研究发现,在低磷处理时,大豆根系酸性磷酸酶的活性是适磷处理时活性的 1.3 倍。

谷思玉等<sup>[41]</sup>研究发现,当土壤中的有机磷以铁磷的形式存在时,酸性磷酸酶活性最大,当土壤中的磷源为铝磷或是钙磷时,酸性磷酸酶对有机磷的溶解速度逐渐下降,因此可以断定,铁磷对大豆造成的胁迫影响较为严重。大豆分泌的叶片酸性磷酸酶水解难溶态有机磷的能力也依据大豆基因型和水解时间的不同而产生差异。

### 3.3 低磷胁迫下大豆分泌物的功能性分析

对大豆低磷胁迫下分泌产物进行功能性分析验证,可以充分了解大豆提高自身磷利用效率的潜

在机制,包括磷元素的重构,淀粉的积累,碳代谢的分支等<sup>[27]</sup>。

转录组与蛋白质组分析表明,大豆在低磷处理时,5-磷酸腺苷核苷酸、3-磷酸甘油脱氢酶等含磷的代谢产物的缺乏可以抑制大豆包括糖酵解在内的主要的新陈代谢,从而抑制大豆的生长分化,增加大豆体内磷素的积累;氨基酸和三羧酸(TCA)循环分泌的中间产物浓度增大,D-果糖-1,6-二磷酸、3-磷酸甘油酸的浓度降低,表明低磷胁迫抑制了大豆光合反应的暗反应阶段,加速了更多的碳流向三羧酸循环;低磷胁迫时,大豆根系分泌物中的腺嘌呤、腺苷、胞核嘧啶的浓度高于适磷时的浓度,根系代谢产物中的腺苷、鸟嘌呤核苷和胞核嘧啶的浓度也都有所提高,说明大豆中磷元素的吸收和利用是一个循环的机制;5-磷酸腺苷、3-磷酸甘油、单磷酸鸟苷等磷酸盐酯在低磷胁迫时分泌的浓度减少,表明大豆通过磷酸酯内磷的再活化利用适应低磷胁迫<sup>[27]</sup>。大豆根部存在一个活跃的对外转运根系代谢产物的运输系统,但是根部的代谢产物与根分泌产物之间没有紧密的连锁关系。植物通过根系向外部转运硝酸根、氯离子、苹果酸根离子的阴离子转运通道已经被研究报道,然而大多代谢物的转运机制还没有被确定<sup>[42]</sup>。

### 3.4 低磷胁迫对大豆光合作用的影响

低磷胁迫使大豆植株光合作用的暗反应阶段受到抑制,导致大豆的光合速率显著下降,叶绿体质膜的膜脂过氧化作用是大豆光合速率下降的主要因素。土壤缺磷时,大豆叶绿体内产生  $O_2^{\cdot-}$ ,并且伴随着活性氧清除酶分泌量和活性的降低,从而积累了大量的超氧自由基,不饱和酸  $H_2O_2$  作用于膜脂产生过氧化反应,再次生成  $O_2^{\cdot-}$ ,导致过氧化反应循环往复的进行。丙二醛是叶绿体膜脂过氧化作用的主要产物之一。丙二醛通过破坏叶绿体质膜结构和酶的活性,导致光系统活性减弱,光合磷酸化解偶联,使大豆叶片光合作用受到抑制,光合速率下降。丙二醛是大豆耐低磷性研究和衰老生理研究的常用指标,往往通过观察大豆叶片中丙二醛浓度的变化来了解叶绿体膜脂过氧化程度和破坏程度<sup>[41]</sup>。

低磷处理时,大豆气孔变小,气孔密度变小,气孔导度下降;细胞分裂素 CTK 含量降低,导致叶肉细胞变小,叶面积减少,抑制了新叶的发生<sup>[22]</sup>。大豆气孔因素和叶面积减少共同限制了光能的吸收和有机物的合成,使大豆的光合速率和蒸腾速率呈下降趋势<sup>[43]</sup>。

叶绿素是大豆进行光合作用的主要色素。低

磷胁迫时,大豆光合速率的下降导致叶绿素的含量发生改变;磷高效基因型大豆的叶绿素含量增大,而磷低效基因型大豆的叶绿素含量减少或是变化幅度较小。叶绿素可以作为大豆磷高效品种选育的生化指标之一。研究表明,大豆在低磷处理时,大豆体内的碳代谢过程中的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性提高、核酮糖二磷酸羧化酶(RuBP)活性降低,进一步证实了大豆在应对低磷胁迫时,光合速率下降,大豆将更多的CO<sub>2</sub>固定,并将其转化生成磷酸基,加速了大豆根系柠檬酸等有机酸的分泌<sup>[22]</sup>。

4 遗传图谱的构建及大豆耐低磷 QTL 定位研究进展

大豆磷效率相关性状和大多数农艺性状一样,具有连续的表型变异,表明性状是受微效多基因控制的数量性状。QTL(quantitative trait loci)即数量性状位座,QTL定位就是以遗传连锁图谱为基础,利用分子标记与QTL之间的连锁关系确定影响数量性状变化的基因在基因组中的位置,是大豆遗传育种研究的重要环节。QTL遗传连锁图谱在基因克隆与定位、比较基因组研究和分子标记辅助选择育种等现代育种进程中发挥了重要的作用。

Li等<sup>[44]</sup>利用大豆品种科丰1号与南农1138-2所衍生的重组自交系,检测到7个分别与根中磷含量、叶中磷含量、地上部鲜重相关的QTL,定位在13号染色体上,可以解释8.8%~25.6%的表型变异。崔世友等<sup>[45]</sup>在大豆5个遗传连锁群上定位了7个与耐低磷有关的QTL,可解释所对应性状的4.8%~17.0%的表型变异。耿雷跃等<sup>[9]</sup>定位了与大豆的茎干重、根干重、根冠比等性状相关的15个QTL,可以解释4.0%~13.8%的表型变异。Zhang等<sup>[2]</sup>利用大豆耐低磷基因型品种南农94-156和大豆磷低效基因型品种博高为父母本所衍生出来的152个重组自交系群体,分别于2005和2006年在大豆的出苗期定位了34个加性QTL,分布在9个染色体上,可以解释6.6%~19.3%的表型变异,定位的QTL中检测到8对加性×加性的上位性互作,4对加性×加性的环境上位性互作。Liang等<sup>[46]</sup>利用BD2和BX10构建的F<sub>2</sub>重组自交系群体,建立了首个大豆磷效率和根构型相关性的遗传连锁图谱,在5个染色体上定位了31个与磷效相关的根部性状的QTL,可以解释9.1%~31.1%的表型遗传变异。Zhang等<sup>[47]</sup>利用大豆耐低磷基因型品种南农94-156和大豆磷低效基因型品种博高为亲本所衍生出来的152株重组自交系群体,以及248个分子标记,通过统计分析脱花率和脱荚率,在2号染色体

上定位到了提供上位性效应的一个条件QTL,与之前验证的控制大豆氮的吸收,和种子油脂含量的QTL共位,检测到1个在低磷胁迫时与花的脱落有关的加性QTL,可以解释32.3%的表型变异。Zhang等<sup>[48]</sup>通过遗传连锁分析、全基因组关联分析、候选基因分析以及植株转基因技术定位了与大豆磷效率相关的主效QTL qPE8,可以解释41%的表型变异,并在后期图位克隆了控制该位点,可以编码酸性磷酸酶的候选基因 *GmACP1*,确定了最佳的等位基因和单倍体。King等<sup>[49]</sup>在12、7、17号染色体上定位了3个与大豆籽粒磷含量相关的QTL,其中2个位点可以控制磷酸盐的转运。

5 展望

加大对耐低磷基因型的筛选以及以此为亲本加速耐低磷大豆品种的选育是应对土壤有效磷含量低而大豆本身是喜磷作物矛盾的有效手段。通过大豆耐低磷相关性状的QTL定位等分子辅助选择育种手段,可加快选择进度及提高选择准确性。

目前大多数实验室均采用沙培法或水培法进行大豆耐低磷的QTL研究,但是植株整体的生长情况以及磷的吸收利用效率会因为培养环境的不同而产生差异<sup>[9]</sup>,进而影响大豆耐低磷QTL的检测,不能真实反映大田环境下磷效基因的表达。在今后的研究中,在进行沙培和水培试验后应该进行田间试验验证,考察两种不同试验环境得到的结论是否一致。大豆耐低磷QTL定位的研究中,可以更多地采用全基因组关联分析和遗传连锁分析相结合的精细定位方法,更加深入地研究与大豆磷效率相关的QTL效应以及QTL之间、QTL与环境之间的互作等问题。在全基因组关联分析(GWAs)法中,分子标记和QTL的等位基因之间有更高的重组率,置信区间较小,因而能够定位遗传连锁分析法中难以确定的候选基因<sup>[50-52]</sup>。目前全基因组关联分析法已经被成功应用到玉米开花期<sup>[53]</sup>、类胡萝卜素<sup>[54]</sup>含量检测、植物分支系统的构成<sup>[55]</sup>等问题的研究中。全基因组关联分析和遗传连锁分析相结合的定位方法在拟南芥的开花期<sup>[56]</sup>和水稻铝效率<sup>[57]</sup>的研究中已有报道。

目前,大豆耐低磷QTL定位多为初步定位,难以进行图位克隆,仅有少数基因进行克隆<sup>[48]</sup>,已经定位的QTL位点还不能被应用在大豆磷效基因的遗传改良研究中。原因是:(1)目前定位的QTL都是遗传距离在10~20 cM的初步定位<sup>[2,44,47]</sup>,定位的QTL与目标基因的遗传距离较大,置信区间跨度较大,以致标记有效性降低;(2)大豆磷效应是由微效多基因控制的数量性状,初步定位的QTL效应值

都较低,只能引起较小的表型变异,难以观察测量<sup>[48]</sup>。因此,大豆耐低磷 QTL 研究在稳定性及功能性方面存在诸多挑战。今后应在大豆耐低磷 QTL 的精细定位、QTL 与环境互作、QTL 与 QTL 之间的上位性互作方面展开深入的研究。

大豆是喜磷的豆科作物,对大豆进行耐低磷 QTL 定位研究可以揭示其它豆科作物的磷效作用机理,也为今后育种专家进行分子标记辅助育种,结合传统和现代的育种方法来提高作物养分吸收利用效率奠定了重要的基础。

参考文献

[1] Sample E C, Soper R J, Racz G J. Reaction of phosphate fertilizers in soils[J]. American Society of Agronomy, 1980, 263-310.

[2] 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(1): 16-23. (Liu J Z, Li Z S, Li J Y. Utilization of plant potentialities to enhance the bio-efficiency of phosphorus in soil[J]. Chinese Journal of Eco-research, 1994, 2(1): 16-23.)

[3] 李继云, 刘秀娣, 周伟. 有效利用土壤营养养分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, Zhou W. Study of new crop breeding technology on effectively utilizing soil nutrition elements[J]. Science in China (Series B), 1995, 25(1): 41-48.)

[4] Zhang D, Cheng H, Yu D Y, et al. Detection of quantitative trait loci for phosphorus deficiency tolerance at soybean seedling stage[J]. Euphytica, 2009, 167: 313-322.

[5] 王庆仁, 李继云, 李振声. 植物高效利用土壤难溶态磷研究动态及展望[J]. 植物营养与肥料学报, 1998, 4(2): 107-116. (Wang Q R, Li J Y, Li Z S. Dynamics and prospect on studies of high acquisition of soil unavailable phosphorus by plants[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1998, 4(2): 107-116.)

[6] Yan X L, Liao H, Beebe S E, et al. QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean[J]. Plant Soil, 2004, 265: 17-29.

[7] 丁洪, 李生秀. 大豆品种耐低磷和对磷肥效应的遗传差异[J]. 植物营养与肥料学报, 1998, 4(3): 257-263. (Ding H, Li S X. Genetic difference of response of soybean cultivars to low phosphorus stress and phosphorus fertilizer[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1998, 4(3): 257-263.)

[8] Shenoy V V, Kalagudi G M. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping[J]. Biotechnology Advances, 2005, 23: 501-513.

[9] 耿雷跃, 崔士友, 张丹, 等. 大豆磷效率 QTL 定位及互作分析[J]. 大豆科学, 2007, 26(4): 461-466. (Geng L Y, Cui S Y, Zhang D. et al. QTL mapping and epistasis analysis for p-efficiency in soybean[J]. Soybean Science, 2007, 26(4): 461-466.)

[10] Huang C Y, Shirley N, Genc Y, et al. Phosphate utilization efficiency correlates with expression of low-affinity phosphate transporters and noncoding RNA, IPS1, in barley[J]. Plant Physiology, 2011, 156: 1217-1229.

[11] 武兆云, 郭娜, 赵晋铭, 等. 大豆苗期耐低磷主成分及隶属函数分析[J]. 大豆科学, 2012, 31(1): 42-46. (Wu Z Y, Guo N,

Zhao J M. et al. Principal components and membership function analysis of low phosphate tolerance at seedling stage in soybean[J]. Soybean Science, 2012, 31(1): 42-46.)

[12] 李青松. 大豆磷高效品种的筛选及磷高效的生理机制研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2006: 4-6. (Li Q S. Study on screening of soybean cultivars with high phosphorus efficiency and its physiological mechanism[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2006: 4-6.

[13] Zhang Y L. Analysis of phosphorus nutrition efficiency of soybean genotypes with different phosphorus efficiency at blooming stage under low phosphorus stress[J]. Agricultural Science & Technology, 2012, 13(12): 2544-2548.

[14] 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 Y C, Liao H. et al. Study on the response of soybean varieties to P deficiency[J]. Soybean Science, 2003, 22(2): 108-114).

[15] 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): 208-202).

[16] Epstein E. Better crops for food[J]. Ciba Foundation Symposium, 1983, 97(2): 61-68.

[17] 吴俊江, 马凤鸣, 林浩, 等. 不同磷效基因型大豆在生长关键时期根系形态变化的研究[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 820-823. (Wu J J, Ma F M, Lin H, et al. Root morphology traits of soybean genotypes with different phosphorus efficiency at important growing stages[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 820-823).

[18] Niu Y F, Chai R S, Jin G L, et al. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: A review[J]. Annals of Botany, 2012, 112(2): 391-408.

[19] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, et al. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(2): 95-103.

[20] 刘婧琦, 谢甫锦, 敖雪, 等. 磷对不同磷效率大豆品种光合生理和农艺性状的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(2): 217-220. (Liu J Q, Xie F T, Ao X. et al. Effect of different phosphorus level on photosynthetic rate and agronomic traits between soybean cultivars with different phosphorus efficiency[J]. Soybean Science, 2009, 28(2): 217-220).

[21] Gilroy S, Jones D L. Through form to function: Root hair development and nutrient uptake[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5: 56-60.

[22] Fredeen A L, Raab T K, Rao I M, et al. Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr[J]. Planta, 1990, 181(3): 399-405.

[23] Wang X. Reasons about flower and pod shedding of soybean and its technique countermeasure[J]. Crop Cultivation, 2007, 1: 40.

[24] vanSchaik P H, Probst A H. Effects of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans[J]. Agronomy Journal, 1958, 50(4): 192-197.

[25] Dominguez C, Hume D J. Flowering, abortion, and yield of early-maturing soybeans at three densities[J]. Agronomy Journal, 1978, 70(5): 801-805.

[26] Hansen W R, Shibles R. Seasonal log of the flowering and podding activity of field-grown soybeans[J]. Agronomy Journal, 1978, 70(1): 47-50.

[27] Keitaro Tawaray, Ryota Horie, Takuro Shinano, et al. Metabolite profiling of soybean root exudates under phosphorus deficiency[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition,2014,60;5,679-694.

[28] 王树起,韩晓增,乔云发,等. 缺磷胁迫对大豆根瘤生长和结瘤固氮的影响[J]. 大豆科学,2009,28(6):1000-1003. (Wang S Q, Han X Z, Qiao Y F. et al. Nodule growth, nodulation and nitrogen fixation in soybean as affected by P deficiency stress[J]. Soybean Science, 2009, 28(6):1000-1003. )

[29] Rnegel Z. Genetic control of root exudation[J]. Plant Soil,2002, 245:59-70.

[30] 沈宏,菊井森士,严小龙,等. 大豆根分泌物活化难溶性铝磷的研究[J]. 水土保持学报,2005,19(1):68-70. (Shen H, KIKUI S, Yan X L. et al. Mobilization of insoluble aluminum bound phosphate by soybean root exudates[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2005, 19(1):68-70. )

[31] Shen H, Chen J, Wang Z, et al. Root plasma membrane H<sup>+</sup>-AT-Pase is involved in the adaptation of soybean to phosphorus starvation[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(6): 1353-1362.

[32] Tang C,Han X Z,Qiao Y F,et al. Phosphorus deficiency does not enhance proton release by roots of soybean [*Glycine max* (L.) Murr. ][J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67(1):228-234.

[33] Lipton D S,Blanchar R W,Blevins D G. Citrate,malate,and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings[J]. Plant Physiology,1987,85:315-317.

[34] Ishikawa S,Adu-Gyamfi J J,Nakamura T,et al. Genotypic variability in phosphorus solubilizing activity of root exudates by pigeonpea grown in low-neutrient environments[J]. Plant Soil,2002, 245:71-81.

[35] Wang B L,Tang X Y,Cheng L Y,et al. Nitric oxide is involved in phosphorus deficiency-induced cluster-root development and citrate exudation in white lupin[J]. New Phytologist, 2010, 187(4): 1112-1123.

[36] Plaxton W C,Tran H T. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants[J]. Plant Physiology,2011,156: 1006-1015.

[37] 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]. Plant Nutrition and Fertilizer Science,1997,3(2): 123-128. )

[38] Yan X L,Liao H. Induction of a major leaf acid phosphatase does not confer adaptation to low phosphorus availability in common bean[J]. Plant Physiology,2001,125:1901-1911.

[39] Yun S J,Kaeppler S M. Induction of maize acid phosphatase activities under phosphorus starvation[J]. Plant Soil, 2001, 237: 109-115.

[40] 高彬,曹翠玲,李涛. 乙烯对低磷胁迫下大豆根形态和生理特性的影响[J]. 大豆科学,2012,31(1):58-63. (Gao B, Cao C L, Li T. Effect of ethylene on morphology and physiological characteristic of soybean seedlings under low-phosphorus stress[J]. Soybean Science, 2012,31(1): 58-63).

[41] 谷思玉,刘爽,王佳佳,等. 不同基因型大豆对难溶性磷胁迫的生理响应[J]. 大豆科学,2012,31(3):411-415. (Gu S Y, Liu S, Wang J J, et al. Physiological response of different soybeans under sparingly soluble phosphate[J]. Soybean Sciences, 2012,31(3): 411-415. )

[42] Kollist H,Jossier M,Laanemets K,et al. Anion channels in plant cells[J]. FEBS Journal,2011,278(22):4277-4292.

[43] 钟鹏,吴俊江,刘丽君,等. 低磷和干旱胁迫对不同基因型大豆光合生理特性的影响[J]. 大豆科学,2009,28(5):806-810. (Zhong P, Wu J J, Liu L J. et al. Effects of phosphorus deficiency and drought stress on photosynthetic characters in different genotypic soybeans[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 806-810. )

[44] Li Y D,Wang Y J,Tong Y P,et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Euphytica,2005,142(1-2):137-142.

[45] 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)..

[46] Liang Q, Cheng X, Mei M, et al. QTL analysis of root traits as related to phosphorus efficiency in soybean[J]. Annals of Botany, 2010,106:223-234.

[47] Zhang D,Liu C,Yu D Y,et al. Quantitative trait loci associated with soybean tolerance to low phosphorus stress based on flower and pod abscission[J]. Plant Breeding,2010,129:243-249.

[48] Zhang D,Song H,Cheng H,et al. The acid phosphatase-encoding gene GmACP1 contributes to soybean tolerance to low-phosphorus stress[J]. PLoS Genetics,2014,10(1):e10004061.

[49] King K E,Lauter N,Lin S F,et al. Evaluation and QTL mapping of phosphorus concentration in soybean seed [J]. Euphytica, 2013,189(2):261-269.

[50] Thornsberry J M,Goodman M M,Doebley J,et al. Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time[J]. Nature Genetics,2001,28(3):286-289.

[51] Flintarcia S A,Thuillet A C,Yu J,et al. Maize association population:A high-resolution platform for quantitative trait locus dissection [J]. The Plant Journal,2005,44(6):1054-1064.

[52] Hirschhorn J N,Daly M J. Genome-wide association studies for common diseases and complex traits[J]. Nature Reviews Genetics,2005,6(2):95-108.

[53] Thornsberry J M,Goodman M M,Doebley J,et al. Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time[J]. Nature Genetics,2001,28(3):286-289.

[54] Palaia K A. Contrasting effects of selection on sequence diversity and linkage disequilibrium at two phytoene synthase loci[J]. The Plant Cell,2003,15(8):1795-1806.

[55] Vollbrecht E, Springer P S, Goh L, et al. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses[J]. Nature,2005, 436(7054):1119-1126.

[56] Brachi B,Faure N,Horton M,et al. Linkage and association mapping of *Arabidopsis thaliana* flowering time in nature[J]. PLoS Genetics,2010,6(5):e1000940.

[57] Famoso A N,Zhao K,Clark R T,et al. Genetic architecture of aluminum tolerance in rice (*Oryza sativa*) determined through genome-wide association analysis and QTL mapping[J]. PLoS Genetics,2011,7(8):e1002221.