

# 水稻品种耐低磷胁迫特性研究进展

张淑华<sup>1</sup>, 潘国君<sup>1</sup>, 刘传雪<sup>1</sup>, 刘乃生<sup>1</sup>, 张兰民<sup>2</sup>, 张云江,<sup>1</sup>褚国江<sup>3</sup>

(1. 黑龙江省农科院水稻研究所, 佳木斯 154021; 2 佳木斯郊区莲江口乡政府, 莲江口; 3. 佳木斯郊区平安乡 农服中心, 佳木斯 154024)

**摘要:** 磷是作物生长发育不可缺少的营养元素之一,然而土壤中可利用磷的含量却很少能满足作物的需要,因而作物磷素营养与磷肥施用长期以来成为国内外广泛研究的课题。在此,简述了世界和我国土壤磷资源供给概况,水稻品种耐低磷胁迫特性研究进展,耐低磷胁迫水稻品种(系)的筛选与鉴定研究进展,低磷胁迫对水稻品种根系的影响研究进展。

**关键词:** 水稻品种; 低磷胁迫; 研究进展

中图分类号: S 511.1      文献标识码: A      文章编号: 1002—2767(2006)04—0091—05

## Advance of Low—phosphorus Stress Tolerant Characteristics of Rice Cultivars

ZHANG Shu-hua<sup>1</sup>, PAN Guo-jun<sup>1</sup>, LIU Chuan-xue<sup>1</sup>, LIU Nai-sheng<sup>1</sup>, ZHANG Lan-min<sup>1</sup>,  
ZHANG Yun-jiang<sup>1</sup>, CHU Guo-jiang<sup>3</sup>

(1. Rice Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154026; 2. Lianjiangkou Township Government of Jiamusi, Lianjiangkou; 3. The Agricultural Service center of Pingan Town of Jiamusi, Jiamusi 154024)

**Abstract:** Phosphorus is one of the most important mineral nutrients for plants growth, but its availability is very lower in soil. The plants phosphorous nutrition and the applying of phosphate fertilizer are widely researched in the world.

The paper summarized the supply of phosphate resources in soil at home and abroad; also the progress on following aspects: Low—phosphorus stress tolerant characteristics of rice cultivars; Screening and identification low—phosphorus stress tolerance of rice cultivars; Effect of phosphorus deficiency stress on root system.

**Key words:** rice cultivars; phosphorus deficiency stress; advance

磷是作物生长发育不可缺少的营养元素之一,它既是构成作物体内重要有机化合物的组成部分,如核酸、磷脂等重要生物大分子的结构成分,又以多种方式参与作物体内的生理过程,对作物生长发育、

生理代谢、产量与品质都起着重要作用。然而土壤中可利用磷的含量却很少能满足作物生长的需要,磷素营养不足时,植株叶色暗绿,生长矮小,结实不良。因此土壤缺磷已成为农业生产上限制作物产量

\* 收稿日期: 2006—04—03

基金项目: 中国水稻科学发展基金项目(950004); 佳木斯市攻关项目(G97—1)

第一作者简介: 张淑华(1962—),女,黑龙江省木兰县人,高级农艺师,中国农科院在读硕士,从事水稻育种研究。Tel: (传真)0454—8841387, E-mail: sdszsh@163.com.

[ 17 ]

Wison C M. Variation in soluble endosperm protein of corn (Zea mays) inbreds as detected by discgel electrophoresis[ J ]. Cereal Chem., 1981, 38:401-408

[ 18 ]

朱朝辉. 氮素用量对玉米谷蛋白组分的积累及与蛋白质的关系[ D ]. 硕士学位论文, 哈尔滨: 东北农业大学, 2005

[ 19 ]

Tsai C Y. Genetics of storage protein in maize[ J ]. Plant Breeding Reviews, 1983, 1: 103-138

[ 20 ]

Wong, K S Kubo A Jano J. L. et al.. Structures and properties of amylopectin and phytylglycogen in the endosperm of sugary-1 mutants of rice. J. of cereal[ J ]. Sci., 2003, 37: 139-149

的一个主要因子。由于世界上和我国缺磷面积分布很广,严重限制了农作物生产,因而作物磷素营养与磷肥施用长期以来成为国内外广泛研究的课题<sup>[1]</sup>。

## 1 世界和我国土壤磷资源供给概况

磷肥资源紧缺是一个全球性的问题。全球每年元素磷的消耗量为 1 660 万 t,致使磷资源的有限性和磷消耗日趋增大的矛盾日益尖锐。据统计,全世界有 13.19 亿  $\text{hm}^2$  耕地,其中约有 43% 缺磷<sup>[2]</sup>。在我国有 2/3 的耕地缺磷<sup>[3]</sup>,这在很大程度上是由于磷被土壤中的化学物质所吸附和沉淀,施入土壤中的化学磷肥也极易被吸附固定,至少 80% 的磷肥难以被作物吸收利用<sup>[4]</sup>,其余均转化为植物难以吸收利用的难溶性磷<sup>[5]</sup>。另外,自然界中高品位的磷矿产量有所减少。我国黄土高原土壤全磷量为 0.123%,而有效磷含量只有 6 mg/kg,已达到高度缺磷的状态<sup>[6]</sup>。黄淮海地区缺磷面积占其耕地面积的 94%,其中严重缺磷的土壤占耕地面积的 67%,是我国最大的土壤缺磷区<sup>[2]</sup>。在土壤中,磷的存在包括有机磷和无机磷两种方式。在一般土壤中,呈束缚态的有机磷约占总磷的 20%~50%。在某些土壤的表层,有机束缚态磷有时可占全磷的 90% 左右<sup>[7]</sup>。然而,植物能够利用的磷是无机磷,有机磷必须转化为无机磷才能被植物体吸收<sup>[8,9]</sup>。在自然界中,无机磷是以磷酸盐( $\text{Pi}$ , 即  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  或  $\text{HPO}_4^{2-}$ )形式存在的,磷通常就是以磷酸盐形式被植物体吸收的<sup>[10]</sup>。

植物对营养元素的吸收利用效率存在着遗传上的差异,植物营养的基因型包括养分利用特性,它是在特定环境条件影响下经过遗传变异以及自然和人工选择而形成的。一般的地方品种(农家品种)由于生长在低肥环境条件下,从而形成了与之相适应的能有效利用土壤中营养元素的特性,与之相反,现在育成的品种大多是按照耐肥高产的育种目标,在高肥足水的条件下育成的,因此,在选育过程中,只注意了品种的耐肥性而忽视了养分利用率的问题,致使有利于体内营养元素高而利用率低的基因形成,这些品种不利于减少肥料投入和开发利用贫瘠土壤。因此,世界各国的科学家纷纷提出磷高效育种的设想,从植物本身出发提高植物吸收、利用磷的效率,进行磷高效品种的选育<sup>[4]</sup>。近年来,耐低磷胁迫植物的研究越来越为人们所重视,原因一是人类对农产品的需求不断增加与环境条件的日趋恶化已成为突出的矛盾,人们试图创建一种既能保持一定的生产能力,又能保护自然环境与作用的持久农业系

统。二是现代生物技术的发展,为作物育种,尤其是数量性状的筛选与改良提供了可能。植物耐低磷胁迫的研究正是在此两种背景下成为遗传学领域研究热点的<sup>[11]</sup>。

## 2 水稻品种耐低磷胁迫特性研究进展

据报道,植物在对磷的吸收、积累、分配和利用等方面存在着差异,并认为这种遗传差异可以由根系生长特征,在低磷条件下竞争磷的能力,耐毒害元素如铝等的能力以及根系磷酸酶活性等特性表达。近年来,动力学研究结果也表明,品种间吸磷能力的差异反映在它们的根系类型和数量、最大吸磷速率、米氏常数和最小浓度等指标上。樊明宪等<sup>[12]</sup>利用水培、同位素示踪和离子耗竭等技术,研究了不同水稻品种的吸磷速率、根系生长动态和吸磷动力学特性,认为不同水稻品种根系生长特性与其吸磷动力学特性密切相关,用<sup>32</sup>P 标记法测定吸磷动力学特性,鉴定水稻品种耐低磷能力是较理想的室内研究方法,水稻品种在不同供磷水平下吸磷速率差异很大。刘运武<sup>[13]</sup>通过田间试验和室内分析,研究了杂交水稻各生育时期的吸磷特性、土壤的供磷特性及其磷肥对杂交水稻生长发育及生理效应的影响。结果表明,杂交水稻生产 1 000 kg 稻谷,早稻需要的磷素比常规稻多,晚稻则相反;杂交早稻和晚稻都以生育中期吸磷最多,其吸磷量占全生育期吸磷总量的一半以上,土壤供磷则相反。刘德林<sup>[14]</sup>对两系杂交稻对磷素营养吸收特性进行研究,他应用放射性<sup>32</sup>P 示踪法标记不同的杂交组合,结果表明①不同的杂交组合对磷素营养的吸收量以两系杂交组合>三系杂交组合>常规组合;②水稻所吸收的磷素 80% 由土壤供给;③水稻吸收的磷大部分积累在植株生长较旺盛的部位,在分蘖期和孕穗期磷在水稻茎秆中含量较多,到成熟期则大部分磷都运转到谷粒中累积,约占吸收总量的 50%~70%;④磷在植株单位干物中的含量,在分蘖期以两系杂交组合高于三系组合和常规品种,到孕穗期和成熟期则以常规组合高于三系组合和两系组合。

张福锁等<sup>[15]</sup>选用水稻窄叶青 8 号(籼稻)、京系 17(粳稻)为亲本,通过花药培养产生的 127 个加倍单倍体(DH)群体,建立了含 137 个 RFLP 标记的遗传连锁图。明凤等<sup>[16]</sup>又以京系 17 和窄叶青 8 号为材料,在低磷胁迫下,对磷营养效率有关指标进行分析。结果表明,京系 17 在与磷吸收效率有关的生理指标,如根干重、根分泌质子、根分泌有机酸等方面,都明显优于窄叶青 8 号。说明京系 17 表现较高

的相对干物重, 低磷胁迫反应不敏感。郭再华等<sup>[17]</sup>选取 3 个耐低磷水稻基因型 99011、508、99112 和 1 个磷敏感基因型 99056 为供试材料, 采用营养液和石英砂培养的方法, 研究了与磷效率相关的一些指标。结果表明, 99011 和 508 均具有较高的磷吸收效率和利用效率。其中根长是 99011 高效吸收的重要贡献因子。潘晓华等<sup>[18-19]</sup>研究了低磷胁迫对不同水稻品种幼苗光合作用和磷效率的影响, 认为低磷胁迫下, 水稻叶片的无机磷含量、光合速率、RuBP 羧化酶活性下降。低磷胁迫后, 低磷敏感水稻品种沪占七、新三百粒的叶面积、株高、生长量受抑制程度明显大于耐低磷水稻品种大粒稻和莲塘早 3 号。耐低磷品种的磷营养效率主要表现在磷的吸收能力, 而不是磷素分配和利用效率差异。

曹黎明等<sup>[20]</sup>以耐低磷品种大粒稻和汕优 63、低磷敏感品种新三百粒和沪占七为材料。测定 0.5 mg/L (P) 和 10 mg/L (P) 两种磷水平下水稻根系形态、氧化力、呼吸速率、动力学参数、丙二醛含量、酸性磷酸酶活性 (APA) 的品种间差异。实验表明, 0.5 mg/L (P) 时, 大粒稻和汕优 63 根长分别比 ck (10 mg/L) 下降了 15.2 % 和 22.0 %, 缺磷还诱导根系酸性磷酸酶活性显著增强, 大粒稻的增幅明显高于新三百粒和沪占七, 缺磷时大粒稻和汕优 63 的磷素最低吸收浓度也较新三百粒和沪占七小。李永夫等<sup>[21]</sup>通过田间试验研究了不同供磷水平对 8 个水稻品种磷素吸收利用和稻谷产量的影响。研究结果表明, 两种供磷水平下, 水稻的稻谷产量、磷利用效率和各生育期地上部磷积累都存在显著的基因型差异。林文雄等<sup>[22]</sup>以磷效率差异显著的 IR71379-2B-10-2-3-1 (磷低效型)、IR71331-2B-2-1 (中间型) 及 IR74 (磷高效型) 3 个品种为供试材料, 采用水培法研究了它们对磷的吸收效率、运输效率及植株体内磷的利用效率, 进而研究了其对低磷胁迫的根系形态学和生理生化机制的适应性反应。结果表明: 水稻磷效率的高低是由基因型对磷的吸收效率、运输效率及利用效率综合作用的结果。

### 3 耐低磷胁迫水稻品种 (系) 的筛选与鉴定研究进展

作物育种的原理是建立在目标性状由基因控制的基础上的, 因此, 要对某一性状进行选择, 必须证明这一性状受基因控制并存在基因型差异, 关于这方面的研究早有报道, Smith<sup>[23]</sup>在 1934 年就报道了玉米在吸收利用磷方面的品种间差异, 这种差异后来在玉米、高粱、小麦、水稻和菜豆上均有报道<sup>[1]</sup>。

许多研究表明: 植物能通过特定的生理生化机制将土壤中的难溶性磷转化为有效磷并加以吸收利用, 该特性具有物种和基因型间的遗传多样性; 并且植物在低磷胁迫下对吸收的磷进行再分配和利用的能力也具有物种和基因型间的遗传多样性<sup>[2]</sup>。磷效率的分子生物学研究结果表明, 这一性状由微效多基因控制, 约 100 个以上的基因参与植物对低磷胁迫的适应性反应, 因而表现为数量遗传性状<sup>[4]</sup>。台德卫等<sup>[24]</sup>对全球水稻分子育种计划核心种质进行苗期耐低磷资源的鉴评与筛选, 认为全球水稻分子育种计划核心种质对低磷营养胁迫的调节能力存在着显著的基因型差异, 表现在分蘖能力、根长、根重等性状明显不同。通过对低磷营养胁迫下水稻根茎性状表现的评价, 筛选出耐低磷品种资源。

英国 Fageria, N. K. (1988) 研究认为, 利用植株地上部和根干重做指标, 可在低磷有效性下对表现良好的水稻品种进行选择。石秋梅等<sup>[25]</sup>采用难溶性磷酸盐  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  液相控释方法试验研究不同水稻品种 (系) 苗期耐低磷基因型差异, 结果表明各水稻基因型耐低磷胁迫能力存在极显著差异。刘亨官等<sup>[26]</sup>采用室内鉴定和田间筛选相结合, 鉴定了 1413 份材料, 选出了红陆晚 1 号、V14A753 等 83 份耐低磷材料。曹黎明等<sup>[27]</sup>对 200 多个不同基因型水稻品种 (组合) 进行土培和砂培, 用多个相对指标和绝对指标进行系统聚类分析, 获得了大粒稻、汕优 63、巨粒稻等一批耐低磷基因型品种 (组合) 和新三百粒、沪占 7 号、红 2 号等一批低磷敏感基因型品种 (组合), 研究认为应用土培和砂培相结合的方法筛选耐低磷基因型品种 (组合) 是可行的。刘贵富等<sup>[28]</sup>和郭玉春等<sup>[29]</sup>进行了耐低磷水稻品种筛选试验, 认为水稻栽培品种对低磷的反应存在明显的基因型差异, 这种差异在苗期表现在根长、根干重、苗高和地上部干重上。结合其他性状进行定级, 可在低磷条件下, 筛选出耐低磷的水稻品种 (系)。刘亚等<sup>[30]</sup>对 281 份不同的水稻品种 (品系) 进行了耐低磷筛选和评价, 在大田种植条件下, 通过水稻部分性状耐低磷系数 ( $-P/+P$ ) 的变异范围及平均值以及它们之间的相关性分析, 认为相对子粒产量、相对成熟期的地上部生物重、相对植株分蘖期的分蘖数是较好的耐低磷筛选和评价的指标, 筛选出农林 12 等 4 个品种和 02428/ 秦爱等 3 份自选稳定品系是较好耐低磷的材料, 并提出以偏低含磷量大田初筛及在严格控制含磷量的盆栽复筛进行耐低磷种质资源筛选和鉴定的方法。李永夫等<sup>[31]</sup>采用溶液培养试验,

并结合大田试验,研究和探讨了耐低磷水稻基因型的筛选指标。研究认为直接以低磷营养液培养水稻苗期体内磷利用效率作为筛选指标,然后进行大田试验验证,是一条筛选水稻磷高效利用基因型的有效途径。曹黎明等<sup>[32]</sup>对评价水稻不同基因型(耐低磷基因型和低磷敏感基因型)耐低磷能力的指标进行统计分析表明,以 $0.5\text{ mg/L(P)}$ 为低磷处理,培养到五叶一心期能较好地地区分水稻耐低磷基因型和低磷敏感基因型品种。耐低磷基因型在低磷时单株绿叶数、苗高、茎基宽、叶龄、磷含量和吸磷量等方面都有较明显的优势。郭再华等<sup>[33]</sup>选用3个耐低磷水稻基因型99011、508和99112及1个低磷敏感基因型99056,采用土培试验,分别进行了苗期及全生育期水稻耐低磷指标的统计分析和磷营养含量的研究。结果表明,在供试土壤有效磷含量为 $2\sim4\text{ mg/kg}$ 的土壤中,水稻苗期耐低磷筛选的适宜磷用量为 $35\text{ mg/kg}$ ,全生育期鉴定以 $50\text{ mg/kg}$ 为宜。苗期筛选以相对分蘖率为主要指标,相对干重为参考指标较好。对于全生育期鉴定,以生物量为指标是不适宜的,只有经济产量及其构成因素才是可靠的指标。

#### 4 低磷胁迫对水稻品种根系的影响研究进展

土壤缺磷是农业生产的主要限制因子之一<sup>[34,35]</sup>。由于磷在土壤中难以移动且易被固定,植物对土壤中磷的吸收主要依靠根际吸收。因此非常容易造成根际土壤磷的耗竭。根系是作物吸收养分的主要器官,其形态及构型在很大程度上决定着根搜索并获得营养的能力。研究表明,在低磷条件下,根系形态构型特征的适应性变化可能是植物有效吸收和利用土壤磷的特异性机理<sup>[36,37]</sup>。作物磷效率主要是通过根系吸收磷的能力和作物体内对磷同化代谢的能力来实现的<sup>[11]</sup>。很多研究表明,在磷胁迫的压力下,植物常常通过根系适应性反应来提高植物对土壤磷(主要是土壤难溶性磷)的吸收能力<sup>[38]</sup>,比如根半径减小,根冠比增加<sup>[39]</sup>,根长与根表面积的增大<sup>[40]</sup>,根毛的数量、长度与密度的增加<sup>[41]</sup>,侧根大量发生<sup>[42]</sup>,簇生根的形成<sup>[43]</sup>。另一方面,植物还可以通过一系列的生理学变化来活化根际的难溶性磷,促进根对磷的吸收<sup>[44]</sup>。因此,研究根系发生发育对磷营养状况的反应对提高作物磷效率及作物产量具有十分重要的意义<sup>[45]</sup>。

明凤等<sup>[44]</sup>在低磷( $1\text{ mg/L}$ )和( $10\text{ mg/L}$ )下,分别以混合培养方式研究了粳稻京系17和籼稻窄叶青8号对磷营养的反映。认为京系17较窄叶青8

号吸收更多磷素,主要是因为京系17具有较高的吸磷速度,单位根长吸磷量大,即根系高亲和力磷酸盐转运蛋白表达强,最大限度地吸收可能利用的磷素,从而改善植株营养状况,同时又有较多的磷被分配到根系,使根长、根表面积和根干重相应提高,进一步提高了其在低磷胁迫条件下的竞争磷营养的优势。李锋等<sup>[46,47]</sup>以耐低磷品种大粒稻、莲塘早3号和低磷敏感品种沪占7号、新三百粒为材料,采用砂培,测定常磷( $10\text{ mg/L}$ )和低磷( $0.5\text{ mg/L}$ )两个磷水平下,根系形态、同化物分配、矿质元素吸收、离子吸收耗能的品种差异。实验结果表明,低磷胁迫下,耐低磷品种的总根数、总根长、总根表面积、侧根长、侧根数及侧根密度均明显增加。并采用砂培方法,探讨了耐低磷水稻品种(大粒稻、莲塘早3号)和低磷敏感水稻品种(沪占7号、新三百粒)幼苗在低磷条件下根系的膜脂过氧化和保护酶系统活性,以及酸性磷酸酶活性的变化。低磷胁迫加剧水稻根系膜脂过氧化,提高保护酶系统活性,耐低磷品种保护酶系统活性的增加幅度更大,丙二醛含量增加幅度小;低磷胁迫使根系中酸性磷酸酶活性升高,而低磷敏感品种上升幅度更大。

郭玉春等<sup>[48]</sup>对低磷胁迫下不同磷效率水稻苗期根系的生理适应性研究,结果表明在低磷胁迫下,磷效率的高低是由水稻对磷的吸收率、转运率以及利用效率综合作用的结果,存在基因型差异。李海波等<sup>[45]</sup>用蛭石与石英砂作为混合培养介质研究了低磷胁迫对水稻苗期侧根发生发育的影响及其与磷吸收的相关关系,结果表明:低磷对水稻的侧根发生发育具有明显的诱导作用及基因型差异。相关性分析表明:单位侧根长度的增加与单位根表面积的增大极显著相关,而单位侧根数量的增多与单位根表面积的增大无显著的相关性。表明单位根表面积的增大主要来自于单位侧根的伸长,在低磷条件下,侧根的发生发育对水稻的磷吸收具有重要的作用。

#### 参考文献:

- [1] 范晓晖,刘芷宇.根际pH环境与磷素利用研究进展[J].土壤通报,1992,23(5):238-240
- [2] 田中民.根系分泌物在植物磷营养的作用[J].咸阳师范学院学报,2001,16(6):60-63
- [3] 李继云,刘秀娣,周伟,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
- [4] 樊明寿,张福锁.植物磷吸收效率的生理基础[J].生命科学,2001,13(3):129-131
- [5] 李玉京,李滨,李继云,等.植物有效利用土壤磷特性的遗传学研究进展[J].遗传HEREDITAS(Beijing),1998,20(3):38-

- [6] 杨文治, 余存祖. 黄土高原区域治理与评价[J]. 北京: 科学出版社, 1992 115
- [7] 宋克敏. 植物的磷营养: 磷酸盐运转系统及其调节[J]. 植物学通报, 1999, 16(3): 251-256
- [8] Harrison A F. Soil Organic Phosphorus—A Review of World Literature[M]. The United Kingdom: Inprint of Luton Ltd, 1987 257
- [9] 史瑞和, 赵方杰, 沈其荣. 植物营养原理[M]. 南京: 江苏科技出版社, 1989 269-301
- [10] 刘芷宇. 植物的磷营养和土壤磷的生物有效性[J]. 土壤, 1992, 24(2): 97-101
- [11] 王毅. 植物耐低磷胁迫遗传学研究策略[J]. 热带农业科学, 2004, 24(2): 34-40
- [12] 樊明宪, 黄秋林. 水稻品种耐低磷能力的营养生理学特性鉴定初报[J]. 湖南农业科学, 1987, (6): 23-26
- [13] 刘运武. 磷对杂交水稻生长发育及其生理效应影响的研究[J]. 土壤学报, 1996, 33(3): 308-316
- [14] 刘德林. 两系杂交稻对磷营养吸收特性研究[J]. 激光生物学报, 1999, (8)3: 201-204
- [15] 明凤, 郑先武, 米国华, 等. 水稻耐低磷有关性状的分子标记[J]. 科学通报, 1999, (44)23: 2514-2518
- [16] 明凤, 米国华, 张福锁, 等. 水稻对低磷反应的基因性差异及其生理适应机制的初步研究[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 138-141
- [17] 郭再华, 贺立源, 徐才国. 水稻耐低磷特性研究[J]. 应用与环境生物学报, 2004, 10(6): 681-685
- [18] 潘晓华, 刘水英, 李锋, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种幼苗生长和磷效率的影响[J]. 江西农业大学学报(自然科学版), 2002, 24(3): 297-300
- [19] 潘晓华, 刘水英, 李锋, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种幼苗光合作用的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 770-774
- [20] 曹黎明, 潘晓华. 水稻耐低磷机理的初步研究[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 260-264
- [21] 李永夫, 罗安程, 王为木, 等. 不同供磷水平下水稻磷素吸收利用和产量的基因型差异[J]. 土壤通报, 2005, 36(3): 365-370
- [22] 林文雄, 石秋梅, 郭玉春, 等. 水稻磷效率差异的生理生化特征[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(6): 578-583
- [23] Smith S N. Response of inbred lines and crosses in maize to variations of nitrogen and phosphorus supplied as nutrients[J]. J Am Soc Agron, 1934, 15: 171-173
- [24] 台德卫, 张效忠, 王元垒. 全球水稻分子育种计划核心种质苗期耐低磷资源的评价与筛选[J]. 安徽农业科学, 2003, 31(6): 914-916
- [25] 石秋梅, 林文雄, 陈芳育, 等. 水稻苗期耐低磷基因型差异研究[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(1): 36-39
- [26] 刘亨官, 刘振兴, 刘放新, 等. 耐低磷水稻品种(系)筛选及其特性研究[J]. 福建农业科技, 1987, (6): 9-11
- [27] 曹黎明, 潘晓华. 水稻耐低磷基因型种质的筛选与鉴定[J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(2): 19-25
- [28] 刘贵富, 韩立德, 吴跃进, 等. 耐低磷、低钾水稻品种的筛选[J]. 安徽农业科学, 1996, 24(3): 199-202
- [29] 郭玉春, 林文雄, 石秋梅, 等. 水稻苗期磷高效基因型筛选研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(12): 1587-1591
- [30] 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
- [31] 李永夫, 罗安程, 王为木, 等. 耐低磷水稻基因型筛选指标的研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 119-124
- [32] 曹黎明, 潘晓华. 水稻不同耐低磷基因型的评价指标分析[J]. 上海农业学报, 2000, (4): 31-34
- [33] 郭再华, 贺立源, 徐才国, 等. 水稻耐低磷种质资源的筛选、鉴定指标[J]. 作物学报, 2005, 31(1): 65-69
- [34] 李西开. 土壤农业化学常规分析方法[M]. 北京: 科学出版社, 1983 276-278
- [35] 汤章城. 现代植物生理学实验手册[M]. 北京: 科学出版社, 1999 127
- [36] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol, 1995, 109: 7-13
- [37] Bonser A, Lynch J P, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*[J]. New Phytol, 1996, 132: 281-288
- [38] 张福锁, 曹一平. 根际动态过程与植物营养[J]. 土壤学报, 1992, 29(3): 239-250
- [39] Föehes D, Classen N, Jungk A. Phosphorus efficiency of plants I: external and internal P requirement and uptakes efficiency of different plant species[J]. Plant & Soil, 1998, 110: 101-109
- [40] 刘慧, 刘景福, 刘武定. 不同磷营养油菜品种根系形态及生理特性差异研究[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(1): 40-45
- [41] Gahoonia TS, Nielsen NE. Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake[J]. Euphytica, 1997, 98: 177-181
- [42] Bhat KKS. Diffusion of phosphate to plant hairs in Soil II: uptake alone the roots at different times and the effect of different levels of phosphorus[J]. Plant & Soil, 1974, 41: 365-383.
- [43] Johnson JF, Allan DL, Vance CP. Phosphorus stress induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus*[J]. Plant Physiol, 1994, 104: 657-665
- [44] 明凤, 姜玉霞, 梁斌, 等. 低磷胁迫下不同水稻品种根系吸收能力的差异的生理与遗传本质[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(5): 473-477
- [45] 李海波, 夏铭, 吴平. 低磷胁迫对水稻苗期侧根生长及养分吸收的影响[J]. 植物学报, 2001, 43(11): 1154-1160
- [46] 李锋, 潘晓华, 刘水英, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种根系形态和养分吸收的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(5): 438-442
- [47] 李锋, 李木英, 潘晓华, 等. 不同水稻品种幼苗适应低磷胁迫的根系生理生化特性[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(1): 48-52
- [48] 郭玉春, 林文雄, 石秋梅, 等. 低磷胁迫下不同磷效率水稻苗期根系的生理适应性研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(1): 61-65