

网络出版时间:2014-9-6

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/doi/10.7606/j.issn.1009-1041.2014.09.05.html>

小麦近缘染色体异附加系的磷效率及其机理研究

柳鹏¹, 邓西平^{1,2}, 殷俐娜², 王文华³, 辻本壽⁴, 王仕稳²

(1. 西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学/中科院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; 3. 西北农林科技大学资源与环境学院, 陕西杨凌 712100; 4. 鸟取大学干燥地研究中心, 日本鸟取 6808533)

摘要: 磷素缺乏是限制小麦高产的重要原因, 而小麦近缘野生种往往表现出更好的耐低磷胁迫特性。本研究以通过盆栽实验初步筛选出来的 9 个磷高效的外缘染色体异附加系小麦为供试材料, 以它们的亲本中国春(CS)为对照, 在水培条件下对异附加系小麦在苗期的磷效率(包括磷吸收和磷利用效率)以及与磷效率有关的生理机制进行了研究。结果表明:(1)有 6 个外缘染色体异附加系材料(0226、0232、0244、0278、0282、0291)在水培条件下表现出了高磷效率;(2)在这 6 份磷高效的外缘染色体异附加系材料中有两份材料(0226 和 0232)在低磷条件下酸性磷酸酶的活性以及草酸和琥珀酸的分泌量都显著高于其亲本 CS, 而且在低磷条件下这两份材料的 C_{\min} 显著低于 CS, 说明这两份材料中添加的外缘染色体中包含与磷高效有关的基因, 因此这两份外缘染色体异附加系可作为小麦育种材料, 进而选育出高产的磷高效小麦品种。

关键词: 小麦; 外缘染色体异附加系; 磷效率; 酸性磷酸酶; 有机酸

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2014)09-1191-08

Study on Phosphorus Efficiency and Relative Physiological Mechanism of Wheat Alien Chromosome Addition Lines

LIU Peng¹, DENG Xiping^{1,2}, YIN Lina², WANG Wenhua³, Hisashi Tsujimoto⁴, WANG Shiwen²

(1. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4. Arid Land Research Center, Tottori University, Tottori 6808533, Japan)

Abstract: Phosphorus (P) deficiency is a major yield-limiting constraint in wheat production, and the ability of wheat to adapt to low P soil is inferior to some wild grass species. Nine wheat alien chromosome addition lines were grown in normal phosphorus (High P) and phosphorus deficiency (Low P) solution to investigate the phosphorus efficiency and the underlying mechanism. The results confirmed that 6 addition lines (0226, 0232, 0244, 0278, 0282 and 0291) had higher P efficiency than CS; the activity of acid phosphatase, the exudation of oxalic acid and succinic acid of the two wheat addition lines (0226 and 0232) were higher than CS under P-deficiency, and their C_{\min} were lower than CS under P-deficiency. It indicated that the two wheat addition lines had high P efficiency genes and could be used for breeding high P efficiency wheat cultivars through hybridization.

Key words: Wheat; Alien chromosome addition lines; Phosphorus efficiency; Acid phosphatase; Organic acids

收稿日期: 2014-03-03

修回日期: 2014-04-29

基金项目: 中国科学院西部之光项目(K318021221); 教育部高校基本科研业务费资助项目(QN2012048); 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118604)

第一作者 E-mail: lplzxm518120@163.com

通讯作者: 王仕稳(E-mail: shiwenwang@nwsuaf.edu.cn)

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界第二大粮食作物。磷是小麦生长发育所必需的大量元素之一, 土壤缺磷不但影响小麦的生长发育而且会严重影响其产量^[1]。虽然可以通过增施磷肥来提高产量, 但这样不仅会加快磷矿资源的枯竭, 同时也会引起土壤和水质污染等问题^[2]。因此, 培育高磷效率的小麦品种就成为解决上述问题的有效途径之一。此前有许多关于从普通小麦品种中筛选磷高效品种的研究^[3-5], 但是并没有获得显著的效果。而小麦的一些近缘野生种能够适应包括低磷土壤在内的贫瘠的土壤环境^[6-7]。因此, 利用小麦与其野生近缘种杂交以获得磷高效利用的品种就成了一个可能的途径。而对这些野生种中负责磷效率的基因进行定位是将这些有利基因转入作物中的关键步骤。外缘染色体异附加系小麦常作为研究某个特定染色体的遗传材料, 同时也可以作为小麦遗传育种的遗传资源, Liu 等^[8]用一系列的异附加系小麦为材料, 确定了磷高效基因位于 1R 和 6R 染色体上。因此, 运用外缘染色体异附加系小麦鉴定特定染色体中是否含有磷高效基因是一个可行的方法。然而目前对异附加系小麦的研究内容仅限于生物性状和抗病性^[6,9-10], 而对异附加系小麦在磷高效机理方面的研究还鲜见报道。

本研究以通过盆栽试验初步筛选获得的 9 个磷高效的外缘染色体异附加系小麦为材料, 在水培条件下研究了两种供磷水平下 9 个材料在磷效率的生理机制方面的差异, 以期为进一步挖掘磷高效种质资源、培育磷高效小麦品种提供理论与实验依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以 9 份外缘染色体异附加系小麦为材料, 具体见表 1。以这些异附加系小麦的亲本中国春 (*Triticum aestivum* L.) 作为对照。

1.2 试验设计

选择饱满一致的种子, 用 1% 的次氯酸钠溶液消毒 15 min, 自来水冲洗干净, 21 °C 下暗培养至露白, 出芽后以水培方式育苗, 挑选长势均匀的苗去掉种子移栽到 8 L 的塑料方盆中, 先用 1/4 Hoagland 营养液缓苗 10 d, 再分别进行正常供磷 (1 mmol · L⁻¹ NH₄H₂PO₄) 和低磷处理

(2 μmol · L⁻¹ NH₄H₂PO₄)。其余营养成分配方为: 6 mmol · L⁻¹ KNO₃, 2 mmol · L⁻¹ MgSO₄, 4 mmol · L⁻¹ Ca(NO₃)₂, 9.1 μmol · L⁻¹ MnCl₂, 46.3 μmol · L⁻¹ H₃BO₃, 0.765 μmol · L⁻¹ ZnSO₄, 0.316 μmol · L⁻¹ CuSO₄, 0.2 μmol · L⁻¹ (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 53.7 μmol · L⁻¹ EDTA-Fe。每个处理重复 3 次, 每盆 (12 株苗) 为 1 个重复。每 3 d 换 1 次营养液, 每次调 pH 至 6.5, 连续处理 10 d。

本实验连续进行了 3 次水培试验, 前两次为重复试验, 调查了各异附加系小麦的生物学性状 (地上部、地下部生物量), 目的在于获得可靠的筛选结果。第 3 次试验对各异附加系小麦进行耐性机制的研究 (测定叶绿素含量、光合速率、酸性磷酸酶活性、根系分泌有机酸量以及根系磷吸收动力学参数等指标)。3 次水培试验设计及育苗方式完全一致。试验于 2013 年 3—6 月在西北农林科技大学水保所干旱大厅人工气候室内进行。温室中白天温度为 21 °C, 时长 12 h, 夜间温度为 15 °C, 时长 12 h。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 磷效率的测定

小麦培养至 20 d 时, 收获, 分为地上部和地下部, 105 °C 下杀青 30 min, 75 °C 烘箱中烘烤 2 d (至恒重), 测定干重。磷效率 (%) = 低磷处理地上部干重 / 正常供磷处理地上部干重 × 100%^[11]。磷吸收效率 (mg · g⁻¹) = 整个植株的吸磷量 / 根干重; 磷利用效率 (g · mg⁻¹) = 地上部干重 / 地上部磷吸收量^[12]。

1.3.2 植株磷含量的测定

将植株干样磨成粉末, 用浓硫酸和浓硝酸消煮后用钼钒黄比色法测定植株全磷含量, 每个处理 3 次重复^[13]。

1.3.3 叶绿素含量的测定

用 0.5 mL 的纯丙酮和 10 mL 的 80% 丙酮在暗处浸提叶片 24 h, 次日待叶组织全部变白时, 用 80% 丙酮定容至 25 mL, 之后用分光光度计在波长 652 nm 下测定吸光度后计算求得叶绿素含量^[13]。

1.3.4 光合速率的测定

采用美国 LI-6400 便携式光合作用测定仪测定, 仪器装有 LED 红蓝光源, 光量子通量密度 (PFD) 为 500 μmol · m⁻² · s⁻¹。

1.3.5 酸性磷酸酶活性的测定

参照孙海国等^[14]的方法测定酸性磷酸酶活性。

1.3.6 根系分泌有机酸的收集和测定

小麦根系分泌有机酸的收集采用溶液培养收集法^[15]。收集到的有机酸用液相色谱仪测定,其测试条件如下:岛津高效液相色谱仪,SHIMADZU shim-pack VP-OPS-C18 检测柱,流动相 A 为 0.01 mol · L⁻¹ KH₂PO₄ 溶液 (pH 2.50 用 H₃PO₄ 调),流动相 B 为乙腈。色谱柱温度 30 °C,流速 0.6 mL · min⁻¹,进样量 10 μL^[16]。

1.3.7 根系磷吸收动力学参数的测定

小麦根系磷吸收动力学参数参照 Claassen 等^[17]的离子耗竭法测定,根据蒋廷惠等^[18]的方法求得。

1.4 数据处理

采用 Excel 和 SPSS13.0 数据分析软件对数据进行计算和分析,用 LSD (Least-Significant Difference)法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 外缘染色体异附加系小麦在缺磷培养时的生长状况

外缘染色体小麦在缺磷培养时的生长状况各不相同(表 1),这表明加入的外缘染色体在低磷条件下对幼苗的生长产生了不同的影响。从表 1 可以看出,在低磷条件下,各异附加系小麦幼苗的地上部干重为 0.362~0.620 g,地下部干重为 0.180~0.351 g,其中 0244 的地上部干重和地下

部干重均显著大于其他供试小麦。

作物幼苗在苗期需要良好的营养生长条件,就要促进根系的生长,从而增大根冠比。本研究中,在低磷条件下,0244、0226、0278、0281 的根冠比显著大于对照 CS(表 1),说明添加到小麦中的这些外缘染色体在苗期对小麦的生长起到了积极的作用。

2.2 水培条件下外缘染色体异附加系小麦的磷效率、磷吸收效率、磷利用效率

外缘染色体异附加系小麦的磷效率为 71.0%~109.5%,0226、0232、0244、0278、0282、0291 的磷效率显著高于 CS,0057 和 0274 的磷效率与 CS 的差异不显著,而 0281 的磷效率显著低于 CS(表 2)。

磷吸收效率用整个植株的吸磷量/根干重的方法计算,可以反映植株根获取磷以及将磷转运到地上部的能力。从表 2 中可以看出,在正常供磷条件下,0232、0274、0281、0282 的磷吸收效率显著大于 CS,而其余品种的磷吸收效率与 CS 相比没有显著差异;而在低磷条件下,0057、0226、0232、0278、0281、0282 的磷吸收效率显著大于 CS,0244、0274、0291 的磷吸收效率与 CS 之间没有显著差异。这些结果说明添加到小麦中的外缘染色体有些在高磷条件下可以提高小麦的磷吸收效率,有些在低磷条件下可以提高小麦的磷吸收效率,部分染色体不论是在正常供磷还是在低磷条件下都能够对小麦的磷吸收效率起到正向的调控作用。

表 1 外缘染色体异附加系小麦和中国春在低磷(磷缺乏)条件下的地上部干重、地下部干重、根冠比

Table 1 Shoot dry weight, root dry weight and root-shoot ratio of alien chromosome addition lines and CS under P deficiency

外缘染色体异附加系小麦编号 TACBOW No.	外缘染色体 Alien chromosome	地上部干重 Shoot dry weight/g	地下部干重 Root dry weight/g	根冠比 Root-Shoot ratio/%
中国春 Chinese Spring		0.575 b	0.300 b	50.9 d
0244	<i>Ae. longissima</i> 4S ¹	0.620 a	0.351 a	57.0 a
0057	<i>Ha. villosa</i> 1V	0.530 c	0.275 bc	51.8 cd
0226	<i>El. trachycaulus</i> T1H ¹ S2H ¹ S	0.531 c	0.296 b	53.2 bc
0232	<i>Ae. peregrina</i> T3U ^v #1-?	0.388 de	0.191 ef	52.0 cd
0274	<i>Ae. peregrina</i> 7S ^v	0.362 e	0.180 f	52.2 cd
0278	<i>Ae. peregrina</i> 3U ^v	0.532 c	0.259 c	54.4 b
0281	<i>Ae. peregrina</i> 6U ^v	0.417 d	0.221 de	54.5 b
0282	<i>Ae. peregrina</i> 7U ^v	0.541 c	0.254 cd	46.4 e

中国春为对照;0266 为单体异附加系,其余材料均为二体异附加系;同列数据后无相同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同

Chinese Spring is CK; 0266 is monosomic addition, other materials are disomic addition; Different small letters in the same column means significant difference at 0.05 level among treatments. The same are as in following tables and figures

表 2 外缘染色体异附加系小麦和中国春在正常磷供应(高磷)和低磷(磷缺乏)条件下的磷效率、磷吸收效率、磷利用效率

Table 2 P efficiency, P uptake efficiency and P utilization efficiency of alien chromosome addition lines and CS under P sufficiency and P deficiency

外缘染色体异附加系小麦编号 TACBOW No.	磷效率 P efficiency/%	磷吸收效率 P uptake efficiency/(mg · g ⁻¹)		磷利用效率 P utilization efficiency/(g · mg ⁻¹)	
		高磷 High P	低磷 Low P	高磷 High P	低磷 Low P
		中国春 Chinese Spring	0.819	22.46	6.253
0244	0.876 ⁺	22.67	5.891	0.173	0.469
0057	0.839	23.68	7.319 ⁺	0.142 [*]	0.387
0226	0.935 ⁺	23.70	7.100 ⁺	0.155	0.420
0232	0.965 ⁺	26.21 ⁺	9.094 ⁺	0.138 [*]	0.328 [*]
0274	0.782	27.69 ⁺	6.765	0.122 [*]	0.417
0278	1.095 ⁺	22.05	7.058	0.164	0.408
0281	0.710 [*]	23.80 ⁺	7.418 ⁺	0.137 [*]	0.363 [*]
0282	0.867 ⁺	24.98 ⁺	8.727 ⁺	0.147 [*]	0.333 [*]
0291	0.887 ⁺	21.98	5.699	0.189	0.489

磷利用效率代表植物利用单位质量的磷所能生产的生物量,用“地上部干重/地上部磷吸收量”的方法计算,故单位为 g · mg⁻¹; * 和 + 分别表示在 0.05 水平上比中国春显著低和高

P utilization efficiency is defined as the biomass production per unit P uptake, measured as shoot dry weight/shoot P uptake, the unit of P utilization efficiency is g · mg⁻¹; * and + indicate values significantly lower and higher than Chinese Spring, respectively, at the P=0.05 level

磷利用效率用地上部干重/地上部磷吸收量的方法计算,代表植物利用单位质量的磷所能生产的生物量。从表 2 可以看出,不论是在正常供磷还是在低磷条件下都没有异附加系小麦的磷利用效率能显著高于 CS。在正常供磷条件下,0057、0232、0274、0281、0282 的磷利用效率显著低于 CS,其余材料的磷利用效率与 CS 没有显著差异;在低磷条件下,0232、0281、0282 的磷利用效率显著低于 CS,其余材料与 CS 的差异不明显。这些结果可能是因为添加到小麦中的外缘染色体对小麦的磷利用效率没有起到正向的调控作用。

2.3 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦的叶绿素含量

由图 1 可见,高磷条件下,0232 和 0281 的叶绿素含量显著低于 CS,其余异附加系小麦与 CS 差异不显著;低磷条件下,0278 和 0291 的叶绿素含量显著低于 CS,其余异附加系小麦与 CS 差异不显著。与高磷条件相比,0232 和 0281 在低磷条件下叶绿素含量显著升高,而其余品种在不同的供磷水平下叶绿素含量变化不明显。上述结果说明,低磷条件下,0232 和 0281 可以很好地保持叶绿素稳定。

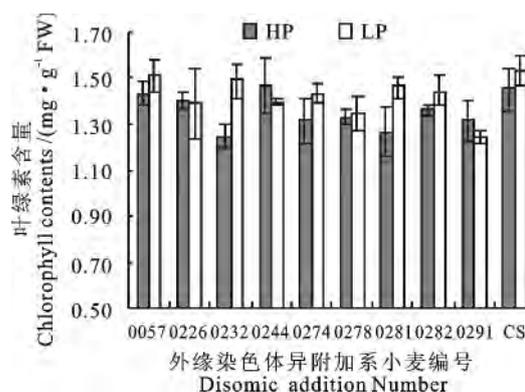


图 1 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦和中国春的叶绿素含量

Fig. 1 Chlorophyll contents of alien chromosome addition lines and CS under different phosphorus levels

2.4 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦的光合速率

从图 2 可以看出,高磷条件下,0244、0274、0278 的光合速率显著大于 CS,0057、0226、0232、0281、0291 的光合速率与 CS 的差异不明显,而 0282 的光合速率显著小于 CS。低磷条件下,0057、0232、0244、0282 的光合速率显著大于 CS,而其余异附加系小麦的光合速率与 CS 无显著性

差异。在低磷条件下,0282 的光合速率比高磷条件下显著增高;0057、0232、0281、0291 在低磷条件下光合速率与高磷条件时相比差异不显著;CS 在低磷条件下与高磷条件时相比,光合速率显著降低。说明低磷条件对 0057、0232、0281、0291 的光合速率没有明显的影响,而对 0282 来说,低磷条件可以刺激其光合速率的增长,从而提高自身的光合碳同化能力。

2.5 外缘染色体异附加系小麦根系酸性磷酸酶的分泌

从水培试验中不同磷处理外缘染色体异附加系小麦根系分泌酸性磷酸酶活性的结果(图 3)来看,高磷条件下,0278 和 0281 的根系酸性磷酸酶活性显著高于 CS;低磷条件下,0057、0226、0232、0274、0282 的根系酸性磷酸酶活性显著高于 CS,

说明 0057、0226、0232、0274、0282 在缺磷土壤中具有较强的利用有机磷的能力,以适应有效磷缺乏的环境。除 0278 和 0281 以外,低磷胁迫显著提高了根系表面酸性磷酸酶的活性,其中 0057 和 0274 在低磷条件时的酸性磷酸酶活性分别为高磷时的 3.07 倍和 4.87 倍。

2.6 低磷条件下外缘染色体异附加系小麦根系有机酸的分泌

低磷条件下植物通过分泌低分子量的有机酸如草酸、苹果酸、柠檬酸、琥珀酸和甲酸等以促进根系对土壤难溶性磷的活化与吸收。本研究中,低磷胁迫诱导外缘染色体异附加系小麦主要分泌草酸、苹果酸、柠檬酸和琥珀酸(表 3)。10 份材料中都检测到了草酸,5 份材料中检测到了苹果酸,4 份材料中检测到了柠檬酸,6 份材料中检测到了琥珀酸。

低磷条件下,7 个异附加系小麦(0226、0232、0244、0274、0278、0281 和 0291)根系草酸的分泌量显著高于 CS,而 0282 的草酸分泌量显著低于 CS,0057 与 CS 之间无显著差异。0244、0057、0281 的苹果酸分泌量显著大于 CS,而 0232 的苹果酸分泌量略小于 CS 但差异不明显。只在 CS、0244、0226 和 0232 这 4 份材料中检测到了柠檬酸,而且他们之间的差异不明显。CS 的根系分泌物中没有检测到琥珀酸,但在 0244、0057、0226、0232、0278 和 0281 这 6 份异附加系小麦的根系分泌物中检测到了琥珀酸,说明与琥珀酸分泌有关的基因可能存在于添加到这六份材料的染色体中。

2.7 外缘染色体异附加系小麦的磷吸收动力学特征

衡量植物对磷素吸收能力和亲和能力的一个重要指标是该植物根系磷素的吸收动力学参数^[19]。它包括 V_{max} 、 C_{min} 和 K_m 。 V_{max} 表示植物对离子的最大吸收速率; C_{min} 表示离子吸收速率等于零时介质中该离子的最低浓度,反映了植物根系对低养分的忍受能力; K_m 为吸收速率为 $1/2 V_{max}$ 时介质中的离子浓度,反映载体对离子的亲和力^[20]。因此 K_m 与 C_{min} 的值越低同时 V_{max} 的值越高则说明作物的磷吸收效率越高。从表 4 中可以看出,高磷条件下,0057、0226、0244、0274、0278、0281 的 V_{max} 显著小与 CS,而 0232、0282、0291 的 V_{max} 与 CS 无明显差异;0226 的 K_m 显著大于 CS,其他材料的 K_m 与 CS 相比无显著差异;

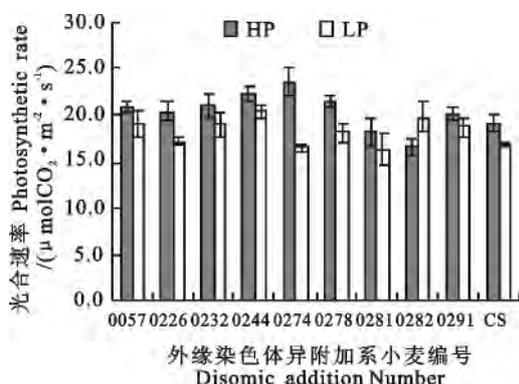


图 2 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦和中国春的光合速率

Fig. 2 The photosynthetic rate of alien chromosome addition lines and CS under different phosphorus levels

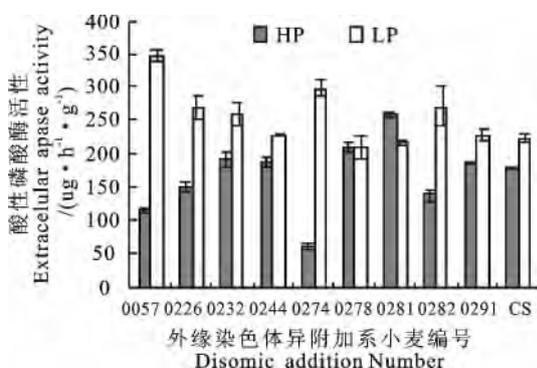


图 3 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦和中国春的根系酸性磷酸酶活性

Fig. 3 The extracellular acid phosphatase activity of alien chromosome addition lines and CS under different phosphorus levels

0057、0274、0281 的 C_{min} 显著大于 CS, 其他材料的 C_{min} 与 CS 无显著差异。

低磷条件下, 0232、0274、0291 的 V_{max} 显著大于 CS 其他材料的 V_{max} 与 CS 无显著差异; 0274、0278、0281、0282、0291 的 K_m 显著大于 CS, 其他品种的 K_m 与 CS 无显著差异; 0226、0232、0244、0291 的 C_{min} 显著小于 CS, 0274、0278、0281、0282

的 C_{min} 显著大于 CS, 其他材料的 C_{min} 与 CS 无显著差异(表 4)。这说明, 在较低的磷浓度条件下, 0232、0274、0291 仍能以较高的速率从介质中获取养分, 而 0226、0232、0244、0291 对介质中磷素的最低忍受浓度显著小于其他材料, 说明它们对低磷胁迫的忍耐力较强。

表 3 外缘染色体异附加系小麦和中国春在低磷(磷缺乏)条件下根系的有机酸分泌

Table 3 Exudation of organic acids in root of alien chromosome addition lines and CS under P deficiency $mg \cdot plant^{-1} \cdot h^{-1}$

外缘染色体异附加系小麦编号 Disomic addition No.	草酸 Oxalic acid	苹果酸 Malic acid	柠檬酸 Citric acid	琥珀酸 Succinic	总有机酸 Total organic acids
中国春 Chinese Spring	0.437	0.928	0.016	\	1.381
0244	0.492 ⁺	1.533 ⁺	0.015	0.114	2.154 ⁺
0057	0.448	1.376 ⁺	\	0.080	1.904 ⁺
0226	0.609 ⁺	\	0.019	0.063	0.691 [*]
0232	0.499 ⁺	0.086 [*]	0.015	0.072	0.672 [*]
0274	0.809 ⁺	\	\	\	0.809 [*]
0278	0.542 ⁺	\	\	0.094	0.636 [*]
0281	0.604 ⁺	1.146 ⁺	\	0.019	1.769 ⁺
0282	0.377 [*]	\	\	\	0.377 [*]
0291	0.523 ⁺	\	\	\	0.523 [*]

* 和 + 分别表示在 0.05 水平上显著低于和高于中国春; \ 表示在对应品种中没有检测到对应的有机酸

* and + indicate values significantly lower and higher than Chinese Spring, respectively, at the $p=0.05$ level; \ indicate the organic acid had not been determined

表 4 不同供磷水平下外缘染色体异附加系小麦和中国春的磷吸收动力学参数

Table 4 P uptake kinetic parameters of alien chromosome addition lines and CS under different phosphorus levels

外缘染色体异附加系小麦编号 Disomic addition No.	$V_{max}/(\mu g P \cdot g^{-1} RFW \cdot min^{-1})$		$K_m/(\mu g P \cdot mL^{-1})$		$C_{min}/(\mu g P \cdot mL^{-1})$	
	高磷 High P	低磷 Low P	高磷 High P	低磷 Low P	高磷 High P	低磷 Low P
中国春 Chinese Spring	0.19	0.22	6.5	5.9	0.65	0.63
0244	0.12 [*]	0.28	8.1	5.7	0.78	0.07 [*]
0057	0.07 [*]	0.24	6.1	6.1	1.75 ⁺	0.64
0226	0.08 [*]	0.25	15.2 ⁺	5.8	0.91	0.07 [*]
0232	0.16	0.64 ⁺	7.1	6.3	0.85	0.08 [*]
0274	0.10 [*]	0.46 ⁺	7.0	7.0 ⁺	1.31 ⁺	0.77 ⁺
0278	0.09 [*]	0.27	8.6	6.5 ⁺	1.14	0.73 ⁺
0281	0.08 [*]	0.32	7.0	6.7 ⁺	1.45 ⁺	0.76 ⁺
0282	0.22	0.35	6.4	6.6 ⁺	0.49	0.78 ⁺
0291	0.18	0.44 ⁺	8.5	6.5 ⁺	0.29	0.05 [*]

* 和 + 分别表示在 0.05 水平上比中国春显著低和高

* and + indicate values significantly lower and higher than Chinese Spring, respectively, at the $P=0.05$ level

3 讨论

本课题组王仕稳等^[21]在两个供磷水平下进行盆栽实验来评价109个外缘染色体异附加系小麦的地上部干重、地上部总吸磷量和磷利用效率的变异情况,并按低磷条件下地上部干重初步筛选出了9个磷高效的异附加系小麦。本研究以这9个异附加系为供试材料,在水培条件对它们的磷效率、磷吸收效率、磷利用效率以及与磷效率有关的生理特性(叶绿素含量、光合速率、根系分泌酸性磷酸酶活性、根系分泌草酸量及磷吸收的动力学特征)进行了进一步的研究,结果显示,在水培条件下的结果和土培结果基本一致,相对于中国春(CS),大部分异附加系表现磷高效。在水培条件下,有些异附加系小麦(0057、0274、0281)并没有表现出比母本中国春更高的磷效率,可能是因为水培与盆栽的生境有所不同,在盆栽条件下幼苗的生长状况不及水培时的幼苗,并且盆栽实验由于种子数量有限做了一次,重复较少,而且盆栽实验是以低磷条件下幼苗的地上部干重作为衡量磷效率的指标,初步筛选出这9个异附加系小麦,而本实验则用应用更为广泛的地上部相对生长量作为衡量磷效率的标准,最终发现有6个异附加系小麦材料(0226、0232、0244、0278、0282、0291)表现为磷高效。目前,关于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及评价指标方面^[22-24],对异附加系小麦不同磷效率品种的磷营养特性还没有系统的研究。本研究通过对9个异附加系材料进行低磷处理,发现添加到小麦中的外缘染色体对小麦的磷效率(包括磷吸收效率、磷利用效率)、叶绿素含量、光合速率、根系分泌酸性磷酸酶和草酸的分泌以及磷吸收动力学特征都有一定的影响。这说明,添加到小麦中的外缘染色体有些可以提高小麦的磷效率,有些对小麦的磷效率起到了抑制作用,还有些染色体对小麦的磷效率没有起到明显的作用。所以,可以通过远缘杂交技术,将小麦近缘材料中优异的磷高效基因导入小麦,从而培育出磷高效且优质高产的品种。

酸性磷酸酶活性的增加能够促进有机磷的水解,释放出无机磷,提高土壤磷素的有效性^[25],从而提高作物自身的磷效率。本研究中,低磷条件下,CS、0057、0226、0232、0244、0274、0282、0291的根系表面酸性磷酸酶活性与高磷时相比显著增

高。其中0057和0274在低磷条件下的酸性磷酸酶活性分别为高磷时的3.07倍和4.87倍。这说明加入0057和0274中的*Ha. villosa* 1V和*Ae. peregrina* 7S^v染色体中可能含有与根系分泌酸性磷酸酶分泌有关的基因。

作物根系分泌的有机酸可以对土壤磷的释放有明显的促进作用^[26],对作物提高自身磷效率起到重要的作用。本研究结果显示,低磷条件下外缘染色体异附加系小麦0244、0057、0281的根系总有机酸分泌量显著大于其亲本CS。这3份异附加系小麦在低磷条件下,草酸或苹果酸的分泌量显著大于其亲本CS。这说明加入0244、0057和0281中的*Ae. longissima* 4S^l、*Ha. villosa* 1V和*Ae. peregrina* 6U^v染色体中可能含有与根系分泌草酸和苹果酸有关的基因。

此外,通过对外缘染色体异附加系小麦的磷吸收动力学特征的研究发现,0244、0226、0232和0291这4份异附加系材料在低磷条件下的C_{min}显著低于其亲本CS,说明这4份材料对低磷胁迫的忍耐力较强。为了更好地应用这些优良特性,对外缘染色体异附加系小麦有关染色体的遗传分析将是下一步工作的主要内容。

参考文献:

- [1] Zeng G W(曾广伟), Lin Q(林琪), Jiang W(姜雯), et al. Effects of different soil water conditions and phosphorus application on dry matter accumulation and water consumption of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2009, 29(5): 849-854 (in Chinese with English abstract).
- [2] Lu R K(鲁如坤). The phosphorus level of soil and environmental protection of water body [J]. *Phosphate & Compound Fertilizer* (磷肥与复肥), 2003, 18(1): 4-6 (in Chinese with English abstract).
- [3] Gahoonia T S. and Nielsen N E. Variation in acquisition of soil phosphorus among wheat and barley genotypes [J]. *Plant Soil*, 1996, 178: 223-230.
- [4] Korkmaz K H, Ibriki, Kamez E, et al. Phosphorus use efficiency of wheat genotypes grown in calcareous soil [J]. *Plant Nutrition*, 2009, 32: 2014-2016.
- [5] Kong Z X(孔忠新), Yang L L(杨丽丽), Zhang Z Z(张政值), et al. Screening of Wheat Germplasm Tolerant to Low Phosphorus [J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2010, 30(4): 591-595 (in Chinese with English abstract).
- [6] Gomy A G, Garczynski S. Nitrogen and phosphorus efficiency in wild and cultivated species of wheat [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2008, 31: 263-279.
- [7] Li Y J(李玉京), Liu J Z(刘建中), Li B(李滨), et al. Chromosomal location of the genes conferring the tolerance to

- phosphorus deficiency stress in *Lophopyrum elongatum* genome [J]. *Acta Genetica sinica* (遗传学报), 1999, 26(6): 703-710(in Chinese with English abstract).
- [8] Liu J Z, Liu Y J, Tong Y P, *et al.* Chromosomal location of genes conferring the tolerance to Pi starvation stress and acid phosphates (APase) secretion in genome of rye (*Secale L.*) [J]. *Plant Soil*, 2001, 237: 267-274.
- [9] Zhuang L F (庄丽芳), Qi Z J (齐增军), Ying J (英加), *et al.* Development and identification of a set of *Triticum aestivum-Thinopyrum bessarabicum* disomic alien addition lines [J]. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 2003, 30(10): 919-925(in Chinese with English abstract).
- [10] Zhang J J (张佳佳), Yuan H X (袁虹霞), Zhang R Q (张瑞奇), *et al.* Analysis of resistance to *Heterodera filipjevi* in *Triticum aestivum-Dasyphyrum villosum* germplasm [J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2012, 38(11): 1969-1976 (in Chinese with English abstract).
- [11] 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(1/2): 69-80.
- [12] Liao M, Hocking P J, Dong B, *et al.* Variation in early phosphorus-uptake efficiency among wheat genotypes grown on two contrasting Australian soils [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2008, 59(2): 157-166.
- [13] Gao J F (高俊凤). Plant physiology experiment instruction (植物生理学实验指导) [M]. Beijing: Higher Education Press(高等教育出版社), 2006(in Chinese).
- [14] Sun H G (孙海国), Zhang F S (张福锁). Effect of phosphorus deficiency on activity of acid phosphatase exuded by wheat roots [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2002, 13(3): 379-381 (in Chinese with English abstract).
- [15] Tian Z M (田中民), Qing F L (秦芳玲), Wang B (王波). Comparative studies on methods of collecting root exudates from phosphorus deficient white lupin [J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition* (西北农林科技大学学报: 自然科学版), 2003, 31(4): 154-158(in Chinese with English abstract).
- [16] Zhang A, Fang Y L, Meng J F, *et al.* Analysis of low molecular weight organic acids in several complex liquid biological systems via HPLC with switching detection wavelength [J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2011, 24: 449-455.
- [17] Claassen N, Barber S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants [J]. *Plant Physiology*, 1974, 54: 564-568.
- [18] Jiang T H (蒋廷惠), Zheng S J (郑绍建), Shi J Q (石锦芹). Several considerations in kinetic research on nutrients uptake by plants [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Sciences* (植物营养与肥料学报), 1995, 1(2): 11-17(in Chinese with English abstract).
- [19] Wang W H (王文华), Fan T T (范婷婷), Luo L Y (罗兰艳), *et al.* Study on the morphological and physiological characteristic of roots with different P efficiency [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China* (中国土壤与肥料), 2011(4): 26-29(in Chinese with English abstract).
- [20] Song A M (宋爱梅), Huang X P (黄新朋), Sun S B (孙淑斌), *et al.* Screening and identification of rice cultivars with relatively high nitrogen use efficiency for tolerance to phosphorus deficiency at seedling stage [J]. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2010, 24(5): 479-486(in Chinese with English abstract).
- [21] Wang S W, Yin L N, Tanaka H, *et al.* Identification of wheat alien chromosome addition lines for breeding wheat with high phosphorus efficiency [J]. *Breeding Science*, 2010, 60(4): 371-379.
- [22] Huang Y Q (黄亚群), Liu S P (刘社平), Wang J Q (王激清), *et al.* Phosphorus efficiency in varieties of spring wheat. II. Correlation of characters and index of phosphorus efficiency [J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2000, 20(1): 39-43(in Chinese with English abstract).
- [23] Sun Y (孙岩), Wang G J (王广金), Li Z J (李志杰), *et al.* Screening of wheat genotype for high-efficiency utilization of phosphorus and the preliminary study on the screening parameter [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences* (黑龙江农业科学), 2002, (4): 1-3(in Chinese with English abstract).
- [24] Bo D Y (柏栋阴), Feng G H (冯国华), Zhang H Y (张会云), *et al.* Screening of wheat genotypes with high phosphorus efficiency under low phosphorus stress [J]. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2007, 27(3): 407-410 (in Chinese with English abstract).
- [25] Goldstein A H, Bartlein D A, McDaniel R G. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*: I. Excretion of acid phosphatase by tomato plants and suspension-cultured cells [J]. *Plant Physiology*, 1988, 87(3): 711-715.
- [26] Yang L F (杨建峰), He L Y (贺立源). Research advance in the exudation of organic acid in phosphorus deficient plant [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences* (安徽农业科学), 2006, 34(20): 5171-5175 (in Chinese with English abstract).