

小麦养分高效利用育种新方法的实践与思考

童依平, 滕婉, 凌宏清, 张爱民

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

摘要: 20 世纪 90 年代初, 李振声从我国基本国情出发提出走资源节约型高产农业道路的可持续农业发展观, 开展了作物高效利用营养元素的育种探索, 开创了以提高磷、氮吸收和利用效率为主, 以“少投入、多产出、保护环境、持续发展”为目标的小麦育种新方向, 引领并极大地推动了我国农业“第二次绿色革命”。2024 年 9 月, 李振声院士被授予了“共和国勋章”。本文总结了李振声倡导育种新方向的战略考量, 以及如何布局开展小麦磷高效利用的生理和遗传基础研究, 以此向李振声院士在作物营养高效利用研究领域作出的出色工作致敬, 期望能进一步展现李振声的治学方法和精神为后来者提供借鉴。

关键词: 养分高效利用; 农业可持续发展; 小麦; 育种新方法

Thinking and practices of new methods for breeding wheat with improved nutrient use efficiency

Yiping Tong, Wan Teng, Hongqing Ling, Aimin Zhang

Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: In the early 1990s, based on China's basic national conditions, Li Zhensheng put forward the concept of sustainable agricultural development that took the path of resource-conserving and high-yield agriculture. He carried out breeding explorations on the efficient use of mineral nutrients by crops and pioneered a new direction for wheat breeding with the goals of “less input, more output, environmental protection, and sustainable development”, mainly focusing on improving the absorption and utilization efficiency of phosphorus and nitrogen. He has led and greatly promoted “the Second Green Revolution” in China's agriculture. In September 2024, Academician Li Zhensheng was awarded the “Medal of the Republic”. This review summarizes Academician Li Zhensheng's strategic considerations in advocating the new direction of breeding and how he arranged to conduct research on the physiological and genetic basis of phosphorus efficient use in wheat. By doing so, we pay tribute to the outstanding work done by Academician Li Zhensheng in the research field of nutrient-efficient use by crops, and it is expected to further demonstrate Li Zhensheng's academic approaches and spirit so as to provide references for those who come after him.

Keywords: efficient use of nutrients; sustainable agricultural development; wheat; new breeding method

收稿日期: 2025-01-03; 修回日期: 2025-01-24; 网络发布日期: 2025-02-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 32072660)[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 32072660)]

通讯作者: 童依平, 博士, 研究员, 研究方向: 小麦营养遗传学。E-mail: yptong@genetics.ac.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.25-006

我国人多地少,农业资源相对匮乏,在保障粮食安全的同时维持农业可持续发展和生态安全是重大战略需求。品种更新换代和施肥量的增加对提升粮食产量发挥了至关重要的作用,但随着施肥量的增加,肥料的增产效果明显下降,而环境污染加剧。在 2015 年前后,我国肥料用量达到顶峰(图 1A),在占全球 8%的耕地上施用了占全球 35%的肥料,年化肥使用量居世界第一位。为大力推进化肥减量提效,积极探索产出高效、产品安全、资源节约、环境友好的现代农业发展之路,2015 年农业部(现名农业农村部)制定了《到 2020 年化肥使用量零增长行动方案》,2022 年又印发了《到 2025 年化肥减量化行动方案》。在国家要求减少肥料用量的情况下,只有选育养分高效利用农作物新品种才能实现粮食产量进一步增加以保障粮食安全。早在 20 世纪 90 年代,李振声就提出走资源节约型高产农业道路的可持续农业发展观,并开创了作物高效利用营养元素的育种新方向。在李振声的引领作用下,越来越多的育种家开始重视养分高效农作物新品种的选育,为我国推进绿色高效农业发展提供了品种支撑。本文回顾了李振声开创养分高效利用育种新方法的战略考量,并以小麦磷高效利用相关研究为例总结了李振声在该研究领域的科学贡献和治学理念。

1 提出走资源节约型高产农业道路的可持续农业发展观

我国粮食产量由 1978 年的改革开放初的 3.0477 亿吨增加到 1989 年的 4.0755 亿吨(图 1A),粮食总产首次跨越 4 亿吨台阶,用世界 7%的耕地养活了世界 22%的人口,基本上解决了 11 亿人口的温饱问题,取得了举世公认的伟大成就。但我国人多地少,农业资源短缺且地域分布不匀,农业战线面临的形势仍然非常严峻。当时人口仍然快速增长,预测 2000 年可能突破 13 亿大关,农业资源日益紧张,人均资源占有量将随着人口的增长而下降,接近资源承载的极限,甚至突破极限。面对这一基本国情,1990 年李振声以中国科学院副院长的身份在《中国科学院院刊》发表题为“论我国农业持续稳定发展的若干原则”文章,认为要实现中国农业的持续稳定发

展,只有一条道路可供选择,这就是走资源节约型高产农业的道路,并提出了六条具体指导原则:资源采补平衡的原则、资源高效利用的原则、非再生资源重复利用的原则、多种资源合理匹配投入的原则、巧妙利用非可控制资源的原则、传统技术与新技术并用的原则^[1]。他在文章中指出“维持资源采补平衡是保证农业持续、稳定发展的前提条件,但它并不能保证农产品产量不断增长,所以提高资源的综合生产效率,增加单位资源的农产品产出,减少资源的浪费与破坏,即一份资源至少应有一份产出,或运用先进科学技术成果,使之达到一份半、两份或更多的产出。只有这样才能保证发展农业的持续稳定增长,实现资源节约型高产农业的目标”。

2 开创了作物高效利用营养元素的育种新方向

磷是作物生长发育必需的三大营养元素之一。磷在土壤中大多以难溶态化合物存在,多数为一些磷酸矿物盐沉淀,还有一部分有机磷化合物,难以被植物直接吸收利用。在未施用磷肥的自然土壤中,能被植物直接利用的水溶态磷含量极低^[2]。20 世纪 80 年代以前,我国化肥工业长期落后于世界,磷肥施用量很低(图 1B),远低于生产需求,以至于我国绝大多数耕地缺磷。在我国北方主要的石灰性土壤中,较易被植物吸收的 $\text{Ca}_2\text{-P}$ (磷酸二钙型)平均只有无机磷总量的 1.34%,可以作为缓效磷源的 $\text{Ca}_8\text{-P}$ (磷酸八钙型)占 9.91%, Al-P (磷酸铝盐)和 Fe-P (磷酸铁盐)占 8.67%,难以被植物吸收 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ (磷灰石型)和 O-P (闭蓄态磷)占 80%^[3],土壤有效磷(Olsen-P)含量多低于 10 mg/kg^[4],低于小麦高产所需要的 20 mg/kg 土壤有效磷水平^[5]。改革开放以后到 1990 年左右,我国氮肥的总施用量和单位面积施用量得到快速增加,但磷肥生产远达不到农业需求,磷肥的总施用量和单位面积施用量增加相对缓慢(图 1, A 和 B),单位面积氮肥(N):磷肥(P_2O_5)施用比例在 1:0.29 左右,低于一般推荐的 1:0.6。因此,耕地缺磷、磷肥资源不足,磷肥施入土壤以后易被固定导致当季磷肥利用率低,是当时制约我国粮食产量进一步增加的主要因素。

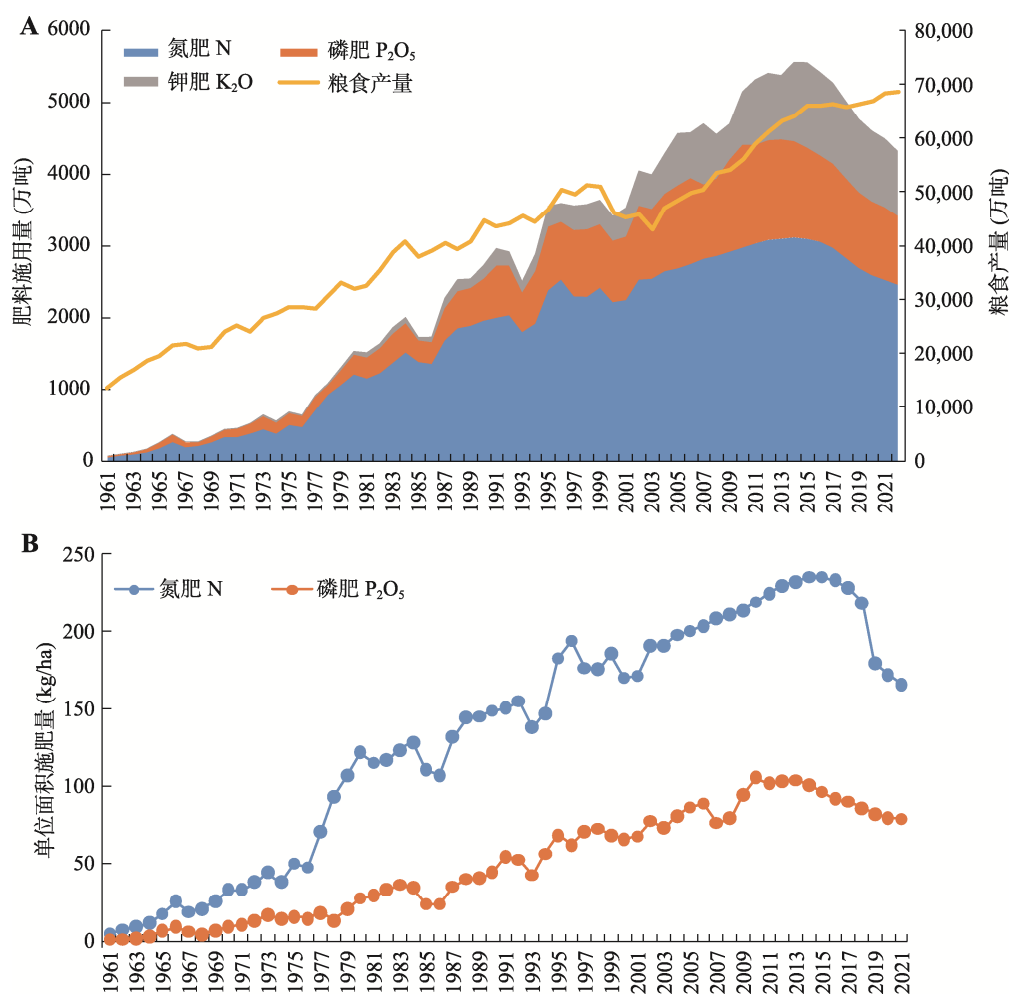


图 1 1961~2021 我国历年肥料施用量和粮食产量

Fig. 1 Fertilizer consumption and food production in China from 1961 to 2021

A: 年度化肥用量和粮食产量; B: 单位面积氮肥和磷肥施用量。数据来源 <https://www.fao.org/faostat/>。

20 世纪 90 年代初, 李振声分析了我国土壤可利用磷的潜力, 发现土壤有效磷量低或很低, 但是全磷量较高(一般变幅在 0.02%~0.1%), 全磷量较有效磷高 100 倍以上, 有的高达 600 倍^[6]。李振声考虑是否可以通过挖掘生物高效利用土壤养分的潜力, 设法将土壤全磷的部分转化为有效磷, 可能是解决土壤缺磷的一条有效途径。鉴于此科学设想, 李振声与中国科学院生态环境研究中心李继云合作于 1990 年开始鉴定可以高效利用土壤磷的小麦种质资源。1990~1992 年通过大田试验从 500 个品种中淘汰了抗寒性差、感病及植株抗倒伏性差的品种后选出 18 个小麦品种(系), 他们认为用这些材料可以减少其他因素的干扰, 有利于有效利用土壤元素有关特性的研究。然后在河南省卫辉市典型缺磷地块设

置不施磷肥(-P)和施磷肥(+P)两个处理, 对这 18 个小麦品种(系)的产量性状进行了鉴定, 发现+P 处理亩产量变幅为 244~412 kg, -P 处理的变幅为 181~340 kg; -P/+P 相对产量的变幅为 59%~96%。在-P 处理, 中国科学院石家庄农业现代化研究所(现为中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心)选育的小麦品系 81(85)-5-3-3-3 表现最为突出, 亩产和相对产量均最高, 表现为磷高效; 而劲松 5 号和 80-55 等小麦品种(系)的相对产量只有 60%左右, 表现为磷低效^[6]。小偃 6 号也表现出磷高效利用特性, 此后对小偃 6 号进行系统选育, 选育出磷效率和抗寒性均获得增强的新品种小偃 54(图 2A)。进一步的研究发现, 磷高效小麦品种在-P 和+P 处理条件下根系中 6 种重要有机酸(苹果酸、柠檬酸、琥

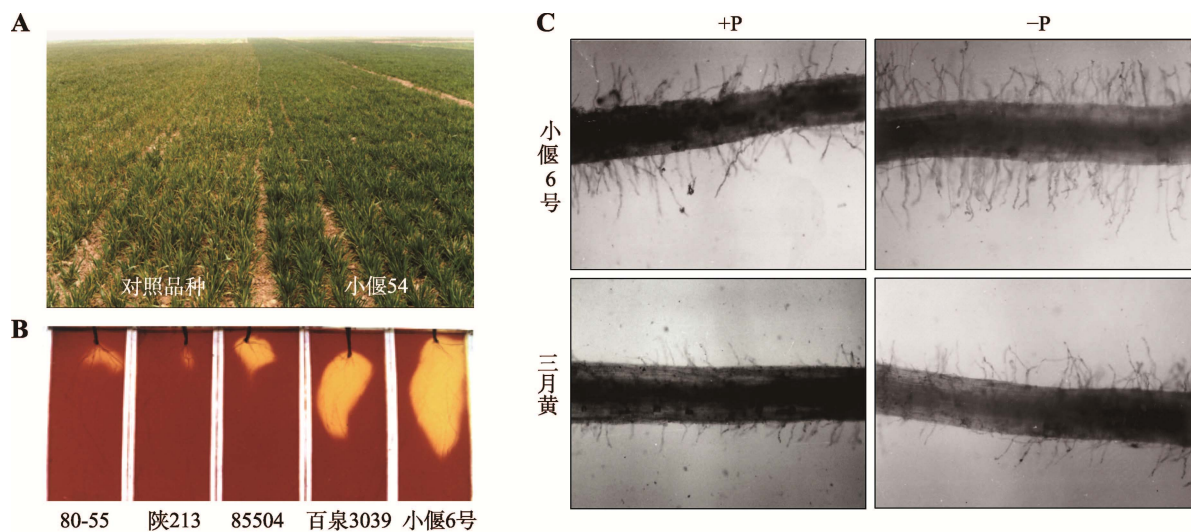


图 2 磷高效小麦品种小偃 6 号根毛发达且酸化根际能力强

Fig. 2 The P-efficient wheat variety Xiaoyan 6 has dense, long root hairs and strongly acidifies the rhizosphere

A: 磷高效小麦品种小偃 54 在缺磷土壤的表现。B: 不同小麦品种酸化根际的能力。颜色越黄表示 pH 值越低。C: 不同小麦品种的根毛性状。B 和 C 图分别引自孔令旗和刘建中的博士论文。

珀酸、延胡索酸、乙酸、草酸)含量较高^[6]。小偃 6 号根系分泌物可明显降低根际 pH 值(图 2B), 因此具有较强的活化土壤难溶态磷的能力。此外, 小偃 6 号具有长而密的根毛(图 2C); 小偃 54(由小偃 6 号系统选育出来的品种)有着发达的根系^[7], 且根系中负责吸收磷的 PHT1 家族成员的表达量也高^[8]; 这些优良的根系性状赋予小偃 6 号和小偃 54 高效吸收磷的能力。

李振声带领课题组和学生建立了磷高效小麦种质筛选方法, 先后对 2000 多份小麦种质资源的磷效率进行了鉴定。利用细胞遗传学方法系统地解析了小麦及其近缘物种磷高效利用的遗传基础。基于养分高效品种在资源节约型高产农业中的巨大潜力, 2000 年李振声在《中国科学基金》撰文认为, 要满足 21 世纪 30 年代预计 16 亿人口对粮食的需求量, 就需要选育能增产 20%~30% 的作物新品种或称为超高产品种; 要实现这个育种目标, 需要通过多学科合作研究, 发掘新的作物种质资源, 改进育种方法, 提高作物对水、肥资源和光能利用效率^[9]。

3 建立了磷高效小麦种质筛选方法

在作物营养高效利用育种的起步阶段, 从种质

资源的筛选技术到品种的培育与选择以及最后的品种比较试验、区域试验等的试验条件与方法都需要通过试验研究制定出规范化的程序才能有效地开展育种工作。为此, 李振声指导博士生邢宏燕研究磷高效小麦种质鉴定的方法(图 3A)。邢宏燕首先比较了土培、水培及大田试验的结果, 发现利用水溶性磷酸盐、难溶性磷酸盐以及植酸(有机磷)作为磷源进行液培鉴定, 其试验结果与大田试验结果及土培结果不一致, 故不能作为土壤“磷高效”种质的直接筛选方法。与此同时, 发现土培试验比较接近大田试验条件, 以此进行苗期鉴定周期短且与大田试验结果基本一致, 因此是进行小麦磷高效种质资源筛选的较好方法。其次, 通过筛选磷高效小麦种质的合适选择压力, 建立了快速、有效的筛选方法。通过土壤类型和有效磷含量不同土壤进行了 9 次土壤苗期鉴定试验确定了土培试验鉴定的合适选择压力(土壤缺磷严重程度)。结果表明, 适当的选择压力是土培试验鉴定成败的关键。选择压力过小, 则小麦耐低磷基因不能充分表达, 磷高效与磷低效品种之间的差异很小, 无法鉴定。选择压力过大, 即使磷高效品种也生长极差, 耐低磷基因同样不能充分表达(图 3B), 无法进行有效鉴定。总结 9 次土壤苗期鉴定试验, 得出施磷处理的有效磷含量为 24 mg/kg



图3 磷高效小麦种质的鉴定方法研究

Fig. 3 Establish of the methods for screening P-efficient wheat genotypes

A: 李振声在指导学生开展水培试验。左一为邢宏燕, 左二为李玉京, 右一为李振声。B: 生长于选择压力过大土壤中的小麦品种。C和D: 通过大田试验在适当选择压力下鉴定获得的磷高效小麦品种(C)和磷低效小麦品种(D)。B~D 图片引自邢宏燕的博士论文。

左右, 低磷处理的有效磷含量在 8 mg/kg 为利用土培和田间试验进行磷高效种质鉴定与筛选的合适选择压力(图 3, C 和 D)。最后, 制定了作物磷效率类型分类方法及其评价指标。利用土培试验和大田试验共对 447 份小麦种质耐低磷特性进行了鉴定, 根据产量水平与耐低磷能力, 将小麦种质划分为 8 种类型以及各类型的评价标准, 这 8 种类型分别为高产高效、高产中效、高产低效、中产高效、中产中效、中产低效、低产高效、低产中效, 各类型的比例分别为 6.54%、36.45%、8.41%、8.41%、14.95%、4.62%、5.61%和 1.87%。在研究过程并没有发现理论上的第九种类型“低产低效”。上述研究结果发表在《作物学报》^[10]和《西北植物学报》^[11]。

4 解析了小麦及其近缘物种磷高效利用性状的遗传基础

20 世纪 90 年代初, 在小麦中开展数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位的技术刚起步。为研究小麦及其近缘物种磷高效性状的遗传基础, 李振声从国内外收集了小麦近缘物种及相关的细胞遗传学材料, 带领学生系统地对小麦及其近缘物种磷高效性状进行了染色体定位(表 1)。

首先, 他们利用不同生产发展阶段普通小麦品种为试验材料研究育种过程中小麦磷高效利用性状的演变规律, 结果发现, 新、老品种中均有有效利用土壤磷能力强的磷高效基因型, 说明寻找耐低磷

表 1 李振声指导的小麦磷高效利用研究有关的博士论文

Table 1 The Ph.D. theses on efficient P use supervised by Li Zhensheng

博士生姓名	博士论文题目	毕业时间
刘建中	不同生产发展阶段普通小麦品种与小麦-黑麦附加系有效利用土壤磷特性鉴定与遗传分析	1995
孔令旗	不同倍性小麦种质与小麦-中间偃麦草异附加系有效利用土壤磷营养特性的遗传分析	1995
李玉京	长穗偃麦草-中国春异附加系、异代换系及灯芯偃麦草-中国春异附加系与中国春缺四体磷利用效率特性鉴定及遗传分析	1996
邢宏燕	“磷高效”小麦种质筛选方法研究	1996
李文胜	小麦花培 DH 群体的创建及其磷效率特性鉴定与遗传规律研究	1997

的小麦亲本材料必须从大量的小麦种质资源中进行筛选；但一些远缘杂交衍生的品种在缺磷下表现较好，说明从小麦近缘种或小麦远缘杂交后代中寻找有效利用土壤磷特性的基因是一种有效的途径^[12]。

李振声指导学生孔令旗研究了小麦进化过程中小麦有效利用土壤磷营养能力的变化特点。他们以可以反映小麦进化过程的二倍体(野生一粒小麦、栽培一粒小麦, $2n=2X=AA$)、四倍体(野生二粒小麦、栽培二粒小麦, 圆锥小麦、硬粒小麦, $2n=4X=AABB$)、六倍体(普通小麦, $2n=6X=AABBDD$)和八倍体小黑麦($2n=8X=AABBDDRR$)在内的四种不同倍性的小麦种质为试验材料, 比较它们利用土壤磷营养能力的差异。结果表明在不同的染色体倍性之间差异不明显, 但在同一种倍性内的各材料间差别明显, 这表明小麦有效利用土壤磷营养的能力, 与整个基因组的变化无关, A、B、D 基因组中均可能含有有效利用土壤磷营养的基因, 因而在每种倍性水平上均有可能选出能高效利用土壤磷营养的材料来。他们在研究中发现, 小麦在由野生型向栽培型的演变中, 其有效利用土壤磷营养的能力呈减弱趋势, 高效利用土壤磷营养的基因多分布在那些野生性强的古老材料中^[13]。

为挖掘小麦及其近缘物种中磷高效基因资源, 李振声带领学生们利用中国春缺四体、长穗偃麦草-中国春二体异附加系、长穗偃麦草-中国春二体异代换系、灯芯偃麦草-中国春二体异附加系、小麦-中间偃麦草异附加系、小麦-黑麦附加系为试验材料, 系统地小麦及其近缘物种中磷高效基因进行了染色体定位, 并利用磷效率具有显著差异的小麦种质创制加倍单倍体(DH)群体, 对小麦磷高效基因进行 QTL 定位。

对一套中国春缺四体材料的研究发现, 与耐低磷胁迫特性有关的基因可能位于 1A、4A、7A、3B、5B、7D 染色体, 其中以 1A、4A、7A 为最显著; 而 1B、4B、7B、3A 和 6D 染色体则携有该特性的抑制基因^[14]。在小麦的近缘物种中, 长穗偃麦草的 4E 与 6E 染色体携有耐低磷营养胁迫的基因, 5E 染色体携有强烈抑制耐低磷胁迫特性的基因^[15]。灯芯偃麦草 1J 染色体可能携有磷高效基因, 而 5J 染色体可能携有抑制耐低磷胁迫特性的基因^[16]。中间偃麦草 7X 染色体上携带着有效利用土壤磷营养的控制基因^[13]。帝国黑麦的 1R 和 7R 染色体上携有耐低磷胁迫特性的基因, 而 5R 染色体上则携有强烈抑制效应的基因^[17]。随着小麦基因组学和功能基因组学的发展, 李振声的学生王静等发现调控小麦缺磷响应的关键基因 *TaPHR1* 位于 7A、4B 和 4D 染色体上^[18], 学生滕婉和童依平等发现控制根系吸收磷的 *PHT1* 家族成员主要位于 4A、4B 和 4D 染色体上^[19], 磷信号通路关键基因 *TaPHO2* 位于 1A、1B 和 1D 染色体上^[20], 这些磷利用有关的基因研究佐证了细胞遗传学的研究结果。

5 大力推进了作物营养遗传学的基础和应用研究

为推动农作物高效利用土壤养分的遗传基础解析和新品种选育, 李振声联合国内土壤学、作物营养学和遗传学领域的优势力量, 共同研究主要农作物高效利用土壤氮、磷等养分的生理机制、遗传基础和新品种选育。在“九五”计划期间, 组织和主持了国家自然科学基金重大项目“挖掘生物高效利

用土壤养分潜力;保持土壤环境良性循环”,并通过《国家重点基础研究发展计划(973 计划)》建议立项了“农作物资源核心种质构建、重要新基因发掘与有效利用研究”(1999~2003)、“主要农作物核心种质重要功能基因多样性及其应用价值研究(2004~2009)”,“作物高效利用氮磷养分的分子机理”(2005~2010)和“作物养分高效利用的信号转导和分子调控网络”(2011~2015),极大地推进了养分高效利用优异种质和基因资源的挖掘以及育种利用。1999 年 12 月,在杭州召开的“挖掘生物高效利用土壤养分潜力;保持土壤环境良性循环”项目年度总结会上,李振声的小麦磷高效研究引起了与会专家的极大关注,针对“磷高效”到“第二次绿色革命”,李振声、张启发、贾继增等与会专家展开了热烈的讨论,提出了“少投入、多产出、保护环境”为目标的“第二次绿色革命”理念,建议国家重视养分高效利用、抗逆、抗病虫和高产等绿色基因克隆,为“第二次绿色革命”准备基因资源^[21]。以“少投入、多产出、保护环境”为目标的“第二次绿色革命”理念为我国农业研究指明了方向,成为农业领域 973 计划、重点研发计划等研究的重要指导原则之一。在国家项目大力资助下,我国在农作物养分高效利用的分子机理解析、重大基因克隆和分子育种技术方面已处于世界先进水平^[22, 23]。如有重要育种利用价值的氮高效基因大多数为中国科学家克隆,包括水稻的 *DEP1*、*GRF4*、*NGR5*、*TCP19*、*NAC42*、*NR2*、*NRT2.1*、*NRT1.1A*、*NRT1.1B* 等,小麦的 *NAC2*、*GS2*、*bZIP60*、*NFYA-B1*^[22],以及协同控制株型、产量和氮素利用效率的遗传模块(*Rht-B1/ZnF-B*)^[24]。“少投入、多产出、保护环境”赋予了农作物新品种选育新的内涵,2019 年农业农村部下发了水稻、玉米、小麦、大豆绿色品种指标体系的通知,旨在四大主粮作物品种审定制度的基础上,每年遴选出一批养分高效利用、节水抗旱、抗病、抗虫等绿色优质品种,推动品种更新换代和绿色农业发展。

参考文献(References):

- [1] 李振声. 论我国农业持续稳定发展的若干原则. 中国科学院院刊, 1990, 5(4): 324-326.
- [2] Bielecki RL. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, 24: 225-252.
- [3] Shen RF, Jiang BF. Distribution and availability of various forms of inorganic-p in calcareous soils. *Acta Pedologica Sinica*, 1992, 29(1): 80-86.
沈仁芳, 蒋柏藩. 石灰性土壤无机磷的形态分布及其有效性. *土壤学报*, 1992, 29(1): 80-86.
- [4] Li HG, Huang G, Meng QY, Ma LN, Yuan LX, Wang FY, Zhang WL, Cui Z, Shen JY, Chen XG, Jiang RF, Zhang F. Integrated soil and plant phosphorus management for crop and environment in China. A review. *Plant Soil*, 2011, 349(1-2): 157-167.
- [5] Teng W, Deng Y, Chen XP, Xu XF, Chen RY, Lv Y, Zhao YY, Zhao XQ, He X, Li B, Tong YP, Zhang FS, Li ZS. Characterization of root response to phosphorus supply from morphology to gene analysis in field-grown wheat. *J Exp Bot*, 2013, 64(5): 1403-1411.
- [6] 李继云, 刘秀娣, 周伟, 孙建华, 童依平, 刘全友, 李振声, 王培田, 姚树江. 有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究. *中国科学(B 辑)*, 1995, 25(1): 41-48.
- [7] Ren YZ, He X, Liu DC, Li JJ, Zhao XQ, Li B, Tong YP, Zhang AM, Li ZS. Major quantitative trait loci for seminal root morphology of wheat seedlings. *Mol Breeding*, 2012, 30(1): 139-148.
- [8] Davies TGE, Ying J, Xu Q, Li ZS, Li J, Gordon-Weeks R. Expression analysis of putative high-affinity phosphate transporters in Chinese winter wheats. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(10): 1325-1339.
- [9] Li ZS. New revolution of agricultural science and technology and research on crop breeding for super high yield. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2000, 14(1): 40-42.
李振声. 新农业科技革命和作物超高产育种研究. *中国科学基金*, 2000, 14(1): 40-42.
- [10] Xing HY, Wang EM, Li B, Li JY, Li ZS. Studies on wheat germplasm screening method for efficient utilization of soil phosphorus. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6): 839-844.
邢宏燕, 王二明, 李滨, 李继云, 李振声. 有效利用土壤磷的小麦种质筛选方法研究. *作物学报*, 2000, 26(6): 839-844.
- [11] Xing HY, Li B, Li JY, Li ZS. Study on analysis of types for phosphorus nutrition characteristics and their stabilities over testing years. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1999, 19(2): 53-62.
邢宏燕, 李滨, 李继云, 李振声. 小麦品种磷营养特性的类型分析及其年度间稳定性的研究. *西北植物学报*,

- 1999, 19(2): 53–62.
- [12] Liu JZ, Li YJ, Li B, Yao SJ, Li JY, Li ZS. Identification of efficiently utilizing potential soil phosphorus characteristics of common wheat cultivars grown at different times. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(5): 560–564.
刘建中, 李玉京, 李滨, 姚树江, 李继云, 李振声. 不同生产时期小麦品种有效利用土壤潜在磷特性的鉴定. *作物学报*, 1999, 25(5): 560–564.
- [13] Kong LQ. Identification and genetic analysis on efficient utilization of soil phosphorus characters in wheat germplasms of various ploidies and wheat-*Thinopyrum intermedium* addition lines [Dissertation]. Institute of Genetics, Chinese Academy of Sciences, 1995.
孔令旗. 不同倍性小麦种质与小麦-中间偃麦草异附加系有效利用土壤磷营养特性的遗传分析[学位论文]. 中国科学院遗传研究所, 1995.
- [14] Li YJ, Liu JZ, Li B, Li JY, Yao SJ, Li ZS. Chromosomal control of the tolerance to phosphorus deficiency in genome of *Triticum aestivum* Chinese Spring. *Acta Genetica Sinica*, 1999, 26(5): 529–538.
李玉京, 刘建中, 李滨, 李继云, 姚树江, 李振声. 普通小麦基因组中耐低磷胁迫特性的染色体控制. *遗传学报*, 1999, 26(5): 529–538.
- [15] Li YJ, Liu JZ, Li B, Li JY, Yao SJ, Li ZS. Chromosomal location of the genes conferring the tolerance to phosphorus deficiency stress in *Lophopyrum elongatum* genome. *Acta Genetica Sinica*, 1999, 26(6): 703–710.
李玉京, 刘建中, 李滨, 李继云, 姚树江, 李振声. 长穗偃麦草基因组中与耐低磷营养胁迫有关的基因的染色体定位. *遗传学报*, 1999, 26(6): 703–710.
- [16] Li YJ. Identification and genetic analysis of efficiently utilizing soil phosphorus characters in disomic addition lines and disomic substitution lines of *Triticum* (Chinese Spring)-*Agropyron elongatum* ($2n = 14, EE$), disomic addition lines of *Triticum* (Chinese Spring)-*Agropyron junceum* ($2n=14, JJ$) and nullitetrasomics of *Triticum* Chinese Spring [Dissertation]. Institute of Genetics, Chinese Academy of Sciences, 1996.
李玉京. 长穗偃麦草-中国春异附加系、异代换系及灯芯偃麦草-中国春异附加系与中国春缺四体磷利用效率特性鉴定及遗传分析[学位论文]. 中国科学院遗传研究所, 1996.
- [17] Liu JZ. Identification and genetic analysis of efficiently utilizing soil phosphorus characteristics in common wheat cultivars grown at various period and wheat-rye disomic addition lines [Dissertation]. Institute of Genetics, Chinese Academy of Sciences, 1995.
刘建中. 不同生产发展阶段普通小麦品种与小麦-黑麦附加系有效利用土壤磷特性鉴定与遗传分析[学位论文]. 中国科学院遗传研究所, 1995.
- [18] Wang J, Sun JH, Miao J, Guo JK, Shi ZL, He MQ, Chen Y, Zhao XQ, Li B, Han FP, Tong YP, Li ZS. A phosphate starvation response regulator *Ta-PHR1* is involved in phosphate signalling and increases grain yield in wheat. *Ann Bot*, 2013, 111(6): 1139–1153.
- [19] Teng W, Zhao YY, Zhao XQ, He X, Ma WY, Deng Y, Chen XP, Tong YP. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of PHT1 phosphate transporters in wheat. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 543.
- [20] Ouyang X, Hong X, Zhao XQ, Zhang W, He X, Ma WY, Teng W, Tong YP. Knock out of the *PHOSPHATE 2* gene *TaPHO2-A1* improves phosphorus uptake and grain yield under low phosphorus conditions in common wheat. *Sci Rep*, 2016, 6: 29850.
- [21] Xu ZY, Zhang AM. Using the “green genes” to facilitate the second “green revolution”. *J Agr Sci Tech*, 2000, 2(5): 54–57.
许占友, 张爱民. 挖掘“绿色基因”促进第二次“绿色革命”. *中国农业科技导报*, 2000, 2(5): 54–57.
- [22] Liu Q, Wu K, Song WZ, Zhong N, Wu YZ, Fu XD. Improving crop nitrogen use efficiency toward sustainable Green Revolution. *Annu Rev Plant Biol*, 2022, 73(1): 523–551.
- [23] Gu M, Hu X, Wang TT, Xu GH. Modulation of plant root traits by nitrogen and phosphate: transporters, long-distance signaling proteins and peptides, and potential artificial traps. *Breed Sci*, 2021, 71(1): 62–75.
- [24] Song L, Liu J, Cao BL, Liu B, Zhang XP, Chen ZY, Dong CQ, Liu XQ, Zhang ZH, Wang WX, Chai LL, Liu J, Zhu J, Cui SB, He F, Peng HR, Hu ZR, Su ZQ, Guo WL, Xin MM, Yao YY, Yan Y, Song YM, Bai GH, Sun QX, Ni ZF. Reducing brassinosteroid signalling enhances grain yield in semi-dwarf wheat. *Nature*, 2023, 617(7959): 118–124.

(责任编辑: 孔令让)