

文章编号: 100F-1498(2002)06-0734-07

林木对低 P 胁迫的适应性机制 和遗传学研究进展

谢钰容, 周志春

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 土壤具有巨大 P 库, 但有效 P 含量很低, 培育有效利用土壤 P 素的林木基因型, 可从根本上解决土壤有效 P 的缺乏。本文结合国内外植物营养遗传和改良研究成果, 就林木有效利用土壤 P 素的基因型差异、对低 P 胁迫的适应机理、P 效率的遗传控制、耐低 P 种质资源筛选和新品种培育等进行述评。基于资源与环境问题考虑, 作者认为 P 效率应作为一个重要的林木育种目标, 加强我国主要造林树种以 P 效率为主的营养利用效率遗传改良, 以达到低投入、高产、无污染的人工林可持续发展目标。

关键词: 林木, 低 P 胁迫, 适应机制, 遗传学

中图分类号: S722

文献标识码: A

P 是作物和林木生长发育必需的矿质养分。土壤中虽有巨大的潜在 P 库, 但有效 P 含量却很低, 仅为土壤全 P 含量的 $1/600 \sim 1/100$ ^[1]。研究表明, 施用 P 肥的增产作用显著, 但其利用率一般不超过 10%^[2]。P 肥施入土壤后易被固定, 转变成植物较难吸收的 CaP、FeP 和 AlP 等。因此, 通过大量施肥以改善土壤营养状况的生产措施是一种高投入低产出的途径, 还将导致 P 在土壤中异常累积和水体的富养化。

植物具有将土壤难溶态 P 转化为有效态 P 并加以吸收利用的潜力, 通过选育有效利用土壤 P 素的优良基因型, 可从根本上解决土壤有效 P 素缺乏的难题。作物耐低 P 胁迫遗传机制和 P 效率遗传学研究已有大量文献报道^[3]。相对于作物生产, 人工林则较少通过施肥达到高产, 因此其营养遗传改良研究更显得重要, 然而现代林木育种方案较少注意营养性状的遗传差异, 忽视对耐土壤营养胁迫基因型的评价和筛选^[4]。已有的几篇报道只涉及 N 效率遗传学研究, 仅从根形态差异和干物质分配模式角度加以阐述, 对耐低 P 遗传适应性机制和 P 效率遗传控制的研究鲜有涉及。本文结合作物研究成果, 就林木对低 P 胁迫的适应机制及 P 效率遗传学研究进行评述, 以指导我国主要造林树种的营养遗传改良。

1 林木有效利用土壤 P 素的基因型差异

因遗传进化背景的不同, 造成植物种间和种内丰富的遗传变异。研究发现, 不同物种的 P 营养效率各异, 如白羽扇豆 (*Lupinus albus* Linn.)、油菜 (*Brassica campestris* L.) 和木豆 (*Cajanus*

收稿日期: 2002-04-22

基金项目: 国家自然科学基金(30070632)、浙江省自然科学基金(300206)、福建省科技厅项目“马尾松营养高效基因型的选育及配套育林技术研究”内容之一

作者简介: 谢钰容(1974), 男, 福建上杭人, 中国林科院林木遗传育种专业硕士研究生。

ajan L. Millsp) 等是著名的 P 高效作物, 而甜菜(*Beta saccharifera* Linn.)、番茄(*Lycopersicon esculentum* Linn.) 和小麦(*Triticum aestivum* Linn.) 等的 P 效率相对较低^[5]。液培和砂培试验都证实, 低 P 条件下根分泌物对难溶性 P 的活化量及吸收量为象草(*Pennisetum purpureum* Schum.) > 肥田萝卜(*Raphanus sativus* Linn.) > 猪屎豆(*Crotalaria spectabilis* Roth.)^[6]。

种内不同品种间的 P 效率存在较大的差异。严小龙^[7]发现在低 P 下, 来自安第斯基因库(AN)的菜豆(*Phaseolus vulgaris* Linn.)在早期营养生长、对 P 吸收和种子产量方面均优于中美基因库(MA)的菜豆。杨茂等^[8]对柱花草(*Stylosanthes guianensis* Spp.)品种的 P 反应试验表明, 不同基因型在株高、分枝数、主根长、根系活跃吸收面积及根际酸分泌等方面差异显著。从已有研究报道来看, 许多林木对矿质营养的吸收、积累和利用在种源、家系和无性系间也同样存在着显著差异。如 Driessche 等^[9]发现花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) 营养利用效率在家系间存在着明显的差异, 对 P 的净吸收率差异最大。Simon^[10]研究了北美 3 种柳树(*Salix eriocephala* Michx., *S. lucida* Muhl., *S. exigua* Nutt.) 和其不同无性系 N、P、K 状况和 N 效率的变异, 结果认为树木的营养浓度和营养吸收不仅取决于施肥处理, 还取决于树种和无性系。Theodorou 等^[11]利用 10 个辐射松(*Pinus radiata* D. Don) 家系研究苗木生长和根形态及与 P、N 吸收的关系, 发现根、茎生长随家系和土壤变化显著, 从不同土壤吸收的 P 和 N 量及其利用效率在家系间差异显著。

不同林木基因型对 P 肥效应也存在遗传差异, 可分为敏感基因型、有效基因型和非敏感基因型 3 类^[2]。张焕朝等^[12]基于土培试验将 8 个美洲黑杨(*Populus deltoides* Marsh.) 无性系划分为 P 高效型、低效型和极低效型 3 类。周志春等^[13]通过马尾松(*P. massoniana* Lamb.) 种源与 P 肥互作试验林测定材料发现, 5 个供试优良种源的树高生长对 P 肥量的反应差异很大, 广西岑溪和广东高州两种源对 P 投入非常敏感, 而广东信宜和福建武平两种源不敏感。其实, 对较少施肥, 人工或天然更新常限定在肥力较低立地上的林木, 筛选利用营养高效基因型可获得较作物更大的潜在增益。

2 林木对低 P 胁迫的适应机制

土壤有效 P 缺乏是一种非常普遍的现象。植物为利用现有土壤 P 素, 形成了各种耐低 P 胁迫的适应机制, 包括根系对难溶性 P 的活化、对低浓度 P 的有效吸收以及对吸收 P 的有效利用等, 具体则体现在根系形态变化、根系分泌物、干物质分配等方面。通过林木对低 P 胁迫适应机制的研究, 可揭示林木对低 P 生境的适应性和相关进化机制, 确定 P 效率的有效特异性指标, 以达到耐低 P 或 P 高效林木种质资源筛选和林木营养改良之目的。

2.1 对土壤难溶性 P 的活化

土壤中的 P 大部分以难溶性的无效态 P 形式存在, 植物若要适应低 P 胁迫就必须活化土壤的难溶性 P。刘国栋等^[14]根据根系分泌物的化学特性, 把植物活化土壤 P 的机制概括为酸活化、螯溶活化、还原活化、沉淀转化、吸收活化、竞争保护和表面修饰等 7 个方面。而李玉京等^[15]把它分为两种方式: 一是根系分泌水解有机酸的酸性磷酸酶和水解 RNA 的 RNA 酶以活化难溶性有机 P, 二是根系分泌螯合 Fe、Al、Ca 等金属离子的有机酸以释放难溶态无机 P。其实这两种对难溶性 P 活化机制的划分在本质上是一样的, 都重视植物根系分泌物(有机酸、无机物、诱导蛋白等)对土壤 P 的活化作用。

低P胁迫下根系分泌这些物质是由介质缺P所诱导、受植株控制的主动过程,它们提高了介质中磷酸铁盐、磷酸铝盐和磷酸钙盐等的有效性。如缺P条件下,苜蓿(*Medicago sativa* Linn.)和白羽扇豆(*Lupinus albus* Linn.)根系分泌出的柠檬酸分别占植物总干质量的11.0%和0.3%,从而显著降低根际pH,形成的柠檬酸钙沉淀降低了根际 Ca^{2+} 的浓度;而木豆和玉米(*Zea mays* Linn.)则分泌螯合铁番石榴酸和酒石酸,使吸附固定的P素释放出来。沈宏等^[6]认为,缺P条件下根系有机酸的分泌,使象草、猪屎豆和肥田萝卜根际的pH值较对照分别降低0.53、1.08和0.25,并加强对难溶性P的活化。Gillespie^[16]和徐秋芳^[17]认为,刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)和来自天然林分的马尾松具有典型的根际酸化效应,根际有效P量明显高于非根际土。而张彦东等^[18]发现12年生和40年生落叶松(*Larix gmelini* (Rupr.) Rupr.)人工林根际土的有效P量分别比非根际土增加了12.6%和23.4%,但未观察到其根际发生明显酸化。周志春等(待发表)基于5年生马尾松不同种源根际和非根际土营养差异的研究获得了与落叶松相似的结论,不同种源根际对土壤中的P都具有活化作用,尤其是广东信宜和福建武平两种源对土壤P的活化作用最为强烈。这些表明,植物在低P胁迫下可通过根系改变根际pH值和分泌螯合剂、离子交换剂来提高土壤中难溶性P的活性,使根际土有效P含量显著地高于非根际土,但根际是否会发生明显的酸化将依树种、树龄及种植地点土壤条件不同而定。

2.2 对低浓度P的有效吸收

植物对土壤中低浓度P的吸收也是植物适应P胁迫的重要机制,主要体现在根系形态建成和吸收动力学参数变化,以及菌根的利用等方面。

根系形态学特征,诸如根的粗细、长短,根毛和侧根的数量及长度等都与土壤供P状况关系密切。根系深而广、侧根发达、根毛健全的种或基因型对P的吸收力较强^[2]。高效基因型可通过改变根系形态和生理特性提高对土壤P的吸收以适应低P胁迫^[5]。最典型的例子是白羽扇豆在缺P石灰性土壤上形成特殊的簇生根。油菜幼苗在低P胁迫下主要通过增加根长,减少根半径来增加根表比面积以提高吸P能力^[19]。在P胁迫下,植物增大根冠比,光合产物较多地分配至地下部分以促进根系发达,扩大与土壤的接触面,这是对缺P逆境的一种主动适应反应。如张彦东等^[20]发现落叶松幼苗P胁迫条件下通过加大根的生长来增加P的吸收,在缺P和只施 AlPO_4 时幼苗根冠比均大于正常供P情况。

植物除通过根形态变化以适应低P胁迫外,根系的吸收动力学参数也会发生很大的变化,以利于提高对有效P的吸收速率。在低P胁迫下,P高效基因型有 I_{\max} (最大P吸收速率)大、 K_m (米氏常数)和 C_{\min} (P净吸收速率为零时介质的最低P浓度)均小的特点。万美亮等^[21]通过缺P培养研究甘蔗(*Saccharum sinensis* Roxb.)P素吸收动力学参数,证实高效基因型具有较大的 I_{\max} ,较小的 K_m 和 C_{\min} 。刘国栋等^[22]则发现小麦在两种P水平状态下 I_{\max} 差异显著,P饥饿状态下 I_{\max} 增加50%以上。因此,从种质资源筛选和新品种培育考虑, C_{\min} 小的基因型利于从有效P低的土壤吸收P营养;而 I_{\max} 大的基因型在高P供应时能获得较显著的P效率。

植物菌根不仅能有效活化土壤中的P素,而且有利于对低浓度P的吸收。菌根的存在扩大了植物根系的吸收面积,缩短了P离子扩散至根表的距离,使P能较快地输送到根系,增加植物对土壤P素的吸收。如Li等^[23]已证明根外菌丝可伸到根表8cm处的土壤中吸收P,菌根菌丝同样具有酸化菌丝附近土壤的能力。刘建玲等^[24]实验表明,P高效和P低效小麦接种VA菌根后,生物量、植株P浓度、根际 Olsen P (闭蓄态磷酸盐)、 Ca-P 、 Al-P 和 Fe-P 的消耗量均

显著增加, 根际、非根际土壤各形态 P 素的浓度梯度明显降低。玉米接种 VA 菌根后提高了石灰性土壤 A1P、CaP、FeP 等难溶性 P 的有效性^[25]。落叶松幼苗接种点柄乳牛肝菌(*Suillus granulatus* (L. ex Fr.) O. Kuntze) 后对 AlPO_4 的利用量明显高于不接种处理, 其吸 P 量的 20%~35% 来自菌根贡献^[20]。

2.3 对 P 的有效利用

在缺 P 逆境下植株通过诱导产生磷酸酶以提高体内 P 的利用率, 即通过耗用较少的 P 产生尽可能多的生物量, 或由衰老组织向生长组织再分配 P 素, 也是植物适应 P 胁迫的重要机制。Smith 等^[26]证实低 P 胁迫导致小麦和长穗偃麦附加系叶片与根系组织内 APase 酶带加强或新酶带的产生, 增强了 PO_4^{3-} 在体内的流动性和利用, 有部分 P 会快速从老叶转运到新叶和新根, 甚至可以将根系衰老部分的 P 运出以供新生根的生长所需。庞欣等^[27]也发现缺 P 水培后黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.) 新生叶和根系中的吸 P 量明显增加, 老叶中的 P 通过韧皮部运向新生叶, 使新生叶中 P 的浓度比老叶高 47%。此外, 缺 P 条件下碱性磷酸酶和酸性磷酸酶的诱导, 使植物能够加快体内 P 的重复利用。进一步分根处理表明, 不供 P 根系的酸性磷酸酶活性显著高于供 P 根系, 该酶活性与根系的含 P 量显著相关, 而与地上部的 P 营养状况关系不大^[28]。Fox^[29]研究了湿地松(*P. elliottii* Englem.) 根际磷酸酶与有机 P 的转化关系, 认为根际磷酸酶的增加提高了 P 的有效性。

3 林木 P 效率遗传学研究

有关植物营养利用效率(NUE)的遗传学研究较少。Li 等^[30]发现火炬松(*P. taeda* Linn.) 苗木 N 利用效率在家系间差异显著, 受中等至强度遗传控制。Jonsson 等^[31]发现欧洲赤松(*P. sylvestris* Linn.) 在不同 N 水平上地上生物量和 N 生产力受适度的遗传控制, 两者遗传力分别在 0.22~0.43 和 0.24~0.47 之间。从基因作用模式来看, 植物 P 利用效率性状具有数量遗传的性质, 受加性基因作用、由微效多基因控制^[5]。这些微效基因包括决定根系形态、合成和控制磷酸酶活性以及控制体内利用 P 的基因等。P 高效基因型的遗传学实质是在低 P 胁迫下, 诱发某些“沉默”基因表达, 导致其在形态、构造或生理生化上发生适应性改变^[32]。来自小麦的研究表明, “中国春”某缺四体的 1A、4A 和 7A 染色体与耐低 P 胁迫特性关系最密切, 1B、4B、7B、3A 和 6D 染色体则携带抑制该特性的基因^[33]。黑麦(*Secale cereale* Linn.) 的 1R 和 7R 染色体携带促进 P 效率的基因, 5R 携带强烈抑制效应的基因, 而且, 缺 P 胁迫是酸性磷酸酯酶基因表达的诱导因子^[34, 35]。

4 耐低 P 的种质资源筛选和新品种培育

耐低 P 植物基因型在贫 P 土壤上能正常生长, 而 P 高效基因型对施用 P 肥增效显著, 筛选和利用这两类基因型对于当今作物生产和人工林发展意义重大, 为世界各国植物育种学家和农林业生产者所重视。我国在这方面起步虽较迟, 但在小麦、水稻、甘蔗、菜豆(*Phaseolus vulgaris* Linn.)、花生(*Arachis hypogaea* Linn.)、大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.) 等作物耐低 P 种质筛选和育种方面已取得了许多重要成就, 其中中科院遗传所李振声领导的小麦耐低 P 遗传研究小组和华南农业大学严小龙领导的菜豆等耐低 P 育种研究小组最著名。李继云等^[36]经过多年试验, 从 2 000 份冬小麦品种中筛选出一批 P 效率不同的品种。潘国君等^[37]对 308 份粳

稻材料进行耐低 P 鉴定, 筛选出了耐低 P 早粳品种 23 份并在缺 P 土壤上推广。研究发现, 控制小麦耐低 P 特性的基因多分布在野生性较强的古老材料中, 含有异源基因的品种对土壤潜在 P 的利用能力较强, 可将野生近缘物种的染色体导入普通小麦改良其耐低 P 特性^[38]。如长穗偃麦草(*Elytrigia elongata* (Host) Nevski) 的 2E、3E、4E 和 6E 染色体代换普通小麦中国春而形成的异代换系大多比背景亲本表现出良好的耐低 P 特性^[33]。严小龙等^[3,7] 研究发现, 来自 AN 基因库的菜豆大粒种子基因型对低 P 有较好的忍耐性, 认为这是由于“起爆效应”和“大液泡效应”, 在低 P 条件下其营养生长和种子产量均优于来自 MA 基因库的中、小粒种子基因型, 然而因其产量潜力较低难以被直接利用^[3,7]。

快速有效鉴别技术体系的建立对于筛选耐低 P 能力种质资源具有重要意义。目前有效的筛选指标主要有根系形态特征、根系分泌物变化、离子吸收动力学参数(K_m 、 I_{max} 和 C_{min})、产量和收获指数等。如杨茂等^[39] 以株高、分枝数、主根长等为筛选指标将柱花草划分为野生型、栽培型和 P 高效型 3 种类型。何文寿等^[40] 以子粒产量、相对产量、施肥增产量和相对生物量等把小麦划分为耐低肥的高、中、低效 3 类基因型。李继云等^[36] 以相对产量作为筛选小麦的指标, 将相对产量大于 90% 的品种划为 P 高效型, 相对产量小于 80% 的品种划为 P 低效型。此外, 基于 QTLs 定位的分子标记辅助选择育种也已在植物营养高效品种选育中应用。如方萍等^[41] 定位苗期水稻根系对铵态 N 和硝态 N 的吸收能力及 N 素生理利用率的数量性状座位并分析其基因效应, 揭示水稻 N 素营养特性的遗传控制规律。Reiter^[42] 以 RFLP 标记玉米基因组耐低 P 的基因, 发现与耐低 P 特性有关的 6 个标记位点分别位于 4 条染色体上, 这几个 QTLs 对根系和地上部均有作用。

5 展 望

因当今资源与环境问题, 要求以最少投入获得最大产出, 以实现农林业的可持续发展。有效利用土壤营养元素的植物育种, 也即通过捕获作物和林木 NUE 性状上的遗传差异则是实现这一目标的最重要途径之一。近 20 a 来耐低 P 作物品种选育已成为作物育种的主要内容之一, 耐低 P 胁迫适应机制和 P 效率遗传学等基础研究受到广泛重视。然而相对于作物, 林木营养遗传学研究刚起步, 现有林木育种方案都未曾考虑如何有效利用土壤潜在的 P 库, 育成的林木品种难以在不断衰退和肥力较低的林地上速生丰产, 因此如何依靠林木遗传潜力及与环境的整合, 筛选耐低 P 和 P 高效种质资源和培育新品种, 而不是单凭诸如施肥等人工措施达到优质、高产, 更具重大的现实意义。本研究小组已开展马尾松耐低 P 适应机制和 P 效率遗传学研究, 主要通过盆栽试验, 从根分泌物的数量、种类、APase 活性、P 吸收动力学参数、根形态建成和干物质分配模式等阐明马尾松不同生态型对难溶性 P 的活化、有效吸收和利用等适应机制, 明确 P 效率的遗传控制基础, 建立 P 营养高效基因型的确认系统, 为培育和筛选有效利用土壤有限营养资源的优良基因型提供理论基础。基于作物和林木在该领域已有的研究成果, 作者认为必须加强我国主要造林树种以 P 效率为主的 NUE 遗传改良, 重点就(1) 林木耐低 P 的遗传/生理生态适应机制;(2) 主要林木的 P 效率种内遗传分化和变异式样;(3) 林木 P 效率的遗传模式及其控制;(4) 耐低 P 和 P 高效林木种质资源筛选和特异性指标研究;(5) 林木 P 效率的分子育种;(6) 林木施肥效应的遗传控制机理;(7) 基因型与水、肥、光、温、菌根等因子的藕合以提高林木的 P 效率和施肥效果等 7 个方面开展深入系统研究, 以培育能有效利用土壤营

养元素的林木新品种, 也为人工林的持续高产经营提供新的理论、途径和方法, 推进低投入、高产、无污染的可持续发展。

参考文献:

- [1] 杨文治, 余存祖. 黄土高原区域治理与评价[M]. 北京: 科学出版社, 1992. 115
- [2] 刘建中, 李振声, 李继云. 利用植物自身潜力提高土壤中P的生物有效性[J]. 生态农业研究, 1994, 2(1): 16-23
- [3] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997. 44-51
- [4] Nambiar E K S. Increasing forest productivity through genetic improvement of nutritional characteristics[A]. Forest potentials. Productivity and value[C]. Symposium, Tacoma, Washington, Aug. 20-24, 1984
- [5] 王庆仁, 李继云, 李振声. 高效利用土壤磷素的植物营养学研究[J]. 生态学报, 1999, 19(3): 417-421
- [6] 沈宏, 施卫明, 忘校常, 等. 不同作物对低磷胁迫的适应机理研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(2): 172-177
- [7] 严小龙. 热带土壤中菜豆种质带低磷特性的评价[J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(1): 30-37
- [8] 杨茂, 严小龙. 柱花草在酸性红壤中磷吸收效率及其形态和生理生化特性初探[J]. 草地学报, 1998, 6(3): 213-220
- [9] Driessche R van den, El Kassaby Y A. Response of Douglas fir families to nitrogen and phosphorus levels in the nursery. [A]. In: Proceedings 10th North American Forest Biology Workshop, Physiology and Genetics of Reforestation[C]. Vancouver, British Columbia, 1988. 85-92
- [10] Simon M, Zsuffa L, Burgess D. Variation in N, P and K status and N efficiency in some North American willows[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20(12): 1888-1893
- [11] Theodrou C, Bowen G D. Root morphology, growth and uptake of phosphorus and nitrogen of *Pinus radiata* families in different soils [J]. Forest Ecology and Management, 1993, 56(1-4): 43-56
- [12] 张焕朝, 徐成凯, 王改萍, 等. 杨树无性系的磷营养效率差异[J]. 南京林业大学学报, 2001, 25(2): 14-18
- [13] 周志春, 吴吉富, 兰永兆, 等. 马尾松优良种源树高生长对不同磷投入水平的反应[J]. 林业科学研究, 2000, 13(6): 667-672
- [14] 刘国栋, 李继云, 李振声. 植物高效利用土壤磷营养的化学机理[J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(3-4): 72-78
- [15] 李玉京, 刘建中, 李滨, 等. 高等植物对磷饥饿自我拯救的分子生物学机制[J]. 生物技术通报, 1999, 3: 1-7
- [16] Gillette A R, Pope P E. Rhizosphere acidification increases phosphorus recovery of locust II. Model predictions and measured recovery [J]. Soil Sci Amer J, 1991, 54: 537-541
- [17] 徐秋芳. 马尾松根际土壤化学性质分析[J]. 浙江林学院报, 1998, 15(2): 122-126
- [18] 张彦东, 白尚斌, 王政权, 等. 落叶松根际土壤磷的有效性研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(1): 31-34
- [19] 黄志刚. 不同施磷量对油菜根系形态和磷吸收的影响[J]. 广西农学院学报, 2000, 3: 27-29
- [20] 张彦东, 白尚斌, 刘雪峰, 等. 磷胁迫条件下落叶松幼苗对难溶性磷的利用[J]. 应用生态学报, 2000, 11(5): 668-670
- [21] 万美亮, 邝炎华. 不同基因型甘蔗磷素吸收动力学特征研究初报[J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(2): 125-126
- [22] 刘国栋, 李继云, 李振声. 低磷胁迫下小麦根系反应的基因型差异[J]. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(3): 212-218
- [23] Li X L, George E, Marschner H. Phosphorus depletion and pH decrease at the root soil and hyphae soil interfaces of VA mycorrhizal white clover fertilized with ammonium[J]. J New Phytol, 1991, 119: 397-404
- [24] 刘建玲, 张福锁, 廖文华. 不同品种小麦根际磷转化及VA菌根对小麦根际磷转化的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(1): 23-30
- [25] 冯固, 杨茂秋, 白灯莎. ³²P示踪研究石灰性土壤中磷素的形态及有效性的变化[J]. 土壤学报, 1996, 33(3): 301-306
- [26] Smith F W, Jackson W A, van den Berg P J. Internal phosphorus flows during development of phosphorus stress[J]. Australian J Plant Physiology, 1990, 17: 451-464
- [27] 庞欣, 李春俭, 张福锁. 缺磷胁迫对黄瓜体内磷运输及再分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 1999, 5(2): 137-143
- [28] 庞欣, 张福锁, 李春俭. 部分根系供磷对黄瓜根系和幼苗生长及根系酸性磷酸酶活性影响[J]. 植物生理学报, 2000, 26(2): 153-158
- [29] Fox T R. Rhizosphere phosphorus activity and phosphatase hydrolyzable organic phosphorus in two forested spodosols[J]. Soil Biol

Biochem, 1991, 24(6): 579-583

- [30] Li B, Mckeand S E, Allen H L. Genetic variation in nitrogen use efficiency of loblolly pine seedlings[J]. Forest Science, 1991, 37(2): 613~626
- [31] Jonsson A, Domling I, Eriksson G, et al. GCA variance components in 36 *Pinus sylvestris* L. full sib families cultivated at five nutrient levels in a growth chamber[J]. Forest Science, 1992, 38(3): 575~593
- [32] 孔令旗, 李振声, 李继云. 植物磷营养效率的基因型差异及其遗传控制[J]. 遗传, 1996, 18(增刊): 6-10
- [33] 李玉京, 刘建中, 李滨, 等. 普通小麦基因组中耐低磷胁迫特性的染色体控制[J]. 遗传学报, 1999, 26(5): 529-538
- [34] 刘建中, 李滨, 李继云, 等. 黑麦染色体组有效利用土壤潜在磷基因的遗传分析[J]. 遗传学报, 1997, 24(6): 519-523
- [35] 刘建中, 李玉京, 李滨, 等. 黑麦基因组中不同染色体在缺磷胁迫下对普通小麦根系分泌酸性 P 酸酯酶(AcPh)遗传效应的研究[J]. 遗传学报, 2000, 27(1): 39-43
- [36] 李继云, 孙建华, 刘全友, 等. 小麦高效利用土壤磷种质的筛选及其在育种上的应用[A]. 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良性循环》论文集[C], 1997-1998
- [37] 潘国君, 张淑华, 刘乃生, 等. 寒地粳稻耐低磷品种鉴定研究[J]. 作物品种资源, 1999, (3): 37-40
- [38] 刘建中, 李玉京, 李滨, 等. 不同生产时期小麦品种有效利用土壤潜在磷特性的鉴定[J]. 作物学报, 1999, 25(5): 560-564
- [39] 杨茂, 严小龙. 酸性红壤区柱花草磷效率基因型差异[J]. 草地学报, 1999, 7(2): 113-120
- [40] 何文寿, 康建宏, 储燕宁, 等. 春小麦 NPK 营养效率的基因型差异研究 II. NPK 养分效率的基因型比较与筛选[J]. 宁夏农学院学报, 1998, 19(4): 1-6
- [41] 方萍, 陶勤南, 吴平. 水稻吸氮能力与氮肥利用率的 QTLs 及其基因效率分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, (2): 159-165
- [42] Reiter R S. Genetics analysis of tolerance to low phosphorus stress in maize using RFLPs[J]. Theor Appl Genet, 1991, 82: 561-568

Research Advance on Adaptation Mechanism of Forest Tree to Low-phosphorus Stress and Genetics of Phosphorus Efficiency

XIE Yu-rong, ZHOU Zhi-chun

(Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: Phosphorus is rich in the soil but its available P scarce. It is very important to develop special tree genotypes to exploit the phosphorus in the soil efficiently. This paper reviewed the research on nutrition genetics and its genetic improvement of forest tree, including genotype differences of exploiting soil phosphorus, mechanism of adaptation to low-phosphorus stress, genetic control of phosphorus efficiency, screen and selection of germplasm for low-phosphorus tolerance. In view of the current resource and environment problem, the authors suggest that phosphorus efficiency should be considered as an important breeding objective. It is necessary to conduct genetic improvement of nutrition utilization efficiency (NUE) of main forest trees to realize the sustainable development of plantation with low supply and high output.

Key words: forest tree; low-phosphorus stress; mechanism of adaptation; genetics