

DOI: 10.19462/j.cnki.zgzy.20241226001

小麦品种天宁 38 号的磷高效分子标记鉴定

王金凤^{1,2} 师焕婷² 乔纪霞³ 王翔² 娄闯² 王鹏飞² 康国章^{1,2}(¹ 神农种业实验室, 河南郑州 450046; ² 河南农业大学农学院 / 国家小麦工程技术研究中心, 郑州 450046;³ 河南省天宁种业有限公司, 新乡 453003)

摘要:我国小麦当季磷肥利用效率仅 19%, 是限制绿色安全生产的关键问题, 筛选与培育磷高效小麦品种是关键出路。前期研究发现, 高亲和磷转运蛋白 TaPHT1;9 和 TaPHT1;6 在作物磷素吸收利用过程中发挥着重要功能, 因此开发了可用于筛选 TaPHT1;9-4B 和 TaPHT1;6-5B 基因优异等位变异位点的分子标记 CAPS-799 和 dCAPS-571。天宁 38 号是一个推广面积较大的小麦品种, 2024 年被列为河南主推品种, 该品种含有上述 2 个分子标记, 鉴于此进行了连续 2 年田间验证试验。结果发现, 在低磷环境下天宁 38 号仍然具备较高的磷素积累量和籽粒产量, 较对照周麦 18 平均提高 40.37% 和 45.17%, 表明该品种是一个磷高效小麦品种, 可应用于小麦养分高效生产。

关键词:小麦; 天宁 38 号; 分子标记; 磷高效

Molecular Identification on the Phosphorus Efficiency of Wheat Variety Tianning No. 38

WANG Jinfeng^{1,2}, SHI Huanting², QIAO Jixia³, WANG Xiang²,
LOU Chuang², WANG Pengfei², KANG Guozhang^{1,2}

(¹ Shennong Seed Industry Laboratory, Zhengzhou 450046; ² College of Agronomy/National Engineering Research Center for Wheat, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046; ³ Henan Tianning Seed Industry Co., Ltd., Xinxiang 453003, Henan)

磷(P, Phosphorus)是核酸、磷脂、ATP等重要化合物的组分,作为三大营养元素之一,在作物光合作用、呼吸作用等生长发育进程中起着重要作用,影响着作物的产量与品质^[1]。土壤中的磷以有机磷和无机磷的形式存在,其中无机磷酸盐(PO_4^{3-} , H_2PO_4^- 和 HPO_4^{2-} , Pi)是作物吸收磷的主要来源。虽然土壤中磷资源丰富,但无机磷酸盐容易与金属离子结合形成螯合物,其流动性和有效性较差,难以被作物直接吸收利用^[2]。为实现作物产量的增加,磷肥被大量施用,然而只有 10%~20% 的磷肥可以被作物吸收,大量的磷肥因淋失、径流、侵蚀和固定化而流

失,导致环境污染和投入成本增加^[3]。另外,磷矿还是不可再生资源,面临着资源耗尽的风险^[4]。因此,挖掘磷高效基因、选育磷高效小麦品种至关重要。

磷转运蛋白(PHTs)在作物磷素吸收、转运与再分配过程中发挥着重要作用,它包含 PHT1、PHT2、PHT3 和 PHT4 亚家族。PHT2s、PHT3s 和 PHT4s 分别定位于叶绿体、线粒体和高尔基体,介导了细胞器内磷的转运,其绝大多数成员属于低亲和磷转运蛋白;而 PHT1s 亚家族成员最多,主要定位于细胞膜,负责根系从外界吸收转运 Pi,绝大多数成员属于高亲和磷转运蛋白^[5]。PHT1s 受 Pi 缺乏诱导表达,主要负责从低 Pi 环境下吸收低浓度 Pi,由于绝大多数土壤中 Pi 浓度较低,难以满足作物生长发育的需求,属于低 Pi 胁迫环境,故 PHT1s 在作物磷吸收转运中发挥了关键作用^[6]。目前在小麦

基金项目: 神农种业实验室一流课题项目(SN01-2022-01);中国博士后科学基金(2023M731006);河南省研究生联合培养基地项目(YJS2024JD18)

通信作者: 康国章, 王鹏飞

中已鉴定出 14 个 PHT1 家族蛋白成员 TaPHT1;1~TaPHT1;14^[7],然而只有 TaPHT1;4 和 TaPHT1;10 已进行了功能验证^[8-9]。本团队前期通过同位素标记相对定量蛋白组学(iTRAQ, isobaric tagging for relative and absolute quantification)技术与平行反应监测(PRM, Parallel reaction monitoring)靶向蛋白定量技术鉴定到一个高亲和磷转运蛋白 TaPHT1;9,并通过酵母试验、基因编辑技术、转基因过表达技术在水培与土培环境下充分验证了其在磷肥吸收与利用中发挥的重要作用^[10-11]。另外,还发现在低磷环境下 TaPHT1;6 的转录水平与蛋白表达丰度均显著上调,且通过缺磷酵母突变体异位表达试验验证其具有吸收磷的功能^[12]。基于 TaPHT1;9-4B 和 TaPHT1;6-5B 基因序列在小麦品种间的等位变异,分别开发了 2 个分子标记 CAPS-799(专利号:ZL202110539032.9)和 dCAPS-571(专利申请号:CN202410294852.X),可用于鉴定磷高效小麦品种^[12-13]。

天宁 38 号是河南省天宁种业有限公司以西农 979/众麦 2 号//郑麦 9405 为杂交组合选育出来的弱春偏冬性小麦品种,审定编号:豫审麦 20200056。该品种具有低秆抗倒、早熟、抗病、多穗高产等特点,目前已被江苏、安徽、湖北、陕西 4 省引种,2024 年被列入河南省农业主导品种^[14-15]。本文利用分子标记 CAPS-799、dCAPS-571 对天宁 38 号进行了分子鉴定,并进行了 2 年田间试验验证,旨在评价该品种是否属于磷高效小麦品种,为该品种大面积应用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料 参试品种天宁 38 号(西农 979/众麦 2 号//郑麦 9405),为河南省天宁种业有限公司选育的小麦品种。对照品种为周麦 18,该品种由河南省周口市农业科学院选育,综合抗病性与抗倒伏能力强,曾被用作国家黄淮南片麦区与河南省小麦新品种审定的对照品种。

1.2 分子标记鉴定 本团队前期研究发现 TaPHT1;9 和 TaPHT1;6 是 2 个重要的高亲和磷转运蛋白基因,并辨析了其在小麦品种间的等位变异位点,其中 TaPHT1;9-4B 在小麦品种间可分为 Hap1~Hap4 等 4 个单倍型,TaPHT1;6-5B 可分为 Hap1~Hap3 等 3 个单倍型,均以 Hap3 为磷高效优异单倍型,进一步

开发了分别鉴定 2 个基因 Hap3 的分子标记 CAPS-799 和 dCAPS-571。

用 CTAB 法提取天宁 38 号和周麦 18 的 DNA,以 2 个品种的 DNA 为模板,使用 TaPHT1;9-4B 启动子特异性扩增引物 TaPHT1;9-4B-Pro-F/R 扩增 2 个品种的启动子序列(引物序列见表 1)。以 2 个品种的启动子纯化产物为模板,用分子标记引物 TaPHT1;9-4B-CAPS-F/R 扩增对应的启动子区域,得到清晰明亮的目标条带后进行纯化回收,用 Fnu4H I 进行酶切,将酶切产物用 2.5% 凝胶进行电泳鉴定。若产生 2 条扩增片段(457bp 和 246bp),则为 Hap1、Hap2 或 Hap4 小麦品种,若只有单一扩增条带(703bp),则为 TaPHT1;9-4B-Hap3 小麦品种^[10]。TaPHT1;6-5B 分子标记鉴定方法与 TaPHT1;9-4B 一致,启动子扩增引物为 TaPHT1;6-5B-Pro-F/R,分子标记引物为 TaPHT1;6-5B-dCAPS-F/R,使用内切酶为 BstB I,酶切后若产生 2 条扩增片段(95bp 和 21bp),则为 Hap1 或 Hap2 小麦品种,若产生 1 条 116bp 的扩增条带,则为 TaPHT1;6-5B-Hap3 小麦品种^[12]。

表 1 引物序列

引物名称	引物序列(5'-3')	扩增片段(bp)
TaPHT1;6-5B-Pro	F:GTCTCATGGGAGCTCCTATGC R:ATGACGGAACCGGGGGTGGAG	2630
TaPHT1;9-4B-Pro	F:TCCCGCCGAGAATGTTTAA R:CGTCTTGGCAACGTCCAGTG	1607
TaPHT1;6-5B-dCAPS	F:CCATGCATGCGATGCGAGTTTCGA R:GGAAACCAATGAAGGCTC	116
TaPHT1;9-4B-CAPS	F:GCTATTTGTA CTGAGCGTTGT R:TGGCATGGCAGGAAGAAGGT	703

1.3 田间试验 2 年田间试验在河南省新乡市原阳县河南农业大学科教园区试验田进行,低磷试验地已进行连续 4 年的不施磷肥(P0:氮肥 240kg/hm²,磷肥 0kg/hm²,钾肥 90kg/hm²;该处理作物生长发育吸收的 Pi 主要来自于土壤中 Pi)和正常施用磷肥(P120:氮肥 240kg/hm²,磷肥 120kg/hm²,钾肥 90kg/hm²;该处理作物生长发育吸收的 Pi 主要来自于土壤中 Pi 和外施 Pi)处理,二者除施磷和不施磷差异外,氮肥和钾肥施用量均相同。4 年后,P0 处理 0~20cm 土壤中有效磷含量为 9.14mg/kg,只有 P120 处理有效

磷含量(24.34mg/kg)的37.55%,故P0处理土壤已达低磷胁迫条件^[12-13]。

2022年度(2021年10月至2022年6月)和2023年度(2022年10月至2023年6月)2个小麦生长季节,将天宁38号和周麦18种植在上述P0和P120环境下。每个品种种植小区长4.5m、宽0.8m,株距3.0cm,播种4行,3次重复。氮肥于播种前施用50%,拔节期追施剩余50%,磷肥和钾肥在播种前全部基施。其余田间管理措施同常规高产试验田。

1.4 测定指标与方法 分别于开花期和成熟期对天宁38号和周麦18进行田间取样,选择长势均匀的3株剪掉根部,保留地上部,成熟期将地上部分为籽粒和营养器官两部分。105℃杀青30min,80℃烘干至恒重后称量地上部营养器官和籽粒干重,用粉碎机磨碎备用,磷含量的测定采用钼锑抗吸光度法^[16]。

作物磷效率由磷素吸收效率(PAE,P acquisition efficiency)和磷素利用效率(PUE,P utilization efficiency)组成。磷素吸收效率(磷素积累量)反映了根系吸收磷素并向地上器官转运的能力。磷素利用效率表示每单位磷素产生可收获籽粒产量的效率,反映了作物体内重新分配、利用磷产生籽粒产量的能力。上述指标计算公式参照Veneklaas等^[17]的方法:磷素积累量(g)=磷含量(%)×干重(g);磷素利用效率(g/g)=籽粒产量(g)/成熟期磷素积累量(g)。

1.5 试验数据统计分析 采用Microsoft excel 2019和SPSS 22.0进行数据统计与分析(独立样本t检验),图表绘制使用Origin 2021软件。

2 结果与分析

2.1 分子标记鉴定 用*TaPHT1;9-4B*的分子标记CAPS-799引物对天宁38号和周麦18的启动子进行扩增,发现天宁38号扩增片段经*Fnu4H I*酶切后,

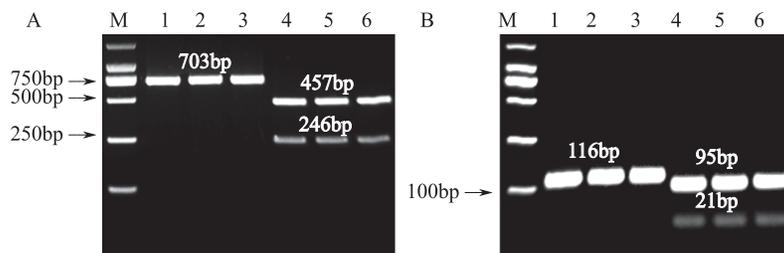
产生1条703bp片段,属于*TaPHT1;9-4B*优异单倍型小麦品种(*TaPHT1;9-4B-Hap3*),而周麦18扩增片段经酶切后,产生2条片段(457bp和246bp),属非优异单倍型品种(*TaPHT1;9-4B-Non-Hap3*)(图1A)。

类似地,用*TaPHT1;6-5B*分子标记dCAPS-571引物对上述2个品种的启动子进行扩增,发现天宁38号扩增片段经*BstB I*酶切后形成1条116bp片段,属于*TaPHT1;6-5B*优异单倍型小麦品种(*TaPHT1;6-5B-Hap3*),而周麦18扩增片段经酶切后,产生2条片段(95bp和21bp),属于非优异单倍型品种(*TaPHT1;6-5B-Non-Hap3*)(图1B)。

上述结果表明,天宁38号品种内含有2个高亲和磷转运蛋白基因*TaPHT1;9-4B*和*TaPHT1;6-5B*序列的磷高效优异等位变异位点,推测其为磷高效小麦品种。

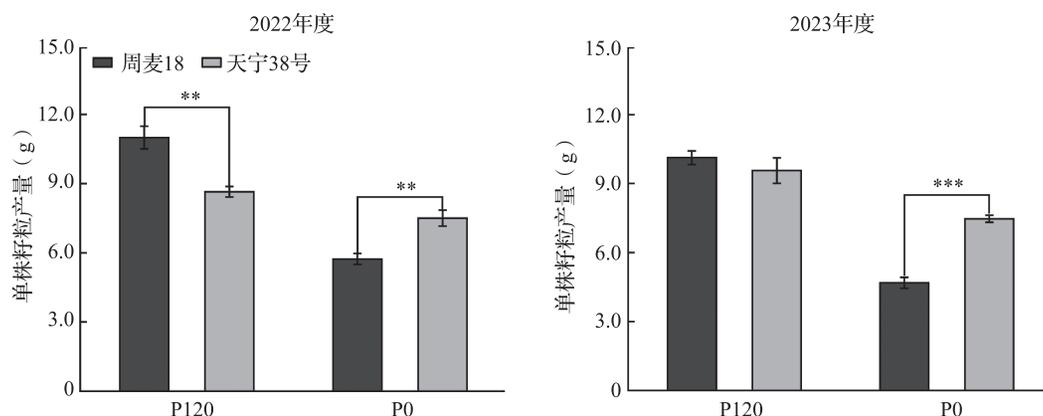
2.2 单株籽粒产量 为验证上述分子检测结果,本研究测定了2个年度天宁38号和周麦18在P0和P120处理下籽粒产量及产量变幅(图2)。结果发现,在P120环境下,2022年度天宁38号的籽粒产量极显著低于周麦18,2023年度略低于周麦18,但差异不显著;在P0环境下,2个年度试验中,天宁38号籽粒产量均极显著高于周麦18,分别提高了30.83%和59.50%。与充分供磷相比,2个年度天宁38号品种单株籽粒产量平均降幅为17.58%,显著低于周麦18(平均降幅50.81%),表明天宁38号更适应低磷胁迫条件。

2.3 磷效率鉴定 进一步对2个小麦品种的磷素积累量和磷素利用效率进行评价(图3)。结果发现,在P120条件下,天宁38号2个年度磷素积累量均低于周麦18,但差异不显著,表明在充分供磷条件下,天宁38号的磷吸收能力与周麦18相差不



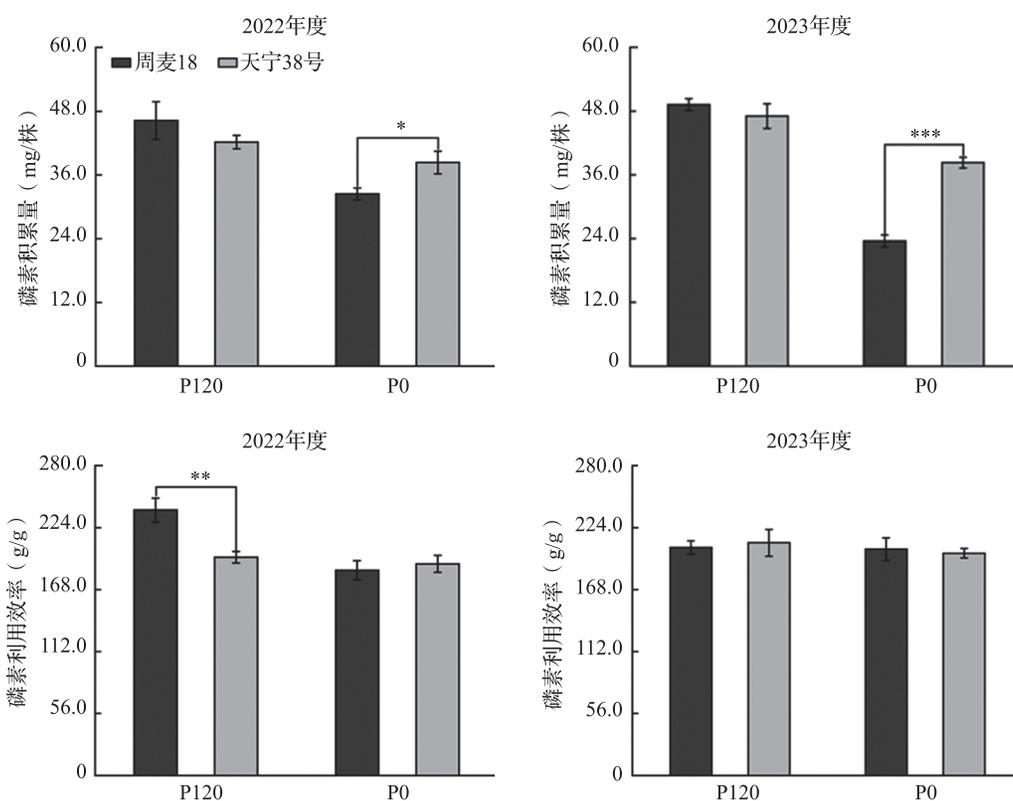
A和B分别为*TaPHT1;9-4B*和*TaPHT1;6-5B*的分子标记酶切鉴定图;第1~3泳道为天宁38号小麦品种的酶切鉴定结果;第4~6泳道为周麦18的酶切鉴定结果;M为Marker

图1 分子标记电泳鉴定图



P120 和 P0 施磷量分别为 120kg/hm² 和 0kg/hm², **、*** 分别表示在 0.01、0.001 水平上存在极显著差异,下同

图2 不同施磷条件下天宁38号的单株籽粒产量



*表示在 0.05 水平上存在显著差异

图3 不同施磷条件下天宁38号的磷效率

大。在 P0 条件下,天宁 38 号 2 个年度磷素积累量均显著或极显著高于周麦 18,分别提高了 18.22% 和 62.52%,表明在低磷条件下,天宁 38 号具有更强的磷吸收能力。2 个品种的磷素利用效率在 2 个试验年度结果不稳定,在 P120 条件下 2022 年度周麦 18 的磷素利用效率极显著高于天宁 38 号,2023 年度周麦 18 的磷素利用效率略低于天宁 38 号,但差异不显著;在 P0 环境下,2022 年度天宁 38 号高于

周麦 18,2023 年度天宁 38 号略低于周麦 18,2 个年度试验结果发现磷素利用效率在品种间不存在显著差异。

3 讨论与结论

分子设计育种技术能快速、精准、高效地培育出作物新品种,在现代育种中占据着越来越重要的地位,其中具有实际应用价值的分子标记的开发是重要环节。由于吸收养分的根系取样难度

大、磷含量测定方法复杂繁琐,磷吸收转运影响因素众多等,作物磷高效性状的基因克隆仍较为缓慢^[18]。普通小麦由于基因组大(15.8Gb)、异源六倍体(AABBDD)、重复序列高(85%)等复杂的基因组特性^[19],造成了小麦磷高效基因克隆与分子标记开发研究进展更加缓慢,明显落后于其他主要粮食作物(水稻和玉米)^[17,20-21]。

磷效率包含磷素吸收效率(磷素积累量)和磷素利用效率2个部分。天宁38号经TaPHT1;9-4B-CAPS-799和TaPHT1;6-5B-dCAPS-571分子标记鉴定后,发现均含有2个基因的磷高效等位变异位点(*Hap3*)。连续2年低磷(P0)田间试验结果表明,天宁38号磷素积累量显著高于对照品种周麦18(*Non-Hap3*),表明天宁38号确实属于磷高效小麦品种。但同时发现,2个品种间磷素利用能力差异不显著,表明2个基因的磷高效优异等位变异位点主要提高了磷素吸收效率,而对磷利用效率影响较小,这与前期研究结果基本一致^[13]。另外,在充分供磷条件下(P120),天宁38号磷素积累量、籽粒产量与周麦18差异不显著或显著降低,可能与TaPHT1;9-4B和TaPHT1;6-5B均属于高亲和磷转运蛋白,主要在低磷条件下发挥功能有关^[10-12]。在P0条件下,天宁38号磷素积累量提升幅度(40.37%)大于前期研究中单一的TaPHT1;9-4B或TaPHT1;6-5B磷高效单倍型品种(小于33.80%)^[13],表明天宁38号的磷高效可能是TaPHT1;9-4B和TaPHT1;6-5B优异等位变异共同作用的结果。

综上所述,天宁38号基因组上存在高亲和磷转运蛋白TaPHT1;9-4B和TaPHT1;6-5B的优异等位变异位点,属于磷高效小麦品种,该品种的大面积推广应用可进一步减少磷肥投入,加快小麦绿色生产进程。

参考文献

[1] Qiu H B, Mei X P, Liu C X, Wang J G, Wang G Q, Wang X, Liu Z, Cai Y L. Fine mapping of quantitative trait loci for acid phosphatase activity in maize leaf under low phosphorus stress. *Molecular Breeding*, 2013, 32 (3): 629-639

[2] Gu M, Chen A Q, Sun S B, Xu G H. Complex regulation of plant phosphate transporters and the gap between molecular mechanisms and practical application: What is missing?. *Molecular Plant*, 2016, 9

(3): 396-416

[3] Ashley K, Cordell D, Mavinic D. A brief history of phosphorus: from the philosopher's stone to nutrient recovery and reuse. *Chemosphere*, 2011, 84 (6): 737-746

[4] 冯媛媛, 申艳, 徐明岗, 田应兵, 仁凤铃, 段英华. 施磷量与小麦产量的关系及其对土壤、气候因素的响应. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25 (4): 683-691

[5] Raghothama K G, Karthikeyan A S. Phosphate acquisition. *Plant and Soil*, 2005, 274: 37-49

[6] Nussaume L, Kanno S, Javot H, Marin E, Pochon N, Ayadi A, Nakanishi T M, Thibaud M C. Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Frontiers in Plant Science*, 2011, 2: 83

[7] Grün A, Buchner P, Broadley M R, Hawkesford M J. Identification and expression profiling of Pht1 phosphate transporters in wheat in controlled environments and in the field. *Plant Biology*, 2018, 20 (2): 374-389

[8] Liu X M, Zhao X L, Zhang L J, Lu W J, Li X J, Xiao K. *TaPht1;4*, a high affinity phosphate transporter gene in wheat (*Triticum aestivum*), plays an important role in plant phosphate acquisition under phosphorus deprivation. *Functional Plant Biology*, 2013, 40 (4): 329-341

[9] Guo C J, Guo L, Li X J, Gu J T, Zhao M, Duan W W, Ma C Y, Lu W J, Xiao K. *TaPT2*, a high-affinity phosphate transporter gene in wheat (*Triticum aestivum* L.), is crucial in plant Pi uptake under phosphorus deprivation. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36 (6): 1373-1384

[10] Wang P F, Li G Z, Li G W, Yuan S S, Wang C Y, Xie Y X, Guo T C, Kang G Z, Wang D W. TaPHT1;9-4B and its transcriptional regulator TaMYB4-7D contribute to phosphate uptake and plant growth in bread wheat. *New Phytologist*, 2021, 231 (5): 1968-1983

[11] Chen Z D, Wang J F, Dong D Q, Lou C, Zhang Y, Wang Y X, Yu B, Wang P F, Kang G Z. Comparative analysis of TaPHT1;9 function using CRISPR-edited mutants, ectopic transgenic plants and their wild types under soil conditions. *Plant and Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06855-9>

[12] Shi H T, Lou C, Wang J F, Dong D Q, Yang L F, Li G Z, Tian Z Q, Han Q X, Wang P F, Kan G Z. Identification of P-efficient elite allele of the *TaPHT1;6* gene and development of its functional marker in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Integrative Agriculture*. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2024.09.009>

[13] Wang J F, Chen Z D, Shi H T, Lou C, Fu K X, Wang Y X, Yu B, Guo T C, Wang Y H, Wang P F, Kang G Z. Pi-efficient wheat cultivars screened by using both functional marker CAPS-799 and field experiment. *Field Crops Research*, 2025, 321: 109688

[14] 朱素梅, 李宏壮, 张红, 乔占新. 小麦品种天宁38号及高产栽培技术. *中国种业*, 2020 (7): 69-70

[15] 河南省农业农村厅科技教育处. 河南省农业农村厅关于发布推介2024年农业主导品种主推技术的通知. (2024-03-15) [2024-12-26]. <https://nynct.henan.gov.cn/2024/03-15/2962170.html>

表5 产量与产量相关性状通径分析

试验类别	性状	胁迫区直接通径系数		
		3级	4级	5级
早肥组	X1	-0.090	0.092	0.153
	X2	0.450	0.515	0.756
	X3	0.042	0.330	0.200
	X4	0.011	0.118	0.096
早薄组	X1	-0.111	0.186	
	X2	0.574	0.070	
	X3	0.095	0.397	
	X4	-0.249	0.296	

X1为有效穗数,X2为穗粒数,X3为千粒重,X4为株高

3 讨论与结论

抗旱指数可以兼顾品种的抗旱性和丰产性,是较为全面的抗旱性评价指标^[8]。干旱胁迫条件下,早肥组产量相关性状有效穗数、穗粒数、株高在抗旱级别间表现出显著差异,且随抗旱级别降低,性状数据有降低趋势;早薄组产量相关性状穗粒数、千粒重、株高随抗旱级别降低,性状数据有显著降低。非胁迫条件下,早肥组产量相关性状无显著差异,早薄组仅有效穗数在不同抗旱级别间差异显著。表明不同抗旱级别产量相关性状在胁迫区表现出的差异较非胁迫区明显。

本研究通过多年黄淮旱地参试品种胁迫区和非胁迫区抗旱鉴定数据验证了抗旱指数与产量性状的关系,尤其是高抗旱级别品种穗粒数对产量影响显著。这与李超^[9]对黄土高原旱地小麦研究提出在田块尺度上产量增加主要来源于穗数和穗粒数的增加的结论相一致,建议在选育抗旱小麦品种时,应选择干旱胁迫、非胁迫下穗粒数对产量贡献大的

品种或者通过分子育种手段来提高结实性以达到提高小麦品种的抗旱性。由于分析品种的抗旱级别为3~5级,没有1级、2级的品种,产量性状与抗旱指数是否仅穗粒数影响显著,尚有待进一步进行研究。

通过对2014–2024年度黄淮冬麦区旱地组抗旱性鉴定数据分析发现,目前旱地育种的难点仍在品种抗旱性,近十年没有选育出抗旱性1级与2级的品种,建议育种者在注重丰产性提高的同时,要进一步重视品种的抗旱性及应对旱区自然灾害的抗灾能力,助力粮食安全。

参考文献

- [1] 毛虎德,杜琳颖,康振生. 导读:小麦抗旱性鉴定及基因资源挖掘. 中国农业科学,2024,57(9):1629–1632
- [2] 许海霞,李伟,程西永,董中东,李阳,崔党群. 干旱胁迫对小麦农艺性状的影响. 中国农学通报,2008,24(3):125–129
- [3] 陈卫国,张政,史雨刚,曹亚萍,王曙光,李宏,孙黛珍. 211份小麦种质资源抗旱性的评价. 作物杂志,2020(4):53–63
- [4] 李龙,毛新国,王景一,吕小平,柳玉平,景蕊莲. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价. 作物学报,2018,44(7):988–999
- [5] 赵海燕,张文千,邹旭恺,张强,沈子琦,梅平. 气候变化背景下中国农业干旱时空变化特征分析. 中国农业气象,2021,42(1):69–79
- [6] 周全,路秋梅,赵张晨,武宸冉,符笑歌,赵玉娇,韩勇,蔺怀龙,陈微林,牟丽明,李兴茂,王长海,胡银岗,陈亮. 244份春小麦苗期抗旱性的鉴定. 中国农业科学,2024,57(9):1646–1657
- [7] 黎裕. 作物抗旱鉴定方法与指标. 干旱地区农业研究,1993,11(1):91–99
- [8] 宋璐杏,张闪闪,李玟,乔朋放,毕起,陈亮,胡银岗. 小麦高代系的抗旱性状筛选与抗旱性评价. 干旱地区农业研究,2024,42(1):14–22
- [9] 李超. 黄土高原旱地小麦增产提质增效的限制因子与调控措施. 杨凌:西北农林科技大学,2022

(收稿日期:2025-02-18)

(上接第74页)

- [16] Chen A Q, Hu J, Sun S B, Xu G H. Conservation and divergence of both phosphate- and mycorrhiza-regulated physiological responses and expression patterns of phosphate transporters in solanaceous species. *New Phytologist*, 2007, 173(4):817–831
- [17] Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, Finnegan P M, Lovelock C E, Plaxton W C, Price C A, Scheible W R, Shane M W, White P J, Raven J A. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 2012, 195(2):306–320
- [18] Ojeda-Rivera J O, Alejo-Jacuinde G, Nájera-González H R, López-Arredondo D. Prospects of genetics and breeding for low-

phosphate tolerance: an integrated approach from soil to cell. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135:4125–4150

- [19] Borrill P, Harrington S A, Uauy C. Applying the latest advances in genomics and phenomics for trait discovery in polyploid wheat. *The Plant Journal*, 2019, 97:56–72
- [20] Rasheed A, Xia X C. From markers to genome-based breeding in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132:767–784
- [21] 袁园园,朱晓梁,李彪,戴兵,段雪梅,韩丽苹,谢永法,孟昭京. 小麦氮、磷高效新品系的鉴定和评价. 中国种业,2022(8):83–88

(收稿日期:2024-12-26)