

低磷胁迫对小麦代换系保护酶活性和丙二醛含量的影响及染色体效应

郑金凤¹, 董少鸣², 李成璞³, 白志英^{1*}, 李存东^{3*}, 毕常锐¹

(1 河北农业大学生命科学学院, 河北保定 071000; 2 承德师专, 河北承德 067000;

3 河北农业大学农学院, 河北保定 071001)

摘要: 以中国春-Synthetic 6x 染色体代换系及其亲本为材料, 通过测定孕穗期、开花期、灌浆期不同磷处理条件下叶片的保护酶活性及丙二醛含量, 研究低磷胁迫对相关生理性状的影响及染色体效应。结果表明, 低磷胁迫下, SOD 和 POD 活性上升, MDA 含量增高; Synthetic 6x 的 2A、3B、2D、7D 染色体上可能存在诱导 SOD 活性增强的基因; 2A、5A、6A、7B、7D 染色体上可能存在诱导 POD 活性增强的基因; 5A、2D、5D、7D 染色体上可能存在抑制 MDA 含量增高的基因。

关键词: 低磷胁迫; 小麦代换系; 保护酶; 丙二醛; 染色体效应

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1008-505X(2010)06-1366-07

Effects of phosphorus deficiency stress on protective enzyme activities, MDA content and chromosome of wheat substitution lines

ZHENG Jin-feng¹, DONG Shao-ming², LI Cheng-pu³, BAI Zhi-ying^{1*}, LI Cun-dong^{3*}, BI Chang-ru¹

(1 College of Life Science, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071000, China;

2 Chengde Teachers' College for Nationalities, Chengde, Hebei 067000, China;

3 College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: The effects of phosphorus deficiency stress on physiological characteristic and chromosome response in wheat was studied by determining protective enzyme activities and MDA content and locating the gene controlling protective enzyme activity and MDA content at different developing stages using wheat substitution lines between Chinese Spring (CS) and Synthetic 6x. The results showed that SOD and POD activities, and MDA content increased under phosphorus deficiency stress. The genes promoting SOD activity might be located on 2A, 3B, 2D and 7D chromosome of Synthetic 6x; and the genes promoting POD activity might be located on 2A, 5A, 6A, 7B and 7D chromosome, while the genes inhibiting MDA content might be located on 5A, 2D, 5D and 7D chromosome of Synthetic 6x.

Key word: P-deficiency; substitution lines; protective enzymes; MDA; chromosome effect

土壤缺磷属于典型的非生物逆境, 是当今农业生产中限制作物生长与产量的主要因素之一^[1]。作物为了适应磷亏缺的生长环境, 往往会在形态、生理、生化等方面发生一系列的变化^[2]。许多研究表

明, 低磷胁迫与植物细胞保护酶活性和丙二醛含量密切相关^[3-4]。

小麦全套品种间代换系是由 21 个成员组成的, 其染色体数与成员数相等, 每个成员与其受体品种

收稿日期: 2010-01-14 接受日期: 2010-04-30

基金项目: “973”计划前期研究专项(2007CB116209); “十一五”国家粮食丰产科技工程项目(2006BAD02A08); 河北省自然科学基金项目(C2008000341)资助。

作者简介: 郑金凤(1982—), 女, 河北新河人, 硕士研究生, 主要从事植物资源利用与开发研究。E-mail: zhengjinfeng1982@126.com

* 通讯作者 Tel: 0312-7521316, E-mail: zhiyingbai@126.com; E-mail: nxyled@hebau.edu.cn

感谢 John Innes Centre, Norwich Research Park 提供试验材料。

只有一对染色体有差异,因此是研究个别染色体遗传效应的良好材料。中国春-Synthetic 6x 代换系是将供体品种 Synthetic 6x 的 21 条染色体分别导入受体品种中国春所产生的,父本 Synthetic 6x 与母本中国春存在较大的遗传差异,蕴含着丰富的抗性基因,具有极其丰富的遗传多样性,在小麦遗传改良中具有良好的利用价值。白志英^[5-6]等利用此材料对其干旱胁迫下的生理生化特性进行了研究,并确定了调控相关性状的主效应染色体。而有关低磷胁迫对该代换系保护酶活性及丙二醛含量的影响及染色体调控的研究尚未见报道。因此,本研究以中国春-Synthetic 6x 染色体代换系及其亲本为材料,研究低磷胁迫对小麦代换系保护酶活性及丙二醛含量的影响及染色体效应,为利用野生近缘物种中的外源基因改良普通小麦或其他作物的耐低磷胁迫特性提供理论依据。

1 材料与方 法

试验于 2008 ~ 2009 年在河北农业大学试验站进行。土壤质地为壤土,其基础肥力:有机质 30.0g/kg、全氮 1.25 g/kg、碱解氮 46.97 mg/kg、速效钾 196.9 mg/kg、有效磷 5.6 mg/kg。为创造低磷条件,试验地去掉 20cm 耕层土。供试小麦为中国春-Synthetic 6x 21 个染色体代换系及其亲本(由 John Innes Centre, Norwich Research Park, Colney, Norwich NR4 7UH, U. K. 提供)。21 个代换系分别为:1A ~ 7A、1B ~ 7B、1D ~ 7D,父本为 Synthetic 6x,母本为中国春(Chinese Spring, CS)。

试验设 2 个处理:1)正常施磷,即施过磷酸钙 750kg/hm²,尿素 375kg/hm²,氯化钾 187.5kg/hm²(CK);2)低磷处理,只施氮、钾肥,不施磷肥,土壤有效磷含量为 5.6 mg/kg(LP)。随机区组设计,3 次重复。选子粒饱满种子 2008 年 10 月中旬播种,行距 40 cm,株距 5 cm,行长 200 cm,小区面积为 30 m²。每个小区四周下埋 50 cm 深的塑料布防止土壤肥料侧向交换。在生长阶段适时灌水以保证水分供应,并进行病虫害的防治。

于孕穗期、开花期、灌浆期在各小区分别选取正常施磷和低磷处理下长势均匀的小麦旗叶,测定 SOD、POD 活性和 MDA 含量。将 0.3 g 干净的新鲜旗叶片置于冰浴研钵中,先加入 1 mL pH 7.8 磷酸缓冲溶液,充分研磨至匀浆,再加 4 mL pH 7.8 磷酸缓冲溶液,搅拌均匀,转入 10 mL 移液管,4℃ 10000 r/min 冷冻离心 20 min,取上清液即为 SOD、POD、

MDA 的粗提液。SOD 活性采用 NBT 光化学还原法^[7];POD 活性采用愈创木酚法^[8],MDA 含量参照赵世杰等改进的方法^[9]。低磷与对照比值定名为相对值。

数据采用 DPSv3.01 软件进行分析。

2 结果与分析

2.1 低磷胁迫对中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本 SOD 活性的影响

在正常磷和低磷条件下,不同代换系旗叶的 SOD 活性在各生育期中基本呈现先升后降趋势。低磷条件下,多数代换系的 SOD 活性明显高于对照,表明低磷胁迫导致淀粉合成增加,蔗糖量减少,与蔗糖合成有关的关键酶活性下降(表 1)。

低磷处理下,不同代换系间存在显著差异。供体 Synthetic 6x 的 SOD 活性和相对 SOD 活性极显著或显著高于受体中国春(CS)。孕穗期 2A、5A、7A、3B、6B、2D、5D、7D 代换系极显著高于中国春,2A、7A、2B、3B、6B、2D、5D 代换系相对 SOD 活性显著或极显著高于中国春;开花期 1A、5A、6A、7A、2B、3B、7B、2D、6D、7D 代换系 SOD 活性显著或极显著高于中国春,1A、2A、6D、7D 代换系相对 SOD 活性显著或极显著高于中国春;灌浆期 2A、3A、6A、3B、7B、2D、5D、6D、7D 代换系 SOD 活性显著或极显著高于中国春,6A 代换系相对 SOD 活性显著或极显著高于中国春。

以上看出,2A、3B、2D、7D 代换系旗叶的 SOD 活性或相对 SOD 活性在孕穗期、开花期、灌浆期始终显著或极显著高于中国春,表明, Synthetic 6x 的 2A、3B、2D、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下诱导 SOD 活性增强的基因。

2.2 低磷胁迫对中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本 POD 的影响

表 2 看出,不同代换系旗叶在各生育期中 POD 活性变化也呈现先升高再降低的趋势。低磷胁迫处理下,多数代换系各生育时期中旗叶的 POD 活性高于对照,不同代换系间存在显著差异;供体 Synthetic 6x 的 POD 活性和相对 POD 活性均极显著高于受体中国春。孕穗期 2A、5A、6A、2B、7B、6D、7D 代换系的 POD 活性显著或极显著高于中国春,6A、7B、7D 的相对 POD 活性极显著高于中国春;开花期 1A、2A、3A、6A、3B、7B、6D、7D 代换系的 POD 活性显著或极显著高于中国春,5A、7D 代换系相对 POD 活性极显著高于中国春;灌浆期 1A、2A、3A、5A、

表 1 低磷胁迫处理和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本不同时期旗叶 SOD 活性的变化 (U/g,FW)

Table 1 The change of SOD activity in flags leaves of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents in different stages under low-phosphorus stress and control treatments

代换系 Substitution lines	孕穗期 Booting stage			开花期 Flowering stage			灌浆期 Filling stage		
	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK
1A	351.957	333.106	0.946	420.062	483.106**	1.150**	293.012	308.261	1.052
2A	354.565	412.857**	1.164**	409.876	462.391	1.128**	313.727**	326.957*	1.042
3A	324.596	341.118	1.051	430.559	467.764	1.086	281.242	323.199*	1.149
4A	313.137	317.671	1.014	409.472	402.950	0.984	257.360	272.329	1.058
5A	365.031*	372.919**	1.022	451.988	485.248**	1.074	281.522	315.745	1.122
6A	332.298	351.273	1.057	446.273	483.230**	1.083	266.553	340.466**	1.277**
7A	345.994	386.024**	1.116*	450.901	488.043**	1.082	271.739	289.099	1.064
1B	360.745	365.124	1.012	430.186	430.186	1.000	263.106	293.012	1.114
2B	319.348	356.894	1.118*	439.752	474.193*	1.078	283.230	306.522	1.082
3B	351.894	390.217**	1.109*	465.062**	493.789**	1.062	318.602**	342.205**	1.074
4B	329.596	347.484	1.054	438.230	447.050	1.020	255.932	272.019	1.063
5B	319.193	319.441	1.001	425.528	435.559	1.024	240.093	274.907	1.145
6B	301.925	401.273**	1.329**	413.323	429.037	1.038	292.453	304.534	1.041
7B	330.280	347.516	1.052	481.366**	503.106**	1.045	332.422**	349.286**	1.051
1D	359.161	338.447	0.942	438.230	455.870	1.040	291.584	311.149	1.067
2D	351.957	389.689**	1.107*	471.211**	514.534**	1.092	329.596**	354.255**	1.075
3D	358.012	359.193	1.003	402.205	435.559	1.083	285.528	255.621	0.895
4D	320.683	342.888	1.069	423.292	433.354	1.024	281.801	307.112	1.090
5D	360.932	403.944**	1.119*	425.186	443.851	1.044	290.652	326.366*	1.123
6D	330.404	341.615	1.034	385.932	519.901**	1.347**	292.733	324.752*	1.109
7D	70.279*	379.410**	1.025	406.398	496.894**	1.223**	287.547	329.720**	1.147
Synthetic 6x	354.410	383.851**	1.104*	443.975	494.814**	1.115*	304.348*	373.323**	1.227*
中国春 CS	332.174	347.360	1.046	428.571	455.497	1.063	263.975	297.547	1.127

注(Note): CK—正常施磷 Normal P applied; LP—低磷 P-deficiency; CS—Chinese Spring. *— $P < 0.05$; **— $P < 0.01$.

6A、7B、2D、5D、7D 代换系 POD 活性显著或极显著高于中国春,6A、7D 的相对 POD 活性显著或极显著高于中国春。

上述看出,2A、5A、6A、7B、7D 代换系在低磷胁迫条件下各生育时期的 POD 活性或相对 POD 活性均显著高于中国春。表明 Synthetic 6x 的 2A、5A、6A、7B、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下诱导 POD 活性增强的基因。

2.3 低磷胁迫对中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本 MDA 含量的影响

低磷处理下,多数代换系之间 MDA 含量明显高于对照(表 3)。丙二醛是膜脂过氧化的产物,表

明在低磷胁迫下,膜脂过氧化程度和膜系统伤害程度加大。孕穗期 5A、6A、3B、5B、5D、1D、2D、6D、7D 代换系和 Synthetic 6x 的 MDA 含量显著或极显著低于中国春,5A、7B 代换系和 Synthetic 6x 的相对 MDA 含量显著低于中国春;开花期 1A、2A、2B、5B、5D、7D 代换系和 Synthetic 6x 的 MDA 含量显著或极显著低于中国春,2A、5A、6B、2D 代换系 Synthetic 6x 的相对 MDA 含量显著低于中国春;灌浆期 2A、5A、2B、3B、2D、5D、7D 代换系和 Synthetic 6x 的 MDA 含量显著或极显著低于中国春,1A、3A、5A、6A、2B、3B、2D、5D、7D 代换系和 Synthetic 6x 的相对 MDA 含量显著或极显著低于中国春。以上看出,低磷条件

表 2 低磷胁迫处理和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本不同时期旗叶
POD 活性变化[OD₄₇₀/(g·min),FW]

Table 2 The change of POD activity in flags leaves of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents
in different stages under low-phosphorus stress and control treatment

代换系 Substitution lines	孕穗期 Booting stage			开花期 Flowering stage			灌浆期 Filling stage		
	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK
1A	17.900	19.013	1.062	47.037**	49.407**	1.050	32.470**	33.457**	1.030
2A	24.753*	24.937**	1.008	45.390*	48.703**	1.073	31.543**	35.680	1.131
3A	19.260	19.733	1.025	46.110*	49.907**	1.082	34.260**	37.100**	1.083
4A	19.443	20.063	1.032	38.333	39.260	1.024	28.703	31.913	1.112
5A	21.730	23.397**	1.077	35.000	42.443	1.213**	31.110*	35.863**	1.153
6A	19.443	25.247**	1.298**	48.610**	53.797**	1.107	30.740*	36.667**	1.193*
7A	18.703	17.840	0.954	40.740	45.187	1.109	30.740*	28.643	0.932
1B	15.247	16.173	1.061	36.853	39.443	1.070	27.717	27.777	1.002
2B	21.233	21.977*	1.035	38.093	42.130	1.106	28.580	28.703	1.004
3B	18.703	19.630	1.050	47.777**	50.000**	1.047	30.987*	31.667	1.022
4B	16.000	17.653	1.103	37.223	40.557	1.090	26.233	26.097	0.995
5B	18.333	19.443	1.061	39.260	41.020	1.045	27.963	30.617	1.095
6B	18.703	18.827	1.007	37.407	37.777	1.010	27.160	27.593	1.016
7B	19.767	25.000**	1.265**	55.000**	58.333**	1.061	31.420**	33.767**	1.075
1D	16.853	18.210	1.081	40.000	40.333	1.008	27.900	27.777	0.996
2D	19.050	21.050	1.105	43.610	44.537	1.021	32.840**	33.147*	1.009
3D	19.013	20.557	1.081	36.943	38.703	1.048	27.223	29.013	1.066
4D	16.853	17.963	1.066	37.223	42.057	1.130	28.890	24.937	0.863
5D	18.087	19.383	1.072	38.703	43.890	1.134	30.123	32.777	1.088
6D	21.050	22.037*	1.047	45.740*	47.687**	1.043	27.840	32.283*	1.160
7D	18.520	25.803**	1.393**	45.740*	54.443**	1.190**	28.023	33.643**	1.200*
Synthetic 6x	25.433**	31.667**	1.245**	45.557*	53.767**	1.180**	31.000*	38.333**	1.237**
中国春 CS	19.813	20.387	1.029	40.000	43.057	1.076	27.037	29.507	1.091

注(Note): CK—正常施磷 Normal P applied; LP—低磷 P-deficiency; CS—Chinese Spring. *— $P < 0.05$; **— $P < 0.01$.

处理下,5A、2D、5D、7D 代换系的 MDA 含量均显著低于中国春。表明 Synthetic 6x 的 5A、2D、5D、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下抑制 MDA 含量增高的基因。

2.4 基因型间的差异显著性检验

为了确定各代换系基因型之间是否具有真实差异性,利用 DPS v3.01 统计软件进行方差分析看出,不同处理间 SOD 活性、POD 活性、MDA 含量均呈现极显著差异(表 4)。表明利用该代换系进行

SOD 活性、POD 活性、MDA 含量的基因定位具有可靠性。

3 讨论

SOD、CAT 和 POD 等酶类是细胞抵御活性氧伤害的重要保护酶系统,它们在清除超氧自由基、过氧化氢和过氧化物以及阻止或减少羟基自由基形成等方面起着重要作用^[10]。万美亮^[11]等以甘蔗为试材探讨了植物的耐低磷能力与保护酶系统的关系,认

表3 低磷胁迫处理和对照条件下中国春-Synthetic6x 代换系及其亲本不同时期旗叶 MDA 含量变化 (nmol/g, FW)

Table 3 The change of MDA content in flags leaves of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents in different stages under low-phosphorus stress and control treatment

代换系 Substitution lines	孕穗期 Booting stage			开花期 Flowering stage			灌浆期 Filling stage		
	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK	对照 CK	低磷 LP	LP/CK
1A	8.21	9.84	1.198	11.83	12.11*	1.024	13.71	14.23	1.038*
2A	8.59	9.62	1.119	11.67	11.72**	1.005*	12.24	12.87**	1.052
3A	9.49	9.67	1.020	12.02	13.37	1.112	14.06	14.56	1.036*
4A	8.60	9.44	1.098	13.26	14.01	1.056	13.06	14.44	1.106
5A	8.25	8.27**	1.003*	12.16	12.25	1.007*	13.62	13.66*	1.003**
6A	8.53	8.76*	1.028	12.45	12.73	1.023	14.40	14.71	1.022*
7A	8.47	9.94	1.173	12.75	12.93	1.014	13.67	14.70	1.075
1B	8.74	9.90	1.132	12.22	13.92	1.139	13.57	15.74	1.160
2B	8.86	9.43	1.065	10.28	11.19**	1.088	12.68	12.72**	1.003**
3B	7.62*	7.69**	1.009	11.12	12.64	1.136	13.39	13.41**	1.001**
4B	8.76	9.53	1.088	11.88	12.41	1.045	12.75	14.35	1.125
5B	8.08	8.58*	1.062	11.27	11.93*	1.058	12.60	15.11	1.199
6B	8.44	9.43	1.117	12.74	12.88	1.011*	13.51	14.29	1.058
7B	9.94	9.95	1.001*	11.78	12.41	1.053	13.78	14.78	1.073
1D	7.39*	9.20*	1.245	11.48	14.38	1.253	14.64	15.61	1.067
2D	8.30	8.58*	1.033	12.73	12.80	1.005*	13.09	13.23**	1.011**
3D	8.22	9.82	1.194	12.20	12.69	1.040	14.94	15.63	1.046
4D	8.55	9.25	1.082	11.50	12.85	1.118	13.99	14.80	1.058
5D	7.60*	8.38**	1.104	10.93	11.43**	1.045	13.26	13.46*	1.015*
6D	8.18	8.59*	1.050	12.06	12.80	1.061	13.61	14.55	1.069
7D	7.97	8.28**	1.038	11.10	11.34**	1.021	13.28	13.38**	1.008**
Synthetic 6x	8.00	8.02**	1.003*	10.01**	10.03**	1.002*	12.18	12.22**	1.003**
中国春 CS	9.09	10.29	1.132	12.04	13.58	1.128	13.23	14.77	1.117

注(Note): CK—正常施磷 Normal P applied; LP—低磷 P-deficiency; CS—Chinese Spring. *— $P < 0.05$; **— $P < 0.01$.

为缺磷胁迫引起保护酶系统活性升高,是植物耐低磷的生理机制之一。

本研究表明,在不同磷处理条件下,不同代换系及亲本在孕穗期、开花期、灌浆期 SOD、POD 活性基本呈现先升高再降低的趋势;在低磷处理条件下,各代换系及其亲本的 SOD、POD 活性多数高于对照,与万美亮的研究结果一致。

Bosch 等^[12]对小麦子粒中的 POD 酶进行染色体定位,将 Per-D4 定位在 7DS 上;张娟等^[13]以中国春-埃及红代换系为材料,将干旱胁迫下诱导

SOD、POD 活性增强的有利基因分别定位于 6D、2B 和 7D 染色体上。白志英等^[6]研究认为, Synthetic 6x 的 2B 和 7D 染色体上有高 SOD 活性基因存在, 1A、2A 和 2D 染色体上可能存在干旱胁迫下诱导 POD 活性增强的有利基因。本试验表明, Synthetic 6x 的 2A、3B、2D、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下诱导 SOD 活性增强的基因, 2A、5A、6A、7B、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下诱导 POD 活性增强的基因。

MDA 是脂质过氧化作用的主要产物之一,对细

表 4 中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本旗叶 SOD 活性、POD 活性及 MDA 含量的方差分析
Table 4 Variation analysis of SOD activity, POD activity and MDA content in flag leaves of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents

项目 Item	变异来源 Source of variation	自由度 DF	均方 MS								
			对照 CK			低磷 LP			LP/CK		
			孕穗期 Booting	开花期 Flowering	灌浆期 Filling	孕穗期 Booting	开花期 Flowering	灌浆期 Filling	孕穗期 Booting	开花期 Flowering	灌浆期 Filling
SOD	区组间 Block	2	746.470	36.081	2651.306	13.358	146.107	51.859	0.000	0.001	0.001
	基因型 Genotype	22	1094.441**	1587.873**	1623.259**	2195.382**	2906.417**	2540.295**	0.019**	0.018**	0.016**
	误差 Error	44	276.899	63.510	360.528	98.125	93.100	150.293	0.001	0.001	0.002
POD	区组间 Block	2	3.380	1.109	1.706	0.941	2.797	6.406	0.003	0.001	0.008
	基因型 Genotype	22	17.189**	77.393**	14.060**	37.350**	101.816**	41.163**	0.033**	0.010**	0.024**
	误差 Error	44	4.610	7.042	2.558	0.729	3.130	2.409	0.002	0.002	0.003
MDA	区组间 Block	2	0.157	0.105	0.366	0.249	0.220	0.359	0.004	0.001	0.002
	基因型 Genotype	22	1.017**	1.848**	1.469**	1.579**	2.989**	2.735**	0.015**	0.011**	0.009**
	误差 Error	44	0.390	0.795	0.375	0.290	0.491	0.281	0.004	0.003	0.002

注(Note): CK—正常施磷 Normal P applied; LP—低磷 P-deficiency. *— $P < 0.05$; **— $P < 0.01$.

胞有毒害作用,其含量的多少是脂质过氧化作用强弱的一个重要指标。本试验表明,低磷胁迫使小麦代换系及其亲本旗叶 MDA 含量增加,说明低磷引起了植物体内活性氧的积累和膜脂过氧化作用的加剧。但低磷引起耐低磷品种 MDA 的增量明显小于低磷敏感品种,可以认为 MDA 也是作物耐低磷基因型的生理指标之一。白志英等^[6]研究看出, Synthetic 6x 的 7A 和 1D、7D 染色体上可能存在干旱胁迫下抑制 MDA 含量增高的基因。本试验表明, Synthetic 6x 的 5A、2D、5D、7D 染色体上可能存在抑制 MDA 含量增高的基因。

参 考 文 献:

- [1] Wissuwa M. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency? Small causes with big effects[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 133(4): 1947-1958.
- [2] 章爱群,贺立源,李德华. 作物耐低磷营养性状遗传研究进展[J]. *山地农业生物学报*, 2008, 27(2): 162-169.
- [3] 刘厚诚, 邢炎华, 陈日远. 缺磷胁迫下长豇豆幼苗膜脂过氧化及保护酶活性的变化[J]. *园艺学报*, 2003, 30(2): 215-217.
- [4] Liu H C, Kuang Y H, Chen R Y. Changes of lipid peroxidation and activities of protective enzymes in asparagus bean seedlings under phosphorus-deficiency stress[J]. *Acta Hort. Sin.*, 2003, 30(2): 215-217.
- [5] 潘晓华, 刘水英, 李锋, 等. 低磷胁迫对不同水稻品种叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. *中国水稻科学*, 2003, 17(1): 57-60.
- [6] Pan X H, Liu S Y, Li F *et al.* Effect of low-phosphorus stress on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activities in rice leaves of different cultivars[J]. *Chin. J. Rice Sci.*, 2003, 17(1): 57-60.
- [7] 白志英, 李存东, 刘渊. 干旱胁迫下小麦叶片脯氨酸和蛋白质含量变化与染色体的关系[J]. *植物遗传资源报*, 2007, 8(3): 325-330.
- [8] Bai Z Y, Li C D, Liu Y. Relationship between chromosome and

Zhang A Q, He L Y, Li D H. Current research situation of different genotypes of crops' tolerance to low-phosphorus [J]. *J. Mount. Agric. Biol.*, 2008, 27(2): 162-169.

- change of leaf proline and protein content under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J. Plant Genet. Resour.*, 2007, 8(3): 325–330.
- [6] 白志英, 李存东, 吴同燕, 等. 干旱胁迫条件下小麦旗叶酶活性和丙二醛含量的染色体定位[J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(2): 255–261.
Bai Z Y, Li C D, Wu T Y *et al.* Chromosomal control on flag leaf enzyme activity and MDA content under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J. Plant Genet. Resour.*, 2009, 10(2): 255–261.
- [7] 李柏林, 梅慧生. 燕麦叶片衰老与活性氧代谢的关系[J]. *植物生理学报*, 1989, 15(1): 6–12.
Li B L, Mei H S. Relationship between oat leaf senescence and activated oxygen metabolism [J]. *J. Plant Physiol.*, 1989, 15(1): 6–12.
- [8] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1992.
Zhang X Z. *Crop physiology research methods* [M]. Beijing: Agricultural Press, 1992.
- [9] 赵世杰, 许长城, 邹琦, 等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进[J]. *植物生理学通讯*, 1994, 30(3): 207–210.
Zhao S J, Xu C C, Zhou Q *et al.* Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues [J]. *Plant Physiol. Comm.*, 1994, 30(3): 207–210.
- [10] 吴俊江, 刘丽君, 钟鹏, 等. 低磷胁迫对不同基因型大豆保护酶活性的影响[J]. *大豆科学*, 2008, 27(3): 437–441.
Wu J J, Liu L J, Zhong P *et al.* Effects of low phosphorus stress on activities of cell defense enzymes of different P-efficiency soybean [J]. *Soybean Sci.*, 2008, 27(3): 437–441.
- [11] 万美亮, 邝炎华, 陈建勋. 缺磷胁迫对甘蔗膜脂过氧化及保护酶系统活性的影响[J]. *华南农业大学学报*, 1999, 20(2): 1–6.
Wan M L, Kuang Y H, Chen J X. Studies on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activity of sugarcane under phosphorus deficiency [J]. *J. South China Agric. Univ.*, 1999, 20(2): 1–6.
- [12] Bosch A, Vega C, Benito C. The peroxidase isozymes of the wheat kernel tissue and substrate specificity and their chromosomal location [J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1987, 73: 701–706.
- [13] 张娟, 张正斌, 谢惠民, 等. 小麦叶片水分利用效率及相关生理性状基因的染色体定位[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(8): 1521–1527.
Zhang J, Zhang Z B, Xie H M *et al.* Chromosomal positioning of the genes of water use efficiency and concerned physiological traits in wheat leaves [J]. *Acta Bot. Bor.-Occiden. Sin.*, 2005, 25(8): 1521–1527.