

- 38 Bremner E and Van Kessel C. Appraisal of nitrogen-15 natural-abundance method for quantifying dinitrogen fixation. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1990, **54**(2):404~411
- 39 Hamilton S D, Hopmans P, Chalk P M, *et al.* Field estimation of N_2 fixation by *Acacia* spp. using ^{15}N isotope dilution and labelling with ^{35}S . *Forest Ecology and Management*, 1993, **56**(1~4):297~313
- 40 Jansson S L. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralization-immobilization relationships. *Annual of the Royal Agriculture College, Sweden*, 1958, **24**:101~361
- 41 Drury C F, Voroney R P and Beauchamp E G. Availability of NH_4^+ -N to microorganisms and the soil internal N cycle. *Soil Biol. and Biochem.*, 1991, **23**(2):165~169
- 42 Van Kessel C, Farrell R E, Roskoski J P, *et al.* Recycling of the naturally-occurring ^{15}N in an established stand of *Leucaena leucocephala*. *Soil Biol. and Biochem.*, 1994, **26**(6):757~762
- 43 Evans R D and Ehleringer J R. Water and nitrogen dynamics in an arid woodland, *Oecologia*, 1994, **99**(3~4):233~242
- 44 Abbadie L, Mariotti A and Menaut J-C. Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply. *Ecology*, 1992, **73**(2):608~613
- 45 Michelsen A, Schmidt I K, Jonasson S, *et al.* Leaf ^{15}N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia*, 1996, **105**:53~63
- 46 McArthur J V and Moorhead K K. Characterization of riparian species and stream detritus using multiple stable isotopes. *Oecologia*, 1996, **107**:232~238
- 47 Stock W D, Wien K T and Baker A C. Impacts of invading N_2 -fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ^{15}N natural abundance values. *Oecologia*, 1995, **101**:375~382
- 48 Paine R T. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology*, 1988, **69**:1648~1654
- 49 Wada E and Hatori A. Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. *Geomicrobiol. J.*, 1978, **1**:85~101
- 50 Rau G H, Ainley D G, Bengtson J L, *et al.* $^{15}N/^{14}N$ and $^{13}C/^{12}C$ in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, **84**:1~8
- 51 Hamilton S K, Lewis W M, *et al.* Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 1992, **89**:324~330
- 52 Hobson K A and Welch H E. Determination of trophic relationships within a high aquatic marine food web using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, **84**:9~18
- 53 Cabana G and Rasmussen J B. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 1994, **372**:255~257

416~421
高效利用土壤磷素的植物营养学研究*

王庆仁 李继云

李振声

S945.12

(中国科学院生态环境研究中心 北京 100085) (中国科学院遗传研究所 北京 100101)

摘要 论述磷在农业及生态系统中的重要地位、磷资源的危机以及磷肥在土壤中的理化特性,探讨土壤的供磷潜力,不同植物品种以及相同品种不同基因型对土壤潜在磷资源的吸收利用差异、营养机制、遗传特性及其利用不同作物的基因型来活化、吸收利用土壤难溶态磷的可行性对策,从而为充分发挥植物自身潜力,提高土壤难溶态磷的生物有效性,高效利用土壤潜在磷资源,加快土壤磷素有效循环,节省资源、保护环境,真正达到生态系统的稳定与现代化农业的持续发展提供理论依据及实用性建议。

关键词 磷资源, 高效利用, 基因型, 土壤磷素。

STUDIES ON PLANT NUTRITION OF EFFICIENT
UTILITY FOR SOIL PHOSPHORUS

WANG Qing-Ren LI Ji-Yun

(Research Center for Eco-Environmental Sciences Chinese Academy of Sciences Beijing, 100085, China)

LI Zhen-Sheng

(Institute of Genetic Research Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100101, China)

Abstract The important roles, resource value and properties of phosphorus in agriculture and ecological system were reviewed. Phosphorus supply potential in the soil, differences of absorption, utilization, mechanisms, genetic characteristics and some possible strategies by using various crops or genotypes to mobilize and utilize hardly soluble phosphorus of soils were discussed. It was appraised on some theoretical and practical basis to improve bioavailability of soil hardly soluble phosphorus, efficiently utilize it by plant self potential, improve its cycle, and protect the environment, the approach will promote the sustainable advances of modern agriculture and stability of ecological systems.

Key words efficient utilization, phosphorus resource, genotypes, soil phosphorus.

1 磷在农业中的地位及磷素资源的危机

磷素作为植物生长发育的必需营养元素之一,不仅是植物体内许多重要化合物的组分,而且还以多种途径参与植物体内的各种代谢过程,在人类赖以生存的土壤-植物-动物生态系统中起着不可替代的作用。早在19世纪初期李比希就坚持施用磷肥,后来 Sprengle 等人在1938年又将磷最终确定为植物的必需营养元素。由此以来,磷在农业生产中的地位日益突出,粮食的大幅度增产总是伴随着磷肥的大量投入,如据冯

* 国家自然科学基金重大资助项目(39790100)

收稿日期:1997-01-03,修改稿收到日期:1997-02-27。

元琦于1992年统计,从1950年至1980年的30a间,全世界磷肥的消费量增加了近6倍,1987/1988年度世界磷肥消费总量为3800万t,1991/1992年度达3928万t,美国 Jacobs 公司预测,到2000年世界磷肥消费总量将达到5048万t,我国磷肥的消费量更加以惊人的速度迅速增长,如自1950年至1982年,我国农业中的化学磷肥(P_2O_5)由零增加到130万t^[1]。此后磷肥消费量迅猛增加,1989年全国磷肥生产量为366万t,约占世界磷肥产量的10%,同年进口磷肥148.76万t,故全国磷肥消费量为515万t,1995年高达632万t(国家统计局资料)。按此发展,根据我国农业发展规划到本世纪末粮食产量要上两个台阶的要求,预计2000年我国磷肥需要量有可能突破1000万t。

磷肥的增产效果已为全世界普遍证明,如据美国、英国的多点试验,施磷(P_2O_5)133~770kg/hm²,作物产量当季可增加20%~750%^[1];前苏联的长期(15a)试验结果表明,冬小麦平均增产1100~1500kg/hm²,大麦平均增产720~1100kg/hm²^[2],李阿荣等的试验结果说明,在石灰性土壤上施用不同形态磷肥可使玉米及小麦增产20%~245%^[3]。从磷肥消费量的持续增长以及磷肥的增产效应足可见磷肥在我国及世界农业生产中的重要地位。化肥磷的应用不仅是过去或现在的农业生产发展中的重要因素,而且也是将来农业持续发展、稳步提高的重要资源保证。

然而,磷是不可再生的资源,世界磷矿储量并不令人乐观。据 Cathcart 于1980年的统计资料,全球业已发现的含 P_2O_5 在30%以上的磷矿资源为878亿t(矿石),其中以目前的开采技术和利用标准可被开采的储量为197亿t,而我国磷矿储量为10亿t,可开采储量仅1亿t^[1]。另据 Tinker 估计,全世界磷矿石储量约60亿t P,以70年代中期年开采量1500万t P计,并以每年6%~7%的速度增长,则上述储量可能在50a内开采完^[1]。另据 Hignett 等统计,世界磷矿资源最多也只能维持400a^[4]。因而人类正面临着地球磷资源不断枯竭的局面,世界农业正日趋逼近磷危机的严峻挑战。而且这种挑战比能源危机更加严峻,因人类目前还没有发现任何一种东西可取代农业中的磷。为此,磷在生物生态系统中的地位将愈来愈重要,地球的磷素资源也将更加珍贵。可以设想,整个生物圈一旦没有了植物可利用态磷素的存在,其生态系统也将不复存在。

2 土壤对植物的供磷潜力

与氮、硫等营养元素不同,植物所需磷素的唯一来源是通过根系由土壤中吸收的,因此土壤的理化性状态势必影响土壤磷的形态、有效性及供应潜力,其中土壤 pH 及盐基离子组成是影响磷素活性的最重要因素,如在石灰性土壤中磷往往与土壤丰富的钙素结合,形成难溶态的 Ca_3-P 、 Ca_8-P 及 $Ca_{10}-P$;而在酸性土壤中,磷又与土壤中的 Fe、Al 相结合,同样形成溶解度很低的 Fe、Al 磷酸盐。因此,磷在土壤中的活化与固定一直是植物营养与土壤学家所长期困扰的问题。

诸多研究结果表明,磷肥以磷酸-钙形态施入石灰性土壤后,很快便转化为溶解度较低的 Ca_2-P 、 Ca_3-P 并逐渐向更稳定的 Ca_8-P 及 $Ca_{10}-P$ 转化而成为土壤磷的固定态,固定态的磷则很难被一般作物吸收利用。因此,在北方石灰性土壤中,尤其是高产土壤因磷肥的大量施用及累积,往往造成土壤全磷量较高而有效磷含量不足。如李振声曾表明,黄土高原7个省区土壤有效磷平均含量仅6mg/kg土,土壤全磷含量却高达1230mg/kg土,全磷占有效磷的205倍,而黄淮海平原黄潮土与风沙土全磷较有效磷量竟高达130~500倍,说明了大量磷素在土壤中以无效态储备起来。作为储备态的磷因溶解度低,虽然因土壤理化环境的改变或作物的后效作用可产生部分活化释放到土壤中被作物吸收利用,但其利用率通常很低,而且远不能满足一般作物的生理需求。

3 植物对土壤潜在磷资源的利用能力

由于物种差异及植物的生态适应性,生长在相同条件下,植物对土壤磷的吸收累积量具有明显区别。如 Gupta 在1984年报道,杂草通常具有较高的富磷能力,如马唐的含磷量分别较水稻、玉米、小麦高10.3、7.5及4.7倍。不同作物种间也反映了磷效率的差异。如白羽扇豆、油菜、木豆等被认为是磷高效的作物,而甜菜、番茄、小麦等的磷效率相对较低。

然而,植物的磷效率是通过如下两方面的生理功能而实现的:(1)植物根系的吸收利用能力,即吸收效率;(2)植物对该养分同化利用的能力,即代谢效率。作物对土壤潜在磷资源利用能力的差异主要表现在作物磷效率的不同,吸收效率表现在土壤有效磷较低的情况下仍能维持自身的生长所需并获得较高的产量。

当土壤供磷量增加时,作物吸收利用磷的能力较强,即单位磷量所发挥的增产效应最大。作物对这两方面的表现可以相同也可以不同,前者表现为作物的耐瘠性较强而后者主要是能高效利用土壤养分的高产作物。在农业生产实践中,两种类型植物的选育有着同等重要的意义。前者适合于土壤总磷量较高而有效磷偏低,植物仍会表现出缺磷现象的所谓“遗传学缺乏”农业生产的需要,以及土壤贫瘠地区自给农业的生产发展或以防止水土流失,维护生态效益为主要目的的农林牧业的应用,后者则主要适合于以高产优质为主要目标现代化农业生产的发展,以满足人类不断增长的农产品产量的需求。

由于植物遗传变异的复杂性,植物磷效率的差异不仅表现在种间,而且表现在种内,甚至相同品种的不同基因型间也具有明显的不同,这就为人们合理筛选及定向培育磷高效植物以适应不同土壤肥力条件及不同栽培目的提供了可行性依据。现代农业的事实充分证明,品种的改良相对于环境条件及栽培技术的改进,无论从经济效益还是从生态效益上,皆具有更大、更直接的作用与发展前景。

不同植物对适应磷营养胁迫的表现不尽相同,如 Chapin^[5]曾对低磷与高磷土壤环境的植物进行过比较研究,结果说明,某些适应磷胁迫的植物表现为生长速率明显降低,以减少该植物对养分的吸收总量及其吸收速率。Ae 等发现,木豆通常比高粱、大豆、玉米等更耐磷胁迫,其原因是在酸性土壤中木豆能吸收更多 Fe-P 的缘故^[6]。Fist 等在 1987 年的研究结果表明,不同豆科作物对介质磷浓度的临界值为 0.8~3.0 μmol,相差近 4 倍,其中豇豆吸磷能力最强,绿豆次之,瓜尔豆最差^[7]。

不同植物品种或品系之间磷的吸收利用效率所存在的差异,近年来也有较多报道。如据 Nielsen 和 Barber 报道,营养液培养条件下,12 种玉米近交种最大吸磷速率相差达 1.8~3.3 倍^[8];Clark 和 Brown 发现在相同条件下,玉米磷高效品种(Pa36)比磷低效品种(WH)吸收积累更多的磷。在高磷水平下,WH 的干物质产量与 Pa36 相近或略高,但在低磷条件下,Pa36 的干物质产量却高于 WH^[9]。另有研究指出,玉米早熟品种通常比晚熟品种能吸收积累更多的磷,但晚熟品种磷利用效率(397.9g 干物质/g P)远高于早熟品种(276.5g 干物质/g P)^[10]。

对大麦磷吸收利用效率的研究表明,在高磷土壤条件下,品种间的产量差异不显著,但在中、低磷土壤条件下,品种间籽粒产量相差 3~4.9t/hm²。其中,Salika 品种在低磷土壤上产量与在高磷土壤上相近甚至略高,而 Zita 品种在低磷土壤上产量却下降了 56.7%,并且 Salika 在任何阶段,尤其抽穗后吸磷速率远远大于 Zita,表现了对土壤磷较强的吸收利用能力^[11]。

蚕豆品种或品系间磷吸收转运效率方面也存在着显著差异。如缺磷条件下(2mg/株),不同蚕豆品种干物质产量差异达 72%,磷利用效率差异达 77%^[12]。Vose 等报道,在缺磷条件下,磷高效蚕豆品系的单位磷素光合强度高于磷低效品系,50 个蚕豆品种或品系间的磷素利用效率为 380~671g 干物质/g P^[13]。

植物种类、品种(品系)甚至不同基因型间对磷素吸收、运输与利用效率的差异充分说明,磷高效植物品种(基因型)通过对外部形态的改变或内部生理机制的调节,在土壤有效磷含量较低条件下同样可以活化、吸收、利用土壤中的难溶态磷,从而有效地维持其正常的生长发育。为此,合理开发利用植物自身的遗传特性,发挥磷高效植物基因型的应用潜力,对于土壤储备态(即固定态)磷的活化、吸收、利用,缓解农业磷肥的供求矛盾,协调磷素的生态循环,阻截土壤磷的流失等,将具有重要的应用价值及广阔的发展前景。因目前生产技术条件下,磷肥的当季利用率一般仅为 10%~15%,施入土壤中的磷大部分被转化为固定态而在土壤中累积起来,据鲁如坤于 1980 年报道,储存于我国农业土壤中固定态(难溶态)磷(P₂O₅)的总量目前可达 6000 万 t,相当于全国目前磷肥 10a 消费量的总和。因此,通过作物磷高效基因型的改良与定向培育,如果能充分挖掘及利用这部分磷,不仅可节省大量资金与能源,而且更重要的是开发了这一重要的磷资源,加快了磷素的生物循环,并有效地阻止了磷素的流失及对环境的污染,对维护生态系统的良性循环及农业的持续发展也具有重要的作用。

4 植物高效利用土壤磷素的生理机制

因植物的磷效率通常包括吸收效率和代谢效率两种途径。在吸收效率中,磷高效基因型植物可通过改变根系形态或生理特性来提高吸收、利用土壤磷的能力或适应磷胁迫的不良环境。

根系形态的变化主要包括根的伸长、幼根增加以及根毛的大量形成等^[14,15],如白羽扇豆在磷胁迫下形

成大量排根就是一典型的例证。生理上的变化主要是通过根系分泌物的增加。如缺磷可诱导某些植物根系分泌一些具有酸化、螯合或还原作用的物质,如有机酸、质子、氨基酸以及糖类等。据 Dinkelaker 等报道,缺磷条件下,白羽扇豆的排根可将高达地上部光合固碳量23%的柠檬酸分泌出来并释放到根际,从而明显提高了土壤磷的有效性^[14]。质子及有机酸不仅对石灰性土壤 Ca-P 活化、释放具有重要作用,而且有机酸对酸性土壤 Fe-P 中 Fe⁴⁺的螯合有利,从而使 Fe-P 中的 P 释放出来供植物吸收利用。据李继云等的研究,小麦不同品种间根系分泌质子对介质酸化能力具有明显的差异,磷高效小麦可使介质 pH 降低3.5个单位,同时根系内储有的有机酸也具有明显差异^[15]。在磷胁迫下,磷高效性植物还可通过根系分泌高分子的酸性磷酸酯酶,从而提高对土壤有机磷的分解吸收能力。

除了通过根系分泌物来提高根际磷的有效性外,植物还可通过增加根系对有效磷的亲合力来提高对土壤磷的吸收效率,如有人曾比较了不同玉米品种磷的吸收动力学参数,发现不同品种的 I_{max} , K_m 及 C_{min} 均有显著差异^[18]。此外,菌根(尤其是 VA 菌根)对于改善缺磷土壤上植物的磷营养状况也具有不可忽视的作用,其机理主要是菌丝扩大了根系的吸收面积,菌丝分泌物促进了根际难溶态磷的活化并加快了根系的代谢运转。

植物对磷的代谢效率,一方面认为植物磷高效基因维持正常生长代谢所需磷浓度较低,所吸收的磷很快被集中分配或再利用到代谢活性部位,从而使植物所吸收的有限磷素能产生最大限度的代谢活性。另一方面则表现为某些酶活性的增强,加快了与磷有关的代谢进程,如磷胁迫条件下某些植物表现为酸性磷酸酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶等酶类活性的提高^[15],这是否是磷高效基因型磷代谢效率高的一种可能机制尚待进一步研究。

5 植物磷高效的遗传学特性

植物磷高效受遗传基因的控制,其遗传学实质是那些在低磷土壤中磷胁迫条件下,由于某些“沉默”基因的诱导表达或 DNA 序列的特定改变而导致在形态、构造或一系列生理、生化特征上的适应性改变,增加了对土壤难溶态磷的活化、吸收及运转代谢能力,从而可以获得超出一般基因型植物产量的基因型个体。如果某作物群体的基因型在相同条件下对难溶态磷的吸收、利用能力不同,并表现相对稳定的遗传特性,那么该作物就具有磷效率改良的基因潜力。在农业生产实践中,人们所寻求的是磷高效基因的充分表达,在合适的选择压力下,高效基因型对土壤难溶态磷高效吸收利用的诱发及筛选,从而不仅为植物的营养遗传规律提供理论依据,而且为现有品种的改良及磷高效品种的选育提供有用的种质资源。生物学研究结果表明,植物的磷高效基因型主要受加性基因的作用,而且是微效多基因控制,具有数量遗传的性状。目前虽然对植物磷高效的受控基因尚不十分明确,但随着近年来生物技术的不断提高,植物基因控制领域的研究已出现了很大进展,如 Lyness 对玉米的研究结果发现,将磷高效与磷低效的自交系杂交时,磷营养效率在 F1代表现为隐性遗传。Naismith 等报道,磷素积累的有关基因位于第9号染色体上^[20]。Bochev 等^[21]以中国春端体材料对小麦籽粒和茎秆含磷量的研究结果表明,3BS 和 3DS 对籽粒和茎秆含磷量均有显著促进作用,而 2AL、2DS、4DS 和 6AS 对籽粒和茎秆含磷量则有显著的抑制作用。进一步研究结果表明,小麦 3D 染色体组不仅对磷而且对钾、锌、锰等的吸收也具有明显的促进作用。然而目前最成功的例子是 Graham 在前人工作的基础上将黑麦 5RL 染色体臂易位到小麦的 5BS 上,得到 5RL/5BS 易位系,培育出4个小麦栽培种,在缺铜条件下平均增产100%^[22],从而获得了突破性进展。由此也为磷高效基因工程的研究与应用开创了乐观的前景。

总之,植物磷营养效率的遗传差异不仅为植物对土壤难溶态磷的吸收利用提供了可行性依据,而且为磷高效植物基因型的遗传改良、矿质营养育种以及基因工程的应用提供了有效途径。事实上,目前已经筛选出许多磷高效的植物基因型优良材料,深入进行这些基因材料遗传规律、生态特性及营养机制等方面的研究,是进行植物营养遗传改良以及营养育种的重要保证。

参 考 文 献

- 1 沈善敏. 论我国磷肥的生产与应用. 土壤通报, 1985, 3: 97~103; 4: 145~161

- 2 王文山译. 各种磷肥的长期试验效果. 土壤学进展, 1986, 1: 58~66
- 3 李阿荣, 顾益初, 蒋柏藩. 石灰性土壤适用磷肥品种的研究. 土壤, 1985, 6: 319~322
- 4 Hignett T P, et al. In: Swaminathan M S and Sinha S K (Ed.) *Global Aspects of Food Production*. Great Britain: Longman press, 1977. 327~368
- 5 Chapin F S. In: *Genetic Aspects of Plant Nutrition*. Saric M R and Loughnan B C (Ed.) German: Martinus Nijhoff Publishers, 1983. 217~221
- 6 Ae N and Arihara J, et al. Uptake mechanism of iron-associated phosphorus in pigeonpea growing on Indian alfisol and its significance to phosphorus availability in cropping systems, In: Proc. of 4th Int. Conf. of Soil Sci. Society, 1990. Vol. 1: 164~169
- 7 Fist, et al. In: Gabelman W H and Longhman B C (Ed.). *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. German: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. 299~307
- 8 Nielsen N E and Barber S A. Differences among genotypes of corn in the kinetics of phosphorus uptake. *Agron. J.*, 1978, 70: 695~698
- 9 Clark R B and Brown J C. Differential phosphorus uptake by phosphorus-stressed corn inbreds. *Crop Sciences*, 1974, 14: 505~508
- 10 Bruetsch T F and Estes G O. Genetic variation in nutrient uptake efficiency in corn. *Agron. J.*, 1976, 68: 521~523
- 11 Michalik I. In: Saric MR and Loughman B C (Ed.). *Genetic aspects of plant nutrition*. German: Martinus Nijhoff Publishers, 1983. 139~143
- 12 Gabelman W H and Gerloff G C. The search for and interpretation of genetic controls that enhance plant growth under deficiency levels of a macronutrient. *Plant and Soil*, 1983, 72: 335~350
- 13 Vose P B. In: Saric M R and Loughman B (Ed.). *Genetic Aspects of Plant Nutrition*. German: Martinus Nijhoff Publishers, 1983. 402~409
- 14 Anghinoni I and Barber S A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. *Agron. J.*, 1980, 72: 685~688
- 15 Fohse D and Jungk A. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil*, 1983, 74: 359~368
- 16 Dinkelaker B, Romheld V and Marshner H. Citic acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus. albus. L.*). *Plant, Cell and Environment*, 1989, 12: 285~292
- 17 李继云, 等. 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
- 18 张福锁. 植物营养生态生理学和遗传学. 北京: 北京农业大学出版社, 1993. 3~58
- 19 Goldstein A H. Phosphate starvation inducible metabolism in *L. esculentum* I Excretion of acid phosphatase by tomato, *Plant Physiol.* 1988, 87: 711~715
- 20 Naismith R W and Johnsen M W. Genetic control of relative calcium, phosphorus and manganese accumulation on chromosome 9 in maize. *Crop Sci.* 1974, 14: 845~849
- 21 Bochev B and Kastori F. Genetic basis of mineral nutrition in *triticum aestivum* I. Effect of the cytoplasm on the absorption of nutrient elements. In: Gabelman and Laughman (Ed.). *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. German: Martinus Nijhoff Publishers. 1983, 429~434
- 22 Graham R D. Breeding for nutrition characteristics in cereals. *Adv. Plant Nutr.* 1984, 1: 57~102