

植物营养性状的遗传学改良：进展与期望

严小龙

(作物营养与施肥研究室)

摘要 植物营养性状的遗传学改良是提高不良土壤营养环境中作物产量的一条新途径。能否成功地进行植物营养性状的遗传学改良取决于对这些性状的遗传特性及其生理生化基础的认识以及对遗传育种技术的合理应用。本文试图就这些方面的研究进展作一简要的综述，并对应用遗传育种方法改良植物营养性状的前景以及今后的研究方向提出了一些见解。

关键词 植物营养性状；遗传育种

植物的营养性状及其遗传规律早已为人们所注意。在本世纪三、四十年代，就已有关于植物吸收利用养分遗传变异的报道⁽²⁵⁾。进入六、七十年代，不少科学工作者已意识到植物营养性状的遗传潜力及其遗传学改良的可能性，因而倡议应用遗传育种途径，配合传统的土壤改良和施肥措施，去解决农业生产中的一些植物营养问题^(13,48)。近年来，由于如下两方面的原因，植物营养性状的遗传学改良问题越来越为人们所重视：1) 人类对农产品需求的不断增加与环境条件的日趋恶化已成为了当今世界中的一对突出的矛盾。为此，人们试图创建一种既能保持一定的生产能力、又能保护自然环境与资源的持久农业系统。植物营养性状的遗传学改良正是以提高作物的产量潜力、降低能源和化学物质的投入为宗旨的，显然会有良好的经济效益和生态效益，因而是现代持久农业概念的一重要组成部分；2) 现代生物技术，尤其是基因工程技术的发展日新月异。这些技术的不断成熟为生物性状的遗传学改良提供了技术条件。在不久的将来，植物性状，包括植物营养性状的定向改造将成为可能^(29,42)。

当前人们比较关注的植物营养性状有养分效率、耐酸性、耐盐(碱)性以及耐重金属性等^(5,11)。一般而言，能否成功地对这些性状进行遗传学改良取决于如下两个先决条件：1) 对这些性状的遗传特性及其生理生化基础的认识；2) 对遗传育种技术方法的合理应用。

1 植物营养性状的遗传特性及其生理生化基础

1.1 养分效率

1.1.1 大量元素

植物的养分效率通常被定义为介质中单位养分元素所能产生的植物产量⁽⁹⁾。大量元素

1992-05-09 收稿

的效率取决于多方面的因素,因而其遗传情况比较复杂。以氮效率为例,豆科固氮植物的氮效率主要取决于结瘤和生物固氮作用,而这两者均由复杂的基因系统所控制。例如豌豆(*Pisum sativum* L.)与根瘤形成有关的基因(Sym基因)就有二十多个,与固氮作用过程有关的基因(Nif基因)或许更多⁽⁵⁰⁾。非固氮植物的氮效率则主要取决于植物对土壤氮素的吸收以及继而在体内的运转、代谢,其遗传也由多基因系统所控制^(20,31)。

磷效率的遗传情况也比较复杂。从菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)、玉米(*Zea mays* L.)和小麦(*Triticum aestivum* L.)等几种植物的研究结果来看,植物磷效率是由多基因(微效多基因)所控制,具有数量遗传的性质⁽⁴¹⁾。在基因作用方式上,磷效率的表现也较为复杂。例如菜豆磷效率就同时受到多个基因系统的控制,它们之间存在着积加作用或上位作用等形式的基因互作⁽⁴⁵⁾。

关于其他大量元素效率的遗传研究还不多。但有证据表明,钾、钙、镁等几种元素在一些植物中的效率也受多基因系统控制^(16,21,30)。实际上,大量元素效率的遗传控制一般都比较复杂,这是因为大量元素效率涉及到较多的生理生化过程,需要不同基因系统的多步控制的缘故⁽²⁰⁾。

一般认为,植物的养分效率是通过如下两方面的生理生化功能而实现的:1)根系对该养分的吸收利用能力,即吸收效率;2)植物体内对该养分同化利用的能力,即代谢效率^(20,23)。在吸收效率方面,高养分效率的植物会产生形态和生理上的变化而提高吸收养分的能力。形态上的变化包括了根的伸长生长、幼根增加以及根毛的大量形成等⁽⁴⁾。生理上的变化则可能有根系分泌物的增加或吸收特性的改变⁽³³⁾。此外,吸收效率还与其他的一些因素有关,例如菌根的形成就对多种养分的吸收有明显的促进作用⁽⁴²⁾。在代谢效率方面,高养分效率的植物能以较低的体内养分浓度来维持正常的代谢过程。据认为这一方面是由于养分运转分配到代谢活性部位的能力较强,另一方面是由于一些有关酶类活性的提高,从而使有效养分产生最大限度的代谢活性^(20,49)。

1.1.2 微量元素

关于微量元素效率遗传控制的一个突出的例子是Weiss早年用大豆 [*Glycine max* (L.) Merr] 做的铁效率遗传试验⁽⁵¹⁾。他在大豆的栽培群体中发现了低铁效率的突变体。通过分析高铁效率×低铁效率杂交后代的分离比率,发现大豆的铁效率是由同一位点的一对等位基因(F.F.和f.f.)所控制,高铁效率基因(F.F.)为显性,其后代分离方式符合孟德尔遗传。

后来较多的研究指出,微量元素铁、铜、锰、硼等在一些植物中的效率多表现为主基因控制遗传^(8,11,23)。这些结果似乎证实了微量元素效率的遗传控制相对会简单些的提法⁽¹²⁾。不过也有一些例外的情况,例如在菜豆的铁效率遗传中就发现了多对显性互补基因同时控制着铁效率,因而存在着复杂的基因互作⁽⁵⁴⁾。目前对微量元素效率机理的研究还不多。不过有理由相信,微量元素效率的生理生化基础可能会相对简单些。例如在铁营养方面,人们已了解到植物提高铁效率主要有两种策略:一是双子叶或非禾本科单子叶植物的根细胞会在原生质膜上产生某些还原酶,将三价铁还原成二价铁或促进三价铁螯合物在原生质膜上的裂解;二是禾本科植物的根系会释放出植物高铁载体类的物质(例如麦根酸),将三价铁螯合成可溶物质,并利用原生质膜上的特异通道进入根细胞内⁽⁵²⁾。最近有人在豌豆中发现了高铁效率的单基因突变体,表现为铁还原酶活性的增加,从而导致地上部铁含量大幅度提高⁽⁵²⁾。另外一些研究指出,黑麦(*Secale cereale* L.)和大麦(*Hordeum vulgare* L.)中麦

根酸类物质的合成与否仅取决于一系列生化过程中的一步或数步反应⁽³⁵⁾。这些结果都显示了铁效率单基因(或主效基因)控制的特点,因而有可能只通过改变一个或数个关键的生化步骤就可以得到根本性的改良。

1.2 耐酸性

植物的耐酸性是一个综合性状,因为酸性土中除了酸性(低pH)之外,还有铝毒、锰毒、低盐饱和度以及低养分有效性等具体的障碍因子。不过其中又以铝毒、锰毒最为常见^(17,31)。

关于植物耐酸性遗传特性的一些试验显示,小麦、大麦、玉米以及高粱 [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] 等植物的耐铝性均有显性主基因控制,通常为一对等位基因或一系列的复等位基因^(2,22,38,39)。然而在另外的一些试验中,一些研究者注意到主基因效应只是所观察到的遗传变异的一部分,除此之外还有微效基因的影响,因此加性基因效应也在耐铝性的遗传中起作用。植物耐锰性的遗传也有类似的情况,即既有主效基因的控制,又有微效基因的修饰的作用,有时甚至伴有细胞质遗传⁽⁶⁾,总的来说,即使是多基因控制的数量遗传,植物的耐铝性或耐锰性均有较高的遗传率,说明了这些性状具有一定的遗传潜力⁽⁴⁶⁾。

关于植物耐酸机理还未研究得很清楚,目前只有一些假设。以耐铝性为例,一般认为植物主要通过排斥作用和解毒作用两种机理来忍受较高浓度的土壤活性铝。前者包括提高根际pH、降低根阳离子交换量、保持原生质膜完整性以及形成根尖保护套等生理反应,从而减少铝离子的吸收及其对根系的毒害;后者包括有机酸或其他有机物质在细胞内对铝离子的络合、在组织或细胞水平对铝离子的分隔作用以及保持其他养分的平衡等^(17,31)。最近有人指出植物的耐铝性是通过所谓的“铝讯号”所调控的、由多步生理生化过程共同作用而实现的,因而耐铝机理的实质颇具复杂性⁽⁴⁾。

1.3 耐盐性

较多的证据表明,植物的耐盐性是一个由多基因系统控制的性状,具有数量遗传的特征^(5,14,25)。不过也有一些例外的情况。例如,大豆的耐盐性与其地上部排氯离子能力有关,用具有不同排氯能力的大豆品种进行杂交的结果显示,大豆的地上部排氯能力是由单一位点上的一对等位基因控制,其中排氯基因(Ncl)为显性,吸氯基因(ncl)为隐性⁽¹⁾。不过类似这样单基因控制耐盐性的例子非常罕见。

现有的研究结果指出,植物的耐盐性主要取决于以下两个方面:1) 渗透调节:植物通过吸收介质中的无机离子或在体内合成一些有机溶质来降低体内水势,从而维持与外部介质的水分平衡,防止发生生理干旱;2) 离子分隔作用:将进入了植物体内的盐分离子分隔在对生命活动影响较小的器官(如老叶)或细胞内的某些非代谢部位(如液泡)中,以减少盐分离子对植物的毒害作用^(14,24)。对于非盐生植物,后一方面的机理尤为重要。对水稻(*Oryza sativa* L.)、小麦、大麦等多种植物的研究表明,这些植物的耐盐性与在器官、组织和细胞水平上对盐分离子(例如钠离子和氯离子)的分隔能力大小有关,因而离子分隔能力可以作为耐盐性的生理指标之一^(14,24,55)。

1.4 耐重金属性

植物在耐重金属能力方面存在着遗传变异⁽⁴⁴⁾。一些试验获得了植物耐重金属的等位基因突变体,说明这种性状有可能属于主效基因控制⁽⁹⁾。然而关于植物耐重金属遗传的研究还很少,因而还缺乏对该性状遗传特性的普遍认识。

据认为植物耐重金属的机理与耐铝、锰的机理相似,即主要包括排斥作用和解毒作用

两种形式⁽⁴¹⁾。对于后一种机理,近年来人们比较重视金属硫因(Metallothionein)的作用。在重金属胁迫的诱导下,高等植物可以合成某些类型的金属硫因,这些多肽类的物质能络合进入植物体内的重金属,从而起着解毒的作用⁽⁴⁰⁾。目前有人正在研究植物体内这些物质的生物合成过程及其遗传控制⁽²⁶⁾。

2 植物营养性状的遗传学改良途径

2.1 常规选育种

常规选育种从广义上可分品种筛选和杂交育种两类型方法。其中前者已较多地用于植物营养的改良之中,具体有田间筛选、土壤盆栽、营养液栽培以及组织与细胞培养等多种形式。这些方法已分别应用于植物养分效率⁽¹⁸⁾耐酸性⁽⁴⁶⁾、耐盐性⁽⁴⁴⁾以及耐重金属性⁽³⁴⁾等性状的改良中。

应用杂交育种方法改良植物营养性状亦已有了一些实践。例如一些研究者通过谱系育种轮回选择等育种方式分别尝试了改良植物的磷效率⁽⁴⁵⁾、铁效率⁽⁴¹⁾、耐酸性⁽⁴⁶⁾以及耐盐性⁽⁴⁴⁾等性状,并取得了一定的成效。

2.2 诱变育种

基因突变(自然突变或人工诱变)是快速获得新种的一条途径,因而也有人建议应用于植物营养性状的改良之中⁽⁴¹⁾。然而,基因突变一般只对单基因控制的性状才有意义,即使对于单基因控制性状,通过诱变而获得理想突变体的频率也较低,因而实际应用起来还有困难。

值得一提的是“体细胞变异”技术的应用。这是通过组织或细胞离体培养来提高细胞遗传变异机率的一种方法⁽²⁷⁾。这种方法也已应用到了植物营养性状的改良之中,例如应用组织或细胞培养技术选育养分效率^(19,41)、耐盐性⁽⁴⁴⁾、耐酸性⁽⁴⁶⁾等均已有了报道。但目前存在的主要问题是,在组织或细胞水平上选择到的性状不一定会在整株水平得到稳定的表达,因为离体培养时产生的变异可能只是体细胞变异而不是真正的基因突变⁽²⁷⁾。

2.3 细胞遗传学方法

进行植物远缘杂交可以增加子代的遗传变异程度,而人工创造多倍体是进行植物远缘杂交的重要手段之一⁽⁴¹⁾。应用人工多倍体技术进行植物远缘杂交、从而改良一些植物营养性状的做法已有报道。其中的一个例子是小麦铜效率的改良。一般小麦品种的铜效率较低,但当小麦和某些高铜效率的黑麦品种杂交并人工诱导成可育的异源多倍体小黑麦(Triticale)之后,其铜效率有了明显的提高⁽³³⁾。

然而,无论是常规杂交还是远缘杂交都存在着某一性状的改良伴随着其他不良性状的矛盾,因为杂交利用是亲本的整个基因组而不只是利用与该性状有关的基因。例如上述的小黑麦由于有了全套的黑麦染色体,使得小麦在获得了高铜效率这个性状的同时,也获得了黑麦的一些不良性状。为了克服这个矛盾,一些研究者尝试了利用染色体易位技术进行个别染色体片段的转移,将携有高铜效率基因的黑麦染色体片段5RL转移到小麦的4B染色体一端,从而使后者既获得了高铜效率,又不影响原有的其他优良性状⁽⁴⁴⁾。

染色体片段的转移工作需要了解所需性状控制基因在染色体上的定位,目前的一些研究已对一些作物的磷效率⁽³³⁾、铜效率⁽⁴⁴⁾、铁效率⁽⁴⁵⁾以及耐铝性⁽²⁾等性状的控制基因进行了染色体定位,从而为染色体转移工作打下了基础。

2.4 基因工程

改造植物性状最有效、最精确的方法还应是基因工程。近年来,植物基因工程的研究工作取得了很大的进展。其中突出的例子是利用根瘤农杆菌(*Agrobacterium Tumefaciens*)中的Ti质粒作为载体将外源基因成功地引入多种植物的细胞中并产生功能表达^(29,37)。这为植物性状的定向改造提供了技术条件。有理由相信,植物的营养性状不久也将成为基因工程的改造对象之一。不过,目前的基因工程技术还只限于一些单基因控制的简单性状的改良⁽²⁹⁾。不幸的是植物营养性状似乎多为多基因控制。即使对于一些有可能是单基因控制的性状,目前尚未明确其具体的生化标记,因而还未能追踪到其控制基因。不过人们正朝着这个方向努力,例如目前已有试验从分子水平上鉴定分离与耐酸性⁽⁴¹⁾、耐盐性⁽⁴³⁾等性状有关的基因。

3 结语

在过去短短的十多年时间内,植物营养性状遗传学改良的研究取得了令人瞩目的进展,这部分地反映在已召开过的四届“植物营养遗传方面国际研讨会”。随着遗传机理和生理生化基础研究的不断深入以及遗传操作技术的不断成熟,植物营养性状的遗传学改良将会有广阔的前景。

然而,目前这项工作仍存在着较大的障碍,这主要归咎于植物营养性状的复杂性。如前所述,多数营养性状的遗传控制是多基因性质的,其功能表达取决于多步的生理生化过程。这些不同的生理生化过程之间以及它们与环境因素之间可能存在的交互作用使得性状的最终表现更为复杂。这样的一些性状属于综合性状,要对其进行直接的改良将会比较困难,而只能采取各个击破的办法,即分别鉴定其有益的生理生化过程(子性状)并明确其遗传控制,然后通过合适的遗传育种方法将它们集中到某一个体之中,使其成为一理想的基因型。这就是所谓的植物性状改良的“金字塔”途径⁽⁵³⁾。

最后应该指出,植物营养性状的遗传学改良是一项复杂的工作,需要土壤与植物营养、植物生理生化、遗传育种以及现代生物技术等多学科的知识以及有关学科人员的密切协作。只有通过各方面的共同努力,这项工作才会取得实质性的进展。

参 考 文 献

1. Abel G H Inheritance of the capacity for chloride inclusion and chloride exclusion by soybeans. *Crop Sci*, 1969, 9: 679~689.
2. Aniol A. Genetics of tolerance to aluminium in wheat (*Triticum aestivum* L. Thell). *Plant and Soil* 1990, 123: 223~227.
3. Barber S A. Soil Nutrient Bioavailability, A Mechanistic Approach. John Wiley and Sons New York, 1984, 201~228.
4. Bennet R J. and C M Breen. The aluminium signal; New dimensions to mechanisms of aluminium tolerance. *Plant and Soil* 1991, 134: 153~166.
5. Blum A. Plant Breeding for Stress Environments. Boca Raton, Florida; CRC Press, 1988. 133~162.
6. Brown J C. and T E Devine Inheritance of tolerance or resistance to manganese toxicity in soybeans. *Agron J*, 1980, 72: 898~904.
7. Campbell L G. and H N Lavever. Inheritance of aluminium tolerance in wheat. *Canadian J Genetics Cytology*, 1978, 20: 355~364.
8. Clark R B. Plant response to mineral element toxicity and deficiency. In: M. N. Christiansen and C. F. Lewis eds,

- Breeding for Less Favorable Environments. John Wiley and Sons, New York, 1982, 71~142.
9. Cobbett C. C Hanrahan and R Howden. Heavy metal—sensitive mutants of *Arabidopsis*. In: Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts. Canberra, Australia, 1991, P71.
 10. Delhaize E. P. J Randall and T J Higgins In search of an aluminum tolerance gene. In: Fourth International Symposium on Genetic of Plant Mineral Nutrition Abstracts. Canberra, Australia, 1991, P26.
 11. Devine T E. Genetic fitting of crops to problem soils. In: M N Christiansen and C F Lewis eds, Breeding for Less Favorable Environments. John Wiley and Sons, New York, 1982, 143~147.
 12. Epstein E. Mineral Nutrition of plants: principles and perspectives. John Wiley, New York, 1972, 325~344.
 13. Epstein E. and R L Jefferies The genetic basis of selective ion transport in plants. Ann Rev Plant phant physiol, 1964, 15, 169~184.
 14. Epstein E. and D W Rains. Advances in salt tolernce. Plant and Soil, 1987, 99, 17~29
 15. Fawole I. W H Gabelman, G C Gerloff and E V Nordheim. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (*phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress, J Amer Soc Hort Sci, 1982, 107 (1): 98~100.
 16. Figdore S S. W H Gabelman and G C Gerloff. Inheritance of potassium efficiency, sodium substitution capacity, and sodium accumulation in tomatoes grown under low—potassium stress. J Amer Soc Hort Sci 1989, 114 (2): 322~327.
 17. Foy C D. Plant adaptation to acid, aluminium toxic soils. Commun. Soil Sci plant Anal, 1988, 19, 959~987.
 18. Gabelman W H. and G C Gerloff The search for and interpretation of genetic controls that enhance plant growth under deficiency levels of a macronutrient. In: M R Saric and B C Loughman eds. Genetic Aspects of plant Nutrition. Martinus Nijhoff publishers, The Hague, 1983, PP379~394.
 19. Gerloff, G. C. Intact—plant screening for tolerance of nutrient—deficiency stress. Plant and Soil, 1987, 99, 3~16.
 20. Gerloff G C. and W H Gabelman. Genetic basis of inorganic plant nutrition. In: A. Lauchli and R. L. Bieleski eds, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 15B. Springer—Verlag, New York, 1983, 435~476.
 21. Gorsline G W. J L Ragland and WI Thomas. Evidence for inheritance of differential accumulation of calcium, magnesium and potassium by maize. Crop Sci, 1961, 1, 155~156.
 22. Gourley L M. S A Rogers, C Ruiz—Gomez and R B Clark. Genetic aspects of aluminium tolerance in sorghum. Plant and Soil, 1990, 123, 211~216.
 23. Graham R D. Breeding for nutritional characteristics in cereals. Adv Plant Nutr, 1984, 1: 57~102.
 24. Greenway H. and R Munns. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. Ann Rev Plant Physiol, 1980, 31, 149~190.
 25. Harvey P H. Hereditary variation in plant nutrition. Genetics, 1939, 24, 437~461.
 26. Jackson P J. J Conia and C R Kuske. Changes in the biosynthesis of metalbinding Polypeptides and their Precursors in responsr to cadmium and copper in *Datura innoxia*. In: Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts. Canberra, Australia, 1991 P70.
 27. Karp A. Somaclonal variation in plants. J Agric Soc the University of Wales, 1990, 70, 68~83.
 28. Koide R T. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizalinfection. New Phytol, 1991, 117, 365~386.
 29. Lewis D M. Plant transformation: from test—tube to field. J Agric Soc, The University of Wales, 1990, 70, 120~128.

30. Li Y. and W H Gabelman. Inheritance of Calcium use efficiency in tomatoes grown under low—calcium stress. *J Amer Soc Hort Sci*, 1990, 115 (5): 835~838.
31. Marschner H. Mechanisms of adaptations of plants to acid soils. *Plant and Soil*, 1991, 134: 1~20.
32. Marschner H. V Romheld and M Kissel. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. *J Plant*, 1986, 9 (3~7): 695~713.
33. Marschner H. V Romheld and I Cakmak. Root—induced changes of nutrients availability in the rhizosphere. *J Plant Nutr*, 1987, 10 (9~16): 1175~1184.
34. Merry R H. Tolerance of plants to "heavy metals". In: W H Gabelman and G C Gerloff eds, *Genetic Aspects of Plant mineral Nutrition*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 1987, 165~171.
35. Mori S. N K Nishizawa and J Fujigaki. Identification of chromosome member of rye and Barley encoding the gene of mugineic acid synthetase. In: *Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts*. Canberra, Australia, 1991, p61.
36. Sullivan J. W H Gabelman and G C Gerloff. Variations in efficiency of nitrogen utilization in tomatoes, *Lycopersicon esculentum*, grown under nitrogen stress. *J Amer Soc Hort Sci*, 1974, 99: 543~547.
37. Potrykus I. Gene transfer of plants: assessment of published approaches and results. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 205~225.
38. Reid D A. Genetic control of reaction to aluminium in winter barley. In: R A Nilan ed, *Barley Genetics II: Proceedings of the 2nd International Barley Genetics Symposium*. Washington State University Press, Pullman, 1970, 409~413.
39. Rhue R D, C O Grogan, E W Stockmeyer and H L Everett. Genetic control of aluminium tolerance in corn *Crop Sci*, 1978, 18: 1063~1067.
40. Robinsom N J. I M Evans, J Bryden, J Shi, J A Gatehouse and A M Tommey. Metallothioneins. In: *Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts*. Canberra, Australia, 1991, p70.
41. Ross W M. Improving Plants for tolerance to iron deficiency and other mineral nutrition problems: breeding and genetic points of view. *J Plant Nutr*, 1986, 9 (3~7): 309~333.
42. Saric M R. Progress since the first international symposium: 'Genetic aspects of plant mineral nutrition', Beograd, 1982, and perspectives of future research. *Plant and Soil*, 1987, 99: 197~209.
43. Schachtman D P, E S Lagudah, R Apples and R Munns. Molecular mapping of sodium exclusion—a trait conferring salt tolerance to wheat. In: *Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts*. Canberra, Australia, 1991, p38.
44. Schlegel R. T Werner and E Hulgenhof. Confirmation of a 4BL/5RL wheat—rye chromosome translocation line in the wheat cultivar 'Viking' showing high copper efficiency. *Plant Breeding*, 1991, 107: 226~234.
45. Schettini T M. W H Gabelman and G C Gerloff Incorporation of phosphorus efficiency from exotic germplasm into agriculturally adapted germplasm of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil*, 1987, 99: 175~184.
46. Scott B J. and J A fisher Selection of genotypes tolerant of aluminium and manganese. In: A. D. Robson ed, *Soil Acidity and Plant Growth*. Academic Press, Sydney, 1989. 167~203.
47. Thurman D A. Mechanisms of metal tolerance in higher plants In: N W Lepp ed, *Effects of Heavy Metal Pollution on Plants*, Vol. 2. Applied Sci. Publishers, London, 1981, 239~249.
48. Vose P B. Varietal differences in plant nutrition. *Herbage Abstracts*, 1963, 33: 1~13.
49. Vose P B. Effects of genetic factors on nutritional requirements of plants. In: P B Vose and S G Blixt eds, *Crop Breeding, A Contemporary Basis* Pergamon Press, Oxford, 1984, pp67~114.
50. Weeden N F. B E Kneen and T A LaRue. Genetic analysis of sym genes and other nodule—related genes in

- Pisum sativum*. In: Gresshof Roth Stacey and Newton eds, Nitrogen Fixation, Achievements and Objectives. Chapman and Hall, Nall, New York, 1990, 323~333.
51. Weiss M G. Inheritance and physiology of efficiency in iron utilization in soybeans. *Genetics*, 1943, 28: 253~268.
52. Welch R M. M A Grusak, J E Shaff and L V Kochian. Investigating the regulation of iron absorption using single gene mutants of *Pisum sativum*. In: Fourth International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition Abstracts. Canberra, Australia, 1992, p63.
53. Yeo A R. and T J Flowers. The physiology of salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a Pyramiding approach to breeding varieties for saline soils *J Plant Physiol*, 1986, 13: 161~173.
54. Zaiter H Z. D P Coyne and R B Clark, Genetic variation and inheritance of resistance of leaf iron--deficiency chlorosis in dry beans. *J Amer Soc Hort Sci*, 1987, 112 (6): 1019~1022.

GENETIC IMPROVEMENT OF PLANT NUTRITIONAL CHARACTERS; ADVANCES AND PERSPECTIVES

Yan Xiaolong

(Laboratory of Crop Nutrition and Fertilization)

Abstract Genetic improvement of plant nutritional characters provides a new approach towards increasing the crop yields in unfavorable soil environments. The possibility of successfully breeding crops for nutritional characters depends on the knowledge of the genetics of the characters and their physiological-biochemical basis and the appropriate application of breeding methodologies. This article briefly reviews the research developments of these aspects. The author also describe the perspectives of genetic improvement of plant nutritional characters and suggest possible research approaches for the future.

Key words plant nutritional characters; plant genetics and breeding