

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00580

水稻染色体片段代换系对氮、磷胁迫反应差异及其 QTL 分析

王 雨 孙永建 陈灯银 余四斌*

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室 / 国家植物基因研究中心(武汉), 湖北武汉 430070

摘 要: 利用来源于 9311(籼稻)与日本晴(粳稻)杂交后代衍生的遗传背景为 9311 的染色体片段代换系群体, 分析其在大田正常、低氮和低磷条件下的单株有效穗和单株产量的差异。结果表明, 低磷、低氮胁迫对单株有效穗和单株产量影响较大。代换系对低磷和低氮的反应存在明显差异。在低氮(磷)水平下共检测到 26 个单株有效穗和单株产量片段或 QTL, 以及 12 个相对单株有效穗和相对单株产量 QTL。源于日本晴的等位基因均呈减效作用。低磷和低氮下共同检测到 5 个导入片段影响单株有效穗或单株产量。而大部分(约 81%)QTL 只在单胁迫处理下被检测到。表明水稻对磷胁迫和氮胁迫的反应既存在不同的遗传基础, 也存在共同的遗传机制。

关键词: 水稻; 耐低氮; 耐低磷; 染色体片段代换系; 数量性状位点(QTL)

Quantitative Trait Loci Analysis of Responses to Nitrogen and Phosphorus Deficiency in Rice Chromosomal Segment Substitution Lines

WANG Yu, SUN Yong-Jian, CHEN Deng-Ying, and YU Si-Bin*

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement / National Plant Gene Research Centre (Wuhan), Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Tolerance to low nitrogen and low phosphorus conditions is a highly desired characteristic for sustainable crop production. In this study, a set of 125 chromosome segment substitution lines (CSSL), each containing a single or few introgression segments from a *japonica* cv. Nipponbare with the genetic background of an *indica* cv. 9311, were evaluated using augmented design under the field experiment with normal, low nitrogen (N0), and low phosphorus (P0) conditions. The grain yield and panicle number per plant were measured for each CSSL, and their relative values based on N0 or P0 and normal conditions were considered as the measurement for tolerance to low soil nutrient. The results showed that both the N0 and P0 conditions had strong negative effect on yield and panicle number, and there were different responses among the CSSLs to the stresses, and the relative traits had a significant negative correlation with the traits under the normal condition. 9311 showed better tolerance to low nutrient conditions than Nipponbare. A total of 38 chromosomal regions or quantitative trait loci (QTL) all with negative allelic effects from Nipponbare were detected for the measured traits under the nitrogen and the phosphorus stresses, of those 26 QTLs were for the yield and panicle number, 12 QTLs for the relative traits. Five chromosomal regions were identified in common under both the stresses, while most QTLs (81%) were specifically detected only in low nitrogen or phosphorus condition. Such different QTLs suggest that the responses to limiting nitrogen and phosphorus conditions are regulated by different sets of genes in rice. Most QTLs for the relative traits were co-localized with those for the yield and the panicle number under either nitrogen or phosphorus stresses, indicating that the tolerance QTLs may be involved in nitrogen and phosphorus uptake or assimilation pathway in rice.

Keywords: *Oryza sativa* L.; Low nitrogen and phosphorus tolerance; Chromosomal segment substitution lines (CSSLs); Quantitative trait locus (QTL)

氮、磷是作物生长发育所必需的营养元素,也是影响作物产量的重要因素^[1]。培育养分高效利用的高产品种,是减少大量施用化肥、降低作物生产成本的重要途径,是当前作物遗传育种的重要目标^[2]。

作物对土壤氮、磷等养分的吸收利用涉及许多

复杂的生理和农艺等数量性状。高密度分子遗传连锁图的发展为这些数量性状位点(QTL)定位分析提供了良好的基础。目前,关于作物耐低氮、耐低磷的 QTL 定位已有许多研究报道^[3-5]。在水稻中已对苗期根长、有效分蘖、结实率和产量等与耐氮(磷)

本研究由国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA10Z151)和引进国际先进农业科学技术计划项目(2006-G1)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 余四斌, E-mail: ysb@mail.hzau.edu.cn; Tel: 027-87281803

Received(收稿日期): 2008-08-11; Accepted(接受日期): 2008-12-13.

相关性状进行了 QTL 分析^[6-9], 发现许多 QTL 与氮、磷代谢运转相关的基因处于相同的染色体位置^[10-11]。不过, 利用同一群体同时进行耐低氮和耐低磷的遗传分析却未见报道。另外, 大多研究所利用的材料为重组自交系群体, QTL 效应检测易受遗传背景的干扰^[4,11]。染色体片段代换系由于其遗传背景相似, 仅含有单个或少数导入片段的差异, 可大大减少或消除遗传背景的影响。利用代换系作 QTL 定位分析已受到人们的高度重视^[12-13]。

本研究通过分析染色体片段代换系的单株有效穗、产量及其相对值的差异, 检测影响单株产量和有效穗的 QTL, 探讨水稻对磷、氮胁迫反应的遗传基础, 以期耐低氮和耐低磷水稻育种提供理论与实践依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

以 9311(籼稻)为轮回亲本, 与日本晴(Nipponbare, 粳稻)连续回交, 培育导入片段来源于日本晴、遗传背景与 9311 相同的染色体片段代换系(chromosomal segment substitution lines, CSSLs)。该导入系群体由 125 个株系组成, 每个导入系平均含有 1.4 个粳稻片段, 导入片段平均长度为 20.9 cM, 所含导入片段能相互重叠, 最大程度覆盖粳稻基因组^[14]。

1.2 田间试验

试验于 2006 年 5—10 月在华中农业大学校内试验场进行。供试田间土壤含有有机质 22.7 g kg⁻¹、碱解氮 95.5 mg kg⁻¹、速效磷 3.39 mg kg⁻¹、速效钾 106.7 mg kg⁻¹, pH 6.5, 为中等偏低肥力水平, 有效磷较缺乏。设 3 种施肥处理, 即正常施肥、低氮和低磷处理。正常施肥(以 N 表示), 是全生育期施用氮肥(纯氮量)150 kg hm⁻², 磷肥(纯磷量)100 kg hm⁻²和钾肥(纯钾量)100 kg hm⁻²; 低氮(以 N0 表示)处理, 控制全生育期氮肥施用量为正常施肥的 1/3, 磷肥和钾肥量与正常相同; 低磷处理(以 P0 表示), 控制全生育期磷肥施用量为正常施肥的 1/3, 氮肥和钾肥量与正常相同。磷肥和钾肥全部作为基肥施用, 氮肥 75% 作为基肥, 另 25% 作为追肥在分蘖期施用。

试验以施肥处理为主区, 供试材料为副区。副区内供试材料按增广设计分 3 个区组 140 个小区种植^[15], 每区组设 5 个共同对照品种(9311、日本晴、珍汕 97、AT354 和 AP423), 每代换系 1 个小区。每小区种植 3 行, 每行 7 株, 密度 16.5 cm × 24.8 cm。成熟时, 每小

区材料取中间行 5 株调查单株产量(YD)、有效穗数(PN)等性状。

1.3 数据 分析

用 Microsoft Excel 2003 和 Statistica 5.5 软件进行数据整理和方差分析^[16]。对 5 个对照品种的 3 次(区组)重复作双向方差分析, 统计出误差(MSE)和区组效应(R_j)。用区组效应 R_j 分别对 125 份代换系性状的小区平均值进行调整(调整值 = 未调整值 - R_j)。其中 2 份材料由于存在性状分离, 未作进一步统计分析。以调整后的性状值与亲本 9311 作差异显著性测验(Dunnett' test), 差数的标准误为 $(1.6 \times \text{MSE})$ 的平方根, 显著水平设为 $P = 0.01$ 。相对性状(值)用低磷或低氮处理下的性状与正常处理下的性状值之比表示, 用来衡量供试材料对胁迫处理的耐性程度^[11]。

1.4 基因型分析与 QTL 检测

基因型分析数据来源于已构建的 9311 遗传背景代换系的相关数据^[14], 即用均匀分布于水稻 12 条染色体上 125 对多态性的标记进行染色体片段代换系的基因型分析, 按照 Young 和 Tanksley^[17]的方法推断代换系的染色体组成和导入片段的位置和大小。

参照 Eshed 和 Zamir^[18]的方法检测代换片段上存在 QTL 的遗传效应。若代换系与 9311 差异达显著水平, 则认为其所含导入片段存在 1 个 QTL。代换片段(或 QTL)引起的表型差异(%)用 $100 \times (9311 - \text{代换系}) / 9311$ 表示, 加性效应以 $(9311 - \text{代换系}) / 2$ 表示。

2 结果与分析

2.1 亲本及代换系群体在不同处理下的平均表现

表 1 表明, 单株有效穗在 3 种施肥水平下 9311 基本不变, 而日本晴在低氮和低磷处理下比正常处理减少了 3~4 穗。9311 和日本晴在低氮下的单株产量分别比正常减产 19.3% 和 26.0%、在低磷下分别减产 29.2% 和 79.8%。可见, 9311 对低氮和低磷的耐性比日本晴好。代换系平均有效穗和单株产量在低氮胁迫下比正常处理分别降低约 13% 和 31%, 在低磷下比正常处理分别降低约 21% 和 36%(表 1), 表明本试验的低氮、低磷处理明显影响有效穗和单株产量, 低磷胁迫影响更大。

2.2 代换系在正常与胁迫处理下的相对表现

从图 1 和表 1 可以看到, 代换系间单株有效穗和产量存在一定差异; 其相对性状差异也较明显(图 1 纵坐标)。一般相对性状值越高, 供试材料对低磷或

表1 亲本及代换系在3种施肥处理下的平均表现

Table 1 Phenotypic values of panicle number and yield per plant in the CSSLs and parents under three soil nutrient treatments

性状 Trait	处理 Treatment	亲本 Parents		代换系 CSSLs		
		9311	日本晴 Nipponbare	最小值 Minimum	最大值 Maximum	均值 Mean±SD
单株有效穗 Panicle number per plant	正常施肥 N	6.8	12.3	4.8	10.5	7.1±1.2
	低氮处理 N0	6.8	9.0	3.2	7.8	5.6±0.9
	低磷处理 P0	7.0	8.2	3.5	8.8	6.1±1.1
单株产量 Yield per plant (g)	正常施肥 N	30.7	21.5	12.8	38.4	27.9±4.8
	低氮处理 N0	24.8	15.9	11.1	29.7	19.3±4.1
	低磷处理 P0	21.7	4.4	2.6	28.9	17.9±5.0

N: normal condition; N0: low nitrogen; P0: low phosphorus.

低氮不敏感、耐性越强。从相对产量来看, 9311较日本晴耐低磷和耐低氮。

另外, 两种供磷或供氮处理下代换系的相对表现与正常表现均呈极显著负相关($r = -0.304 \sim$

-0.549), 表明在正常(供氮磷)条件下的单株有效穗或产量较高的代换系, 在胁迫(低氮磷)条件下表现不一定高, 其相对性状值往往较低。但也存在性状(如产量)和相对表现都较高的代换系(图1)。

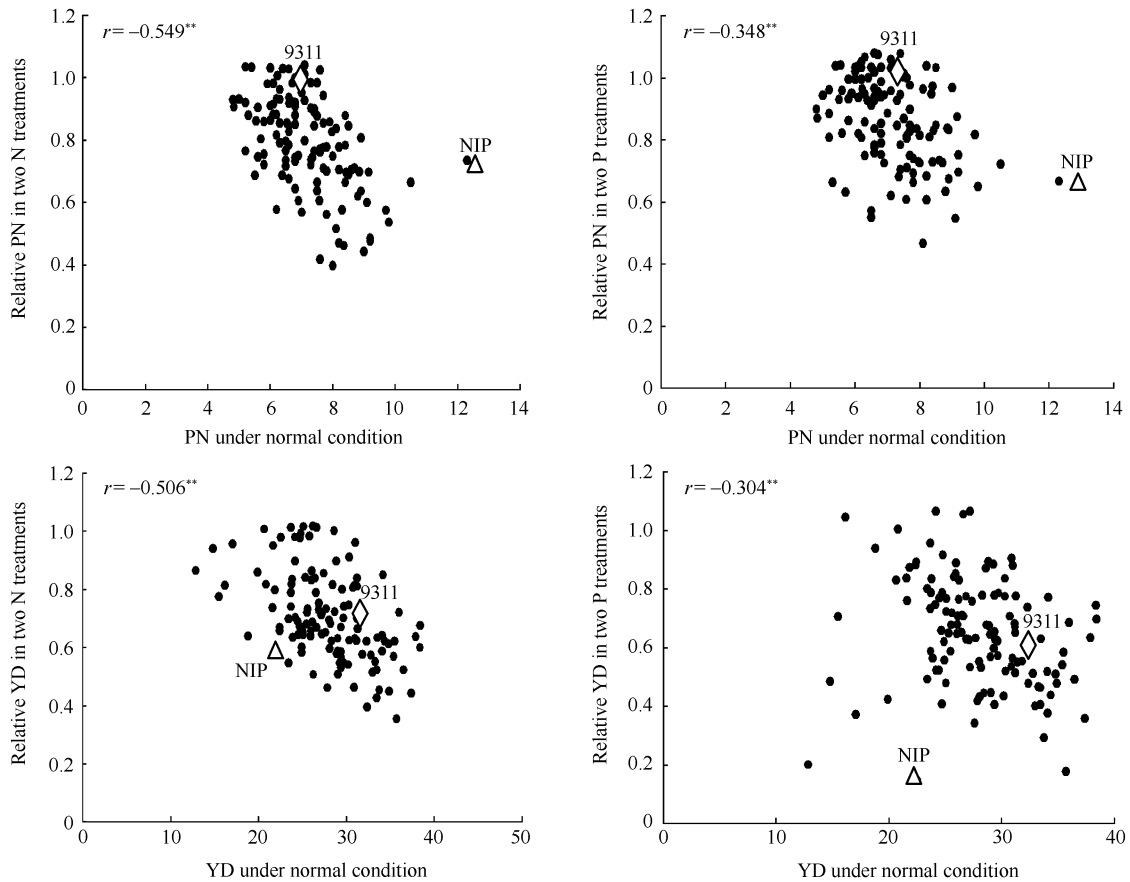


图1 正常条件下性状与性状相对值的相关性

Fig. 1 Relationship of relative panicle number and yield with panicle number and yield under normal condition

PN: panicle number; YD: yield per plant.

2.3 QTL 定位

2.3.1 单株有效穗 QTL

在 3 种处理下共检测到

8 个影响单株有效穗的 QTL(表 3), 其中, 在低氮和低磷下分别检测到 5 个和 3 个, 正常处理下未检测

到 QTL。来源于日本晴的导入片段或等位基因均呈 磷和低氮处理下未发现相同位点影响单株有效
负向效应,导致单株有效穗减少 42.6%~62.9%。低 穗。

表 3 不同肥力处理下的单株有效穗 QTL
Table 3 Putative QTLs for panicle number under different soil nutrition treatments

QTL	染色体 Chr.	导入片段标记 ^a Introgression segment marker ^a	片段长度 Segment length(cm)	低氮 N0 ^b		低磷 P0	
				表型差异 ^c Difference (%)	加性效应 Add. effect	表型差异 Difference (%)	加性效应 Add. effect
<i>Qpn-2</i>	2	RM211	8.1	42.6	1.5		
<i>Qpn-3</i>	3	RM411-RM3513	39.5	44.1	1.5		
<i>Qpn-4</i>	4	RM471-RM142	36.2			62.9	2.2
<i>Qpn-6</i>	6	RM587-RM510	11.9	52.9	1.8		
<i>Qpn-7</i>	7	RM505-RM118	27.2			51.4	1.8
<i>Qpn-8</i>	8	RM502-RM264	12.4	47.1	1.6		
<i>Qpn-9</i>	9	RM257-OSR28	23.9	42.7	1.5		
<i>Qpn-11</i>	11	RM224	10.8			50.0	1.8

^a 导入片段标记指 QTL 所在的导入片段区间或紧密连锁标记, 片段长度为该导入片段的估计长度。^b N0:低氮处理; P0:低磷处理。^c 表型差异(%)用 $100 \times (9311 - \text{代换系}) / 9311$ 表示。加性效应, 正值表示导入片段降低性状表现。

^a Introgression segment marker represents the putative QTL located in the segment or nearby the marker, and segment length is the estimated length of the introgression segment containing the QTL. ^b N0: low nitrogen treatment; P0: low phosphorus treatment. ^c Difference (%) at the putative QTL, describes the mean difference percentage of CSSL from 9311, calculated as $100 \times (9311 - \text{CSSL}) / 9311$. Positive values of additive effect imply the introgressed allele decreased the trait values.

2.3.2 单株产量 QTL 3 种处理下检测到 18 个 量, 呈负向效应(表 4)。位于第 4 染色体上的 *Qyd-4c*,
QTL 影响单株产量, 日本晴的片段导入均会降低产 是唯一在 3 种处理下同时被检测到的 QTL。在低磷

表 4 3 种肥力处理下检测到的单株产量 QTL
Table 4 Putative QTLs for yield per plant under three soil nutrition treatments

QTLs	染色体 Chr.	片段标记 ^a Introgression segment marker	片段长度 Segment length(cm)	正常 N ^b		低氮 N0		低磷 P0	
				表型差异 ^c Difference(%)	加性效应 Add. effect	表型差异 Difference(%)	加性效应 Add. effect	表型差异 Difference(%)	加性效应 Add. effect
<i>Qyd-1</i>	1	RM414	7.9					56.4	6.1
<i>Qyd-2a</i>	2	RM211	8.1			42.3	5.2		
<i>Qyd-2b</i>	2	RM573	9.9			42.3	5.2		
<i>Qyd-2c</i>	2	RM138	0.8					84.6	9.2
<i>Qyd-3a</i>	3	RM7	9.8			51.5	6.4	49.7	5.4
<i>Qyd-3b</i>	3	RM426	18.4			48.3	6.0		
<i>Qyd-4a</i>	4	RM307	1.5			48.3	6.0	47.0	5.1
<i>Qyd-4b</i>	4	RM518-RM261	24.9					45.1	4.9
<i>Qyd-4c</i>	4	RM142-RM252	32.4	58.2	9.0	55.2	6.8	88.1	9.6
<i>Qyd-4d</i>	4	RM317	12.1					61.1	6.6
<i>Qyd-5a</i>	5	RM548	16.7			47.1	5.8		
<i>Qyd-5b</i>	5	RM305	14.3			51.5	6.4		
<i>Qyd-7a</i>	7	RM3224-RM542	32.0			49.0	6.1	70.7	7.7
<i>Qyd-7b</i>	7	RM70	4.0					44.8	4.9
<i>Qyd-7c</i>	7	RM248	8.0					70.8	7.7
<i>Qyd-9</i>	9	RM566	7.2					53.5	5.8
<i>Qyd-10</i>	10	RM467	15.6			48.5	6.0	46.4	5.1
<i>Qyd-12</i>	12	RM519	15.9					49.5	5.4

^{a, c} 同表 3。^b N: 正常处理; N0: 低氮处理; P0: 低磷处理。

^{a, c} as the same notes in Table 3. ^b N: normal treatment; N0: low nitrogen; P0: low phosphorus.

下该导入片段基因效应最大, 解释表型差异约 88%。低磷和低氮下能重复检测的 QTL 有 4 个(*Qyd-3a*、*Qyd-4a*、*Qyd-7a* 和 *Qyd-10*)。其他 13 个 QTL 仅在低磷或低氮条件下被检出。

2.3.3 性状相对值 QTL 表 5 表明, 在两种供氮(低

氮/正常)条件下检测出 5 个 QTL, 在两种磷处理(低磷/正常)条件下检测到 3 个 QTL 影响相对有效穗。未发现对低磷和低氮均敏感的共同位点。共检测到 4 个相对单株产量 QTL, 其中, 在磷和氮处理下都检测到 *Qryd-7a*, 表明含该导入片段基因的代换系对磷和氮胁迫均敏感。

表 5 相对单株有效穗和产量 QTL
Table 5 Putative QTLs for the relative panicle number and relative yield

QTL	染色体 Chr.	导入片段标记 ^a Introgression segment marker	片段长度 Estimated length (cM)	低氮/正常 NO/N ^b		低磷/正常 PO/N	
				表型差异 ^c Difference (%)	加性效应 Add. effect	表型差异 Difference (%)	加性效应 Add. effect
相对有效穗 Relative panicle number							
<i>Qrpn-2a</i>	2	RM211	8.1	53.8	0.27		
<i>Qrpn-2b</i>	2	RM322–RM424	29.4	54.1	0.27		
<i>Qrpn-4</i>	4	RM471–RM142	36.2			44.4	0.23
<i>Qrpn-6</i>	6	RM587–RM510	11.9	58.2	0.29		
<i>Qrpn-7</i>	7	RM542	12.6	51.5	0.26		
<i>Qrpn-9a</i>	9	RM566	7.2			46.6	0.24
<i>Qrpn-9b</i>	9	RM257–OSR28	23.9	52.9	0.27		
<i>Qrpn-11</i>	11	RM229–RM21	25.6			54.7	0.28
相对单株产量 Relative yield							
<i>Qryd-2</i>	2	RM138	0.8			86.0	0.31
<i>Qryd-7a</i>	7	RM542	12.6	56.1	0.23	80.1	0.28
<i>Qryd-7b</i>	7	RM248	8.0			58.3	0.21
<i>Qryd-10</i>	10	RM467	15.6	51.2	0.21		

^a 导入片段标记指 QTL 所在的导入片段区间或紧密连锁标记, 片段长度为该导入片段的估计长度。^b NO/N: 指低氮处理与正常处理的性状值之比; PO/N: 指低磷处理与正常处理的性状值比。^c 表型差异(%)用 $100 \times (9311 - \text{代换系}) / 9311$ 表示。加性效应正值表示导入片段降低相对性状表现。

^a Introgression segment marker represents that putative QTL located in the segment or nearby the marker, and segment length means the estimated length of the introgression segment containing the QTL. ^b NO/N: trait value ratio under low nitrogen to normal treatment; PO/N: trait value ratio under low phosphorus to normal treatment. ^c Difference (%) at the putative QTL, describes the mean difference percentage of CSSL from 9311, calculated as $100 \times (9311 - \text{CSSL}) / 9311$. Positive values of additive effect imply the introgressed allele decreased the relative trait value.

总体而言, 在控制供氮、磷水平下共检测到 26 个单株有效穗和单株产量 QTL, 以及 12 个相对有效穗和相对产量 QTL, 它们分布于水稻的 12 条染色体上 26 个染色体区域(图 2)。在这些位点上, 来源于日本晴的等位基因均为减效作用。低磷和低氮下共同检测到位于第 3、4、7 和 10 染色体上的 5 个导入片段影响单株有效穗或单株产量(图 2)。位于第 2 染色体 RM211 附近区段和第 4 染色体 RM142 区域的导入片段同时影响单株有效穗和单株产量。

3 讨论

3.1 低磷、低氮处理下检测的 QTL 异同

本研究共检测到 26 个 QTL, 分布于水稻所有染色体。可将其分为两大类。第一类是在低磷和低氮

下能共同检测到的, 如 *Qyd-3a*、*Qyd-4a*、*Qyd-4c*、*Qyd-7a* 和 *Qyd-10*, 其中, 第 4 染色体的一个 QTL (*Qyd-4c*) 在正常供应磷氮下也检测到显著的负向效应, 不易受胁迫条件的影响, 暗示它可能是一个直接参与产量性状形成的基因; 其他 4 个 QTL 对磷和氮胁迫反应一致, 可能与水稻磷、氮吸收利用中存在一些共同的遗传机制相关。如氮、磷胁迫都会促使根系发生一定变化^[11,19-20]。*Qyd-4a* 就与一个水稻苗期根干重 QTL 区域相同^[11]。它可能调控水稻根系对营养胁迫(低氮和低磷)的反应, 从而影响对营养物质的吸收, 最终影响单株产量。

大部分(约 81%)QTL 只在单一胁迫处理下被检测到, 这类 QTL 表现出与(氮磷)养分的较强互作。在对氮胁迫反应敏感的 QTL 如 *Qyd-2b*、*Qyd-3b* 及

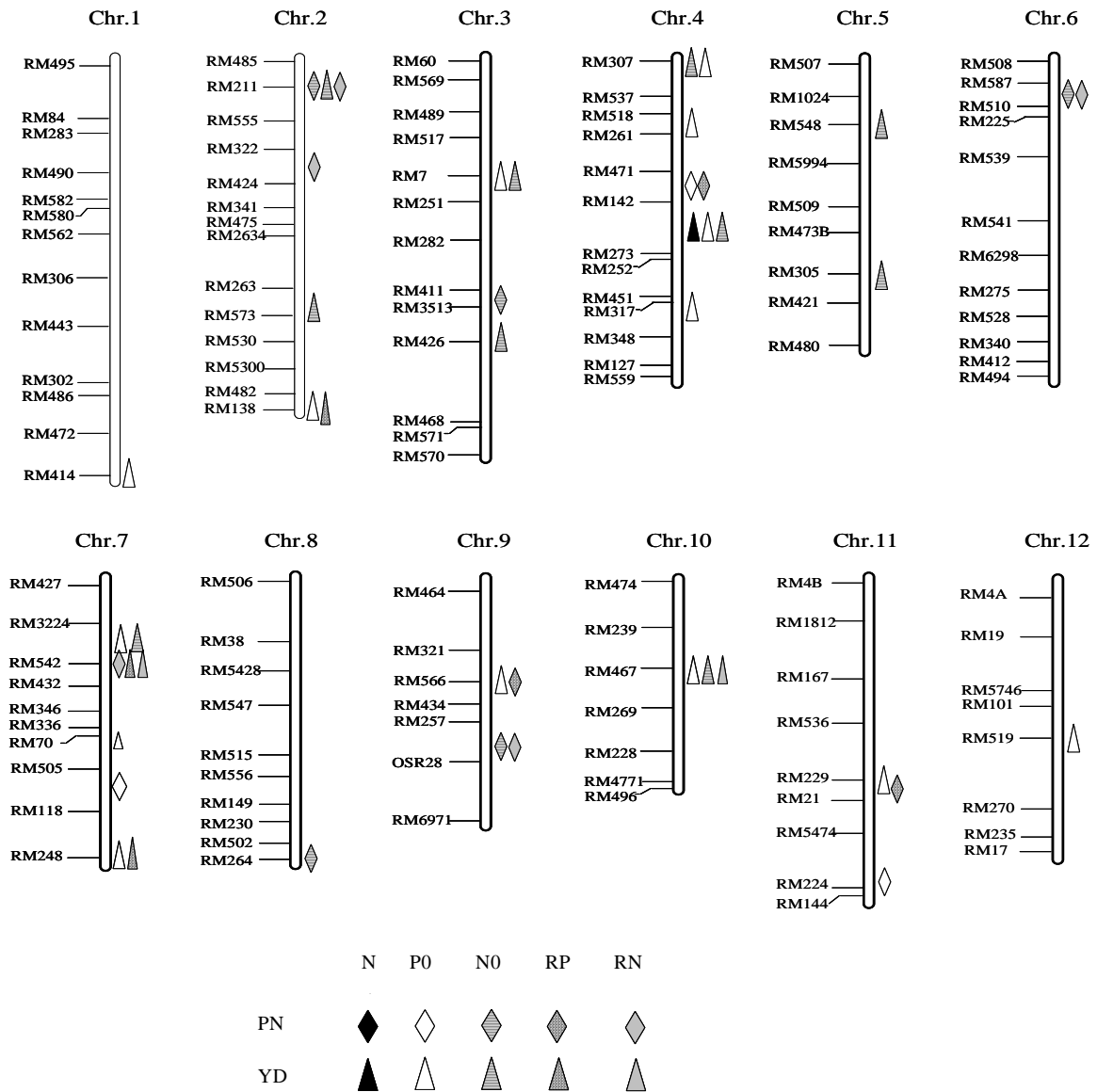


图 2 低磷、氮下单株有效穗和产量 QTL 在染色体上的位置

Fig. 2 Chromosomal location of putative QTLs for panicle number (PN) and yield per plant (YD) under low phosphorus and nitrogen conditions

N: 正常处理下性状; P0: 低磷处理下性状; N0: 低氮处理下性状; RP: 低磷/正常的相对性状值; RN: 低氮/正常的相对性状值。

N, P0, and N0 represent the trait values under normal, low nitrogen, and low phosphorus treatments, respectively. RP: relative trait values in the two phosphorus conditions; RN: relative trait values in the two nitrogen conditions.

Qpn-3 中, *Qyd-2b* 与氮代谢途径中的谷氨酰胺合酶基因 *GSI* 位置相近^[10], *Qyd-3b* 和 *Qpn-3* 与谷氨酸脱氢酶基因 *GDH2* 相近^[11]。仅在低磷处理下检测到的 *Qyd-12*, 与 Wissuwa 等^[7]报道的第 12 染色体磷吸收相关的主效 QTL(*Pup1*)位置相同。这些结果暗示, 仅在低磷或低氮下检测的 QTL 可能分布于磷、氮代谢的不同路径上、控制着氮或磷的代谢与转运。因此, 可以利用这些 QTL 紧密连锁的分子标记进行水稻磷、氮高效利用的聚合育种。

3.2 相对性状的评价

相对性状(值)是衡量材料对低氮(或磷)胁迫的敏感程度或耐性强弱的一项重要指标。本研究在两组供氮或磷水平下共检测到 12 个相对性状 QTL(表 3), 除 *Qrpn-2b*、*Qrpn-9* 和 *Qrpn-11* 完全不同于低氮或低磷处理下检测到的性状 QTL 外, 其他 9 个均与单胁迫条件下性状 QTL 相同或相邻。如低磷处理下检测到的 *Qyd-2c*、*Qpn-4*、*Qyd-7a*、*Qyd-7c* 分别与 *Qryd-2*、*Qrpn-4*、*Qryd-7a*、*Qryd-7b* 位置相对应(图

3)。这意味着,利用相对性状(值)检测的 QTL 与单胁迫处理下检测的 QTL 较一致,同样与氮或磷代谢中的基因相关。

本试验还表明,代换系的相对表现与其正常条件的表现呈极显著负相关,即正常条件下表现好的株系在胁迫条件下不一定表现好。从育种角度考虑,相对性状表现好的材料,其正常条件下性状(如产量)也要表现好,才具有一定育种实践价值。因此,综合正常表现和相对性状来评价水稻耐低磷(氮)特性是必要的。从研究结果来看,9311 较耐低磷和低氮,其他研究也表明 9311 是氮高效基因型^[21]。另外,部分代换系的综合表现较好,如其单株产量 30 g,相对产量 0.8(图 1),具有一定利用价值,值得进一步验证分析。

3.3 田间评价作物的耐低磷(氮)性

作物耐低氮(磷)评价鉴定有大田法、土培法、沙培法和液培法等。除大田评价法外,其他方法提供的作物生长环境与实际田间土壤条件有很大差异。如盆栽或液培条件下,植株种植密度及微环境与大田栽培会有很大不同。Gerloff^[22]曾明确指出,传统的液培方法在鉴定植物不同基因型对磷素的吸收差异方面是有限的。Lian 等^[11]也认为通过液培方法筛选水稻氮利用效率的结果必须作大田验证。目前,对作物耐低氮(磷)筛选研究较多,但在鉴定性状或评价指标上并无统一的标准。就水稻而言,单株有效穗和籽粒产量被认为是有效和重要的筛选评价指标^[8-9,23-25]。因此,本研究在控制氮磷养分供应下进行田间栽培试验,以单株有效穗和单株产量为评价指标,比较水稻代换系对氮、磷缺乏的敏感性,并获得了水稻控制氮磷胁迫反应的一些染色体区段或位点等有用的遗传信息。这些信息对育种实践应该有较好的指导意义。但田间试验也存在一定的缺点,如试验周期长、土壤氮磷等养分的准确控制较难,特别是对大批量材料的同时评价,工作量较大。为此,本试验采用了增广设计作田间评价。从研究结果看,这种设计减少了对大量材料的重复种植及比较等工作量,同时利用遗传背景相似的代换系,较大程度降低了在其他分离群体中常有的植株生长异质性等对耐性鉴定的干扰,从而为有效地分析代换系的耐低磷或低氮表现提供了条件。

4 结论

水稻对氮和磷胁迫的反应既存在不同的遗传机

制,也存在共同的遗传基础。代换系的相对表现与其正常条件下的表现呈极显著负相关。综合正常表现和相对性状来评价水稻耐低磷(氮)特性是必要的。9311 是一个较耐低磷和耐低氮的品种,部分含梗稻片段的代换系具有较好的耐低磷或耐低氮性,具有一定的实践育种价值。

References

- [1] Li Q-K(李庆逵), Zhu Z-L(朱兆良), Yu T-R(于天仁). The Fertilizer Problems for Sustainable Development of Agriculture in China (中国农业持续发展中的肥料问题). Nanchang: Jiangxi Science and Technology Press, 1997. pp 38-51 (in Chinese)
- [2] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402-16409
- [3] Hirel B, Bertin P, Quillere I, Bourdoncle W, Atgnant C, Dellay C, Gouy A, Cadiou S, Retailiau C, Falque M, Gallais A. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1258-1270
- [4] Loudet O, Chaillou S, Merigout P, Talbotec J, Daniel-Vedele F. Quantitative trait loci analysis of nitrogen use efficiency in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 2003, 131: 345-358
- [5] Liang Q(梁泉), Liao H(廖红), Mei M-T(梅曼彤), Cheng X-H(程小会), Yan X-L(严小龙). Research progress in QTL analysis of traits related to phosphorus efficiency in crops. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2006, 4(4): 453-463 (in Chinese with English abstract)
- [6] Ni J, Wu P, Senadhira D, Huang N. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1361-1369
- [7] Wissuwa M, Wegner J, Ae N, Yano M. Substitution mapping of *Pup1*: A major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 890-897
- [8] Tong H H, Mei H W, Yu X Q, Xu X Y, Li M S, Zhang S Q, Luo L J. Identification of related QTL at late developmental stage in rice (*Oryza sativa* L.) under two nitrogen levels. *Acta Genet Sin*, 2006, 33: 458-467
- [9] Mu P(穆平), Huang C(黄超), Li J-X(李君霞), Liu L-F(刘立峰), Li Z-C(李自超). Yield trait variation and QTL mapping in a DH population of rice under phosphorus deficiency. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(7): 1137-1142 (in Chinese with English abstract)
- [10] Yamaya T, Obara M, Nakajima H, Sasaki S, Hayakawa T, Sato T. Genetic manipulation and quantitative trait loci mapping for nitrogen recycling in rice. *J Exp Bot*, 2002, 53: 917-925
- [11] Lian X, Xing Y, Yan H, Xu C, Zhang Q. QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet*, 2005, 112: 85-96

- [12] Ashikari M, Matsuoka M. Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding. *Trends Plant Sci*, 2006, 11: 344–350
- [13] Zamir D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 983–989
- [14] Xu H-S(徐华山), Sun Y-J(孙永建), Zhou H-J(周红菊), Yu S-B(余四斌). Development and characterization of contiguous segment substitution lines with background of elite restorer line. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(6): 979–986 (in Chinese with English abstract)
- [15] Yang D(杨德). Design and Analysis of Experiments (试验设计与分析). Beijing: China Agriculture Press, 2002. pp 357–360 (in Chinese)
- [16] StatSoft. Statistica. StatSoft Incorporated, Tusla, Oklahoma, 1997
- [17] Young N D, Tanksley S D. Restriction fragment length polymorphism maps and the concept of graphical genotypes. *Theor Appl Genet*, 1989, 77: 95–101
- [18] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. *Genetics*, 1995, 141: 1147–1162
- [19] Piao Z-Z(朴钟泽), Han L-Z(韩龙植), Koh L-J(高熙宗), Lu J-A(陆家安), Zhang J-M(张建明). Selection effect of nitrogen use efficiency in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(7): 651–656 (in Chinese with English abstract)
- [20] Li F(李锋), Pan X-H(潘晓华), Liu S-Y(刘水英), Li M-Y(李木英), Yang F-S(杨福孙). Effect of phosphorus deficiency stress on root morphology and nutrient absorption of rice cultivars. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(5): 438–442 (in Chinese with English abstract)
- [21] Zeng J-M(曾建敏), Cui K-H(崔克辉), Huang J-L(黄见良), He F(贺帆), Peng S-B(彭少兵). Responses of physio-biochemical properties to N-fertilizer application and its relationship with nitrogen use efficiency in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33 (7): 1168–1176 (in Chinese with English abstract)
- [22] Geloff G C. Intact-plant screening for tolerance of nutrient deficiency stress. *Plant Soil*, 1987, 99: 3–16
- [23] Cheng J-F(程建峰), Dai T-B(戴廷波), Cao W-X(曹卫星), Jiang D(姜东). Classification, identification and evaluation of nitrogen nutrition efficiencies in rice germplasm at seedling stage. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(12): 1640–1647(in Chinese with English abstract)
- [24] Huang N-R(黄农荣), Zhong X-H(钟旭华), Zheng H-B(郑海波). Selection of rice genotypes with high nitrogen utilization efficiency and its evaluation indices. *Chin Agric Sci Bul* (中国农学通报), 2006, 22(6): 29–34 (in Chinese with English abstract)
- [25] Liu Y(刘亚), Li Z-C(李自超), Mi G-H(米国华), Zhang H-L(张洪亮), Mu P(穆平), Wang X-K(王象坤). Screening and identification for tolerance to low-phosphorus stress of rice germplasm (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(2): 238–242 (in Chinese with English abstract)