

文章编号 :1003- 8701(2009)06- 0037- 03

水稻耐低磷胁迫研究现状及未来发展方向

李淑芳,于志晶,林秀峰*,马 瑞*

(吉林省农业科学院生物技术研究中心,长春 130033)

摘 要 缺磷是农业生产中限制水稻产量的一个重要因子。通过对磷在土壤中的存在形式及利用效率、水稻品种耐低磷胁迫特性、耐低磷胁迫水稻品种的筛选和鉴定以及耐低磷性状的分子标记、遗传转化、基因克隆等方面进行了综述,并对今后水稻低磷胁迫的研究方向作出预测,为水稻耐低磷及磷高效水稻品种的选育提供一定的理论依据。

关键词 水稻;低磷胁迫;磷吸收;研究现状

中图分类号 S511

文献标识码 A

Advances and Future Trends in Studies on Low Phosphorus Stress of Rice

LI Shu-fang, YU Zhi-jing, LIN Xiu-feng, MA Rui

(Biotechnology Research Center, Academy of Agricultural Sciences of Jilin Province,
Changchun 130033, China)

Abstract: The lack of phosphorus in rice is one of the major limited factors to rice yield. Four aspects were summarized in the paper, i.e., the existing forms of phosphorus in soil and utilization efficiency, the characteristic of low phosphorus tolerance of rice varieties, the screening of rice varieties tolerant to low phosphorus and molecular marker of its gene, genetic transformation, gene clone. Moreover, the future trends of researches on low phosphorus stress were predicted. This would supply some theoretical base for screening rice varieties with high efficiency of phosphorus usage and tolerant to low phosphorus stress.

Keywords: Rice; Low phosphorus stress; Phosphorus absorption; Current situation of research

水稻是我国重要的粮食作物,2008 年水稻播种面积达到 4.3 亿亩,约占全国粮食作物总面积的 30%,其总产量约占粮食总产量的 40%。作为全球一半以上人口的主要食物来源,其栽培环境多种多样。由于水稻对土壤中磷的利用率较低,从而导致施入土壤中的磷肥大部分转变为无效态进入土壤,虽然在淹水条件下,土壤对于磷的固定有所减弱,但是在水稻生产过程中,同样面临着“遗传学缺磷”问题(土壤固定态磷由于溶解度很低,无法满足水稻的生长需要)。

磷作为植物生长必需的大量元素之一,在其

光合、呼吸及循环等代谢过程中,起着极为重要的作用。在农业生产中,它通常也是作物高产的限制因子之一。但由于土壤中金属阳离子(Al^{3+} , Fe^{3+} , Ca^{2+} 等)对磷的固定作用,以及磷有机复合体的形成,再加上磷离子以扩散 ($10\sim 15\text{ m}^2/\text{s}$ 、 $10\sim 12\text{ m}^2/\text{s}$)而非集流的方式在土壤中流通,使得世界上 30%~40%耕地的有效磷含量不能满足植物体正常生长发育的需要。即使施以磷肥,其当季利用率也仅在 20%或更低,同时一味地增施磷肥也与我我国农业可持续发展相违背。尤其作为磷肥的主要生产资料 - 磷矿石是一种不可再生资源,其储量预计在本世纪将耗竭。如何解决水稻磷素营养、如何利用水稻自身的遗传潜力选育耐低磷品种,进而提高磷的利用率,业已成为国内外广大植物营养学家和遗传育种学家共同关注的热点问题,并取得了一定的研究进展。随着现代生物技术的快

收稿日期 :2009- 10- 25

课题项目 :吉林省财政厅科研育种项目

作者简介 :李淑芳(1975-),女,硕士,主要从事遗传转化与分子生物学研究。

通讯作者 :林秀峰,女,研究员,E-mail :linxiufeng8581@163.com

通讯作者 :马 瑞,男,研究员,E-mail :ruima@yahoo.com

速发展及其在育种方面的应用,人们对磷素营养代谢相关本质内容有了较为清楚的了解,特别是在作物耐低磷种质资源筛选和品种选育上已取得了一定的成效,同时在水稻吸收利用土壤磷的基因型差异机理方面也进行了广泛的研究与探讨。本文主要针对近些年来水稻低磷胁迫的研究进展做了简要的回顾,同时对今后水稻低磷胁迫的研究方向和未来发展做出预测,为水稻耐低磷研究及磷高效水稻品种的选育提供一定参考。

1 世界和我国土壤磷含量现状

土壤中有效磷含量低是全球性问题,而全磷含量很高,一般耕地全磷是有效磷的 200~500 倍,土壤中无机磷的 2/3 和有机磷的 1/3 为无效态磷,不能被作物直接吸收利用。目前全世界耕地面积为 13.19 亿 hm^2 ,其中缺磷土壤约占 43%,而我国 1.07 亿 hm^2 的农田,在 20 世纪 80 年代初缺磷耕地竟占 78%。从 1981 年到 2000 年,我国共投入农田的磷肥总量为 13 296.4 万 t (P_2O_5),不仅促进了作物优质生产,而且使我国耕地的缺磷面积减少至 50%左右。即使施以再多的磷肥,由于土壤的吸附固定作用、沉淀作用或微生物吸收转化为无效态磷,致使目前我国仍有 2/3 的耕地缺磷,其中东北、华北缺磷土壤更为普遍,我国有限的磷矿资源主要分布于西南和中南地区。据估计在世界范围内,每年大约需要 4 000 万 t 磷肥。而增施磷肥的后果不仅对并不丰富的磷矿资源造成巨大浪费,同时也带来了一系列环境问题,导致了江河湖泊的水体日益富营养化。

2 水稻品种耐低磷胁迫特性研究

据相关报道,植物在对磷的吸收、积累、分配和利用等方面存在着差异,并认为这种遗传差异可以由根系生长特征,在低磷条件下竞争磷的能力以及根系磷酸酶活性等特性表达。樊明宪等利用水培、同位素示踪等技术,研究了不同水稻品种的吸磷速率、根系生长动态和吸磷动力学特性,认为不同水稻品种根系生长特性与其吸磷动力学特性密切相关,用 ^{32}P 标记法测定吸磷动力学特性,鉴定水稻品种耐低磷能力是较理想的室内研究方法,水稻品种在不同供磷水平下吸磷速率差异很大。李华慧等利用 98 份耐低磷种质在同一条件下进行全生育期耐低磷能力研究,得出结果:以相对单株籽粒重和相对分蘖数二者相结合作为水稻全生育期耐低磷能力的鉴定指标。刘运武以杂交水

稻为试验材料,通过田间试验和室内分析试验。结果表明,杂交水稻生产 1 000 kg 稻谷,早稻需要的磷素比常规稻多,晚稻则相反;杂交稻和晚稻都以生育中期吸磷最多,其吸磷量占全生育期吸磷总量的一半以上,土壤供磷则相反。台德卫等采用水培方法研究不同磷水平下水稻品种间苗期性状差异,认为品种间、处理间苗期性状均存在极显著差异。与常磷处理相比磷胁迫明显抑制分蘖发生,苗高、叶片数、地上部干物重和发根数下降,其下降程度随磷胁迫程度增加而增加。曹黎明研究结果表明:缺磷时,水稻根毛更长、更密,耐低磷基因型品种大粒稻比敏感基因型新三百粒、沪占七具有更长的根系和更大的根体积。其中根毛长度、密度的增加,侧根长度及数量在低磷条件下发生的显著改变被认为是耐低磷胁迫基因型对低磷胁迫的适应性特征。杨建峰等通过盆栽试验,研究了不同磷效率水稻在不同 pH 值土壤和不同磷处理水平下的磷营养特性,认为不同耐低磷基因型在不同 pH 值土壤中表现出的磷营养特性不同,在耐低磷品种的筛选过程中,应该考虑土壤 pH 因素。生产中也应根据不同土壤酸度类型选择合适的品种。

3 耐低磷胁迫水稻品种(系)的筛选与鉴定

作物育种的原理是建立在目标性状由基因控制的基础上的,因此,要对某一性状进行选择,必须证明这一性状受基因控制并存在基因型差异,关于这方面的研究早有报道,Smith 在 1934 年就报道了玉米在吸收利用磷方面的品种间差异,这种差异后来在小麦、水稻和大豆上均有报道。许多研究表明:植物能通过特定的生理生化机制将土壤中的难溶性磷转化为有效磷并加以吸收利用,该特性具有物种和基因型间的遗传多样性;并且植物在低磷胁迫下对吸收的磷进行再分配和利用的能力也具有物种和基因型间的遗传多样性。

大多数研究者在进行苗期筛选耐低磷水稻品种时,多采用营养液培养或砂培法。但其优缺点明显,优点是磷在培养基质中以水溶态存在,受环境影响小且能够比较准确地确定筛选浓度。而作物在实际生长环境中,可以吸收利用的磷形态不仅仅是水溶性的,还有难溶性的无机磷和有机磷,因而不仅需要能够吸收低浓度水溶性磷的水稻基因型,更需要能够活化或分解土壤难溶态磷的种质资源。同时该两种方法会影响一些优良品种活化或分解土壤难溶态磷这一潜能的发挥。因此,近些

年来采用土培法进行水稻耐低磷苗期筛选更符合生产实际,能较为全面地获得不同耐机理材料。英国 Fageria ,N K.1991 研究认为 ,利用植株地上部和根干重做指标,可在低磷有效性下对表现良好的水稻品种进行选择。高方远以成恢 448 为轮回亲本,M401 为供体亲本构建回交后代 BC1F6,筛选出的耐低磷材料 GP9 和低磷敏感材料 GP14 及其亲本用于盆栽试验,设置 P2 (2.31 mg/kg)、P30(30 mg/kg)和 P80(80 mg/kg) 3 个磷处理水平,研究不同磷处理浓度对供试材料主要生物学性状的影响。建议采用相对分蘖数作为水稻苗期耐低磷筛选的主要鉴别指标,同时运用相对叶面积、相对绿叶数和相对叶龄进行综合评定。李峰采用子母盆栽水平分根试验,研究了水稻耐低磷品种莲塘早 3 号和低磷敏感品种新三百粒难溶性磷的利用能力。认为根系对难溶性磷的主动活化在起作用,耐低磷品种较高的生物量、磷含量和根系氧化力以及较低的 MDA 含量表明其活化利用难溶性磷的能力比低磷敏感品种强;不同难溶性磷处理间,各指标的差异与不同形态难溶性磷对水稻有效性的差异有关。另外,磷或低磷条件下根冠比增加;磷的有效性越低,其根冠比越高。

4 耐低磷胁迫相关基因的克隆与遗传转化

植物对缺磷的反应是一个复杂的网络过程。磷效率的分子生物学研究结果表明,这一性状由微效多基因控制。据不完全统计,大约有 100 多个基因参与了植物对缺磷的反应。其中主要的有磷转运蛋白基因 (Pht1 家族、Pht2 家族)、核糖核酸酶基因、磷酸酶基因、柠檬酸合成酶 (CS) 基因等。Yi 等在低磷胁迫下定位克隆了 1 个水稻耐低磷基因 (OsPTF1) 并经过转化验证;Wissuwa 等定位了耐低磷主效 QTL_{Pup1},该基因位于 S13126-S13752 标记区间,与 S10043 标记共分离。2005 年浙江大学首次成功克隆出世界上第一个在植物中具有明确提高磷效率功能的转录因子 OsPTF1,此基因转入水稻后获得的转基因后代对磷利用效率明显提高。明凤等采用 Trizol RNA 提取试剂盒方法,从粳稻品种 JX17 中提取水稻叶片 RNA,经过 Southern 分析,从水稻中分离出高亲和力磷酸盐转运蛋白编码基因 (OsPTF6:1),并对其表达和功能进行了初步研究。确定了此基因在根与叶片中均表达,同源重组表明该基因的表达可以提高毕氏酵母对磷素的吸收效率,同时其

基因的导入可使高亲和力磷酸盐转运蛋白缺失的酵母突变体的磷素吸收功能得以恢复。郭强等分析了水稻 Pht1 家族中一个受低磷诱导强烈表达的 OsPT6 (*Oryza sativa* phosphate transporter 6) 基因,并采用酵母突变体的异源互补实验对 Os-PT6 基因的功能进行了验证,结果表明 OsPT6 能够与缺失磷转运功能的酵母突变体实现互补,并在低磷条件下促进酵母突变体对磷的吸收。同时将 OsPT6 在 HEK293 细胞中成功进行表达,确定该基因能够编码蛋白并定位于细胞膜,证明该基因的功能与酵母转运子 PHO84 相似。截止到目前为止,在水稻 Pht1 家族中已鉴定了 13 个高亲和力磷酸盐转运蛋白 OsPT1-OsPT13 (Peng hui Ai 等认为 OsPT2 可能是一个低亲和力磷酸盐转运蛋白),用于从土壤溶液中吸收磷以及植物体内磷的转运。

5 水稻耐低磷性状的分子标记研究

如何提高作物的磷素利用效率是众多科学家关注的问题,但耐低磷性状是比较复杂的遗传性状,所以其基因水平上的遗传研究不多。近年来,不断发展的分子标记技术使得人们有可能将复杂的数量性状进行分解,与研究质量性状基因一样对控制数量性状的多个基因分别进行研究。随着分子标记的出现,植物遗传图谱得到了快速发展。利用这些图谱可以方便地对感兴趣的农艺性状进行基因定位,估算出多基因的数目,确定该性状的相对贡献,从而最终为应用遗传工程方法操纵和改良这些基因提供分子生物学基础。

耐低磷性状多为数量性状,由多基因控制,这说明作物磷效率遗传控制是很复杂的。分子标记技术的发展为数量性状的基因定位和品种改良提供了全新的手段。自 Wissuwa 等首次开展水稻磷效率相关性状的 QTL 定位以来,许多研究者采用不同的群体相继对数量性状进行了 QTL 定位。在低磷胁迫下,增加体内磷的利用率是植物耐低磷的另一个主要机制。Ming 等在第 10 染色体定位到 1 个控制相对磷利用率的 QTL,解释 10.2% 的表型变异。吴平等在第 9 染色体检测到 1 个控制磷利用率的 QTL,对表型有 12.4% 的贡献率。Wissuwa 等采用耐低磷亲本 Kasalath 和磷敏感亲本 Nipponbare 杂交所衍生的 BILS 群体,在第 2 和 12 染色体上,各自检测到 1 个共同控制磷吸收量和磷利用率的 QTL。耐低磷亲本 Kasalath 的这 2 个 QTL 都具有增加磷吸收量的特性,(下转第 44 页)

- [1] 联合国环境规划署. 全球环境展望 2000[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2000, 33-34.
- [2] 张哲寰, 赵海卿, 李春霞, 等. 松嫩平原土地沙化现状与动态变化[J]. 地质与资源, 2008, 17(3): 202-207.
- [3] 尹宪强. 污泥堆肥使用对土壤与作物的影响研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2004.
- [4] 于建权, 肖映秋, 陈新, 等. 半干旱风沙区疏林式草牧场防护林的土壤改良效应[J]. 东北林业大学学报, 2001, 29(2): 55-58.
- [5] 魏自民, 谷恩玉, 赵越, 等. 有机物料对风沙土主要物理性

(上接第 33 页)[J]. Crop Science,1999,39:1464- 1490.

- [3] 张德水,董伟,惠东威,等.用栽培大豆与半野生大豆间的杂种 F₂ 群体构建基因组分子标记连锁框架图[J].科学通报,1997,42(12):1326-1330.
- [4] 宋显军.基于 SSR 标记的大豆遗传图谱构建与重要农艺性状 QTL 定位[D].沈阳:沈阳农业大学,2007.
- [5] 惠东威,陈受宜,庄炳昌.利用 rRNA 基因 ITS-1 序列构建的大豆属(*Glycine*)12 个种的种系关系[J].中国科学: C 辑,

(上接第 39 页)但同时具有降低磷利用率的特性,对于磷敏感型亲本 Nippionbare 则相反。这种现象在 Ming 等和吴平等的研究中也都存在。此外,在小麦的遗传研究中,也发现磷利用率与磷吸收量和分蘖数呈负相关的现象。最理想的耐低磷基因型既具有高的磷吸收量的特性,又具有高的磷利用率的特性。因此,磷利用率在水稻耐低磷机制中的具体作用,还有待进一步探讨。

6 水稻耐低磷研究发展方向及展望

随着植物营养遗传学、分子生物学及相关学科的不断发 展，水稻磷效率相关研究取得了一定的进 展及初步成果，而且随着水稻耐低磷材料的不断挖 掘及研究工作的不断展开，人们对水稻耐低磷种质 的筛选、水稻磷效率相关性状的遗传及水稻适应磷 亏乏的本质将会有更深入的认识。然而我们仍需要 在以下几个方面进行较为深入的研究。①不断完善 水稻磷高效基因型体系；②磷酸盐转运蛋白与水稻 低磷胁迫的关系研究；③在水稻中开展一些与 磷效率密切相关的性状研究；④开展更多的有关 水稻磷胁迫的 QTLs；⑤建立一套较为规范的、可 靠可行的水稻耐低磷鉴定评价标准；⑥进一步明 确水稻磷效率相关性状与产量及其构成因素间的 关系。

参考文献：

- [1] 鲁如坤. 土壤磷素水平和水体环境保护[J]. 磷肥与复肥, 2003, 18

质的影响[J]. 吉林农业科学, 2003, 28(3): 16-18.

- [6] 白雪峰, 王国晨, 刘 洋, 等. 草炭改土对风沙土水分状况的影响[J]. 辽宁农业科学, 2004(4): 51-52.
- [7] 邢兆凯, 张学丽, 杨树军. 施用草炭对风沙土改良效果的初步研究[J]. 辽宁农业科学, 1999(2): 39-42.
- [8] 金凤鹤, 西崎泰, 山口达明, 等. 东北地区内陆苏打盐渍旱作玉米实施泥炭改良的研究[J]. 生态学杂志, 1998, 17(1): 16-21.

- [9] 左岩波,周 权,刘 坤,等. 森林表土种植作物后化学性质变化研究初报[J]. 现代化农业,2005,(8(313)):37-39.

1997,27(4) :327- 333 .

- [6] 吴晓雷,王永军,贺超英,等.大豆重要农艺性状的 QTL 分析[J]. 遗传学报,2001a,28(10):947-955.
- [7] 高文瑞,陈晨,王红铃,等.大豆籽粒大小的遗传及 SSR 标记分析[J]. 中国油料作物学报,2007,29(2):107-114.
- [8] Guo Bei, Shao G H, Chang R Z. A RAPD marker linked to the salt tolerant gene in soybean [J]. Soybean Genetics Newsletter, 1998, 25: 30-31.

(1):4- 8 .

- [2] 李华慧,辜琼瑶,严洪斌,等. 水稻不同基因型全生育期耐低磷能力的鉴定、评价指标[J]. 西南农业学报,2007,20(5):1036-1039.
- [3] 台德卫,张效忠,苏泽胜,等. 不同磷营养胁迫下水稻苗期性状基因型差异的研究[J]. 分子植物育种,2005,3(5):704-710.
- [4] 曹黎明,潘晓华. 水稻不同耐低磷基因型的评价指标分析[J]. 上海农业学报,2004,16(4):31-34.
- [5] 杨建峰,贺立源,左雪冬,等. 不同 PH 值低磷土壤上水稻磷营养特性研究[J]. 植物营养与肥料学报,2009,15(1):62-68.
- [6] 高方远,陆贤军,康海岐,等. 水稻耐低磷种质的苗期筛选与鉴定[J]. 作物学报,2006,32(8):1151-1155.
- [7] 李 锋,曲雪艳,潘晓华,等. 不同水稻品种对难溶性磷利用能力的初步研究[J]. 植物营养学报,2003,9(4):420-424.
- [8] 明 凤,路 群,王 伟,等. 水稻磷酸盐转运蛋白基因的克隆、表达及功能分析[J]. 中国科学 C 辑,2006,36(5):385-389.
- [9] 郭 强,孙淑斌,徐国华,等. 水稻中的磷转运蛋白基因在异源表达系统中的功能分析[J]. 中国水稻科学,2008,22(3):227-233.

- [10] Goff S A,Ricke D,Lan T H et al.A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L.ssp.japonica) [J].Science,2002,296: 92- 100 .

- [11] Paszkowski U, Kroken S, Rowx C, et al. Rice Phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbioses [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002; 99:13324- 13329 .

- [12] Penghui Ai, Shubin Sun, Jianning Zhao, et al. Two rice phosphate transporters, OsPht1;2 and OsPht1;6, have different functions and kinetic properties in uptake and translocation [J]. *The Plant Journal*. 2009, 57:798- 809 .

- [13] 吴平,倪俊建.应用 AFLP 与 RFLP 标记研究水稻磷吸收与利用率的数量性状位点[J].植物学报,2000,42(3):229-233.

- [14] Su J,Xiao yan,Li M, et al.Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolernace at wheat seedling stage.Plant and Soil, 2006,281:25- 36 .