植物营养与肥料学报 2011,17(1):29-37
Plant Nutrition and Fertilizer Science

氮胁迫条件下中国春-代换系小麦苗期耐低氮特征研究

郭程瑾[1],张立军[1],崔喜荣[1],李淑文[2],肖 凯[1*]
(1 河北农业大学农学院,河北保定 071001;2 河北农业大学资源与环境学院,河北保定 071001)

摘要:以一整套中国春背景的单染色体代换系和中国春、供体 Synthetic 6x 小麦为材料,研究了低氮胁迫条件下苗期氮效率的染色体效应。结果表明,低氮胁迫条件下,依据供试代换系植株干物质积累量可划分为高效组、中效组和低效组,以 6D 代换系单株干物重最大。不同效率组的株高、叶龄、根条数和单株叶面积等形态学性状及叶绿素含量、Fv/Fm 和光合速率表现为随氮效率的降低而减小。单株干物重与单株氮累积量呈显著正相关,也与叶龄、单株叶面积、叶绿素 a、叶绿素 b 含量和光合速率呈显著正相关,与含氮量及氮效率的相关程度较低。用供体 Synthetic 6x 单染色体对中国春相应染色体进行代换,会导致小麦的耐低氮胁迫能力发生明显变化。6D 等低氮胁迫下表现为高效组的供体染色体含有耐低氮高效基因。可用叶龄、单株叶面积、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和光合速率作为鉴定小麦耐低氮能力强弱的形态和生理指标。

关键词:小麦;染色体代换系;低氮胁迫;氮效率;植株性状;光合参数
中图分类号:S512.1;Q945.78　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2011)01-0029-09

Characterization of low-nitrogen tolerance capacities of Chinese Spring-substitution lines of wheat under deficient-N condition at the seedling stage

GUO Cheng-jin[1], ZHANG Li-jun[1], CUI Xi-rong[1], LI Shu-wen[2], Xiao Kai[1*]
(*1 College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China;*
2 College of Resource and Environment, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China)

Abstract: Using a whole series of Chinese Spring-substitution lines, Chinese Spring, and the chromosome donor Synthetic 6x as the materials, effects of each chromosome from genome A, B, and D on nitrogen efficiency under deficient-N condition were elucidated. It is found that the tested chromosome substitution lines, and the donor could be classified into three group, high-N efficiency, mid-N efficiency and low-N efficiency, by using the dry mass per plant. The line 6D has the highest dry mass per plant among them. With the decline of the N efficiency in the tested lines, the plant height, leaf age, root numbers per plant, leaf area per plant, chlorophyll content, Fv/Fm and photosynthetic rate are decreased. There is a significant positive correlation between the dry mass per plant and the accumulative N amount per plant. There are significant positive correlations between leaf age, leaf area per plant, chlorophyll a content, chlorophyll b content, and photosynthetic rate, while the correlation coefficient of nitrogen content and nitrogen efficiency is low. Therefore, the capacities for tolerance of deficient-N are modified largely resulted from the single chromosome substitution in wheat, and with the variable effects from different chromosomes. The donor chromosome 6D and other chromosomes that the substitution lines classified into high-N efficiency group contain the major genes regulating high-N efficiency. The morphological traits and physiological parameters, such as leaf age, leaf area per plant, chlorophyll a content, chlorophyll b content and photosynthetic rate, could be used as the potential criteria for evaluating the nitrogen efficiency of wheat under deficient-N condition.

收稿日期:2010-03-12　　**接受日期**:2010-07-02
基金项目:河北省自然科学基金(C2008000325);河北省作物生长调控实验室项目资助。
作者简介:郭程瑾(1968—),女,河北望都县人,博士研究生,主要从事作物栽培生理研究。
Tel:0312-7528130, E-mail:guocj@hebau.edu.cn　　* 通讯作者 Tel:0312-7528115, E-mail:xiaokai@hebau.edu.cn

Key words: wheat; chromosome substitution line; deficient-N stress; nitrogen efficiency; plant growth trait; photosynthetic parameter

提高小麦等作物的氮素利用效率,对于节省氮肥资源、保护生态环境和促进农业的可持续发展具有重要意义。研究表明,植物不同种属或不同品种,在氮素的吸收和利用效率上表现有明显的遗传多样性,如不同光合作用途径[1]、不同小麦品种[2-5]、杂种后代品系[6]的作物及品种、品系间,氮效率存在明显遗传差异。

特定小麦资源如染色体片段导入系和代换系材料,是揭示重要农艺和抗逆优良基因的染色体定位的优良材料,对于指导小麦抗逆、丰产和优质的遗传改良具有重要的实践价值。整套A、B和D组染色体代换系具有除被代换染色体外一致的遗传背景,在重要农艺性状、生理性状和生化性状的基因定位和染色体效应研究中,能有效减少或消除利用品种为材料开展相关研究中存在的背景染色体差异的影响,也是小麦产量、品质和抗逆性改良的优良种质[7]。前人用小麦染色体代换系材料,开展了较多生化参数、水分利用效率和农艺性状的染色体调控效应和染色体定位研究[8-10],为揭示小麦重要农艺性状的染色体效应及其定位提供了有价值的材料;也为利用该类型资源为今后挖掘重要调控水分高效利用和优良农艺性状的基因提供了重要的参考依据。尽管迄今不少学者以染色体代换系为材料,开展了较多生化参数等遗传学效应研究[8-10],但有关低氮胁迫条件下小麦氮效率的染色体效应及其定位尚缺乏系统报道。

小麦品系Synthetic 6x具有典型的抗逆能力,通过以该品系各染色体为供体替换中国春相应染色体,已配置了一整套中国春背景的小麦染色体代换系。本试验以该整套小麦染色体代换系为材料,研究了低氮胁迫对供试小麦A、B和D组代换系、代换系受体中国春(CS)和各染色体供体Synthetic 6x的氮素吸收和利用参数、植株形态学性状及氮效率相关的光合生理参数的影响,旨在阐明小麦低氮胁迫条件下的氮效率染色体调控效应,为小麦耐低氮的氮高效遗传改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试材培养

小麦中国春(*Triticum aestivum* L. cv Chinese Spring, CS)遗传背景的一整套不同单染色体代换系,包括A组代换系1A～7A、B组1B～7B和D组1D～7D,共21个代换系,以及CS和供体Synthetic 6x均由英国John Innes Centre提供(Norwich Research Park, Colney, Norwich NR4 7UH, U.K)。各代换系分别用Synthetic 6x单对染色体置换CS相应染色体后获得。采用溶液培养法培养小麦植株。首先在培养箱内使所有试验材料种子萌发,选择发芽整齐一致的萌芽种子,摆放于与容器(20 cm长×12 cm宽×12 cm高)中的与MS培养溶液叶面相接、孔径2 mm的不锈钢网支架上,根系通过深入溶液吸收营养。培养液中的氮素(N)浓度为100 μmol/L,为正常MS培养液(10 mmol/L)的1/100;磷素(P)和钾素(K)为正常供应浓度,即P浓度为3 mmol/L,K浓度为8 mmol/L。植株生长条件为光周期12 h,温度20℃/15℃(白天/黑夜),照光期间的光通量密度为300 μE/(m^2·s)。生长期间气泵供气,每3 d更换一次营养液。各供试材料均为3次重复。当植株生长达到第4叶龄时,选择有代表性植株,用于植株形态学性状,光合生理参数和氮、磷、钾含量等测定。为进行统计学分析和提高测定结果的重复和准确性,共培养3批试验材料,进行性状和参数的测定和分析。

1.2 形态学性状测定

选择长势一致的植株6株,测定株高、叶龄、根条数和单株叶面积。株高:以植株分蘖节至拉直后最长叶尖距离量取。叶龄:在查数展开叶数后,量取上部未展开叶长度,计算该叶长相对于下一叶叶长的比例,通过该比例值与下部展叶数量之和计算。查数单株根系数量获得根条数。单株叶面积:通过量取植株所有叶片的长、宽,乘积后求和,再乘以换算系数0.83计算。单株干物重:将测定上述性状后的植株,于100℃下杀青30 min,然后于85℃下烘至衡重,称重获得。

1.3 光合生理参数测定

选择长势均匀的植株5株,以植株第2叶为测试叶位。可溶蛋白含量用考马斯亮蓝G-250染色法测定[11];叶绿素含量用赵世杰[12]的方法提取,分光光度计法测定;叶绿素可变荧光与最大荧光(Fv/Fm)比值用叶绿素荧光仪(英国汉莎公司产)测定;

光合速率(P_n)用 LI -6400 光合作用系统(美国产)测定。

1.4　氮效率相关参数测定

以测定植株干物重后的烘干样本为材料测定。其中,氮含量采用凯氏定氮法测定,磷含量采用钒钼黄比色法测定[13],钾含量采用火焰光度计法测定。单株氮累积量、单株磷累积量和单株钾累积量,通过单株干物重分别与氮含量、磷含量和钾含量的乘积计算。氮效率、磷效率和钾效率,通过单株干物重分别与单株氮累积量、单株磷累积量和单株钾累积量的比值计算。参照李淑文等[2]的方法,运用 SPSS11 统计学软件,将供试材料的单株干物重进行聚类分析,分为高、中和低 3 组。

试验数据采用 SAS 统计学软件进行数据分析及显著性差异分析。

2　结果与分析

2.1　供试染色体代换系的单株干重、氮累积量、含氮量和氮效率

低氮胁迫条件下,中国春(CS)和供体(Synthetic 6x)在单株干物重、含氮量和氮效率上均具有显著差异。其中,中国春的单株干物重和氮效率显著高于供体,含氮量显著低于供体;但中国春和供体的单株氮累积量差异不明显。染色体代换后使植株干物重和氮效率参数发生改变,其中,A 组、B 组、D 组均值和 A、B 和 D 组(均值)各代换系均值的单株干物重和含氮量位于中国春和供体之间,单株氮累积量低于中国春和供体;氮效率与中国春相近但显著高于供体(表 1)。表明用供体的单条染色体对中国春相应位置染色体替换后,对低氮条件下植株的氮效率性状产生明显的遗传调控效应。

表 1　供试代换系、中国春和供体的单株干物重、氮累积量、含氮量和氮效率

Table 1　The dry weight and accumulative N amount per plant, N content and N efficiency in tested substituted-chromosome lines, Chinese Spring and the donor

性状 Trait	统计参数 Statistics parameter	中国春 Chinese spring	供体 Donor	A、B 和 D 组均值 Mean of A, B, and D genome	A 组代换系均值 Mean of A genome	B 组代换系均值 Mean of B genome	D 组代换系均值 Mean of D genome
干物重	均值 Average	77 a	51 d	59.24 bc	56.57 c	61.29 b	59.86 bc
Dry weight	标准差 SE			8.84	3.87	8.92	12.35
(mg/plant)	*CV*(%)			14.92	6.84	14.55	20.63
氮累积量	均值 Average	1.92 a	1.99 a	1.58 bc	1.50 c	1.67 b	1.59 bc
Accumulation N	标准差 SE			0.24	0.15	0.17	0.36
(N mg/plant)	*CV*(%)			15.19	10.00	10.18	22.64
含氮量	均值 Average	2.83 b	3.91 a	2.68 b	2.65 b	2.75 b	2.65 b
N content	标准差 SE			0.19	0.17	0.25	0.14
(%)	*CV*(%)			7.09	6.42	9.09	5.28
氮效率	均值 Average	35.35 a	25.56 b	37.45 a	37.92 a	36.62 a	37.81 a
N efficiency	标准差 SE			2.49	2.37	3.17	1.94
(N mg/mg)	*CV*(%)			6.65	6.25	8.66	5.13

注(Note)：同行数据后不同字母者表示在 0.05 水平差异显著 Values followed by different letters in a row are significant at 5% level.

2.2　供试代换系及其亲本低氮胁迫条件下的氮效率分组及氮效率参数间的回归分析

图 1 看出,单株干物重以 6D 代换系最高,4D 最低,中国春和供体居于代换系之间;6D 干物重较中国春高 13.24%,较供体高 50.98%。研究表明,供试代换系以及中国春和 synthetic 6x 可划分为高效组、中效组和低效组。高效组包括 6D、2B、7D、5D、3B 和中国春;中效组包括 1B、3A、6B、5A、7B 和 2D;低效组包括 2A、4A、1A、7A、1D、5B、供体、6A、4B、3D 和 4D(表 2)。高效组单株干物重均值较中效组均值高 16.67%,较低效组均值高 37.34%。表明代换系供体 Synthetic 6x 的 6D、2B、7D、5D 和 3B 含有调控小麦耐低氮能力的主效基因。

表 2 还看出,低氮胁迫条件下,不同氮效率组材料的单株氮累积量均值具有显著差异。本研究中,上述各组的均值分别为 1.92、1.59 和 1.46 mg。表

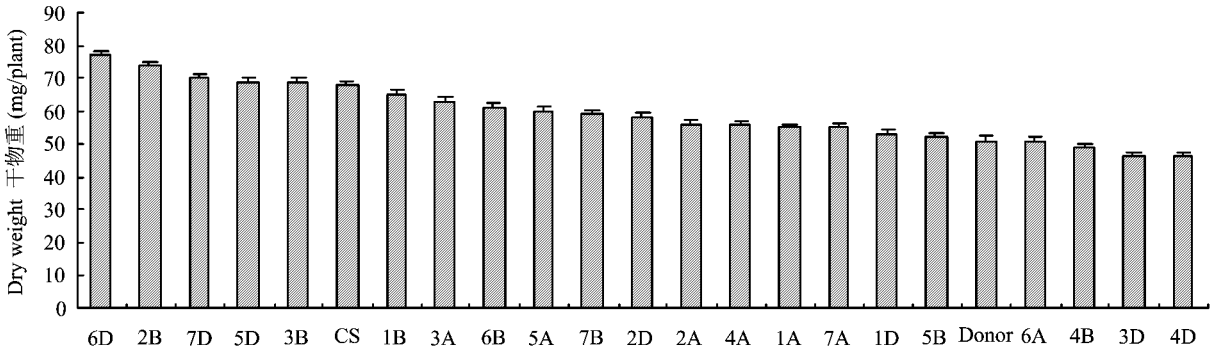

图1 低氮胁迫条件下供试代换系及其亲本的单株干物重

Fig. 1 The dry mass per plant in the tested substituted-chromosome lines and their parents under N-deficient condition

表2 低氮胁迫条件下供试代换系及其亲本的氮、磷、钾效率参数

Table 2 The efficiencies of N, P and K in the tested substituted-chromosome lines and their parents under N-deficient condition

氮效率 N efficiency	代换系 Line	干物重 Dry mass (mg/plant)	N含量 N cont. (%)	N累积量 Accum. N (mg/plant)	氮效率 N effic. (mg/mg)	P含量 P cont. (%)	P累积量 Accum. P (mg/plant)	磷效率 P effic. (mg/mg)	K含量 K cont. (%)	K累积量 Accum. K (mg/plant)	钾效率 K effic. (mg/mg)
高效 High-efficiency	6D	77	2.67	2.05	37.44	0.95	0.73	105.48	6.2	4.77	16.13
	2B	74	2.67	1.97	37.44	1.04	0.77	96.10	6.3	4.66	15.87
	7D	70	2.82	1.98	35.35	1.01	0.71	98.59	6.2	4.34	16.13
	5D	69	2.66	1.84	37.48	0.88	0.60	115.00	5.8	4.00	17.24
	3B	69	2.58	1.78	38.73	1.00	0.69	100.00	6.4	4.42	15.63
	CS	68	2.83	1.92	35.35	1.16	0.79	86.08	6.6	4.49	15.15
	Avg.	71 a	2.71 a	1.92 a	36.97 b	1.01 b	0.72 a	100.21 a	6.3 a	4.45 a	16.02 a
	Se	3.54	0.10	0.10	1.35	0.09	0.07	9.65	0.31	0.30	0.76
	CV(%)	4.98	3.66	5.14	3.64	9.31	9.43	9.63	4.96	6.74	4.75
中效 Mid.-efficiency	1B	65	2.51	1.63	39.79	0.93	0.60	108.33	5.7	3.71	17.54
	3A	63	2.68	1.68	37.29	1.09	0.68	92.65	6.2	3.91	16.13
	6B	61	2.51	1.53	39.79	1.01	0.61	100.00	5.8	3.54	17.24
	5A	60	2.67	1.60	37.41	1.11	0.66	90.91	6.3	3.78	15.87
	7B	59	2.82	1.66	35.39	1.06	0.62	95.16	6.9	4.07	14.49
	2D	58	2.52	1.47	39.59	1.15	0.67	86.83	6.4	3.71	15.63
	Avg	61 b	2.62 a	1.59 b	38.21 a	1.06 ab	0.64 b	95.65 ab	6.2 a	3.79 b	16.15 a
	Se	2.61	0.13	0.08	1.81	0.08	0.03	7.61	0.49	0.20	1.13
	CV(%)	4.27	4.84	5.10	4.73	7.43	5.27	7.95	7.92	5.28	6.98
低效 Low-efficiency	2A	56	2.46	1.37	40.65	1.01	0.56	100.00	6.0	3.36	16.67
	4A	56	2.98	1.67	33.50	1.23	0.69	81.16	6.7	3.75	14.93
	1A	55	2.54	1.39	39.32	1.17	0.64	85.94	6.2	3.41	16.13
	7A	55	2.50	1.37	39.87	0.98	0.54	101.85	6.3	3.47	15.87
	1D	53	2.52	1.33	39.68	1.10	0.58	91.38	6.3	3.34	15.87
	5B	52	3.13	1.63	31.88	1.17	0.61	85.25	6.9	3.59	14.49
	Donor	51	3.91	1.99	25.56	1.12	0.57	89.16	6.2	3.16	16.13
	6A	51	2.67	1.36	37.41	1.22	0.62	82.26	6.8	3.47	14.71
	4B	49	3.00	1.47	33.29	1.10	0.54	90.74	6.0	2.94	16.67
	3D	46	2.82	1.29	35.39	1.27	0.58	79.31	6.3	2.90	15.87
	4D	46	2.51	1.15	39.76	1.16	0.53	86.79	6.0	2.76	16.67
	Avg	52 c	2.82 a	1.46 c	36.03 b	1.14 a	0.59 b	88.53 b	6.3 a	3.29 b	15.82 a
	Se	3.66	0.43	0.23	4.66	0.09	0.05	7.22	0.39	0.32	0.97
	CV(%)	7.05	15.29	15.76	12.94	7.84	8.30	8.16	6.07	9.59	6.15

注(Note)：同列数据后不同字母者表示在0.05水平差异显著 Values followed by different letters in column are significant at 5% level.

现出低氮胁迫条件下,不同氮效率组在干物质累积能力和氮素积累能力上为明显的同步特征。回归分析表明,单株干物重与单株氮累积量之间呈显著正相关,与含氮量和氮效率呈正、负相关,但相关程度较低；单株氮累积量与含氮量呈较高正相关,与氮效率呈负相关,但未达到显著水平(图2)。表明染色体代换后对单株干物质形成能力,与植株吸收积累氮素的能力密切相关。低氮胁迫条件下,各代换系的磷、钾含量,累积量和效率也与中国春存在一定差异,但各氮效率组上述性状均值间的差异相对较小,而同一效率组间均存在较大的变异(表2)。

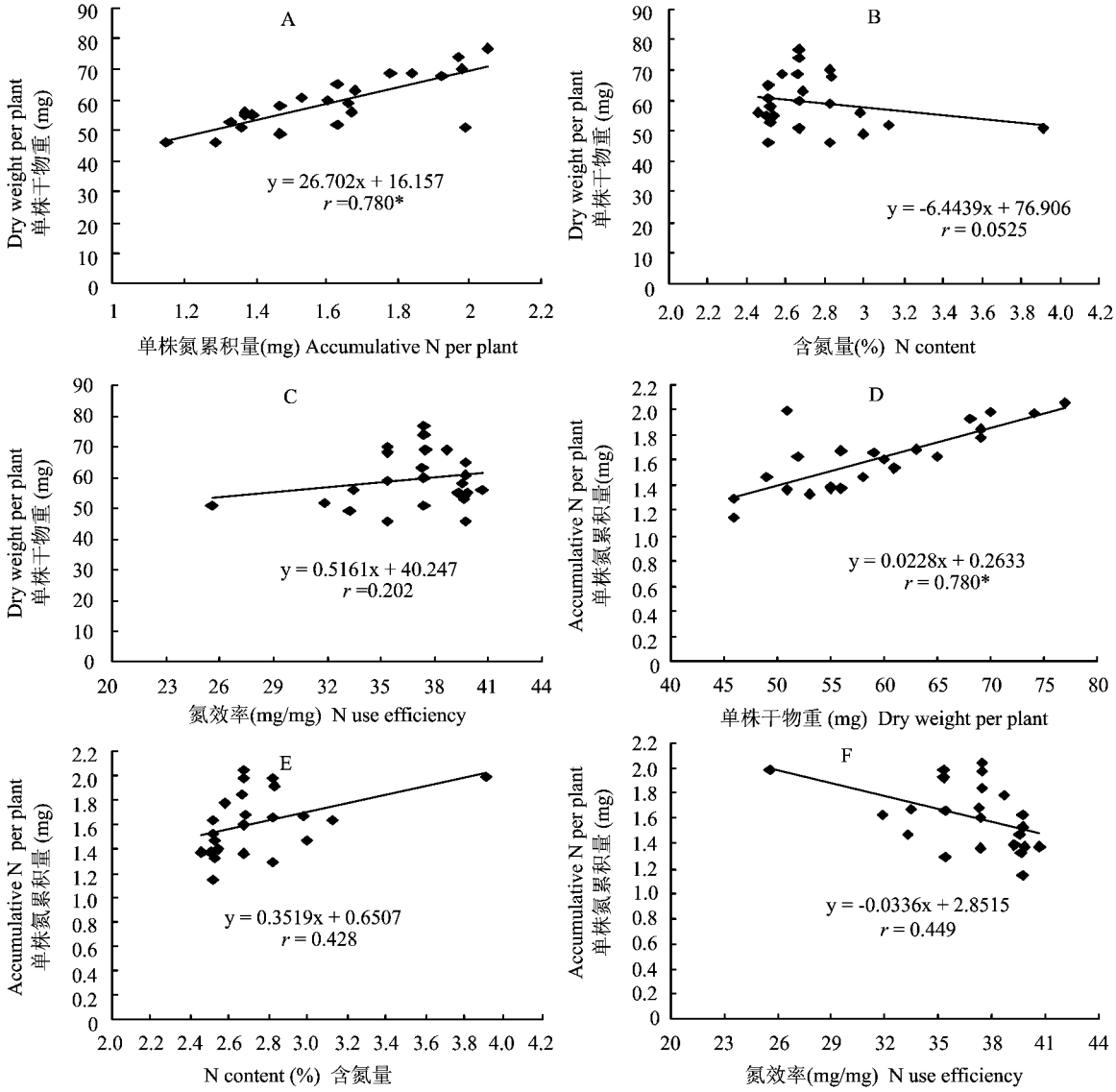

图 2　低氮胁迫条件下单株干物重与单株氮累积量的相关及其与含氮量及氮效率的相关

Fig. 2　The correlations between dry mass per plant, accumulative N amount per plant, the nitrogen content and nitrogen efficiency under N-deficient condition

2.3　不同氮效率组代换系的植株性状和光合生理参数

低氮胁迫条件下,各代换系、中国春和供体的植株性状和光合生理参数(表3)看出,除可溶蛋白含量在中效组略低于低效组外,株高、叶龄、根条数、叶面积等植株形态学性状和可溶蛋白含量(SP)、叶绿素 a 含量(Chla)、叶绿素 b 含量(Chlb)、叶绿素 a + b 含量[Chl(a + b)]、类胡萝卜素含量(Caro)、叶绿素可变荧光与最大荧光比值(Fv/Fm)和光合速率(P_n)等性状和生理参数均值,均以高效组最高,中效组次之,低效组最低。高效组的可溶蛋白含量均值也高于中效组和低效组。说明上述植株形态学性状和光合生理参数值的高低与供试染色体代换系植

表3 低氮胁迫条件下供试代换系及其亲本的植株形态学性状和光合生理参数

Table 3 The morphological traits and photosynthetic parameters in the tested substituted-chromosome lines and their parents under N-deficient condition

氮效率 N efficiency	代换系 Line	株高 PH (cm)	叶龄 Leaf age	根条数 Root No.	叶面积 LA (cm^2)	可溶性蛋白 SP	Chla	Chlb	Chl (a+b)	类胡萝卜素 Carotenoid	Fv/Fm	P_n
高效 High-efficiency	6D	34.4	3.7	5.7	19.7	35.73	0.98	0.32	1.30	0.19	0.873	15.13
	2B	30.1	3.7	4.3	19.6	41.75	0.87	0.28	1.15	0.16	0.867	12.22
	7D	32.5	3.6	5.2	18.4	24.21	0.89	0.24	1.13	0.19	0.871	14.45
	5D	30.8	3.5	4.2	18.4	36.25	0.92	0.25	1.17	0.19	0.869	12.06
	3B	28.5	3.4	4.7	18.8	32.51	0.72	0.25	0.97	0.12	0.871	15.10
	CS	31.9	3.5	5.5	20.9	21.56	0.68	0.22	0.90	0.12	0.864	12.12
	Avg	31.4 a	3.6 a	4.9 a	19.3 a	32.00 a	0.84 a	0.26 a	1.10 a	0.16 a	0.869 a	13.51 a
	Se	2.05	0.12	0.63	0.97	7.71	0.12	0.04	0.15	0.03	0	1.53
	CV(%)	6.52	3.40	12.73	5.01	24.08	13.96	13.54	13.14	21.22	0.37	11.34
中效 Mid.-efficiency	1B	31.1	3.4	4.7	18.9	21.87	0.89	0.26	1.15	0.16	0.860	12.89
	3A	29.6	3.7	4.8	19.6	18.37	0.76	0.16	0.92	0.10	0.858	12.67
	6B	32.2	3.4	5.2	20.6	26.34	0.72	0.20	0.92	0.15	0.874	13.13
	5A	29.1	3.4	4.8	17.9	21.50	0.81	0.23	1.04	0.15	0.860	13.78
	7B	31.3	3.4	5.0	18.7	25.33	0.83	0.25	1.08	0.17	0.868	11.78
	2D	27.2	3.4	4.7	17.9	32.30	0.77	0.22	0.99	0.16	0.847	12.63
	Avg	30.1 ab	3.5 ab	4.9 ab	18.9 a	24.29 b	0.80 ab	0.22 ab	1.02 ab	0.15 a	0.861 a	12.84 ab
	Se	1.82	0.12	0.20	1.04	4.86	0.06	0.04	0.09	0.02	0.01	0.73
	CV(%)	6.04	3.55	4.04	5.50	20.02	7.52	16.51	8.99	16.74	1.07	5.69
低效 Low-efficiency	2A	28.6	3.5	4.8	17.4	21.04	0.61	0.15	0.76	0.07	0.854	11.78
	4A	30.8	3.4	5.3	17.2	17.13	0.90	0.28	1.18	0.17	0.849	11.58
	1A	28.6	3.3	5.7	19.4	24.17	0.57	0.20	0.77	0.10	0.854	12.45
	7A	28.9	3.5	5.0	17.5	16.33	0.87	0.25	1.12	0.17	0.856	12.89
	1D	32.1	3.3	4.5	13.6	30.26	0.60	0.16	0.76	0.12	0.852	13.55
	5B	30.4	3.4	4.8	18.7	33.57	0.71	0.25	0.96	0.12	0.871	10.88
	Donor	24.0	3.5	3.3	17.0	35.98	0.99	0.26	1.25	0.16	0.887	10.10
	6A	32.6	3.3	4.7	16.6	13.57	0.73	0.23	0.96	0.14	0.846	12.27
	4B	30.5	3.5	4.2	18.1	37.38	0.80	0.18	0.98	0.12	0.861	12.89
	3D	29.7	3.5	5.0	17.1	18.22	0.69	0.11	0.80	0.15	0.868	8.23
	4D	22.5	3.4	3.5	15.7	23.85	0.61	0.13	0.74	0.11	0.853	8.62
	Avg	29.0 b	3.4 b	4.6 b	17.1 b	24.68 b	0.73 b	0.20 b	0.93 b	0.13 a	0.859 a	11.39 b
	Se	3.13	0.09	0.72	1.54	8.40	0.14	0.06	0.18	0.03	0.01	1.76
	CV(%)	10.81	2.56	15.58	8.97	34.02	18.97	28.90	19.77	24.08	1.39	15.42

注(Note)：可溶性蛋白、叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b、类胡萝卜素的单位均为mg/g, FW；净光合速率的单位为μmol/(m^2·s)。The unites of soluble protein(SP), Chla, Chlb, Chl(a+b) and carotenoid are mg/g, FW; P_n is μmol/(m^2·s). PH—Plant height; LA—Leaf area. 同列数据后不同字母者表示在0.05水平差异显著 Values followed by different letters in a column are significant at 5% level.

株的吸氮能力和植株在低氮胁迫条件下的物质积累能力具有较紧密的联系。

2.4 供试代换系单株干物重和单株氮累积量与植株形态学性状和光合生理参数的相关分析

回归分析(表4)表明,植株干物重和单株氮累积量与上述植株形态学性状和光合生理参数的相关均为程度不同的正相关。其中,单株干物重与叶龄、单株叶面积、光合速率、Chla、Chlb和Chl(a+b)的相关达到显著水平；单株氮累积量除与上述性状及参数的相关达到显著水平外,还与Fv/Fm呈显著正

表 4　单株干物重和单株氮累积量与植株形态学性状及光合生理参数的回归分析

Table 4　The linear regression analysis of dry mass per plant and accumulative N amount per plant with the plant growth traits and photosynthetic parameters

自变量(x) Independent variable	单株干物重(y) Dry mass per plant		单株氮累积量 (y) Accumulative N amount per plant	
	回归方程 Regression equation	r	回归方程 Regression equation	r
株高 Plant height	y = 1.583x + 11.94	0.482	y = 0.03x + 0.75	0.305
叶龄 Leaf number	y = 40.51x - 40.07	0.602*	y = 1.29x - 1.57	0.601*
初生根条数 Primary root number	y = 5.36x + 33.69	0.362	y = 0.05x + 1.40	0.110
单株叶面积 Leaf area per plant	y = 3.7651x - 9.7706	0.619*	y = 0.0878x + 0.0245	0.550*
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	y = 0.32x + 50.86	0.277	y = 0.02x + 1.15	0.480
光合速率 P_n	y = 3.45x + 16.79	0.668*	y = 0.06x + 0.88	0.672*
叶绿素荧光参数 Fv/Fm	y = 480.87x - 354.98	0.479	y = 22.01x - 17.34	0.732*
叶绿素 a 含量 Chla content	y = 45.28x + 24.60	0.590*	y = 1.77x + 0.26	0.704*
叶绿素 b 含量 Chlb content	y = 98.12x + 37.62	0.594*	y = 3.84x + 0.79	0.653*
叶绿素(a+b)含量 Chl(a+b) content	y = 28.32x + 30.98	0.529*	y = 1.16x + 0.45	0.743*
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	y = 130.83x + 40.77	0.483	y = 4.58x + 0.99	0.486
含磷量 P content	y = -56.796x + 120.99	-0.456	y = -1.04x + 2.75	-0.411
含钾量 K content	y = -3.9766x + 84.224	-0.0223	y = 0.412x + 1.3552	0.003
单株磷累积量 P per plant	y = 94.41x - 1.02	0.769*	y = 2.45x + 0.06	0.684*
单株钾累积量 K per plant	y = 14.909x + 3.8137	0.8804**	y = 0.3674x + 0.2481	0.626*
磷效率 P efficiency	y = 0.62x + 1.78	0.640*	y = 0.011x + 0.62	0.377
钾效率 K efficiency	y = 1.5549x + 34.446	0.0217	y = -0.0172x + 1.888	0.003

注(Note):*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

相关。因此,上述形态学性状和生理参数可作为鉴定染色体代换后植株耐低氮能力强弱的参考指标。此外,单株干物重和单株氮累积量尽管与含磷量和含钾量的相关程度较低,但均与单株磷累积量和单株钾累积量显著相关,单株干物重还与磷效率的相关达到显著水平。表明染色体代换后,除影响植株的耐低氮胁迫能力外,还对低氮胁迫条件下植株的磷、钾积累能力产生相应的调控效应。

3　讨论

小麦品种间和基因型间在氮素吸收和利用效率上存在着明显的遗传多样性现象[2],但小麦等作物植株的氮效率和耐低氮能力是受到多基因调控的数量性状[14]。迄今,有关小麦耐低氮的鉴定指标、生理生化特征已有较多报道[15-16]。以特定的遗传群体进行小麦氮效率和耐低氮的数量性状位点(QTL)也有一些报道[14,17]。但有关小麦耐低氮胁迫能力基因在染色体上的定位研究还较少。

染色体代换系在揭示小麦重要生化代谢的主效基因染色体定位上具有重要价值。Galiba 等[18]以缺少 2A(CS)/2A(CD)、2B(CS)/2B(CD)的 CS(受体)/Cappelle Desprese(供体)染色体代换系为材料研究表明,第 5 同源群上含有促进精氨酸和脯氨酸合成的基因,并将其定位在 5A 和 5D 染色体上;同时还发现 5B 染色体上含有促进低温胁迫条件下多胺合成的基因[19]。Ashton 等[20]以 CS/Cheyenne 5A 和 CS/Cheyenne 5D 染色体代换系和亲本为材料,将控制 ABA 积累和抗寒基因定位在 5A 和 5D 上。

小麦单代换系材料除外源导入的 1 条特定染色体置换受体材料的相应染色体外,其他染色体与受体材料相同。因此,整套 A、B 和 D 组代换系可大大减少或消除品种间背景染色体差异的影响,在揭示重要农艺性状、生理性状和生化性状的基因定位和染色体效应中具有重要的理论价值,也是小麦产量、品质和抗逆性改良的优良种质。目前,小麦染色体代换系多采用以“中国春”为代换系受体[13],已育成的典型小麦代换系包括 Sears 的 Hope 和 Timstein 系列代换系、Morris 的 Cheyenne 代换系、Law 的 Cappelle-Desprez 及 Synthetic 系列代换系,以及一些不完全代换系[7]。迄今,利用中国春背景的小麦染色体代换系开展基因定位研究已有较多报道。Clua[8]以中国春 - Synthetic 代换系为材料,将调控根系的

蛋白质含量基因定位到6A和1D；Morgan等[9]将渗透调节基因定位在染色体7A。

利用小麦品系Synthetic 6x的优良抗逆能力，英国John Innes Centre创制了用该品系A、B和D组同源6倍体21对染色体分别替换中国春(CS)相应染色体的整套代换系。以该整套代换系为材料，白志英等[10]研究发现，供体Synthetic 6x的5D染色体上含有促进干旱胁迫下脯氨酸合成的基因，而4A、4B、2D和6D染色体上含有抑制干旱胁迫下蛋白质含量降低的基因。本研究对以Synthetic 6x A、B和D组各条染色体供源的中国春代换系研究表明，不同代换系材料在低氮胁迫条件下的干物质生产能力存在较大差异。依据各代换系低氮胁迫处理后的植株干物重值，可将供试代换系划分为氮高效、中效和低效等3种类型，表明各染色体代换后对植株的耐低氮胁迫能力产生不同的影响。本研究看出，用Synthetic 6x染色体6D替换中国春相应染色体后的6D代换系，在所有供试代换系及其亲本中低氮胁迫条件下的植株干物重值最高，分别较中国春和供体高13.24%和50.98%。此外，其他氮高效组代换系如2B、7D、5D、3B，在低氮处理条件下的苗期植株也具有较高的单株干物质生产能力，表明供体Synthetic 6x中上述染色体上含有调控小麦苗期耐低氮胁迫能力的氮高效基因。

本研究表明，低氮胁迫条件下供试代换系及其亲本的植株干物重与单株氮累积量呈显著正相关，表明氮高效代换系组氮胁迫条件下具有较高的干物质积累能力，与其具有较强的氮素吸收能力具有紧密联系。此外，植株干物重和单株氮累积量与测试的植物学性状如株高、叶龄、根条数和单株叶面积，以及光合生理参数如叶绿素a含量、叶绿素含量、叶绿素荧光参数和光合速率呈正相关，且与其中部分性状和参数的相关程度达到显著水平。表明低氮胁迫条件下，各染色体代换系的植株干物质累积量，在较大程度上是由于各自氮素吸收能力的强弱所致。具有较高氮效率的代换系，通过其具有较强能力的氮素吸收，相对改善了植株的氮素供应水平，提高了植株的光合碳同化能力，植株的形态学性状也由于光合产物量的增多而相应得到改善。

液培法是目前有效且使用较多的筛选方法之一。其优点是可以对培养介质养分量进行准确有效的控制，有利于围绕某些形态或生理指标进行大批量基因型的快速筛选；并且培养条件可以准确地进行重复[21]。本研究在不同培养批次的试验中，各供试材料均获得稳定一致的结果。本研究发现，供试代换系低氮胁迫条件下的植株干物重和植株氮累积量尽管与含磷量、含钾量及磷效率、钾效率的相关程度较低，但与单株磷累积量和单株钾累积量呈显著正相关。表明低氮胁迫条件下具有较强吸收氮素能力的代换系，也具有相对较强累积磷素和钾素的能力。这可能是由于低氮胁迫条件下具有较强氮素吸收能力的代换系，植株体内氮素数量的增多，改善了植株的蛋白质合成能力，用于磷、钾吸收的能量供应数量和参与磷、钾吸收的转运体数目得到同步改善的缘故。

植物遭遇氮素胁迫等外界环境胁迫后，导致植株形态学和生理生化参数发生响应的改变，与植株抵御逆境能力高度相关的部分植株性状和生理生化参数，可作为耐胁迫能力强弱的参考和鉴定指标[2,22-25]。本研究表明，低氮胁迫条件下，植株叶龄、单株叶面积、叶绿素含量和光合速率与单株累积量和影响植株光合生理参数和植株形态学性状的单株氮累积量呈显著正相关，表明上述性状和参数可作为评价小麦单染色体代换后植株耐低氮胁迫能力强弱的参考指标。

4 结论

低氮胁迫条件下，依据供试代换系植株干物质积累量可划分为高效组、中效组和低效组，以6D代换系单株干物重最大。单株干物重与单株氮累积量呈显著正相关，也与叶龄、单株叶面积、叶绿素a含量、叶绿素b含量和光合速率呈显著正相关，与含氮量及氮效率的相关程度较低。用供体Synthetic 6x单染色体对中国春相应染色体进行代换，会导致小麦的耐低氮胁迫能力发生明显变化，6D等低氮胁迫下表现为高效组的供体染色体含有耐低氮高效基因。

参 考 文 献：

[1] Oaks A. Efficiency of nitrogen utilization in C_3 and C_4 cereals [J]. Plant Physiol., 1994, 106: 407-414.

[2] 李淑文，文宏达，周彦珍，等. 不同氮效率小麦品种氮素吸收和物质生产特性[J]. 中国农业科学，2006，39(10)：1992-2000.
Li S W, Wen H D, Zhou Y Z *et al*. Characterization of nitrogen uptake and dry matter production in wheat varieties with different N efficiency[J]. Sci. Agric. Sin., 2006, 39(10): 1992-2000.

[3] Karrou A, Maranville J W. Response of wheat cultivars to different soil nitrogen and moisture regimes II. Nitrogen uptake, partitioning and influx[J]. J. Plant Nutr., 2005, 17(5): 745-761.

[4] 戴良香. 冬小麦品种演替过程中氮素吸收和运转分配差异的研究[J]. 河北农业大学学报,1998,21(3): 23-29.
Dai L X. Studies on the differences of nitrogen absorption, transportation and distribution of winter wheat in varietal development [J]. J. Agric. Univ. Hebei, 1998, 21(3): 23-29.

[5] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol., 1995, 109: 7-13.

[6] Cox M C, Qualset C O, Rains D W. Genetic variations for nitrogen assimilation and translocation in wheat III. Nitrogen translocation in relation to grain yield and protein[J]. Crop Sci., 1986, 26: 737-740.

[7] Law C N(王君译). 小麦品种间染色体代换系的研究[J]. 麦类作物学报,1997,17(2): 20-24.
Law C N(Wang J Trans.). Studay on inter-varietal chromosome substitutions lines of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. J. Tritic. Crops, 1997, 17(2): 20-24.

[8] Clua A A, Castro A M, Gimenez D O. Chromosomal effects in the endogenous contents of non-structural carbohydrates and proteins measured in wheat substitution lines[J]. Plant Breed., 2002, 121(2): 141-145.

[9] Morgan J M. A gene controlling differences in osmorcgnlation in wheat[J]. Aust. J. Plant Physiol., 1992, 18: 249-257.

[10] 白志英,李存东,冯丽肖,等. 小麦中国春-Synthetic 6x 代换系穗花分化与耐旱基因的染色体定位[J]. 中国农业科学,2007,40(10): 2136-2144.
Bai Z Y, Li C D, Feng L X *et al*. Chromosomal localization of genes associated with spikelet differentiation and drought tolerance in Chinese Spring (recipient)/Synthetic 6x (donor)[J]. Sci. Agric. Sin., 2007, 40(10): 2136-2144.

[11] Read M S. Minimization of variation in the response to different protein of the coomassic blue G dyedinding: assay for protein [J]. Anal. Biochem., 1981, 116: 53-64.

[12] 赵世杰. 叶绿体色素的定量测定[A]. 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社,2000: 72-75.
Zhao S J. Measurement of chlorophyll content[A]. Zou Q (ed.). Experimental manual of plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000: 72-75.

[13] 南京农业大学. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社,1994.
Nanjing Agricultural University. Soil agricultural chemistry analysis[M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1994.

[14] Quarrie S A, Steed A, Calestani C *et al*. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring xSQ1 and its use to compare QTLs from grain yield across a range of environments[J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 110: 865-880.

[15] 孙传范,戴廷波,荆奇,等. 小麦品种氮利用效率的评价指标及其氮营养特性研究[J]. 应用生态学报,2004,15(6): 983-987.
Sun C F, Dai T B, Jing Q *et al*. Nitrogen use efficiency and its relationship with nitrogen nutrition characteristics of wheat varieties[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2004, 15(6): 983-987.

[16] 韩胜芳,李淑文,吴立强,等. 不同小麦品种氮效率与氮吸收对氮素供应的响应及生理机制[J]. 应用生态学报,2007,18(4): 807-812.
Han S F, Li S W, Wu L Q *et al*. Responses and corresponding physiological mechanisms of different wheat varieties in their nitrogen efficiency and nitrogen uptake to nitrogen supply[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2007, 18(4): 807-812.

[17] An D, Su J, Liu Q *et al*. Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Plant Soil, 2006, 284: 73-84.

[18] Galiba G, Simon-Sarkadi L, Kocsy G. Possible chromosomal location of genes determining the osmoregulation of wheat[J]. Theor. Appl. Genet., 1992, 85: 415-418.

[19] Galiba G, Kocsy G, Kaur-Sawhne R. Chromosomal localization of osmotic and salt stress-induced differential alterations in polyamine content in wheat[J]. Plant Sci., 1993, 92: 203-211.

[20] Ashton J, Delauney D, Verma S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants[J]. Plant J., 1993, 4(2): 215-223.

[21] Geloff G C. Intact-plant screening for tolerance of nutrient deficiency stress[J]. Plant Soil, 1987, 99(1): 3-16.

[22] 赵红梅,郭程瑾,段巍巍,等. 小麦品种抗旱性能力的评价指标研究[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(1): 76-81.
Zhao H M, Guo C J, Duan W W *et al*. Studies on evaluation indices for drought resistance capacity in wheat varieties[J]. J. Plant Genet. Resour., 2007, 8(1): 76-81.

[23] 丁洪,李生秀,郭庆元,等. 酸性磷酸酶活性与大豆耐低磷能力的相关研究[J]. 植物营养与肥料学报,1997,3(2): 123-128.
Ding H, Li S X, Guo Q Y *et al*. Study on correlation between acid phosphatase activity and low phosphorus tolerance of soybean [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 1997, 3(2): 123-128.

[24] 曹黎明,潘晓华. 水稻耐低磷基因型种质的筛选与鉴定[J]. 江西农业大学学报,2000,22(2): 162-168.
Cao L M, Pan X H. Screening and identify of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes on the tolerance to low phosphorus environment [J]. Acta Agric. Univ. Jiangxi., 2000, 22(2): 162-168.

[25] Ni J J, Wu P, Senadhira D. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Theor. Appl. Genet., 1998, 97: 1361-1369.