

水稻重组自交系氮素利用效率的 QTL 研究进展

朱雪彤 赵飞*

天津农学院

DOI:10.12238/as.v8i2.2749

[摘要] 氮素利用效率(NUE)是影响水稻产量和生态环境可持续性的关键因素之一。近年来,通过重组自交系(RIL)群体的QTL定位及全基因组关联分析(GWAS),研究者鉴定并克隆了多个与氮素吸收、转运及代谢相关的关键基因(如OsNRT1.1B、OsGS1.1),揭示了氮素利用的遗传调控机制。本研究系统综述了基于RIL群体的QTL定位、功能基因解析及分子育种进展,分析了当前研究面临的表型复杂性与环境互作挑战,并展望了高通量测序和表型组学在氮素高效利用研究中的应用潜力,为高效氮素利用水稻品种的培育提供了重要的理论依据和技术支撑。

[关键词] 氮素利用效率(NUE); 水稻重组自交系(RIL); QTL定位

中图分类号: S511.5 文献标识码: A

Advancements in QTL Research on Nitrogen Use Efficiency (NUE) in Rice Recombinant Inbred Lines (RILs)

Xuetong Zhu Fei Zhao*

Tianjin Agricultural University

[Abstract] Nitrogen use efficiency (NUE) is a critical factor influencing rice yield and the sustainability of ecological environments. In recent years, using recombinant inbred line (RIL) populations for QTL mapping and genome-wide association studies (GWAS), researchers have identified and cloned several key genes related to nitrogen absorption, transport, and metabolism (e.g., OsNRT1.1B and OsGS1.1), revealing the genetic regulatory mechanisms of nitrogen utilization. This study systematically reviews advancements in QTL mapping, functional gene analysis, and molecular breeding based on RIL populations, discusses current challenges such as phenotypic complexity and gene-environment interactions, and explores the potential applications of high-throughput sequencing and phenomics in NUE research. This work provides essential theoretical insights and technical support for breeding rice varieties with improved nitrogen use efficiency.

[Key words] Nitrogen Use Efficiency (NUE); Rice Recombinant Inbred Line (RIL); QTL Mapping

水稻是全球最重要的粮食作物之一^[1],而氮肥是水稻种植过程中用量最大的肥料,对提高水稻产量至关重要^[2]。然而,随着农田氮肥的过度施用,氮肥过剩问题日益严重,因此提高水稻氮素利用效率(Nitrogen Use Efficiency, NUE),已成为实现农业可持续发展和环境保护的重要途径之一^[3-7]。

水稻氮素利用包括氮吸收、转运、同化和再利用等过程,涉及到多个基因、多个途径的参与和调控^[8]。这些氮素利用相关基因的克隆、功能分析等揭示了水稻氮素利用的调控机制,为培育氮高效利用水稻品种,提高水稻氮肥利用效率提供了科学依据和基因资源。

QTL(数量性状基因座)定位是基因克隆、功能验证的重要技术手段。近年来,通过量化性状基因座(QTL)定位、全基因组关联分析(GWAS)和多组学整合研究,研究者们揭示了与NUE相关的

关键基因和调控网络^[9,12]。重组自交系(Recombinant Inbred Line, RIL)群体作为复杂性状遗传解析的重要工具,其高遗传稳定性和适用于多环境试验的特点,使其在NUE的QTL研究中得到了广泛应用^[7]。近年来,多项研究通过RIL群体定位到与NUE相关的重要QTL并利用这些信息开展了分子标记辅助育种和基因编辑技术的应用^[13]。

本文旨在系统梳理近年来基于RIL群体的水稻NUE研究进展,聚焦于相关QTL的定位、功能解析及其在分子育种中的应用潜力。通过综合分析现有研究成果,提出未来研究方向和改良策略,以期水稻氮素高效利用的遗传改良提供理论依据和技术支持。

1 基于RIL群体的QTL研究进展

重组自交系(RIL)群体是通过多代自交形成的遗传稳定材料,广泛用于复杂农艺性状的遗传解析。其构建通常采用经典杂

交方法,选择遗传背景差异大的亲本杂交,再经6-8代自交获得高度纯合后代^[5,6]。

传统的QTL分析通常基于连锁图谱构建,采用显著性分析方法(如单标记分析、复合区间作图)定位与NUE相关的基因座。随着生信技术发展,新型数据模型为QTL分析提供了更可靠和更全面的技术手段。例如高通量测序技术为QTL定位提供了更高分辨率的技术^[10]。

SLAF-seq技术可在RIL群体中生成超过10万个分子标记,构建高密度遗传图谱,从而显著缩小QTL的区间。在低氮和盐胁迫条件下,利用SNP芯片扫描的QTL区间已缩小至50-100kb,极大地提高了候选基因的验证效率^[12]。

Meta-QTL (MQTL) 分析可以通过整合不同实验条件下的QTL数据,识别跨环境稳定的基因组热点区域。Sandhu等通过整合29项独立研究中的1,330个QTL数据,识别了76个MQTL,其中染色体1、4和8上的热点区域与NUE相关性显著^[14],这些MQTL为进一步的功能验证和候选基因挖掘提供了重要方向。

1.1 RIL群体在水稻NUE研究中的应用。在水稻氮素利用效率(NUE)研究中,RIL(重组自交系)群体是研究籼稻和粳稻氮素利用效率差异的重要工具。例如,Liu等(2022)通过籼稻RIL群体的多环境试验研究氮素利用效率(NUE)性状的表现,特别是在低氮和高氮条件下,系统分析了基因型与环境的互作效应(G×E)^[15]。Wei等(2012)使用RIL群体研究了低氮环境下的水稻籽粒产量及其组分性状,揭示了氮素供给与农艺性状的密切关联,同时明确了不同基因型在低氮环境中的适应性表现^[16]。Vishnukiran等(2020)在差异化氮素施用条件下利用RIL群体开展田间试验,分析氮素吸收效率和氮素利用效率性状的表现,进一步验证了基因型与环境互作的重要性^[17]。

1.2 利用RIL群体定位NUE相关QTL的研究成果。研究表明,在不同氮素供应水平下,主效QTL的表现具有显著差异。例如,Xiuyan Liu等(2022)利用籼稻RIL群体,在高氮条件下定位了12个主效QTL,在低氮条件下定位了8个主效QTL,这些QTL分别与氮吸收效率(NuPe)、氮利用效率(NuTE)和单株干重等性状密切相关。多效性QTL的研究进一步揭示了QTL在多个性状中的重要作用。例如,Vishnukiran等定位到的qNUE-4不仅与氮素吸收效率相关,还同时调控产量性状(如有效穗数和千粒重)。此外,Wei等(2012)在低氮环境下利用RIL群体定位了多个与氮吸收效率和产量相关的特异性QTL,这些QTL表现出较强的环境适应性。Jewel等(2019)则通过SNP标记在RIL群体中定位了多个NUE相关QTL^[12]。

通过这些研究,RIL群体成为定位NUE相关QTL的重要工具,为水稻氮素利用效率的精准改良提供了可靠的分子基础。

2 基于QTL研究的氮素利用效率改良策略

2.1 利用QTL改良的分子育种。分子标记辅助选择(MAS)技术通过定位和筛选关键QTL,显著提升了NUE育种的效率。Zeng等(2023)利用分子标记在田间试验中鉴定了染色体8上的QTL区域,对籽粒产量和氮吸收效率的贡献率分别达20%和15%,显著提高了氮肥利用效率^[18]。

基因编辑技术为QTL功能基因的精准验证和实际应用提供了新路径。例如,Tantray等(2022)通过CRISPR-Cas9敲除OsNRT1.2基因,显著提升了水稻对氮素供应变化的响应能力,籽粒产量在低氮条件下提高25%^[19]。同样,S.Fiaz等(2021)通过编辑OsAMT1.3基因增强了氮素吸收效率,同时减少了高氮环境下的硝酸盐累积,从而提高了环境友好性^[20]。

2.2 QTL相关新品种的培育。以QTL研究为基础,研究者培育了多种高效氮利用水稻新品种。例如,Xinghai Yang等(2017)利用染色体片段代换系(CSSLs)构建了整合多个关键QTL的新品种,在低氮环境下的产量较对照提高15%-20%。Hou等(2021)通过整合多个NUE相关QTL,培育出在高氮和低氮环境下均表现优异的“多环境适应性”品种^[21],这些品种在广泛生态条件下表现出较高稳定性。

2.3 基于QTL的多组学研究。多组学技术结合QTL研究显著提升了水稻NUE改良的精准性。通过整合基因组、转录组和代谢组数据,研究者揭示了QTL区域内的关键基因及其调控网络。例如,Yang等(2022)利用多组学技术解析了OsNRT1.1B和OsGS1.2在QTL热点区域中的作用,为进一步功能验证提供了线索。此外,有研究者通过转录组研究揭示,染色体3上的一个稳定QTL区域与氮代谢关键基因的高表达显著相关,表明这些基因在不同环境条件下对NUE具有重要作用。

结合QTL的多组学研究还为基因-环境互作(G×E)研究提供了新方向。例如,通过多环境试验分析发现,染色体8上的qNUE-8在不同氮素条件下表现出显著的环境稳定性,为大面积推广提供了潜力^[2]。

分子育种技术、基于QTL的新品种开发以及多组学研究的结合为NUE改良提供了重要支撑。

3 水稻氮素利用效率(NUE)研究的挑战与未来发展方向

3.1 关键技术瓶颈。多效性QTL的研究表明,多效性QTL的复杂调控机制涉及多个基因间的互作和信号通路,其解析难度较高,且实际育种应用因其复杂性而受限,尤其是在田间多环境条件下的稳定性仍需进一步研究^[6]。

在多环境试验中发现,大多数与氮素利用相关的QTL表现出显著的环境依赖性,仅少数QTL在所有试验条件下表现稳定^[17]。环境效应显著限制了QTL的实际推广和应用价值。

精准表型数据的获取是QTL研究的基础。然而,大规模田间试验中表型数据的准确性和一致性仍然是限制因素。

3.2 未来研究与应用方向。未来的研究需要整合转录组、代谢组和表型组数据,此外,单细胞组学的发展为解析QTL相关基因在不同组织和发育阶段的动态表达模式提供了新工具^[22,24]。

智能化育种技术的快速发展为QTL的应用提供了新思路。Xu等(2017)开发的基于AI技术的氮肥管理系统表明,智能化技术能够显著提升氮肥利用效率,同时为精准育种提供实践支持,通过实际应用验证,推动研究成果向育种实践的高效转化^[25]。

区域适应性是NUE相关QTL实际应用的关键^[26,27]。未来需要进一步结合动态建模技术,预测不同环境因子对QTL效应的影响,

开发适应多种区域的高效氮利用品种。

[参考文献]

[1] Shi J.X., An G., Weber A.P.M., et al. Prospects for rice in 2050[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(4): 1037–1045.

[2] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 等. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(9): 1095–1103.

[3] Gruber N., Galloway J.N. An earth–system perspective of the global nitrogen cycle[J]. *Nature*, 2008, 451: 293–296.

[4] Schulte–Uebbing L.F., Beusen A.H.W., Bouwman A.F., et al. From planetary to regional boundaries for agricultural nitrogen pollution[J]. *Nature*, 2022, 610: 507–512.

[5] Hanh Nguyen, et al. QTL mapping for nitrogen use efficiency and related physiological and agronomical traits during the vegetative phase in rice under hydroponics[J]. *Euphytica*, 2016, 208(1): 211–223.

[6] Xinghai Yang, et al. QTL Mapping by Whole Genome Re–sequencing and Analysis of Candidate Genes for Nitrogen Use Efficiency in Rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1634.

[7] Mengmeng Hou, et al. Molecular Regulatory Networks for Improving Nitrogen Use Efficiency in Rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(10): 69040–69055.

[8] 罗志祥, 苏泽胜, 施伏芝, 等. 氮肥高效利用水稻育种的现状与展望[J]. *中国农学通报*, 2003, 19(1): 66–67, 116.

[9] Supratim Basu, et al. Advancement in Tracking Down Nitrogen Use Efficiency in Rice: Molecular Breeding and Genomics Insight[C]. Singapore: Springer, 2020: 299–312.

[10] Jiapeng Xing, et al. Mining genic resources regulating nitrogen–use efficiency based on integrative biological analyses and their breeding applications in maize and other crops[J]. *The Plant Journal*, 2023, 113(2): 395–408.

[11] Z. Jewel, et al. Identification of Quantitative Trait Loci Associated with Nutrient Use Efficiency Traits, Using SNP Markers in an Early Backcross Population of Rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(1): 409–419.

[12] Rahul Kumar, et al. Meta–QTLs linked to nitrogen use efficiency are randomly distributed in Indian rice germplasm[J]. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2022: 15–22.

[13] Sandhu N., et al. Meta–QTL Analysis in Rice and Cross–Genome Talk of the Genomic Regions Controlling Nitrogen Use Efficiency in Cereal Crops Revealing Phylogenetic Relationships[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 1–10.

[14] Sichul Lee, et al. Recent Advances on Nitrogen Use Efficiency in Rice[J]. *Agronomy*, 2021, 11(4): 753–764.

[15] Xiuyan Liu, et al. Comprehensive QTL analyses of nitrogen use efficiency in indica rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 992225.

[16] D. Wei, et al. Identification of quantitative trait loci for grain yield and its components in response to low nitrogen application in rice[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2012, 6(7): 986–994.

[17] T. Vishnukiran, et al. A major pleiotropic QTL identified for yield components and nitrogen content in rice (*Oryza sativa* L.) under differential nitrogen field conditions[J]. *PLOS ONE*, 2020, 15(3): 240–250.

[18] Zhaoyong Zeng, et al. QTL mapping of nitrogen use efficiency traits at the seedling and maturity stages under different nitrogen conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Plant Breeding*, 2023, 142(1): 395–406.

[19] A.Y. Tantray, et al. Physiological, Agronomical, and Proteomic Studies Reveal Crucial Players in Rice Nitrogen Use Efficiency under Low Nitrogen Supply[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(8): 26410–26425.

[20] S. Fiaz, et al. Novel plant breeding techniques to advance nitrogen use efficiency in rice: A review[J]. *GM Crops & Food*, 2021, 12(4): 192–204.

[21] Satyen Mondal, et al. Nitrogen Use Efficiency in Rice under Abiotic Stress: Plant Breeding Approach[C]. London: IntechOpen, 2020: 233–248.

[22] Ali J., et al. Molecular Genetics and Breeding for Nutrient Use Efficiency in Rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(2): 617–629.

[23] Mingxia Zhang, et al. QTL mapping for nitrogen use efficiency and agronomic traits at the seedling and maturity stages in wheat[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(7): 965–976.

[24] Phan N., et al. Identification of quantitative trait loci controlling nitrogen use efficiency–related traits in rice at the seedling stage under salt condition by genome–wide association study[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1197271.

[25] Xinpeng Xu, et al. Methodology of fertilizer recommendation based on yield response and agronomic efficiency for rice in China[J]. *Field Crops Research*, 2017, 100: 115–125.

[26] R. Baral, et al. Increasing nitrogen use efficiency in rice through fertilizer application method under rainfed drought conditions in Nepal[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2020, 115(2): 86–98.

[27] Kumari S., et al. Meta–Analysis of Yield–Related and N–Responsive Genes Reveals Chromosomal Hotspots, Key Processes and Candidate Genes for Nitrogen–Use Efficiency in Rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 627955.

作者简介:

朱雪彤(2001–), 女, 汉族, 甘肃省平凉市华亭市人, 硕士研究生在读, 作物学。