

研究报告

Research Article

水稻磷高效基因的初步定位

易俊良^{1,2*}, 周德贵^{2*}, 卢德城², 吴耀荣³, 李宏², 黄道强², 赖穗春², 王重荣², 王志东², 陈立云¹, 谢旗³, 周少川^{1,2}

1. 湖南农业大学水稻科学研究所, 长沙, 410128
2. 广东省农业科学院水稻科学研究所, 广州, 510640
3. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京, 100101

* 同等贡献作者

✉ 通讯作者: qxie@genetics.ac.cn; xxs123@163.com ✉ 作者

分子植物育种, 2012年, 第10卷, 第59篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0059

收稿日期: 2012年07月11日

接受日期: 2012年08月15日

发表日期: 2012年12月15日

本文首次发表在《分子植物育种》(2012年第10卷第6期628-634页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

易俊良等, 2012, 水稻磷高效基因的初步定位, 分子植物育种(online) Vol.10 No.59 pp.1431-1437 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0059)

引用格式(英文):

Yi et al., 2012, Molecular Mapping of Phosphorus-Efficient Gene in Rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.59 pp.1431-1437 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0059)

摘要 磷是植物生长发育所必需的大量营养元素。植物磷营养高效利用通常与根的形态、根分泌物、膜与体内磷转运以及菌根等因素有关, 表现为受多基因控制。本文通过前期筛选工作, 获得1份耐低磷株系。利用230对SSR和InDel引物, 对低磷材料所在的回交导入系群体进行了初步定位, 定位结果显示, 与磷利用效率相关的基因座位有两个 *OsPe5* 和 *OsPe7*, 分别位于第5染色体的InDel520与InDel529标记之间, 与InDel525标记共分离, 物理距离约为900 kb, 和第7染色体InDel703与InDel717标记之间, 与InDel713标记共分离, 物理距离约为1400 kb。

关键词 水稻; 磷高效利用; 近等基因导入系; 基因定位

Molecular Mapping of Phosphorus-Efficient Gene in Rice

Yi Junliang^{1,2*}, Liu Yang^{2*}, Lu Decheng², Wu Yaorong³, Li Hong², Huang Daoqiang², Lai Suichun², Wang Chongrong², Wang Zhidong², Chen Liyun¹, Xie Qi³, Zhou Shaochuan^{1,2}

1. Rice Research Institute, Hunan Agricultural University, Changsha, 410128
2. Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou, 510640
3. Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100101, P.R., China

* These authors contributed equally

✉ Corresponding author, qxie@genetics.ac.cn; xxs123@163.com; ✉ Authors

Abstract Phosphorus (P) was an essential macronutrient for plant growth and development. High-efficient utilization of P-nutrition in plant was closely related to many factors, such as root morphology, root exudates, P-transporters across plasmalemma, P-translocation and symbiosis with microorganisms and so on. These nutritional properties were genetically controlled by multi-genes and characterized by quantitative trait loci (QTLs). In this study, a line with tolerance to low P was selected based on the identification of previous work. Backcross introgression lines (BIL) population with low-phosphorus materials were used for preliminary mapping by using 230 pairs of SSR and InDel primers. The results showed that two loci were associated with P utilization efficiency and mapped between the markers of InDel520 and InDel529 on the chromosome 5 and InDel703 and InDel717 on the chromosome 7, respectively. The locus on the chromosome 5 was co-segregated with the InDel525, about 900 kb physical distance, whereas the locus on the chromosome 7 was co-segregated with the InDel713, approximately 1400 kb physical distance.

Keywords Rice; High-efficient phosphorus utilization; Near-isogene introgression lines; Gene mapping

磷高效利用性状是绿色超级稻(Green super rice)的重要技术指标(张启发, 2005; Zhang, 2007)。绿色超级稻的基本技术路线是通过转基因技术及分子标记辅助选择技术与常规育种技术相结合, 培育营养高效、抗病虫害、抗逆性强的水稻超级稻新

品种, 实现少施肥、少打药或基本不打药、节水抗旱、优质高产的综合目标。水稻磷利用的田间筛选指标一般采用生物产量、经济产量、根干重、根冠比、分蘖数、有效穗、磷吸收效率、磷运输效率、磷利用效率等评价指标(明凤等, 1999; 汤翠凤等,

2005; 申时全等, 2005; 郭再华等, 2006a; 刘亨官等, 1987, 福建农业科技, (6): 9-11)。郭再华等(2005)用 3 份耐低磷水稻材料 99011、508 和 99112 及 1 份低磷敏感材料 99056, 采用土培试验, 对水稻耐低磷种质资源的筛选、鉴定指标进行了研究。结果表明, 苗期筛选指标主要为相对分蘖率, 参考指标为相对干重, 对于全生育期鉴定, 则是以经济产量及其构成因素为理想评估指标。Fageria 等(1988)对 20 种陆稻的研究表明, 植株干物重及含磷量除受环境因子影响外, 还与植株基因型的差异有关。目前, 关于作物耐低磷的 QTL 定位已有较多研究报道(Hirel et al., 2001; Loudet et al., 2003; Shimizu et al., 2004; Zhu et al., 2005; Su et al., 2006; Wissuwa and Ae, 2001), 但是在水稻方面的报导则相对较少, 并且研究所使用的材料大多为重组自交系群体, 这样对 QTL 效应的检测比较容易受遗传背景的干扰(Loudet et al., 2003; Lian et al., 2005; 杜娟等, 2008)。利用回交导入系和染色体片段替换系做定位材料, 由

于群体的遗传背景相似, 定位个体仅有单个或几个导入染色体片段的差异, 可以大大降低或消除遗传背景不同所造成的影响(Ashikari and Matsuoka., 2006; Zamir, 2001)。

本研究通过前期的筛选工作, 已经获得了一份耐低磷株系(周德贵等, 2010)。利用 230 对 SSR 和 InDel 引物, 对低磷材料所在的回交导入系群体进行了初步定位。据此, 对该份株系的耐低磷相关遗传基础进行研究, 有助于进一步认识水稻材料对低磷胁迫的抗耐性本质, 为基因的图位克隆和功能分析提供数据支持, 为水稻耐低磷机理的研究提供理想材料。

1 结果与分析

1.1 亲本多态标记的筛选

利用已经合成的 230 对 InDel 及 SSR 引物, 对两个亲本进行了多态标记的筛选, 共获得 61 个多态标记(图 1)。

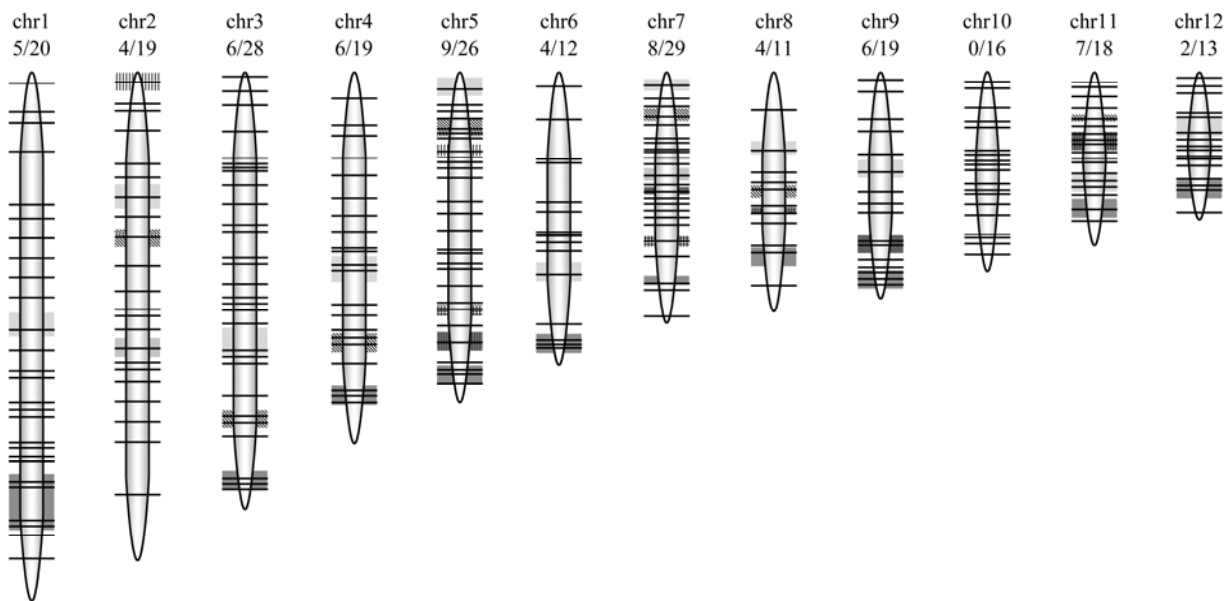


图 1 亲本多态标记的筛选
Figure 1 Selection of polymorphic markers in parents

1.2 *OsPe5* 和 *OsPe7* 的初步定位

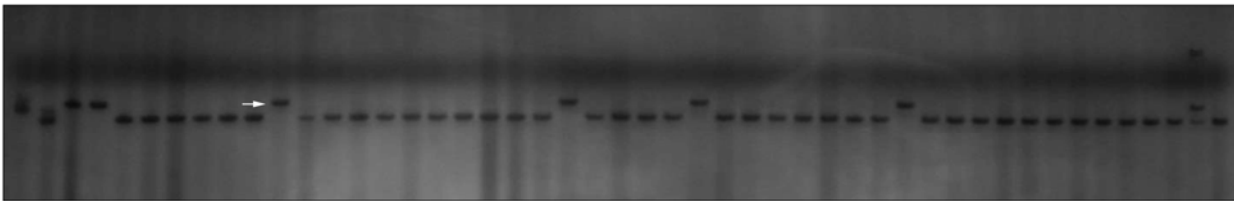
利用在亲本中筛选出的 61 对多态引物在 48 个回交导入系(BC₃F₁₄)定位群体内进行基因定位, 发现耐低磷材料分别在第 5 和第 7 染色体表现出特异性条带(图 2), 基于群体数量的限制, 初步将耐低磷基因定位于第 5 染色体 InDel520 与 InDel529 标记之间, 与 InDel525 标记共分离, 物理距离约为 900 kb, 和第 7 染色体 InDel703 与 InDel717 标记之间, 与

InDel713 标记共分离, 物理距离约为 1 400 kb (图 3; 图 4; 图 5)。

2 讨论

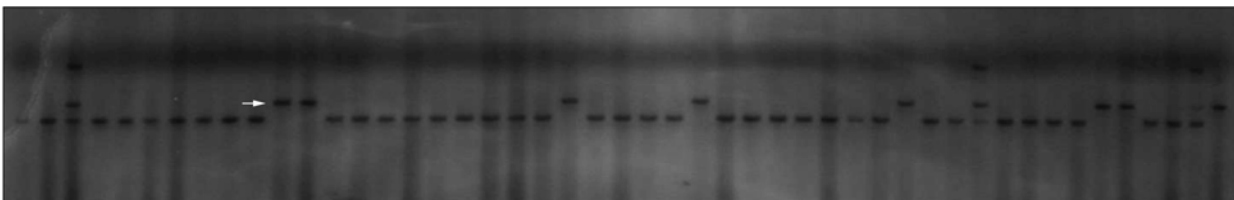
在低磷胁迫压力下, 不同基因型水稻在不同生长发育阶段存在明显差异, 磷水平的吸收能力, 也影响着其它营养元素的吸收(吴照辉等, 2008; 郭再华等, 2006b)。目前, 关于水稻材料中已对苗期根长、

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48



InDel520

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48



InDel529

图 2 *OsPe5* 和 *OsPe7* 的初步定位电泳图

Figure 2 Electrophoresis of primary mapping for *OsPe5* and *OsPe7*

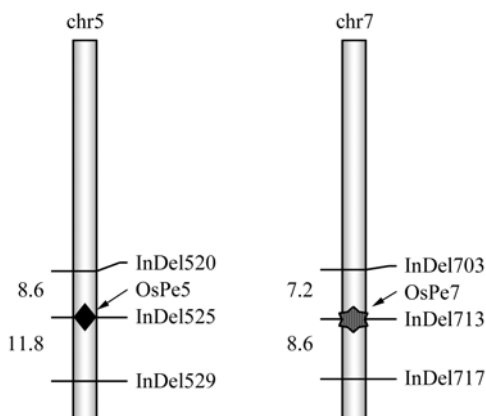


图 3 *OsPe5* 和 *OsPe7* 的连锁图谱

Figure 3 The linkage map of *OsPe5* and *OsPe7*

有效分蘖、结实率和产量等与耐磷相关性状进行了 QTL 分析(Ni et al., 1998; Wissuwa et al., 2002; Tong et al., 2006; 穆平等, 2008), 并发现许多 QTL 与磷代谢运转相关的基因处于相同的染色体位置。穆平等(2008)以耐低磷早稻 IRAT109 和磷敏感水稻越富杂交的 116 个株系的 DH 群体为材料, 对低磷胁迫下水稻产量性状变化进行了 QTL 定位分析。结果表明, 第 3、6 和 7 号染色体上存在的 QTL 数目最多, 并成簇分布, 12 个 QTL 对表型变异的贡献率大于 10%, 该高贡献率 QTL 及成簇分布 QTL 可作为水稻耐低磷产量性状分子育种的重要候选区域。王雨等(2009)利用 9311 (籼稻)与日本晴(粳稻)杂交后代衍生的遗传景为 9311 的染色体片段代换系对大

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进行 QTL 定位分析。研究结果表明, 在不同肥力处理水平下的单株有效穗 QTL 多分布于第 4、7 和 11 号染色体上; 单株产量 QTL 则分布于第 1、2、3、4、7、9、10 和 12 号染色体上。本研究通过对 2 650 份近等基因导入系进行田间筛选, 并获得一份耐低磷株系。挑选与该株系同一个供体亲本的回交导入系 48 份(BC₃F₁₄)进行基因的初步定位, 初步将耐低磷基因定位于第 5 染色体(*OsPe5*)和第 7 染色体(*OsPe7*)上, 其中位于第 7 染色体上的 QTL 位点具有一定的位置同一性(穆平等, 2008; 王雨等, 2009)。明凤等(1999)分别以籼稻窄叶青 8 号和粳稻京系 17 为杂交亲本, 构建了 127 个单加倍体 (DH)群体, 对水稻干物重、相对磷吸收量及相对磷利用效率有关指标进行定位。结果表明, 与耐低磷胁迫相关的该类性状 QTLs 均位于第 6 和第 10 染色体上。这主要与供试材料的特异性及耐低磷胁迫的评定指标有关。孙佃臣等(2011)对拟南芥中 miR399 家族在耐低磷胁迫中的作用进行了系统总结, 证实该类基因家族主要存在于植物(水稻, 高粱和杨树等)第 1、2 和 5 号染色体上。路群等(2005)以水稻(粳稻)为研究材料, 分离出高亲和力磷酸盐转运蛋白编码基因 *OrLPT1* 的全序列, 该基因 ORF 区编码含 535 个氨基酸的蛋白, 具有磷酸盐转运蛋白保守的蛋白激酶 C 作用位点、N 端糖基化位点与酪蛋白激酶 II 作用位点。

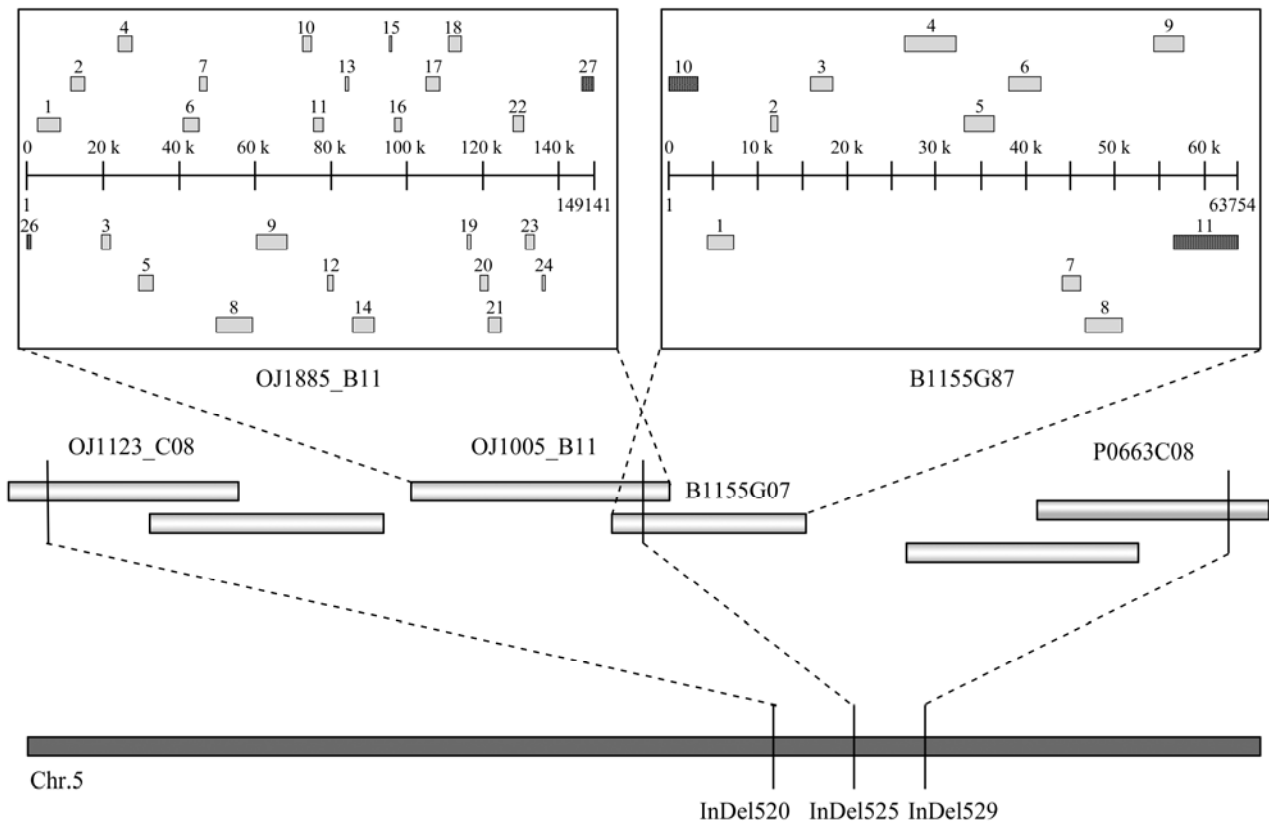


图 4 *OsPe5* 的物理图谱

Figure 4 Physical mapping for *OsPe5*

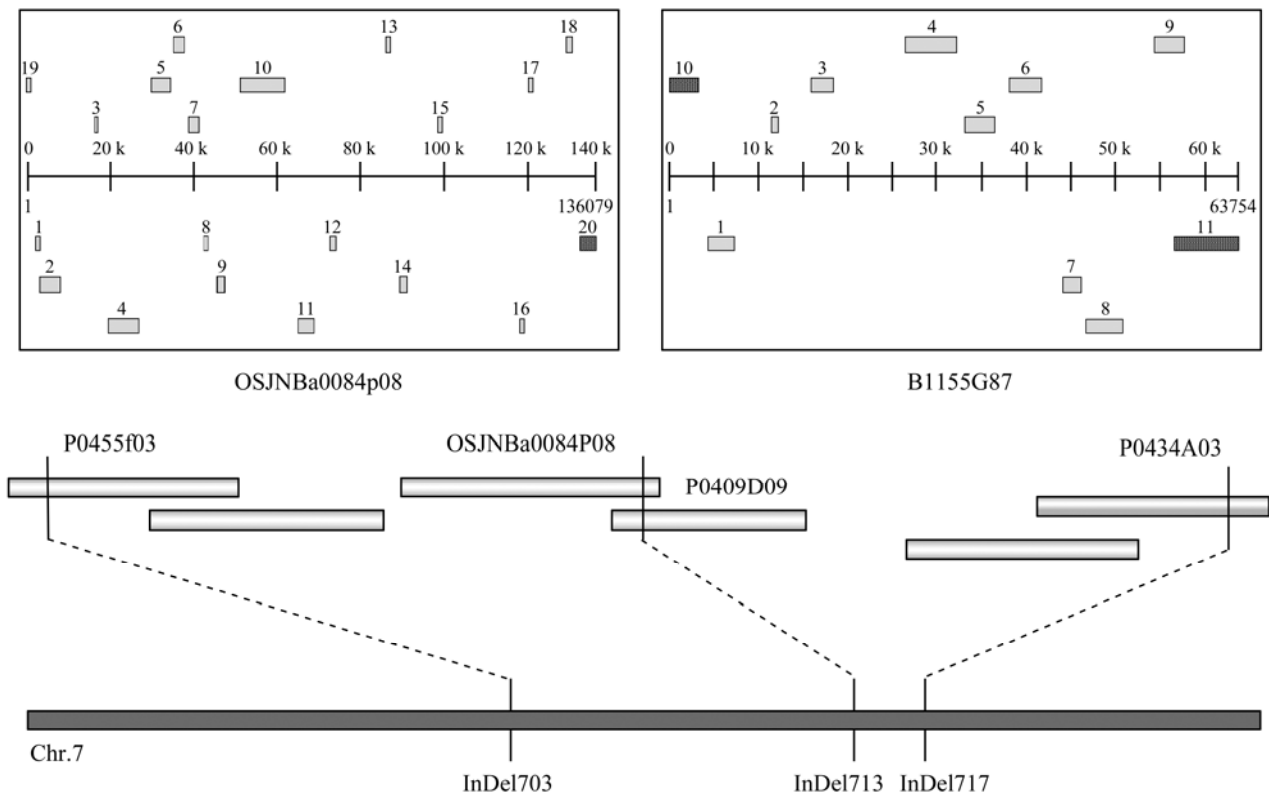


图 5 *OsPe7* 的物理图谱

Figure 5 Physical mapping for *OsPe7*

本实验使用的材料是利用优良亲本丰矮占 1 号做为轮回亲本, 选取 50 个外源亲本为供体, 经过回交 3 次自交 5 次以上获得的近等基因系库。筛选的标准是按前人常用的方法, 即以经济产量做为评判标准, 根系方面的生理特性为参考依据(郭再华等, 2006b; 李德华等, 2006; 杨辉霞等, 2007; 明凤等, 2000; 赵华等, 2006)。然而进一步精细定位的材料, 则需要进行再次回交, 扩大群体, 考察更为精细的表型指标。大田筛选的优点在于可大量筛选育种材料, 一般认为相对有效穗数、相对分蘖率、相对生物量是与磷利用效率正相关, 相对经济产量跟磷效率利用关系较弱(汤翠凤等, 2005; 郭再华等, 2006b)。不过, 从生产应用角度来说, 筛选磷高效材料的最终目的就是用于育成磷高效利用的新品种, 因此作为育种候选材料的选取应该选择低磷条件下经济产量高的材料。

3 材料与方法

3.1 供试材料

初筛材料以丰矮占 1 号为轮回亲本, 50 份分别来自于绿色超级稻计划的全球核心亲本为供体, 回交导入的近等基因导入系有 2 650 份。经过田间筛选后, 获得一份耐低磷株系(图 6)。挑选与该株系同一个供体亲本的回交导入系 48 份(BC₃F₁₄)进行基因的初步定位。



图 6 耐低磷材料的田间表型
Figure 6 Field phenotype of material tolerance to low-P

3.2 InDel 及 SSR 标记设计

本研究所用的 InDel 标记为籼稻参考序列 9311 (<http://rice.genomics.org.cn/rice/index2.jsp>)和粳稻参考序列日本晴(<http://rgp.dna.affrc.go.jp/IRGSP/index.html>)利用 Blast 2 软件(<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)进行比对分析后发现的, 并根据染色体平均分布的原则挑选出来的, InDel 标记未覆盖到的染色体区域, 我们从 Gramene 网站([\[ne.org/\]\(http://www.grame-ne.org/\)\)上下载了 SSR 标记进行补充, 保证标记能覆盖到每条染色体并均匀分布, 总共挑选了 230 对定位引物, 由北京奥科公司合成。](http://www.grame-</p>
</div>
<div data-bbox=)

3.3 亲本及群体的标记扩增

亲本及群体的基因组 DNA 均按照 CTAB 方法提取。扩增体系为 10 μ L, PCR 扩增程序为: 94 $^{\circ}$ C 3 min, 94 $^{\circ}$ C 30 s, 58 $^{\circ}$ C 30 s, 72 $^{\circ}$ C 30 s, (35 cycles) 72 $^{\circ}$ C 10 min。PCR 反应在 BioRad C1000 上进行。扩增产物经非变性 PAGE 凝胶电泳, 凝胶浓度为 6%, 利用 1% AgNO₃ 进行银染。

3.4 遗传图谱及物理图谱的构建

与轮回亲本丰矮占 1 号带型相同的个体基因型记为“a”, 与供体亲本 OM1706 带型相同标记为“b”, 缺失标记记为“-”。利用 χ^2 检测标记的分离比符合 15:1。利用 MapMaker/Exp3.0 (Lander et al., 1987)构建连锁群, LOD 值设为 3, 利用 Kosambi 函数将交换值转化为图谱距离(cM)。台

作者贡献

易俊良、周德贵、卢德城、吴耀荣、李宏、黄道强、赖穗春、王重荣、王志东、陈立云、谢旗、周少川是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 易俊良、周德贵完成实验、数据分析以及论文初稿的写作; 陈立云、谢旗、周少川参与实验设计, 试验结果分析; 陈立云、谢旗、周少川是项目的构思者及负责人, 陈立云、谢旗、周少川指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由比尔和梅琳达·盖茨基金会项目(5158713)和农业部948项目(2006-G1)共同资助。作者感谢中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗博士和吴耀荣博士在本实验过程中的技术支持和有益的建议。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。本文中提到了我们实验中涉及的有关试剂供应商和测序服务商, 这并非我们为这些试剂供应商和测序服务商的产品和服务提供推荐或背书。

参考文献

- Ashikari M., and Matsuoka M., 2006, Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding, Trends Plant Sci., 11(7): 344-350
- Du J., Zeng Y.W., Yang S.M., Pu X.Y., Yang T., Du W., Wang Y.C., and Zhao D.W., 2008, Screening and identification of high-phosphorus efficiency RILs of Yunnan rice, Shengtai Huanjing (Ecology and Environment), 17(3): 1151-

- 1156 (杜娟, 曾亚文, 杨树明, 普晓英, 杨涛, 杜威, 王雨辰, 赵大伟, 2008, 水稻磷高效重组自交系群体的筛选鉴定, 生态环境, 17(3): 1151-1156)
- Fageria N.K., Wright R.J., and Baligar V.C., 1988, Rice cultivar evaluation for phosphorus use efficiency, *Plant Soil.*, 111: 105-109
- Guo Z.H., Ding P., He L.Y., and Xu C.G., 2006a, Genetic analysis of agricultural traits in rice related to phosphorus efficiency, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 33(7): 634-641 (郭再华, 丁平, 贺立源, 徐才国, 2006a, 水稻磷效率相关性状的遗传特性, 遗传学报, 33(7): 634-641)
- Guo Z.H., He L.Y., and Xu C.G., 2006b, Effect of phosphorus level on root growth and N, P & K uptake of rice with different P efficiencies at seedling stage, *Yingyong Yu Huanjing Shengwu Xuebao (Chinese Journal of Applied and Environmental Biology)*, 12(4): 449-452 (郭再华, 贺立源, 徐才国, 2006b, 磷水平对不同耐低磷水稻苗根系生长及氮、磷、钾吸收的影响, 应用与环境生物学报, 12(4): 449-452)
- Guo Z.H., He L.Y., Xu C.G., and Zhang Q.F., 2005, Indexes for screening and identify of rice tolerance to low P stress, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 31(1): 65-69 (郭再华, 贺立源, 徐才国, 张启发, 2005, 水稻耐低磷种质资源的筛选, 鉴定指标, 作物学报, 31(1): 65-69)
- Hirel B., Bertin P., Quilleré I., Bourdoncle W., Atagnant G., Dellay C., Gouy A., Cadiou S., Retailiau C., Falque M., and Gallais A., 2001, Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize, *Plant Physiol.*, 125(3): 1258-1270
- Lander E.S., Green P., Abrahamson J., Barlow A., Daly M.J., Lincoln S.E., and Newburg L., 1987, MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations, *Genomics*, 1(2): 174-181
- Li D.H., Xiang C.L., Jiang Y.Q., Guo Z.H., and He L.Y., 2006, Physiological characteristic of roots of different rice variety under the stress of low phosphorus, *Huazhong Nongye Daxue Xuebao (Journal of Huazhong Agricultural University)*, 25(6): 626-629 (李德华, 向春雷, 姜益泉, 郭再华, 贺立源, 2006, 低磷胁迫下不同水稻品种根系生理特性的研究, 华中农业大学学报, 25(6): 626-629)
- Lian X., Xing Y., Yan H., Xu C., and Zhang Q., 2005, QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid, *Theor. Appl. Genet.*, 112(1): 85-96
- Loudet O., Chaillou S., Merigout P., Talbotec J., and Daniel-Vedele F., 2003, Quantitative trait loci analysis of nitrogen use efficiency in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 131(1): 345-358
- Lu Q., Ming F., Lou Y.X., Zhang S.S., Zhou G.Y., and Shen D.L., 2005, OrL PT1, a possible gene encoding high affinity phosphate transporter in rice (*Oryza sativa* L.), *Fudan Xuebao (Journal of Fudan University (Natural Science))*, 44(4): 528-533 (路群, 明凤, 娄玉霞, 张珊珊, 周根余, 沈大棱, 2005, 水稻高亲和力磷酸盐转运蛋白基因的克隆、表达及检测, 复旦学报(自然科学版), 44(4): 528-533)
- Ming F., Mi G.H., Zhang F.S., Zheng X.W., and Zhu L.H., 1999, Progress on molecular marker for plant uptake and utilization gene under nutrient stress, *Shengwu Gongcheng Jinzhan (Progress in Biotechnology)*, 19(6): 16-21 (明凤, 米国华, 张福锁, 郑先武, 朱立煌, 1999, 植物营养性状有关基因的分子标记及定位, 生物工程进展, 19(6): 16-21)
- Ming F., Mi G.H., Zhang F.S., Zheng X.W., and Zhu L.H., 2000, Studies on varietal difference of rice in response to low P stress and its physiological adaptive mechanism, *Yingyong Yu Huanjing Shengwu Xuebao (Chinese Journal of Applied and Environmental Biology)*, 6(2): 138-141 (明凤, 米国华, 张福锁, 郑先武, 朱立煌, 2000, 水稻对低磷反应的基因型差异及其生理适应机制的初步研究, 应用与环境生物学报, 6(2): 138-141)
- Mu P., Huang C., Li J.X., Liu L.F., and Li Z.C., 2008, Yield trait variation and QTL mapping in a DH population of rice under phosphorus deficiency, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 34(7): 1137-1142 (穆平, 黄超, 李君霞, 刘立峰, 李自超, 2008, 低磷胁迫下水稻产量性状变化及其QTL定位, 作物学报, 34(7): 1137-1142)
- Ni J., Wu P., Senadhira D., and Huang N., 1998, Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 97(8): 1361-1369
- Shen S.Q., Zeng Y.W., Pu X.Y., Du J., and Li S.C., 2005, Characteristics of Yunnan province rice landrace core collections under phosphorus deficiency, *Yingyong Shengtai Xuebao (Chinese Journal of Applied Ecology)*, 16(8): 1569-1572 (申时全, 曾亚文, 普晓英, 杜娟, 李绅崇, 2005, 云南地方稻核心种质耐低磷特性研究, 应用生态学报, 16(8): 1569-1572)
- Shimizu A., Yanagihara S., Kawasaki S., and Ikehashi H., 2004, Phosphorus deficiency-induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 109(7): 1361-1368
- Su J.Y., Xiao Y.M., Li M., Liu Q.Y., Li B., Tong Y.P., Jia J.Z., and Li Z.S., 2006, Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance at wheat seedling stage, *Plant Soil.*, 281(1): 25-36
- Sun D.C., Sha A.H., Dan Z.H., Zhou R., and Zhou X.A., 2011, Advances of miRNA399 in resistance of low-phosphate

- stress in *Arabidopsis thaliana*, *Zhongguo Shengwu Gongcheng Zazhi* (China Biotechnology), 31(11): 102-106 (孙佃臣, 沙爱华, 单志慧, 周蓉, 周新安, 2011, 拟南芥 miR399耐低磷胁迫研究进展, *中国生物工程杂志*, 31(11): 102-106)
- Tang C.F., Xu F.R., Yu T.Q., Ye C.R., Li G.Y., Zhou H., Li J., and Dai L.Y., 2005, Preliminary screening of rice germplasm for tolerance to low-phosphorous, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 3(5): 711-715 (汤翠凤, 徐福荣, 余腾琼, 叶昌荣, 李贵勇, 周海, 李俊, 戴陆园, 2005, 水稻耐低磷种质的初步筛选, *分子植物育种*, 3(5): 711-715)
- Tong H.H., Mei H.W., Yu X.Q., Xu X.Y., Li M.S., Zhang S.Q., and Luo L.J., 2006, Identification of related QTL at late developmental stage in rice (*Oryza sativa* L.) under two nitrogen levels, *Acta Genet Sina*, 33(5): 458-467
- Wang Y., Sun Y.J., Chen D.Y., and Yu S.B., 2009, Quantitative trait loci analysis of responses to nitrogen and phosphorus deficiency in rice chromosomal segment substitution lines, *Zuowu Xuebao* (Acta Agronomica Sinica), 35(4): 580-587 (王雨, 孙永建, 陈灯银, 余四斌, 2009, 水稻染色体片段代换系对氮, 磷胁迫反应差异及其QTL分析, *作物学报*, 35(4): 580-587)
- Wissuwa M., and Ae N., 2001, Further characterization of two QTLs that increase phosphorus uptake of rice (*Oryza sativa* L.) under phosphorus deficiency, *Plant Soil*, 237(2): 275-286
- Wissuwa M., Wegner J., Ae N., and Yano M., 2002, Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil, *Theor. Appl. Genet.*, 105(6-7): 890-897
- Wu Z.H., He L.Y., Zuo X.D., Yang J.F., and Men Y.Y., 2008, Influence of low-P stress on the biological characteristics of different rice genotypes at different stages, *Zhiwu Yingyang Yu Feiliao Xuebao* (Plant Nutrition and Fertilizer Science), 14(2): 227-234 (吴照辉, 贺立源, 左雪冬, 杨建峰, 门玉英, 2008, 低磷胁迫对不同基因型水稻阶段生物学特征的影响, *植物营养与肥料学报*, 14(2): 227-234)
- Yang H.X., Tong Y.P., and Wang D.W., 2007, Latest advances in understanding the molecular genetic mechanism of low phosphate responses in *Arabidopsis thaliana*, *Zhiwuxue Tongbao* (Chinese Bulletin of Botany), 24(6): 726-734 (杨辉霞, 童依平, 王道文, 2007, 拟南芥低磷胁迫反应分子机理研究的最新进展, *植物学通报*, 24(6): 726-734)
- Zamir D., 2001, Improving plant breeding with exotic genetic libraries, *Nat. Rev. Genet.*, 2(12): 983-989
- Zhang Q.F., 2005, Strategies for developing green super rice, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 3(5): 601-602 (张启发, 2005, 绿色超级稻培育的设想, *分子植物育种*, 3(5): 601-602)
- Zhang Q.F., 2007, Strategies for developing green super rice, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 104(42): 16402-16409
- Zhao H., Xu F.S., Shi L., and Wang Y.H., 2006, Advances in plant root morphology adaptability to phosphorus deficiency stress, *Zhiwuxue Tongbao* (Chinese Bulletin of Botany), 23(4): 409-417 (赵华, 徐芳森, 石磊, 王运华, 2006, 植物根系形态对低磷胁迫应答的研究进展, *植物学通报*, 23(4): 409-417)
- Zhou D.G., Li H., Lu D.C., Huang D.Q., Lai S.C., Wang Z.D., and Zhou S.C., 2010, The exploration and establishment of rice breeding materials of high phosphorus using efficiency and nitrogen using efficiency, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 8(6): 1196-1201 (周德贵, 李宏, 卢德城, 黄道强, 赖穗春, 王志东, 周少川, 2010, 水稻氮磷高效利用育种材料的发掘研究, *分子植物育种*, 8(6): 1196-1201)
- Zhu J.M., Kaeppeler S.M., and Lynch J.P., 2005, Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency, *Plant Soil*, 270: 299-310