

曾 威,白建江,张才辉,等. 水稻氮素利用效率相关性状的动态 QTL 分析[J]. 江苏农业科学,2016,44(4):110-114.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.04.028

# 水稻氮素利用效率相关性状的动态 QTL 分析

曾 威<sup>1</sup>,白建江<sup>2</sup>,张才辉<sup>3</sup>,杨瑞芳<sup>2</sup>,方 军<sup>2</sup>,朴钟泽<sup>2</sup>,石英尧<sup>1</sup>

(1. 安徽农业大学,安徽合肥 230036; 2. 上海市农业科学院作物育种栽培研究所,上海 201403;  
3. 上海市松江区新浜镇农业服务中心,上海 201605)

**摘要:**为探讨水稻不同生育时期氮素利用效率的变化动态及遗传机制,以籼稻品种 Dasanbye、粳稻品种 TR22183 及其杂交衍生的 166 个重组自交系 (RILs) 群体为材料,对控制水稻氮素利用效率主要性状基因位点 (QTL) 变化动态进行分析。结果表明,在水稻 4 个生育时期检测到 10 个非条件 QTL 和 6 个条件 QTL,分布在除第 1、4、5、6、9 号染色体以外的 7 条染色体上,但没有 1 个性状能在分析的 4 个时期都被检测到;氮素吸收总量在最高分蘖期检测到 2 个非条件 QTL,联合变异解释率为 15.61%;氮素含量分别在抽穗后 15 d 和成熟期检测到 2 个非条件 QTLs,变异解释率分别为 10.50%、7.93%;干物质产量只在抽穗后 15 d 检测到 1 个非条件 QTL,变异解释率为 6.58%;氮素干物质生理利用效率分别在抽穗后 15 d 和成熟期检测到 5 个非条件 QTLs,联合变异解释率分别为 26.87%、14.73%;控制最高分蘖期至抽穗期后 15 d 氮素吸收总量的条件 QTL 有 1 个;控制抽穗期后 25 d 至成熟期氮素含量的条件 QTL 有 1 个,氮素吸收总量的条件 QTLs 有 2 个,氮素干物质生理利用效率的条件 QTLs 有 2 个。

**关键词:**水稻;氮素利用效率;数量性状基因位点;动态分析

**中图分类号:** S511.03;Q75 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)04-0110-05

水稻 (*Oryza sativa*) 自古以来就是人类重要的粮食作物之一。目前世界上半以上人口以稻米为主要食物和能量来源。在整个水稻生长发育进程中,氮素是影响水稻形态建成及产量形成的最重要因子之一<sup>[1]</sup>。因而,氮肥的科学施用是水稻高产稳产的重要保证。在过去半个世纪里,大量施用氮肥已使水稻达到了较高产量潜力,而过量的氮肥投入不仅引

起了水稻氮素利用率下降,还产生了环境污染、水稻品质下降、生产成本增加等一系列不利于农业可持续发展的负面问题<sup>[2-4]</sup>。据报道,目前我国水稻田的氮肥利用率只有 30% 左右,未被利用的氮肥通过淋溶、挥发、冲洗等以  $\text{NH}_3$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{N}_2\text{O}$  等形式排入环境而损失,并且污染地下水、土壤、河流、大气,进而影响人体健康<sup>[5-6]</sup>。因此,如何提高氮素利用效率,并减少氮肥对环境的污染是当前农业领域所面临的重要课题之一。

水稻氮素利用是一个庞大、极为复杂的生物学过程<sup>[7]</sup>,涉及到许多代谢过程,受到众多基因控制,是数量性状基因座 (quantitative trait locus, QTL) 研究的对象。QTL 分析技术的快速发展,为了解这些复杂数量性状的遗传机理提供了有力手段。近年来,关于氮素利用效率的研究很多,认为水稻等多种农作物不同基因型之间氮素的利用效率存在显著差异,

收稿日期:2015-04-07

基金项目:国家“863”计划(编号:2012AA101103-02);上海市基础研究重点项目(编号:13JC1408600);韩国转基因作物研究项目(编号:PJ0080912012)。

作者简介:曾 威(1989—),男,安徽亳州人,硕士研究生,研究方向为作物遗传育种。

通信作者:石英尧,男,副教授,硕士生导师,研究方向为作物遗传育种。E-mail:shiyy123@163.com。

[21] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45 (4): 637-640.

[22] Herrick J. Effects of  $\text{CO}_2$  enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem [J]. *Tree Physiology*, 1999, 19 (12): 779-786.

[23] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报,2005,21(8): 76-79.

[24] 钱莲文,张新时,杨智杰,等. 几种光合作用光响应典型模型比较研究[J]. 武汉植物学研究,2009,27(2): 197-203.

[25] 张文忠,韩亚东,杜宏绢,等. 水稻开花期冠层温度与土壤水分及产量结构的关系[J]. 中国水稻科学,2007,21(1): 99-102.

[26] Yin X Y, Kropff M J. The effect of temperature on leaf appearance in

rice [J]. *Annals of Botany*, 1996, 77 (3): 215-221.

[27] 闰 川,丁艳锋,王强盛,等. 水稻体温与气温的关系[J]. 生态学报,2008,28(4): 1573-1578.

[28] 何 洁,刘鸿先,王以柔,等. 低温对水稻剑叶光合作用的影响[J]. 植物学报,1987,29(6): 620-628.

[29] Kishitani S, Tsunoda S. Effect of low and high temperature pretreatment on leaf photosynthesis and transpiration in cultivars of *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 1974, 8: 161-167.

[30] 邓化冰,王天顺,肖应辉,等. 低温对开花期水稻颖花保护酶活性和过氧化物积累的影响[J]. 华北农学报,2010,25(增刊1): 62-67.

[31] 朱 珊,熊宏亮,黄仁良,等. 低温胁迫对水稻生理指标的影响[J]. 江西农业学报,2013,25(7): 10-12,16.

[32] 董文军. 昼夜不同增温对粳稻产量和品质的影响研究[D]. 南京:南京农业大学,2011: 20-27.

QTL定位结果大多是基于发育最终时期表型数据的传统QTL分析方法,关于水稻氮素利用效率的动态发育遗传机制的研究报道较少<sup>[8-12]</sup>。

水稻氮素生理利用效率是指将植株从衰老营养体转运氮到产量部分的效率<sup>[13]</sup>。对于氮素生理利用效率问题,长期以来受到许多研究者关注。国际水稻研究所和韩国等非常重视有关氮高效水稻品种的育种方法与遗传及生理生化研究,试图从现有水稻资源中,筛选出低氮条件下依然保持稳产、高产的氮高效、耐低氮水稻种质,并通过育种手段来培育氮素利用效率较高的环保型耐低氮水稻新品种。本研究以水稻整个发育时期不同阶段的干物质产量、氮素吸收总量、氮素含量、氮素干物质生理利用率为氮素利用效率主要性状,利用水稻氮素吸收利用率高(谷物生理氮素利用率为57%)且耐低氮的品种Dasanbye与水稻氮素吸收利用率低(谷物生理氮素利用率为45%)的品种TR22183杂交并通过快速加代,构建了稳定的F<sub>2</sub>代RIL群体166个系统,作为水稻氮素利用效率相关性状基因定位分析的基础材料,在水稻全生育期不同阶段对水稻氮素利用效率相关性状进行动态QTL分析,旨在为选育氮高效水稻新品种提供遗传基础信息。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

选用氮素利用效率高的韩国籼稻品种多产稻Dasanbye和氮素利用效率低的粳稻品种TR22183为杂交亲本,杂交后代通过单粒传9代衍生构建粳/籼交重组自交系群体(RILs)。该群体由166个株系组成,遗传稳定。2009年5月21日将重组自交系群体和亲本播种于上海市庄行试验站试验基地内,6月18日移栽。行株距为30 cm × 13.3 cm,1行1小区,每行50株,2次重复,随机区组排列。施肥量为600 kg/hm<sup>2</sup>(N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=20:10:10),其中磷肥、钾肥全部用作基肥;40%的氮肥用作基肥,30%的氮肥用作分蘖肥,30%的氮肥用作穗肥。田间管理方式遵循一般大田常规栽培方法。

### 1.2 性状考察及氮素测定

在水稻抽穗期分别挂牌标记同日抽穗并生长量一致的代表性植株。分别于最高分蘖期,抽穗后15、25 d和成熟期取样,每小区取2株。将田间取样的植株清洗干净、切除根部后,分离稻草和穗部,于105~110℃烘箱中杀青30 min后在75℃烘至恒质量后称质量,得到不同部位器官干质量。经粉碎机磨碎,利用半微量凯氏定氮法测定全氮含量。

依据Moll等的方法<sup>[14]</sup>,以植株的干物质产量、氮素吸收总量、氮素含量、氮素干物质生理利用效率等4个相关性状作为氮素利用效率的主要考察指标。其计算方法如下:

氮素吸收总量(Nt)=地上部干物质产量×氮素含量;

氮素干物质生理利用效率(DMPN)=地上部干物质产量/氮素积累量。

### 1.3 数据分析和QTL定位

利用SAS 8.1软件分析方差,描述正态性。调查某时刻各株系的氮素生理利用指标,即为该时刻 $[y(t)]$ 的表型值,根据朱军提出的条件遗传效应值的统计分析方法<sup>[15]</sup>,可以获得给定的 $(t-1)$ 时刻表型值的 $y(t)$ 时刻条件表型值 $[y(t/t-1)]$ 。

非条件QTL的加性效应反映发育初始时刻至 $t$ 时刻基因表达的累积效应,条件QTL的加性效应则为 $(t-1) \sim t$ 时刻基因表达的净加性效应。

采用QTL ICI Mapping 4.0软件的完备区间作图(ICIM)方法<sup>[16]</sup>进行QTL分析。QTL的似然函数比值的对数(LOD值)的阈值设为2.0,当实际求得的LOD值大于阈值时,就认为该区段有一个QTL,同时估算每个QTL的加性效应值和可解释的表型变异率,QTL的命名遵循McCouch等的命名原则。试验群体的遗传图谱含208个SSR标记,总图距1467.5 cM,标记间平均距离7.1 cM<sup>[17]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本及RILs群体不同生育时期氮素利用效率相关性状表型分析

由表1可以看出,在4个生育时期,2个亲本间干物质产量、氮素含量、氮素吸收总量、氮素干物质生理利用效率的表型值均有差异,其中干物质产量和氮素吸收总量在最高分蘖期差异最大,抽穗后25 d的氮素干物质生理利用效率差异最大。在RILs群体中,干物质产量、氮素吸收总量、氮素干物质生理利用效率都呈双向超亲分离,表现为接近正态的连续分布。表明水稻氮素利用效率为多基因控制的数量性状,能进行QTL分析。

### 2.2 4个生育时期氮素利用效率相关性状的QTL定位

在水稻4个生育时期共检测到控制水稻氮素利用效率相关性状的10个非条件QTL,分布于水稻第2、3、8、10、12号染色体上,LOD值为2.02~2.77,加性效应为-28.94~28.35,可解释表型变异的6.01%~10.81%(表2、图1)。

在最高分蘖期,检测到2个控制氮素干物质生理利用效率的QTL,分别为qNt3、qNt8,贡献率分别为7.94%、7.67%,qNt3增效等位基因来自多产稻,qNt8增效等位基因来自TR22183。

在抽穗15 d,分别检测到5个控制氮素利用效率相关性状的QTL。其中,检测到1个控制干物质产量的QTL,为qDMPHF10,位于第10号染色体上,贡献率为6.58%,加性效应为-1.91;检测到1个控制氮素含量QTL,为qNCHF2,位于第2号染色体上,贡献率为10.50%,加性效应为-1.05,qDMPHF10、qNCHF2增效等位基因均来自多产稻;检测到3个控制氮素干物质生理利用效率的QTL,分别为qDMPNHF2a、qDMPNHF2b、qDMPNHF12,贡献率分别为9.45%、10.81%、6.61%。

在成熟期,共检测到3个控制氮素利用效率相关性状的QTL,其中检测到1个控制氮素含量的QTL,为qNCM2,贡献率为7.96%;检测到2个控制氮素干物质生理利用效率的QTL,分别为qDMPNM2、qDMPNM12,分别位于第2、12号染色体上,贡献率分别为8.72%、6.01%。

在水稻4个生育时期,共检测到10个控制水稻氮素利用效率相关性状的QTL位点,多数QTL位点的位置不同,仅在2号染色体上检测到同时控制2个时期(抽穗期后15 d和成熟期)氮素干物质生理利用效率的QTL位点。

### 2.3 4个生育时期氮素利用效率相关性状的动态QTL定位

由表3、图1可见,在4个发育阶段检测到6个氮素利用

表1 亲本和 RILs 群体在不同生育时期氮素利用效率相关性状的表型

| 时期        | 材料      | 项目        | 干物质产量<br>(g/株) | 氮素含量<br>(mg/g) | 氮素吸收总量<br>(mg/株) | 氮素干物质生理利用效率<br>(g/g) |
|-----------|---------|-----------|----------------|----------------|------------------|----------------------|
| 最高分蘖期     | 亲本      | 多产稻       | 37.90          | 16.98          | 645.50           | 58.71                |
|           |         | TR22183   | 21.90          | 20.55          | 450.00           | 48.67                |
|           | RILs 群体 | 平均值 ± 标准差 | 25.52 ± 8.73   | 16.34 ± 2.89   | 400.49 ± 102.51  | 63.33 ± 12.22        |
|           |         | 变幅        | 8.4 ~ 71.5     | 9.12 ~ 25.23   | 131.5 ~ 745.5    | 39.64 ~ 164.56       |
|           |         | 偏度        | 1.53           | -0.01          | 0.38             | 1.04                 |
| 抽穗期后 15 d | 亲本      | 多产稻       | 16.90          | 17.23          | 260.10           | 64.98                |
|           |         | TR22183   | 11.00          | 17.70          | 194.70           | 56.50                |
|           | RILs 群体 | 平均值 ± 标准差 | 21.32 ± 6.91   | 13.39 ± 3.25   | 274.50 ± 79.07   | 79.22 ± 19.67        |
|           |         | 变幅        | 4.4 ~ 48.3     | 6.78 ~ 24.84   | 76.7 ~ 535.5     | 40.26 ~ 147.45       |
|           |         | 偏度        | 0.85           | 0.71           | 0.39             | 0.92                 |
| 抽穗期后 25 d | 亲本      | 多产稻       | 18.10          | 13.45          | 243.50           | 74.33                |
|           |         | TR22183   | 13.80          | 15.59          | 215.00           | 64.19                |
|           | RILs 群体 | 平均值 ± 标准差 | 23.19 ± 7.02   | 13.22 ± 2.87   | 296.27 ± 77.38   | 79.78 ± 19.56        |
|           |         | 变幅        | 7.9 ~ 47.9     | 5.86 ~ 21.80   | 108.7 ~ 582.6    | 43.06 ~ 170.55       |
|           |         | 偏度        | 0.82           | 0.16           | 0.09             | 1.40                 |
| 成熟期       | 亲本      | 多产稻       | 18.40          | 16.57          | 304.90           | 60.35                |
|           |         | TR22183   | 13.90          | 19.06          | 264.90           | 52.47                |
|           | RILs 群体 | 平均值 ± 标准差 | 24.83 ± 7.9    | 14.33 ± 4.08   | 338.96 ± 99.04   | 75.44 ± 21.33        |
|           |         | 变幅        | 8.5 ~ 47.9     | 6.78 ~ 32.87   | 98.2 ~ 687.4     | 30.42 ~ 147.53       |
|           |         | 偏度        | 0.61           | 1.03           | 0.63             | 0.82                 |
|           |         | 峰度        | 0.38           | 2.57           | 0.81             | 0.72                 |

表2 不同生育时期水稻氮素利用效率相关性状 QTLs 的位置及遗传效应估计

| 时期        | 性状          | 染色体 | 位点        | 位点区间              | LOD 值 | 贡献率<br>(%) | 加性效应   |
|-----------|-------------|-----|-----------|-------------------|-------|------------|--------|
| 最高分蘖期     | 氮素吸收总量      | 3   | qNt3      | RM545 ~ S03041    | 2.37  | 7.94       | -28.94 |
|           |             | 8   | qNt8      | RM284 ~ S08107    | 2.77  | 7.67       | 28.35  |
| 抽穗期后 15 d | 干物质产量       | 10  | qDMPHF10  | S10001B ~ S10001A | 2.49  | 6.58       | -1.91  |
|           | 氮素含量        | 2   | qNCHF2    | S02026 ~ S02052   | 2.45  | 10.50      | -1.05  |
|           | 氮素干物质生理利用效率 | 2   | qDMPNHF2a | S02026 ~ S02052   | 2.18  | 9.45       | 0.61   |
|           |             | 2   | qDMPNHF2b | RM341 ~ RM327     | 2.04  | 10.81      | 0.65   |
|           |             | 12  | qDMPNHF12 | S12038 ~ RM277    | 2.34  | 6.61       | -0.51  |
| 成熟期       | 氮素含量        | 2   | qNCM2     | RM71 ~ S02026     | 2.06  | 7.93       | -1.14  |
|           | 氮素干物质生理利用效率 | 2   | qDMPNM2   | RM71 ~ S02026     | 2.02  | 8.72       | 0.63   |
|           |             | 12  | qDMPNM12  | RM17 ~ S12109     | 2.04  | 6.01       | -0.56  |

效率相关性状的条件 QTL, 其中检测到 1 个控制最高分蘖期至抽穗后 15 d 氮素吸收总量的 QTL 和 2 个抽穗后 25 d 至成熟期氮素吸收总量的 QTL, 分别位于第 3、7、12 号染色体上, 可解释表型变异的 7.78% ~ 9.42%; 检测到 1 个控制抽穗后 25 d 至成熟期氮素含量的 QTL, 位于第 12 号染色体上, 可解释表型变异的 7.32%; 检测到 2 个控制氮素干物质生理利用效率的 QTL, 位于第 11、12 号染色体上, 位于第 12 号染色体 RM17 ~ S12109 区间的 qDMPNHL ~ DMPNM12 的贡献率达最大值, 为 10.87%。

根据 QTL 的效应模式, 可将它们分为 3 类。第 1 类: 非条件 QTL 与条件 QTL 定位区间完全一致。如第 3 号染色体 RM545 ~ S03041 区间上检测到控制最高分蘖期至抽穗后

15 d 的氮素吸收总量的 QTL qNt ~ NtHF3, 该位点也检测到控制氮素吸收总量非条件 QTL qNt3; 在 12 号染色体上检测到控制抽穗后 25 d 至成熟期的氮素干物质生理利用效率的 QTL qDMPNHL ~ DMPNM12, 也检测到控制氮素干物质生理利用效率非条件 QTL qDMPNHF12。第 2 类: 条件 QTL 只在某一特定时期表达, 而非条件 QTL 却能在多个时期重复出现。如在第 12 号染色体上检测到控制氮素干物质生理利用效率的条件 QTL qDMPNHL ~ DMPNM12, 只在抽穗后 25 d 至成熟期表达, 而非条件 QTL 可在抽穗后 15 d 和成熟期同时表达。第 3 类: 条件 QTL 与非条件 QTL 始终不能在同一区间被检测到。如定位在第 7、10、11 号染色体上的 QTL 均属此类。综上, 这些条件 QTL 为非条件 QTL 提供了较为合理的解释。

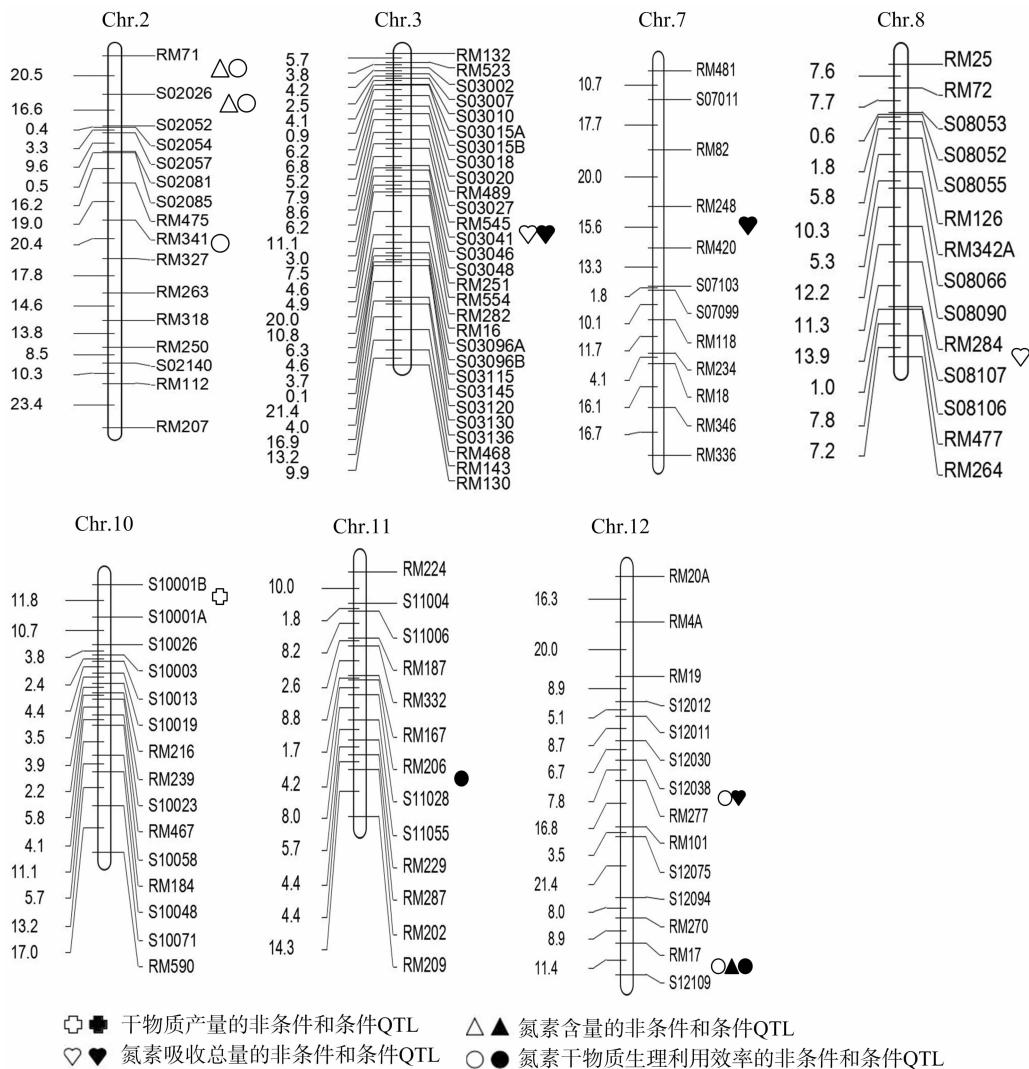


图1 水稻不同生育时期氮素利用效率相关性状的QTLs在染色体上的定位

表3 控制水稻氮素利用效率相关性状的条件 QTLs 位置及遗传效应估计

| 时期              | 性状          | 染色体 | 位点                | 位点区间           | LOD 值 | 贡献率 (%) | 加性效应   |
|-----------------|-------------|-----|-------------------|----------------|-------|---------|--------|
| 最高分蘖期至抽穗期后 15 d | 氮素吸收总量      | 3   | qNt ~ NtHF3       | RM545 ~ SO3041 | 2.32  | 9.42    | 41.03  |
| 抽穗期后 25 d 至成熟期  | 氮素含量        | 12  | qNCHL ~ NCM12     | RM17 ~ S12109  | 2.52  | 7.32    | 1.09   |
|                 | 氮素吸收总量      | 7   | qNtHL ~ NtM7      | RM248 ~ RM420  | 2.07  | 8.83    | -31.15 |
|                 |             | 12  | qNtHL ~ NtM12     | S12038 ~ RM277 | 2.35  | 7.78    | -29.49 |
|                 | 氮素干物质生理利用效率 | 11  | qDMPNHL ~ DMPNM11 | RM206 ~ S11028 | 2.47  | 8.99    | 0.69   |
|                 |             | 12  | qDMPNHL ~ DMPNM12 | RM17 ~ S12109  | 3.74  | 10.87   | -0.79  |

### 3 结论与讨论

本研究在水稻生育进程中的 4 个时期检测到 10 个非条件 QTL, 分布在第 2、3、8、10、12 号染色体上, LOD 值为 2.02 ~ 2.77, 单个 QTL 贡献率为 6.01% ~ 10.81%, 其中贡献率大于 10% 的 QTL 有 2 个, 平均每个时期检测到 2.5 个 QTL。在抽穗期后 25 d 未检测到控制水稻氮素利用效率相关性状的 QTL, 而在抽穗期后 15 d 检测到 5 个 QTL。说明控制水稻氮素利用效率的 QTL 表达具有明显的时空性, 有的 QTL 只在某个特定发育时期才表达。比较本研究结果与前人研究

结果<sup>[9,11,18-22]</sup>发现, 控制水稻氮素利用效率的 QTL 贡献率较小, 水稻氮素利用效率大多是由微效 QTL 控制。同时还发现, 在位于第 2、3、12 号染色体上的 QTL 重演性较好, 有一定的应用潜力。对于前人研究中被检测到的 QTL 未能在本研究中重现, 这可能与所用的群体材料、试验环境、测定时期不同有关, 或这些性状易受环境影响。在最高分蘖期第 2、12 号染色体上检测到控制水稻氮素利用效率的 QTL 簇, 暗示这些区段很可能存在在不同时期稳定表达的控制水稻氮素利用效率的 QTL。此外本研究还发现了一些新的 QTL 位点, 这为水稻氮高效利用基因的发掘提供了部分遗传基础, 也为分子标记

辅助选择提供了新信息。

传统的 QTL 定位大都以性状发育终点的累积量为表型值进行 QTL 分析,测得的 QTL 只能解释此位点在发育终点以前所有基因表达的累积遗传效应<sup>[23]</sup>,无法准确了解该位点基因在不同发育时段内的净表达效应,也忽略了性状形成的发育特性。动态性状的生长发育受基因网络控制,其遗传基础复杂。以性状发育终点的累积量为表型值进行 QTL 分析不能充分反映性状发育不同阶段不同基因表达的动态变化及相应阶段的净遗传效应,也不能揭示基因表达的时空差异。水稻氮素利用效率是一个动态发育过程,受遗传网络控制,基因表达存在时空选择性和发育阶段特征。本研究采用条件分析方法结合复合区间作图法,可对目标数量性状的发育动态进行 QTL 定位,能更深入地了解单个 QTL 在性状发育过程中基因表达行为的时空模式。

朴钟泽等曾长期研究水稻氮素利用效率情况<sup>[24-25]</sup>,与以往研究对比,本研究的最大进步是结合了之前的研究结果,并开拓性地对水稻整个生育期的 4 个时期进行氮素利用效率相关性状的动态 QTL 分析,不仅证实了水稻不同基因型之间氮素的生理利用效率存在显著差异,还发现控制水稻氮素利用效率的 QTL 主要在抽穗期后 15 d 和成熟期 2 个生育阶段表达。

本研究在水稻 4 个生育时期共检测到 6 个条件 QTL,虽然数量相对较少,贡献率也相对不高,但检测到 1 个能够持续表达的主效 QTL,而其他微弱 QTL 表现为动态变化,这与氮素干物质生理利用效率的动态变化过程相符。在第 3、12 号染色体上发现条件 QTL 与非条件 QTL 重合,说明控制水稻氮素利用效率的 QTL 位点可能是分段表达的,并且具有表达的时空性;而第 2、3 类 QTL 也存在,说明水稻的氮素利用效率是一个复杂和易受环境影响的遗传性状。

#### 参考文献:

- [1] Yoshida S. Fundamentals of rice crop science [M]. The Philippines: International Rice Research Institute, 1981: 135 - 147.
- [2] Tong H H, Mei H W, Yu X Q, et al. Identification of related QTLs at late developmental stage in rice (*Oryza sativa* L.) under two nitrogen levels[J]. Acta Genetica Sinica, 2006, 33(5): 458 - 467.
- [3] Cassman K G, Peng S, Olk D C, et al. Opportunities for increased nitrogen - use efficiency from improved resource management in irrigated rice systems[J]. Field Crops Research, 1998, 56(1/2): 7 - 39.
- [4] Vlek P L, Byrnes B H. The efficacy and loss of fertilizer N in lowland rice[J]. Fertilizer research, 1986, 9(1/2): 131 - 147.
- [5] Peng S B, Huang J L, Zhong X H, et al. Challenge and opportunity in improving fertilizer - nitrogen use efficiency of irrigated rice in China[J]. Sci Agric Sin, 2002, 1(7): 776 - 785.
- [6] 朴钟泽, 韩龙植, 高熙宗. 水稻不同基因型氮素利用效率差异[J]. 中国水稻科学, 2003, 17(3): 233 - 238.
- [7] 江立庚, 曹卫星. 水稻高效利用氮素的生理机制及有效途径[J]. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 261 - 264.
- [8] Wei D, Cui K H, Pan J F, et al. Genetic dissection of grain nitrogen use efficiency and grain yield and their relationship in rice[J]. Field Crops Research, 2011, 124(3): 340 - 346.
- [9] Wei D, Cui K H, Ye G Y, et al. QTL mapping for nitrogen - use efficiency and nitrogen - deficiency tolerance traits in rice[J]. Plant and Soil, 2012, 359(1/2): 281 - 295.
- [10] Shan Y H, Wang Y L, Pan X B. Mapping of QTLs for nitrogen use efficiency and related traits in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Agricultural Sciences in China, 2005, 4(10): 721 - 727.
- [11] Cho Y I, Jiang W Z, Chin J H, et al. Identification of QTLs associated with physiological nitrogen use efficiency in rice[J]. Molecules and Cells, 2007, 23(1): 72 - 79.
- [12] Senthilvel S, Vinod K K, Malarvizhi P, et al. QTL and QTL x environment effects on agronomic and nitrogen acquisition traits in rice [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(9): 1108 - 1117.
- [13] 吴平, 陶勤南. 水稻氮素生理利用率选择参数[J]. 中国水稻科学, 1995, 9(3): 179 - 184.
- [14] Moll R H, Kamprath E J, Jackson W A. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization[J]. Agronomy Journal, 1982, 74(3): 562 - 564.
- [15] 朱军. 遗传模型分析方法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 240 - 292.
- [16] Wang J K, Li H H, Zhang L Y, et al. QTL ICI Mapping v4.0 [EB/OL]. [2015 - 02 - 19]. <http://www.isbreeding.net>.
- [17] Feng Y, Cao L Y, Wu W M, et al. Mapping QTLs for nitrogen - deficiency tolerance at seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding, 2010, 129(6): 652 - 656.
- [18] 白建江. 水稻氮素高效利用 QTLs 定位及基因互作关系[D]. 苏州: 苏州大学, 2010.
- [19] 方萍, 陶勤南, 吴平. 水稻吸氮能力与氮素利用率的 QTLs 及其基因效应分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(2): 159 - 165.
- [20] 王彦荣, 代贵金, 大杉立, 等. 水稻苗期氮素吸收及其相关性状的 QTL 分析[J]. 中国水稻科学, 2010, 24(5): 463 - 468.
- [21] 李培德. 水稻氮高效有关性状 QTLs 定位及不同基因型氮素利用效率差异分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2006.
- [22] 魏冬. 不同氮水平下水稻氮素利用率及相关性状的遗传基础研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [23] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics [J]. Genetics, 1995, 141(4): 1633 - 1639.
- [24] 朴钟泽, 韩龙植, 高熙宗, 等. 水稻干物质质量和氮素利用效率性状的配合力分析[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6): 527 - 532.
- [25] 白建江, 李培德, 王慧, 等. 不同氮素籽粒生产效率类型水稻在氮素吸收利用上的差异[J]. 安徽农业大学学报, 2010, 37(3): 401 - 406.