

不同氮水平下玉米苗期生长性状及成熟期产量的 QTL 定位

刘建超¹, 李建生², 米国华¹, 陈范骏¹, 张福锁¹

¹ 中国农业大学资源与环境学院/农业部植物营养学重点实验室/教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100193;

² 中国农业大学国家玉米改良中心, 北京 100193)

摘要: 【目的】研究玉米苗期氮素利用效率相关性状与成熟期产量之间的遗传关系。【方法】以优良杂交种豫玉 22 两亲本 Z3 和 87-1 为基础构建的一套 F₈ 家系的 RIL 群体为研究材料, 在高、低氮两种条件下, 通过苗期水培试验和成熟期田间试验, 利用复合区间作图法对玉米苗期地上部干重、根干重、总根长、根冠比以及成熟期产量性状进行了 QTL 定位。【结果】利用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件, 在 LOD>2.5 条件下共定位到 22 个 QTL 位点, 其中高氮下定位到 10 个 QTL, 低氮下定位到 12 个 QTL, 两种氮水平下共位或紧密连锁的 QTL 位点很少, 表明不同氮水平下的遗传机制不同。在第 5 和第 7 染色体上发现了苗期根系相关性状与成熟期产量之间存在连锁关系。【结论】苗期根系性状对成熟期的产量形成具有重要的作用, 在氮高效遗传育种中可以把苗期根系性状作为一个重要的选择指标。

关键词: 玉米; 苗期; 氮素利用效率; QTL (quantitative trait locus)

QTL Mapping of Seedling Growth Traits and Grain Yield Under Two Nitrogen Conditions in Maize

LIU Jian-chao¹, LI Jian-sheng², MI Guo-hua¹, CHEN Fan-jun¹, ZHANG Fu-suo¹

¹Key Laboratory of Plant Nutrition, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193; ²National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University, Beijing 100193)

Abstract: 【Objective】 The purpose of this experiment was to study the genetic linkage between seedling growth and grain yield of maize under different nitrogen (N) applied. 【Method】 An F₈ maize RIL population derived from an elite hybrid maize YY 22 (Z3×87-1) was used to identify the QTL for seedling growth traits and grain yield under high nitrogen (HN) and low nitrogen (LN) conditions. QTL for shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), the total root length (TRL), root/shoot ratio (R/S) and grain yield (GY) were identified by composite interval mapping. 【Result】 Totally, 22 QTL were detected by using the software Windows QTL Cartographer version 2.5 (LOD>2.5). Ten QTLs were detected under HN condition and 12 QTLs under LN condition. Few loci were detected under both LN and HN conditions for the investigated traits, suggesting there is a different genetic basis controlling maize growth at LN versus HN conditions. The genetic linkages were found between seedling growth traits and grain yield in chromosome 5 and 7. 【Conclusion】 Root traits at seedling stage are very important for grain yield. It could be a critical factor for developing N efficient cultivars in maize.

Key words: maize; seedling stage; nitrogen-use efficiency; QTL (quantitative trait locus)

0 引言

【研究意义】玉米是世界和中国第二大农作物,

在农业生产中占有重要地位。化肥(尤其是氮肥)在玉米生产中起着至关重要的作用, 因此在中国许多发达地区氮肥施用量迅速增加, 而同时, 氮肥利用率却

收稿日期: 2008-10-21; 接受日期: 2009-07-17

基金项目: “973”项目(2007CB109302)、国家自然科学基金(30600381)、公益性行业科研专项(200803030)

作者简介: 刘建超(1981-), 男, 河南辉县人, 博士后, 研究方向植物营养遗传。E-mail: ljccau@gmail.com。通信作者陈范骏(1972-), 男, 河北东光县人, 副教授, 博士, 研究方向为植物营养遗传育种。Tel: 010-62733640; Fax: 010-62731016; E-mail: caucfj@cau.edu.cn

在明显下降。目前世界上禾本科作物的平均氮素利用效率只有 33%^[1]。损失的氮素有些经过氨挥发或者反硝化进入大气中,有些通过淋洗进入地下水、江河湖泊中^[2],给环境造成很大压力^[3]。另一方面,贫困地区农民的氮肥投入水平仍很低,使玉米产量长期处于较低水平。针对玉米氮素利用效率进行遗传改良,使之在降低氮肥投入的情况下保持较高产量,是降低玉米生产成本,减轻环境污染的有效途径。【前人研究进展】大量研究表明,氮素利用效率是由多基因共同控制的数量性状。QTL (quantitative trait locus) 定位是研究数量性状遗传控制的有效方法,目前已经有不少关于田间玉米氮素利用效率相关性状 QTL 定位的报道,涉及的性状主要包括产量及其构成因素、氮吸收、开花后期氮转移以及不同组织中 ¹⁵N 丰度等^[4-14]。【本研究切入点】在田间条件下定位氮素利用效率(产量)相关性状的 QTL 位点,试验周期长,且易受环境条件的影响。因此,很多研究都倾向于定位苗期氮素利用效率相关性状的 QTL。然而,玉米苗期氮素利用效率相关 QTL 与成熟期籽粒产量 QTL 的相关性,尚不很清楚。Lian 等^[15]在不同氮水平下进行了苗期水稻根干重、茎叶干重以及总干重的 QTL 定位工作,结果表明在两种氮水平下同时检测到的 QTL 数目很少,说明不同供氮水平下植物的遗传机制不同。An 等^[16]以小麦为研究材料,在大田试验中定位了氮吸收相关的 QTL 位点,同时进行了苗期水培试验,定位了地上部干重、根干重等性状,结果显示苗期相关性状的 QTL 与田间氮吸收的 QTL 有很好的一致性。这些工作为玉米氮素利用效率相关性状的 QTL 定位研究提供了很好基础。【拟解决的关键问题】本研究以一个玉米 F₈ 代重组自交系(recombinant inbred lines, RIL) 群体为材料,在两种氮水平下对玉米苗期地上部干重、根干重、根冠比、根长等性状进行了 QTL 定位研究,同时在大田条件下定位了两种氮水平下玉米成熟期产量的 QTL。目的在于了解苗期各性状 QTL 与成熟期氮素利用效率(产量)QTL 之间的相关关系,为氮素利用效率遗传改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以中国玉米生产上推广面积较大的优良杂交种豫玉 22 两亲本 Z3 和 87-1 为基础构建的一套 F₈ 家系的 RIL 群体为研究材料,该群体由中国国家玉米改良中心建立,共包括 266 个家系,在本次试验中,苗期水

培随机选择了 94 个 RIL 家系,田间试验随机选择了 104 个 RIL 家系(两次试验所用的材料编号不完全一致)。分子标记连锁图谱由国家玉米改良中心构建^[17],该图谱包括 260 个 SSR 标记,总图距 2 425.6 cM,平均遗传图距 9.3 cM。

1.2 水培试验

挑选饱满并且大小一致的玉米种子,用 10% 的 H₂O₂ 表面消毒 20 min,用去离子水冲洗干净,接着在饱和 CaSO₄ 溶液中浸泡 6 h,然后将种子摆在湿润滤纸(长 30 cm,宽 20 cm)上,每张纸上摆 10 粒种子,上面再覆盖一张同样大小的滤纸,然后卷起来放在封口袋里,室温下暗处萌发 3 d,出苗后移入控温控光的光照培养室。两叶一心时,精选整齐的幼苗,去掉胚乳后移入 40 L 的 1/2 浓度营养液的大塑料盆(长 60 cm,宽 40 cm,深 12 cm)中,3 d 后换成完全营养液,以后每 5 d 更换一次营养液,并经常更换盆体的位置,用电动气泵连续通气。将盆栽幼苗置于昼夜温度为 28/22℃,光照强度为 300 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的生长室中培养。

试验设正常供氮(HN)和低氮(LN)两个处理。HN 营养液组成(mmol·L⁻¹): Ca(NO₃)₂ 2.0, K₂SO₄ 0.75, MgSO₄ 0.65, KCl 0.1, KH₂PO₄ 0.25, H₃BO₃ 1×10⁻³, MnSO₄ 1×10⁻³, CuSO₄ 1×10⁻⁴, ZnSO₄ 1×10⁻³, (NH₄)₆Mo₇O₂₄ 5×10⁻⁶, Fe-EDTA 0.1。LN 处理中 Ca(NO₃)₂ 浓度为 0.02 mmol·L⁻¹,其它营养成分同 HN 处理。LN 处理所缺的 Ca 用 CaCl₂ 补齐,营养液 pH 为 6.0(用 1 mol·L⁻¹ 的 NaOH 溶液调节)。试验设计采用随机区组设计,两个亲本种植 6 株,重组自交系每系 3 株,3 次重复,每次重复用 2 个大塑料盆,每盆种植 147 颗玉米苗,其中一个种植 49 个 RIL 家系,另一个种植 45 个 RIL 家系以及两个亲本,整个试验共用了 12 个大塑料盆。

待 LN 处理出现缺氮症状后,约出苗 20 d 左右收获,地上部收获后直接烘干称重,根系收获后先保存到 -20℃ 冰箱里。根系经过扫描仪扫描后经分析程序(WinRhizo Pro 5.0)处理得到根长数据,然后烘干、称重。并计算根冠比。

根冠比=根干重/地上部干重

1.3 田间试验

2005 年 6 月在北京市海淀区东北旺中国农业大学试验站进行夏播试验。0~30 cm 土壤有机质含量为 23.0 g·kg⁻¹、全氮为 1.0 g·kg⁻¹、速效磷 17.4 mg·kg⁻¹、交换性钾 157.5 mg·kg⁻¹、Nmin 38 kg·hm⁻²。试验设正常供氮(HN) 180 kg·hm⁻² 和低氮(LN) 0 kg·hm⁻² 两

个处理, 每个处理 3 次重复, 单行区, 每行种植 13 株玉米, 行长 4 m, 行距 50 cm, 株距 30 cm, 密度 6×10^4 株/hm²。试验采用裂区设计, 氮水平为主区, RIL 家系为副区。播前施基肥过磷酸钙 750 kg·hm⁻²、氯化钾 135 kg·hm⁻², HN 区大喇叭口期追施尿素 391 kg·hm⁻², 其它田间管理与普通大田试验操作相同。9 月底成熟后进行产量测定, 每行的 13 株玉米全部收获后脱粒, 烘干后称重, 然后换算成每平米的产量 (g·cm⁻²)。

1.4 数据分析

取各性状 3 次重复的平均值进行 QTL 定位, QTL 的检测采用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件, 根据复合区间作图法中的模型 6, 每 2 cM 对各性状进行全基因组扫描, 以确定 QTL 的数目以及在染色体上的位置, 通过逐步回归指定解释给定性状最大变异的 5 个标记作为剩余因子, 在被检测区间各开设一个 10 cM 的窗口。根据 Churchill 等^[18]的方法, 在 $P < 0.05$ 水平下进行 1 000 次的随机性测验, 给定每个 QTL 的显著性 LOD 值, 超过该 LOD 值认定存在一个 QTL。

表 1 两种氮水平下亲本及重组自交系群体各性状表型结果

Table 1 Phenotypes of parents and RIL population under two N conditions

性状 Trait	N 水平 N level	亲本 Parent		重组自交系 RIL			
		Z3	87-1	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	标准差 SD
总根长	HN	490	325	101	907	437	177
TRL (cm)	LN	833	374	154	1148	598	171
地上部干重	HN	273	227	103	458	230	83.4
SDW (mg)	LN	164	130	62.9	353	159	51.2
根干重	HN	42.0	28.4	9.4	57.8	30.0	9.7
RDW (mg)	LN	54.8	50.1	17.2	121	53.9	19.5
根冠比	HN	0.154	0.125	0.0623	0.242	0.138	0.0390
R/S (mg·mg ⁻¹)	LN	0.333	0.385	0.159	0.524	0.336	0.0768
产量	HN	267	218	21.2	1141	280	52.4
GY (g·m ⁻²)	LN	243	160	1.2	961	238	47.8

TRL: Total root length; SDW: Shoot dry weight; RDW: Root dry weight; R/S: Root/Shoot ratio; GY: Grain yield. 下同 The same as below

用 SAS 软件对各性状进行方差分析, 然后用基因型方差 V_G 与表型方差 V_P (基因型方差 V_G +环境方差 V_E) 之比 $\times 100\%$, 来估算广义遗传力。各性状的广义遗传力如表 2 所示。各性状的广义遗传率较高, 说明在试验控制环境条件下, 群体遗传变异远高于环境变异。表 1 中各性状的标准差比较高, 说明各性状的表型结果受基因型影响较大, 与各性状的广义遗传率偏

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体表型鉴定

两亲本及 RIL 群体在两种氮水平下 4 个苗期性状和成熟期产量的表型结果如表 1 所示。从表 1 中看出, 两亲本之间, 成熟期产量在 HN 水平下没有差异, 而在 LN 水平下 Z3 产量要显著高于 87-1, 说明 Z3 对于氮素胁迫的敏感程度远低于 87-1, 即 Z3 在低氮下具有较高的氮素利用效率。而在 4 个苗期性状中, 无论是 HN 还是 LN 水平, Z3 在总根长和地上部干重上都高于 87-1。说明 Z3 在苗期就具有强的生长势和较大的根系, 这为 Z3 在 LN 水平下保持较高的氮素利用效率提供了保证。氮胁迫显著降低了两亲本的苗期地上部干重以及成熟期产量, 而苗期根干重、根冠比以及根长都显著地增加了, RIL 群体也表现出了同样的趋势。RIL 群体各性状的平均值基本介于双亲之间, 而且具有明显的正向和负向超亲分离, 说明两个亲本都携带有对表型变异起正向增效作用的基因, 并且在 RIL 群体中产生了重组和交换。

高这一结果一致。

2.2 QTL 分析

利用复合区间作图法, 在 $LOD > 2.5$ 水平下, 玉米苗期地上部干重、根干重、根冠比、根长四个性状以及成熟期产量在两种氮水平下共定位到 22 个 QTL 位点, 分布于玉米的第 1、3、4、5、7、8、10 染色体上 (表 3 和图)。

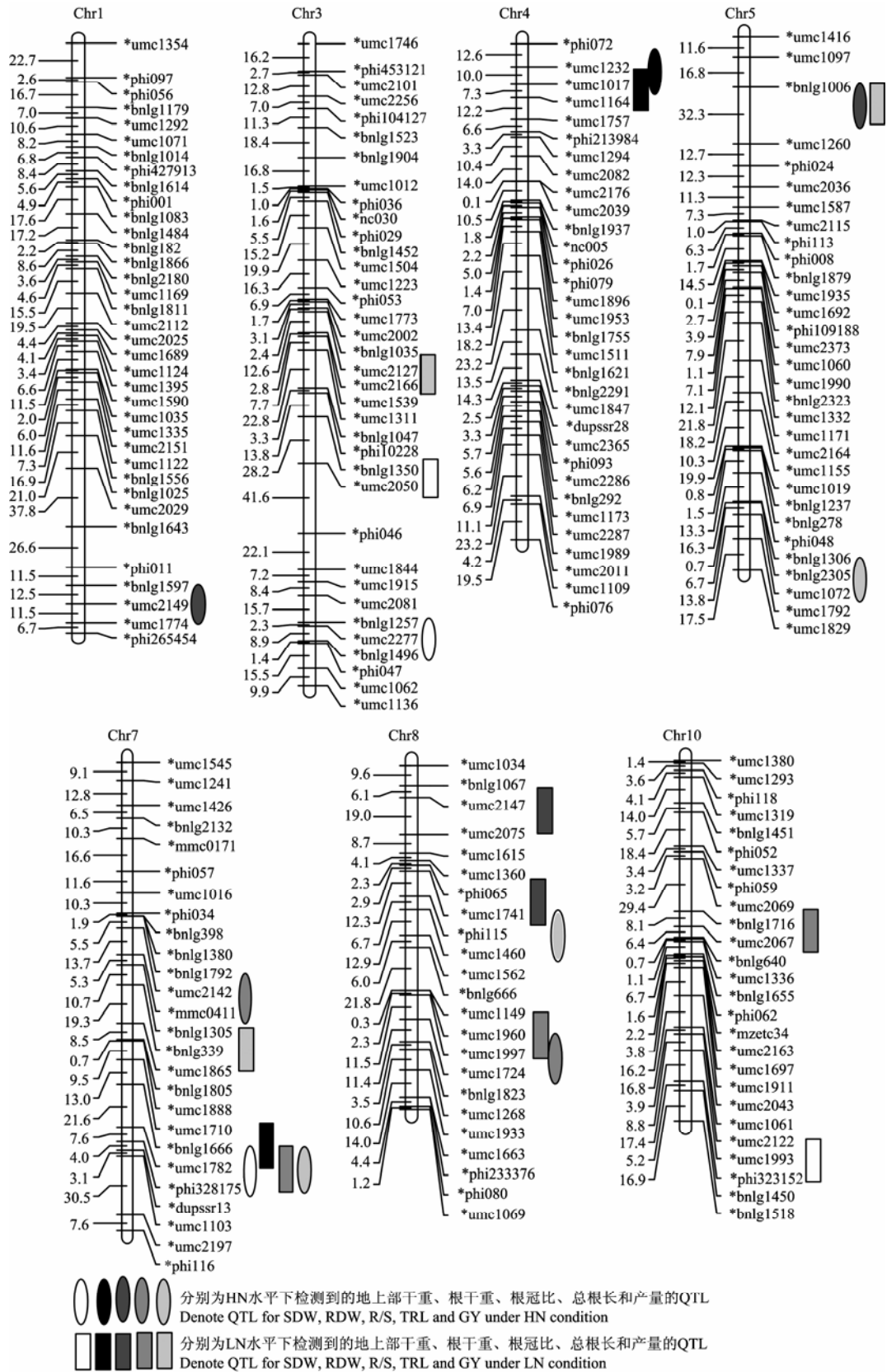


图 两种氮水平下各性状的 QTL 定位结果

Fig. The QTL detected for five traits under two N conditions

表 2 两种氮水平下各性状的广义遗传力 (%)

Table 2 Broad sense heritability of five traits under two N conditions

性状 Trait	氮水平 N level	总根长 TRL	地上部干重 SDW	根干重 RDW	根冠比 R/S	产量 GY
广义遗传力	HN	87.6	84.1	83.2	71.9	80.9
Hb ² (%)	LN	87.0	82.5	84.8	70.0	83.6

表 3 两种氮水平下各性状的 QTL 定位结果

Table 3 The QTL detected for five traits under two N conditions

性状 Trait	氮水平 N Level	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 ¹⁾ Additive effect	贡献率(%) R ² (%)
总根长 TRL	HN	7	umc2142-mmc0411	2.7	-70.1	14.5
TRL	HN	8	umc1997-umc1724	2.8	64.6	13.0
	LN	7	umc1782-phi328175	2.6	60.2	11.1
	LN	8	umc1960-umc1997	3.3	60.2	11.7
	LN	10	bnlg1716-umc2067	3.6	-70.6	16.0
地上部干重 SDW	HN	3	umc2277-bnlg1496	2.9	27.3	9.2
	HN	7	umc1782-phi328175	3.4	30.0	10.7
	LN	3	bnlg1350-umc2050	2.6	0.03	19.2
根干重 RDW	LN	10	umc1993-phi323152	4.1	-24.5	14.3
	HN	4	umc1232-umc1017	3.3	-4.05	15.1
	LN	4	umc1017-umc1164	2.6	-6.17	8.7
根冠比 R/S	LN	7	bnlg1666-umc1782	3.9	11.6	32.4
	HN	1	umc2149-umc1774	3.0	0.80	10.5
	HN	5	bnlg1006-umc1260	3.3	-0.89	11.9
产量 GY	LN	8	phi065-umc1741	2.6	0.34	10.7
	LN	8	umc2147-umc2075	3.5	-0.40	12.9
	HN	3	umc2127-umc2166	2.7	24.6	13.7
	HN	5	bnlg1006-umc1260	2.7	-25.7	15.7
产量 GY	HN	7	bnlg1305-bnlg339	3.7	30.8	22.0
	LN	5	bnlg2305-umc1072	3.0	-29.3	8.8
	LN	7	umc1782-phi328175	4.7	42.4	17.3
	LN	8	phi115-umc1460	3.2	-35.0	14.5

¹⁾ 加性效应结果为正表示母本 Z3 的等位基因起增效作用, 加性效应值为负表示是由父本 87-1 的等位基因起增效作用

¹⁾ A positive value means that Z3 carries the allele for an increase in the trait, and a negative value means that 87-1 carries the allele for an increase in the trait

2.2.1 地上部干重 (SDW) 共检测到 4 个控制地上部干重的 QTL, HN、LN 水平下各检测到 2 个。这 4 个 QTL 分别位于第 3、7、10 染色体上, 可解释 9.2%~19.2% 的表型变异。LN 水平下位于第 10 染色体的一个 QTL 的增效等位基因来自父本 87-1, 其它 3 个 QTL 的增效等位基因均来自母本 Z3。

2.2.2 根干重 (RDW) 共检测到 3 个控制根干重的 QTL, HN 水平下检测到 1 个 QTL, LN 水平下检测到 2 个 QTL。3 个 QTL 分别位于第 4、7 染色体上。LN

水平下在第 7 染色体 bnlg1666-umc1782 检测到一个主效 QTL 位点, 单个 QTL 可解释 32.4% 的表型变异, 该位点起加性效应的等位基因来自母本 Z3, 另外 2 个 QTL 的增效等位基因来自父本 87-1。

2.2.3 根冠比 (R/S) 共检测到 4 个控制根冠比的 QTL, HN、LN 水平下各检测到 2 个。这 4 个 QTL 分别位于第 1、5、8 染色体上, 可解释 10.5%~12.9% 的表型变异。这 4 个 QTL 中, 2 个 QTL 的增效等位基因来自母本 Z3, 另外 2 个 QTL 的增效等位基因来自

父本 87-1。

2.2.4 根长 (RL) 共检测到 5 个控制根长的 QTL, 其中 HN 水平下检测到 2 个 QTL, LN 水平下检测到 3 个 QTL。5 个 QTL 分别位于第 7、8、10 染色体上, 可解释 11.1%~16.0% 的表型变异。其中位于第 8 染色体 umc1997 标记附近的 QTL 位点同时控制着 HN 和 LN 两种水平下的根长, 该位点的增效基因来自母本 Z3。

2.2.5 产量 (GY) 共检测到 6 个控制产量的 QTL, HN、LN 水平下各检测到 3 个 QTL, 分别位于 3、5、7、8 染色体上, 可解释 8.8%~22.0% 的表型变异。6 个 QTL 中, 3 个 QTL 的增效等位基因来自母本 Z3, 另外 3 个 QTL 的增效等位基因来自父本 87-1。

在本次试验中, 两种氮水平下共定位到了 22 个 QTL 位点, 其中位于第 4 染色体 umc1017 标记附近同时检测到两种氮水平下的根干重的 QTL 位点, 位于第 8 染色体 umc1997 标记附近同时检测到两种氮水平下的根长的 QTL, 而在其他位点均未检测到 HN 和 LN 两种水平下同时存在的 QTL, 表明不同氮水平下植物的遗传机制不同。可以同时在这两种氮水平下检测到的 QTL 被认为是组成型的 QTL, 这些 QTL 对于植物本身器官的形态建成具有重要的作用, 不易受到外界因素的影响, 而在低氮胁迫环境下检测到的 QTL 可称之为诱导型 QTL, 这些诱导型 QTL 对于植物适应逆境胁迫具有重要的意义。

3 讨论

在环境供氮不足情况下, 植物的普遍反应是根冠比增加^[19-20]。在缺氮条件下, 植物体内碳水化合物的代谢和分配受到影响, 根部获得更多的代谢物质, 生长受到促进, 相反地上部的生长则受到抑制。本次试验中, 两亲本和 RIL 群体在低氮条件下一致表现为根冠比增加、根干重增加、根长增加以及地上部干重下降。根长和根重的增加有利于植物吸收到更多的氮素。田间试验的结果表明 Z3 在低氮条件下具有较高的产量, 而在高氮条下两者的产量相近。水培试验的结果显示了两种氮水平下 Z3 的根长都要比 87-1 大。因此可以推测高氮条件下由于土壤中的氮素供应充足, Z3 的大根系并未发挥其优势; 而在氮素缺乏的情况下, Z3 较大的根系有助于吸收土壤中有限的氮素, 因此获得较高的产量。

本试验中, 位于第 5 染色体 bnlg1006 标记附近定位到一个控制 HN 下产量的 QTL, 该位点还同时检测

到一个控制 HN 下根冠比的 QTL; 位于第 7 染色体 umc1782 标记附近定位到一个控制 LN 下产量的 QTL, 该位点还同时检测到 LN 条件下控制根长和根干重的 QTL, 表明苗期根系性状与成熟期产量 QTL 之间存在连锁关系。这种现象在其它类似的研究中也有相关报道, 例如 An 等研究发现小麦苗期地上部干重、根干重和分蘖数和田间成熟期氮吸收之间存在着连锁关系, 认为苗期小麦根系和地上部的生长势对小麦氮吸收具有重要作用^[16]; Tuberosa 等^[21]在玉米抗旱研究工作中也发现苗期根系 QTL 与成熟期产量之间存在着连锁关系。这些都从遗传学角度证明苗期根系与成熟期产量之间密切相关。而在生理研究上, 多数研究结果表明根系在植物对氮素吸收中发挥着重要的作用^[19,22-26], 根系大小和形态是决定植物获取氮素的重要因素, 总根长和根表面积越大, 吸收的氮素越多^[19]。玉米苗期根系性状与其氮素利用效率的相关性很大^[27-29]。因此, 笔者认为在氮高效遗传育种研究(尤其是以耐低氮胁迫条件下)中, 苗期根系生长状况(总根长和根干重)应该作为一个重要的参考指标。

氮素利用效率是复杂的数量性状, 目前已定位到大量和氮素利用效率相关的 QTL 位点, 如何把这些 QTL 应用到氮素利用效率的遗传改良上, 是目前科学家所关注的热点。我们可以把这些 QTL 整合起来, 通过对比分析, 挖掘那些可以在不同作图群体中同时定位到的 QTL。例如在本次试验中位于第 3 染色体 umc2127-umc2166 标记区间定位到一个控制 HN 下产量性状的 QTL, 而 Hirel 等在此位点附近定位到控制 HN 下产量和 HN 下氮利用效率的 QTL^[9]; Bertin 和 Gallais 在此位点附近定位到控制 HN 下籽粒氮利用效率的 QTL^[5]。本次试验中位于第 5 染色体 bnlg1006-umc1260 标记区间定位到一个控制 HN 下产量性状的 QTL, 而 Agrama 等在此位点附近定位到一个控制高氮下产量的 QTL^[4]; Coque 等在此位点附近定位到一个控制高氮下玉米吐丝期叶片 ¹⁵N 丰度的 QTL^[6]。这些一致性 QTL 准确性高, 具有较高的可靠性, 利用这些 QTL 构建次级作图群体(如染色体片段导入系), 有望在玉米氮素利用效率分子标记辅助选择和 QTL 图位克隆上实现突破。

4 结论

研究表明, Z3 在低氮下具有较高的氮素利用效率, 主要原因在于其具有较大的根系及苗期较强的生长势; 在高、低氮两种条件共定位到 22 个和苗期总

根长、地上部干重、根干重、根冠比以及成熟期产量的 QTL 位点; 两种氮水平下检测到的 QTL 位点差异很大, 表明不同氮水平下的遗传机制不同; 研究发现苗期根系性状(根冠比、总根长和根干重)与成熟期产量的 QTL 位点之间存在着连锁关系, 表明苗期根系性状对成熟期的产量构成具有重要的作用, 苗期根系性状在氮高效遗传育种中可以作为一个重要的选择指标。

References

- [1] Raun W R, Johnson V G. Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agronomy Journal*, 1999, 91: 357-363.
- [2] 李生秀. 植物营养与肥料学科的现状与展望. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(3): 193-205.
- Li S X. The current state and prospect of plant nutrition and fertilizer science. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1999, 5(3): 193-205. (in Chinese)
- [3] 张维理, 田哲旭, 张宁, 李晓齐. 我国北方农用氮肥造成地下水硝酸盐污染的调查. *植物营养与肥料学报*, 1995, 19(2): 80-87.
- Zhang W L, Tian Z X, Zhang N, Li X Q. Investigation of nitrate pollution in ground water due to nitrogen fertilization in agriculture in north China. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 1995, 19(2): 80-87. (in Chinese)
- [4] Agrama H A S, Zakaria A G, Said F B, Tuinstra M. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize. *Molecular Breeding*, 1999, 5: 187-195.
- [5] Bertin P, Gallais A. Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant inbred lines: II. QTL detection and coincidences. *Maydica*, 2001, 46: 53-68.
- [6] Coque M, Bertin P, Hirel B, Gallais A. Genetic variation and QTL for ^{15}N natural abundance in a set of maize recombinant inbred lines. *Field Crops Research*, 2006, 97: 310-321.
- [7] Coque M, Martin A, Veyrieras J B, Hirel B, Gallais A. Genetic variation for N-remobilization and postsilking N-uptake in a set of maize recombinant inbred lines. 3. QTL detection and coincidences. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117: 729-747.
- [8] Gallais A, Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 295-306.
- [9] Hirel B, Bertin P, Quillere I, Bourdoncle W, Attagnant C, Dellay C, Gouy A, Cadiou S, Retailiau C, Falque M, Gallais A. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize. *Plant Physiology*, 2001, 125: 1258-1270.
- [10] Ribaut J M, Frachebond Y, Monneveux P, Banziger M, Vargas M, Jiang C. Quantitative trait loci for yield and correlated traits under high and low soil nitrogen conditions in tropical maize. *Molecular Breeding*, 2007, 20: 15-29.
- [11] 刘宗华, 汤继华, 王春丽, 田国伟, 卫晓轶, 胡彦民, 崔党群. 氮胁迫与非胁迫条件下玉米不同时期株高的动态 QTL 定位. *作物学报*, 2007, 33(5): 782-789.
- Liu Z H, Tang J H, Wang C L, Tian G W, Wei X Y, Hu Y M, Cui D Q. QTL analysis of plant height under N-stress and N-input at different stages in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(5): 782-789. (in Chinese)
- [12] 刘宗华, 汤继华, 卫晓轶, 王春丽, 田国伟, 胡彦民, 陈伟程. 氮胁迫和正常条件下玉米穗部性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2007, 40(11): 2409-2417.
- Liu Z H, Tang J H, Wei X Y, Wang C L, Tian G W, Hu Y M, Chen W C. QTL mapping of ear traits under low and high nitrogen conditions in maize. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(11): 2409-2417. (in Chinese)
- [13] 郑祖平, 何川, 李钟, 黄玉碧. 两种供氮水平下玉米穗长 QTL 定位分析. *玉米科学*, 2005, 13(4): 102-104, 108.
- Zheng Z P, He C, Li Z, Huang Y B. Detecting QTL for maize ear length under two nitrogen levels. *Journal of Maize Sciences*, 2005, 13(4): 102-104, 108. (in Chinese)
- [14] 郑祖平, 黄玉碧, 田孟良, 谭振波. 不同供氮水平下玉米株型相关性状的 QTL 定位和上位性效应分析. *玉米科学*, 2007, 15(2): 14-18.
- Zheng Z P, Huang Y B, Tian M L, Tan Z B. Mapping QTL and Epistasis is for plant type traits in maize under two nitrogen levels. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(2): 14-18. (in Chinese)
- [15] Lian X M, Xing Y Z, Yan H, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. QTL for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 112: 85-96.
- [16] An D G, Su J Y, Liu Q Y, Zhu Y G, Tong Y P, Li M J, Jing R L, Lin B, Li Z S. Mapping QTL for nitrogen uptake in relation to the early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*, 2006, 284: 73-84.
- [17] Ma X Q, Tang J H, Teng W T, Yan J B, Meng Y J, Li J S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. *Molecular Breeding*, 2007, 20: 41-51.
- [18] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 1994, 138: 963-971.
- [19] Sattelmacher B, Klotz F, Marschner H. Influence of the nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in

- nitrogen acquisition. *Plant Soil*, 1990, 123: 131-137.
- [20] Stitt M, Feil R. Lateral root frequency decreases when nitrate accumulates in tobacco transformants with low nitrate reductase activity: consequences for the regulation of biomass partitioning between shoots and root. *Plant Soil*, 1999, 215: 143-153.
- [21] Tuberosa R, Sanguineti M C, Landi P, Giuliani M M, Salvi S, Conti S. Identification of QTL for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTL for grain yield in the field at two water regimes. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48: 697-712.
- [22] Chun L, Mi G H, Li J S, Chen F J, Zhang F S. Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. *Plant Soil*, 2005, 276: 369-382.
- [23] Mackay A D, Barber S A. Effect of nitrogen on root growth of two corn genotypes in the field. *Agronomy Journal*, 1986, 78: 699-703.
- [24] Tian Q Y, Chen F J, Zhang F S, Mi G H. Genotypic difference in nitrogen acquisition ability in maize plants is related to the coordination of leaf and root growth. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, 29: 317-330.
- [25] Wang Y, Mi G H, Chen F J, Zhang J H, Zhang F S. Response of root morphology of nitrate supply and its contribution to nitrogen accumulation in maize. *Journal of Plant Nutrition*, 2004, 27: 2189-2202.
- [26] Wiesler F, Horst W J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions. *Plant Soil*, 1994, 163: 267-277.
- [27] 李燕婷, 米国华, 陈范骏, 劳秀荣, 张福锁. 玉米地上部/根间氮素的循环及其基因型差异. *植物生理学报*, 2001, 27(3): 226-230.
- Li Y T, Mi G H, Chen F J, Lao X R, Zhang F S. Genotypic difference of nitrogen recycling between root and shoot of maize seedlings. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27(3): 226-230. (in Chinese)
- [28] Pan W L, Jackson E A, Moll R H. Nitrate uptake and partitioning by corn (*Zea mays* L.) root systems and associated morphological differences among genotypes and stages of root development. *Journal of Experimental Botany*, 1985, 36: 1341-1351.
- [29] Feil B, Thiraporn R, Geisler G, Stamp P. Root traits of maize seedlings indicators of nitrogen efficiency. *Plant Soil*, 1999, 123: 155-159.

(责任编辑 于 竞, 郭银巧)