

# 水稻苗期氮素吸收利用效率的遗传分析

李育红 王州飞 管荣展 王建飞 张红生\*

(南京农业大学 作物遗传与特异种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095; \* 通讯作者, E-mail:hszhang@njau.edu.cn)

## Genetic Analyses on Nitrogen Absorbing Ability and Nitrogen Utilizing Efficiency of Rice at the Seedling Stage

LI Yu hong, WANG Zhou fei, GUAN Rong zhan, WANG Jian fei, ZHANG Hong sheng\*

(State Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

\* Corresponding author, E-mail:hszhang@njau.edu.cn)

**Abstract :** A RILs population consisting of 220 lines (F<sub>8</sub>) derived from the cross between rice variety Jiucailing (japonica) and IR26 (indica) was evaluated to analyze inheritance of nitrogen absorbing (NA) ability and physiological use efficiency (NUE) at the seedling stage by using the major gene plus polygene mixed inheritance model. The NO<sub>3</sub><sup>-</sup> absorbency, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> absorbency and NUE of rice seedlings were genetically controlled by genetic mode of two major genes plus polygenes. The heritability values of major genes for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> absorbency, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> absorbency and NUE were 63.20%, 55.67% and 19.47%, respectively, and the values of polygene for the three traits were 20.64%, 0.03% and 67.46%. There were additive and epistasis effects for the NO<sub>3</sub><sup>-</sup> absorbency, epistasis effect for the NH<sub>4</sub><sup>+</sup> absorbency and cumulative effect for the NUE respectively between each two major genes. The strategy to breed new rice variety with high absorbing ability and use efficiency of nitrogen was discussed.

**Key words :** rice; recombinant inbred line; nitrogen; absorbing ability; use efficiency; inheritance

**摘 要 :** 利用主基因-多基因混合遗传模型,对由韭菜青×IR26 杂交和自交构建的一个由 220 个家系组成的重组自交系群体 (F<sub>8</sub>) 的苗期吸氮能力和氮素生理利用率进行了遗传分析。水稻苗期硝态氮吸收能力、铵态氮吸收能力和氮素生理利用率均由两对主基因+多基因模式控制。硝态氮吸收能力的主基因遗传率为 63.20%,多基因遗传率为 20.64%,两对主基因之间有加性和上位性效应;铵态氮吸收能力的主基因遗传率为 55.67%,多基因遗传率为 0.03%,两对主基因之间具有显性上位性效应;氮素生理利用率的主基因遗传率仅为 19.47%,多基因遗传率达 67.46%,两对基因之间具有重叠效应。对水稻氮高效利用品种的选育策略进行了讨论。

**关键词 :** 水稻;重组自交系;氮素;吸收效率;利用效率;遗传

中图分类号:Q943;Q945;S332;S511.03 文献标识码:A 文章编号:1001-7216(2006)04-0379-05

水稻是我国最重要的粮食作物,长期以来,培育耐肥水稻品种及向稻田增施化学氮肥一直是提高和稳定水稻产量的重要措施。然而,水稻的氮素利用率却很低。据估计,亚洲水稻田的氮肥利用率一般只有 30%左右,由此产生一系列的环境和生态问题,也影响稻米品质的提高<sup>[1-2]</sup>。如何发掘优异种质资源,通过遗传和生物技术手段提高水稻品种对氮素的吸收利用能力,稳定和提高水稻单位面积的产量,是作物遗传育种学家、植物营养学家共同努力的目标<sup>[3]</sup>。

同小麦、玉米等其他禾谷类作物不同,水稻主要生长在淹水条件下,稻田土壤的硝化作用被强烈抑制,土壤溶液中 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的浓度大大提高, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 成为土壤无机氮的主要存在形态,水稻的 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 营养受到人们普遍的重视<sup>[4-6]</sup>。有报道认为水稻的根系也能吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>,在叶部可以还原 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>,有些水稻品种在一定条件下供应 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 甚至比供 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>

生长得好<sup>[7-9]</sup>。Dejaegere 等<sup>[10]</sup>认为, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 是通过与 H<sup>+</sup> 交换而吸收的;Mengel 等<sup>[11]</sup>则认为, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 在进入质膜前先脱质子化,使 H<sup>+</sup> 留在膜外溶液中, NH<sub>3</sub> 扩散到膜内,进入细胞。而 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 是逆电化学势进入细胞的,这一过程是通过转运蛋白(载体)的作用并消耗能量(ATP)实现的<sup>[12]</sup>。由于植物对 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 和 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的吸收机制不同,控制其吸收的遗传机制也必然不同。因此,研究水稻对不同形态氮素吸收和利用的遗传规律,对培育氮素高效吸收利用的水稻品种具有重要作用。

作物氮素吸收、转运和利用过程中的关键酶和调节因子等生理生化方面已有较多的研究,而对氮素吸收利用能力等复杂性状的遗传机制研究不

收稿日期:2005-04-13;修改稿收到日期:2006-02-13。  
基金项目:国家自然科学基金重大项目(30291900);长江学者创新团队发展计划资助项目。  
第一作者简介:李育红(1977-),男,硕士研究生。

多<sup>[13]</sup>。一般认为不同基因型水稻对氮素吸收利用存在明显差异,其遗传机制和效应随品种和研究方法的不同而有变化<sup>[14-17]</sup>。本研究利用韭菜青 × IR26 粳、粳交衍生的一个重组自交系群体 (F<sub>8</sub>) 和主基因-多基因混合遗传模型的分析方法<sup>[18-22]</sup>,对水稻苗期硝态氮和铵态氮的吸收能力、氮素生理利用率等遗传机制和效应进行探讨。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

太湖流域粳稻地方品种韭菜青 (P<sub>1</sub>) 和国际水稻研究所 (IRRI) 育成推广的半矮秆高产粳稻品种 IR26 (P<sub>2</sub>), 以及一个由 220 个 F<sub>8</sub> 家系组成的韭菜青 × IR26 的重组自交系群体 (RILs)。

### 1.2 幼苗培养

2004 年正季将水稻种子用 0.1% HgCl<sub>2</sub> 消毒 5 min, 自来水冲洗 3 次, 室温浸种 2 d, 30℃ 下催芽至露白后, 将种子播于石英砂上湿润育苗。待幼苗长至 2 叶 1 心时, RILs 群体每个家系各取 20 株大小相近的幼苗, 洗去根部砂粒后, 用海绵条包裹幼苗的根茎交界处, 栽插到厚度为 1.0 cm 的有孔塑料泡沫板上, 株行 (孔) 距为 5 cm × 6 cm。然后将泡沫板置于塑料箱 (规格 63 cm × 42 cm × 15 cm) 中, 营养液按国际水稻研究所配方配制<sup>[23]</sup>, 每天调节营养液 pH 至 5.6 左右, 3~4 d 更换一次营养液。

### 1.3 根系吸氮能力测定

待幼苗生长至 4~5 叶期, 转入去离子水中培养, 进行氮耗竭处理<sup>[24]</sup>, 48 h 后, 各取稻苗 6 株, 将幼苗根系在蒸馏水中清洗 2 次, 用吸水纸吸干, 分两组分别置于盛有 400 mL A 或 B 营养液 [A 处理以 KNO<sub>3</sub> 为氮源, B 处理以 (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 为氮源] 的 500 mL 黑光瓶中 (3 株/株系), 在人工气候室中 [28~30℃/22~24℃ (昼/夜); 12 h 光照, 强度 10 000 lx; 相对湿度 60%] 处理 24 h, 用流动分析仪 (Auto Analyzer 3) 测定处理前、后营养液质量及 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 浓度的变化。同时剪取各家系及亲本的根系, 用吸水纸吸干后, 烘至恒重 (105℃ 下杀青 30 min, 75℃ 下烘干), 测定根系干质量。用单位干质量稻根 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的净吸收量 (μg/g) 作为水稻幼苗 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 吸收能力的指标, 分别用 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Nup 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Nup 表示<sup>[25]</sup>。

### 1.4 氮素生理利用率测定

待幼苗生长至 5~6 叶期, 取稻苗 5 株, 经自来水清洗后混合, 105℃ 下杀青 30 min, 75℃ 下烘干至

恒重, 分别称量根系和茎叶干物质质量 (g/plant)。然后将根和茎叶干样经粉碎机磨细过 0.15 mm 筛, 用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮后在流动分析仪上测定茎、叶的氮含量。用稻苗吸收积累单位质量氮素形成的干物质质量 (g/g) 表示水稻幼苗的氮素生理利用率 (NUE)<sup>[25]</sup>。

### 1.5 数据分析

根据盖钧镒等主基因-多基因混合遗传模型分析方法进行遗传分析<sup>[18]</sup>。假定数量性状分别受 1 对主基因、2 对主基因、3 对主基因、多基因、1 对主基因 + 多基因、2 对主基因 + 多基因和 3 对主基因 + 多基因控制, 分别建立 A、B、C、D、E、F、G 七类遗传模型。根据极大似然函数 (maximum likelihood value, MLV) 较大、最大熵信息准则 (Akaike's information criterion, AIC) 最小、适合性检验和亲本杂种后代的表现选择最优遗传模型, 再采用最小二乘法估计一阶遗传参数, 由群体表型方差和成分分布方差估计二阶遗传参数<sup>[18-22]</sup>。

成分分布方差由主基因 + 多基因模型算出, 误差方差由 2 个亲本的各 10 个观察值和 F<sub>1</sub> 的 10 个观察值计算出来, 群体的表型方差直接计算。多基因遗传方差等于成分分布方差减去误差方差; 主基因遗传方差等于群体表型方差减去成分分布方差; 进而可以计算主基因和多基因遗传率。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本及 RILs 家系间氮素吸收利用能力的差异

两个亲本及 RIL 群体家系间, 苗期硝态氮和铵态氮吸收能力以及氮素的生理利用率存在明显差异, 韭菜青 (P<sub>1</sub>) 明显高于 IR26 (P<sub>2</sub>) (表 1)。F<sub>1</sub> 的氮素吸收能力具有超亲优势, RILs 群体家系 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Nup 平均值在 0.02~0.95 μg/g, F 测验显著, 分布呈偏态, 偏向于 P<sub>1</sub>; 不同家系 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Nup 和 NUE 的平均值分别在 0.03~0.92 μg/g 和 35.4~186.6 g/g, F 测验显著, 也呈偏态分布, 均偏向于 P<sub>2</sub> (图 1)。因此, 这 3 个性状在遗传上可能存在主基因遗传分离。

### 2.2 遗传分析

RILs 群体纯合家系平均数间均差异显著, 说明有必要进行性状的遗传分析。计算 3 个性状的遗传率 (表 2), 发现铵态氮吸收能力、硝态氮吸收能力、氮素生理利用率呈现的遗传率分别为 55.70%、83.84% 和 86.90%。硝态氮吸收能力和氮素生理

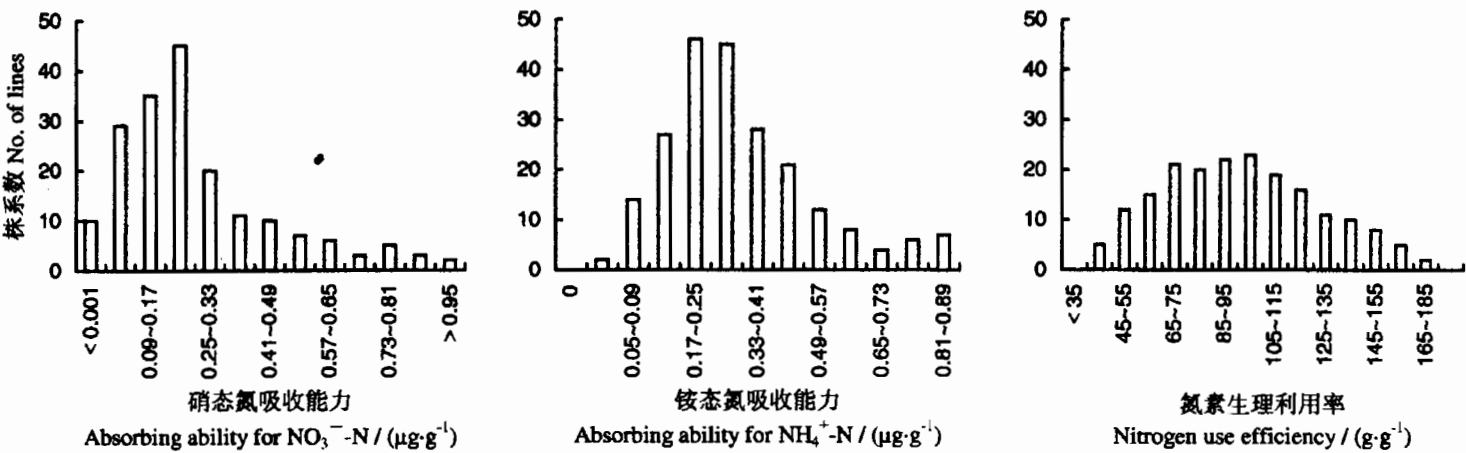


图1 韭菜青/IR26 衍生的 RILs 群体氮素吸收利用相关性状的次数分布  
Fig. 1. Distribution of RILs population (Jiucaiqing/IR26) for nitrogen absorbing ability and use efficiency.

利用率的遗传率高,说明两个性状是反映水稻氮素吸收利用较好的鉴别指标。

根据盖钧镒等主基因-多基因混合遗传分离分析模型<sup>[18,22]</sup>,对 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub> 和 RILs 群体的氮素吸收利用相关性状进行遗传分析。根据 AIC 值最小准则,选择几个 AIC 值相对较小的模型;并对所选择的模型残差的分布做适合性测验,选择 3 个性状的最佳遗传模式(表 3)进行分析。结果表明,硝态氮吸收能力、铵态氮吸收能力和氮素生理利用率的遗传均受两对连锁主基因控制(E-2 模型),同时存在多基因影响,符合两对主基因+多基因模式。其中硝态氮吸收能力的最佳遗传模式是两对连锁主基因+多基因模式(E-2-1),主基因遗传率为 63.20%,多基因遗传率为 20.64%,两对主基因之间存在较强的

加性效应和上位性效应;铵态氮吸收能力的最佳遗传模式是两对连锁主基因+多基因模式(E-2-4),主基因遗传率为 55.67%,多基因遗传率为 0.03%,两对主基因之间存在较强的加性效应;而氮素生理利用率的最佳遗传模式是两对连锁主基因+多基因模式(E-2-6),主基因遗传率为 19.47%,多基因遗传率为 67.46%,两对主基因之间存在较强的上位性效应和累加效应(表 3)。可见硝态氮吸收能力和铵态氮吸收能力主要由主基因控制;氮素生理利用率的性状多基因遗传率大,主基因遗传率低,说明该性状的遗传控制体系不同于硝态氮吸收能力和铵态氮吸收能力这两个性状,影响氮素生理利用率这一性状的遗传基因较多。

表 1 亲本及 RILs 群体家系间氮素吸收能力和生理利用率的方差分析  
Table 1. ANOVA of nitrogen absorbing ability and use efficiency among RILs population from Jiucaiqing/IR26.

性状 Trait	亲本 Parent			RILs			
	韭菜青(P <sub>1</sub> ) Jiucaiqing	IR26(P <sub>2</sub> )	F <sub>1</sub>	家系数 No. of lines	平均 Mean	误差方差 Variance	F
硝态氮吸收能力 Absorbing ability for NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/(μg·g <sup>-1</sup> )	0.34±0.11	0.07±0.08	0.42±0.12	186	0.32	0.01	7.55**
铵态氮吸收能力 Absorbing ability for NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/(μg·g <sup>-1</sup> )	0.49±0.25	0.13±0.06	0.57±0.32	220	0.37	0.03	6.75**
氮素生理利用率 Nitrogen use efficiency/(g·g <sup>-1</sup> )	141.70±5.01	77.40±11.00	119.10±19.37	189	102.50	1339.53	6.77**

\*\* 表示 0.01 显著水平。  
\*\* indicates significance at 0.01 level.

表 2 RILs 群体氮素吸收利用相关性状的遗传参数估计  
Table 2. Estimates of genetic parameters among the RILs for nitrogen absorbing ability and use efficiency.

性状 Trait	平均数 Population mean	遗传方差 Genetic variance	遗传率 Heritability /%
硝态氮吸收能力 Absorbing ability for NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N	0.32	0.05	83.84
铵态氮吸收能力 Absorbing ability for NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	0.37	0.02	55.70
氮素生理利用率 Nitrogen use efficiency	102.50	1298.32	86.90



表 3 氮素吸收利用相关性状的遗传效应和遗传率

Table 3 . Estimates of genetic effects and heritability values for the traits of nitrogen absorbing ability and use efficiency .

模型和遗传参数 Model and genetic parameter	硝态氮吸收能力 Absorbing ability for NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> - N	铵态氮吸收能力 Absorbing ability for NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> - N	氮素生理利用率 Nitrogen use efficiency
最佳模型 Model	E 2 1	E 2 4	E 2 6
主基因遗传方差 Genetic variance of major gene ( $\sigma_g^2$ )	0 .048	0 .017	260 80
主基因遗传率 Major gene heritability ( $h_{mg}^2$ ) / %	63 20	55 .67	19 47
多基因遗传方差 Polygene genetic variance ( $\sigma_{pg}^2$ )	0 .006	0 .00001	1037 61
多基因遗传率 Polygene heritability ( $h_{pg}^2$ ) / %	20 .64	0 .03	67 46
主基因加性效应 Additive effects ( $d_a$ , $d_b$ )	0 .165	0 .125	-
	0 .165	- 0 .111	-
主基因上位性效应 Major gene epistasis effect ( i )	0 .136	-	- 0 489
主基因累加效应 Major gene cumulative effect ( i )	-	-	0 003*

3 讨论

植物的氮效率包括根系吸收氮素的能力(即吸收效率)和植物体内对氮的同化利用能力(即代谢效率)<sup>[26]</sup>。作物育种上可以通过提高根系对氮的吸收能力来提高对氮的吸收效率,也可以通过提高作物氮素的同化利用能力来提高对氮的代谢效率<sup>[26]</sup>。Bertrand 等<sup>[26]</sup>的研究认为玉米在高氮条件下,氮效率主要表现为吸收能力的差异,而在低氮条件下,氮效率主要表现为利用率的变化。本研究发现,正常供氮条件下,水稻两个亲本和 RILs 群体各个家系间苗期氮素的吸收能力和生理利用率都有较大的差异,遗传效应显著。

一般认为,作物苗期的生长状况对作物的一生及较高经济产量的获得有重要作用。因此,对作物苗期氮素吸收利用的研究一直受到广泛关注<sup>[27]</sup>。以往研究表明,作物氮素的吸收利用主要由主基因控制,受微效基因影响,由于氮素的吸收利用受外界环境(光、温等)和土壤等因素的影响较大,所以其表型可能为一个数量性状<sup>[28]</sup>。对番茄氮素吸收利用率的遗传分析表明,番茄对氮素的吸收利用率的遗传差异主要表现为显性、上位性以及加性效应的多基因互作<sup>[28]</sup>。方萍等<sup>[25]</sup>利用水稻粳交 F<sub>2</sub> (Pala wan/IR42) 分离群体构建了 RFLP 分子标记连锁图,在水稻第 2 和第 5 染色体上分别检测到控制水稻根系 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> - N 吸收能力的 QTL 各 1 个,前者表现为显著的加性及部分显性效应,后者有显著的加性和显性效应;在第 5 和第 6 染色体上测得控制水稻幼苗根系 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> - N 的吸收能力的 QTL 各 1 个,两者的基因效应主要表现为显性效应;在第 12 染色体上检出控制稻苗氮素生理利用率的 QTL 1 个,具有显著的加性和显性效应。本试验以 1 个粳交产

生的重组自交系群体为材料,发现水稻硝态氮吸收能力、铵态氮吸收能力、氮素生理利用率的遗传都为两对主基因 + 多基因模型。其中控制硝态氮吸收的两对主基因之间有加性和显性上位性效应;控制铵态氮吸收的两对主基因之间具有显性上位性效应;控制水稻氮素生理利用率的两对主基因之间具有重叠效应。Gallais 等<sup>[13]</sup>和 Hirel 等<sup>[26]</sup>利用 RFLP 标记研究了玉米一些与氮素吸收利用相关的形态和生理性状,将 GS(glutanube synthetase)基因定位于玉米第 5 染色体上,该基因可以部分解释玉米氮素利用率的变化。我们正利用 SSR 标记对氮高效和低效品种的 RILs 永久性群体进行分子标记连锁图的构建,拟对水稻氮素吸收利用的相关性状进行 QTL 位点的检测,并与经典数量遗传学得到的结果进行比较,以期阐明氮素吸收利用的遗传基础。

通过研究水稻苗期氮素吸收利用的遗传机理,可以为氮素高效吸收利用水稻品种的培育提供依据。研究发现,水稻硝态氮吸收能力的主基因遗传率为 63 20%,铵态氮吸收能力的主基因遗传率为 55 .67%,表明选育氮素吸收能力强的水稻品种时,在早代进行选择较为合适;氮素生理利用率的主基因遗传率仅为 19 .47%,而多基因遗传率为 67. 46%,所以选育水稻氮素生理利用率高水稻品种应在较晚世代进行选择。硝态氮吸收能力改良应侧重于基因间的互作效应,铵态氮吸收能力的改良宜着重于有利基因的积累,而氮素生理利用率的改良可能应侧重于基因型的综合性状。

谢辞:本试验设计和样品全氮含量的测定过程中,得到张亚丽博士、范晓荣博士和赵建宁、丁凌云、腾新霞等同学的许多帮助,一并致谢。

## 参考文献：

- [1] Ilek P L G , Byrnes B H . The efficiency and loss of fertilizer N in lowland rice . *Fert Res* , 2000 , 9(1/2) : 131-147 .
- [2] Cassman K G , Peng S , Olk D C , et al . Opportunities for increased nitrogen use efficiency from improved management in irrigated rice systems . *Field Crops Res* , 1998 , 56 : 7-39 .
- [3] 彭少兵 , 黄见良 , 钟旭华 , 杨建昌 . 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略 . 中国农业科学 , 2002 , 35(9) : 1095-1103 .
- [4] Arth I , Frenzel P , Conrad R . Denitrification coupled to nitrification in the rhizosphere of rice . *Soil Biol Bioch* , 1998 , 30 : 509-515 .
- [5] Kronzucker H J , Kirk G J D , Siddiqi M Y , et al . Effects of hypoxia on  $^{13}\text{NH}_4^+$  flux in rice roots : kinetics and compartmental analysis . *Plant Physiol* , 1998 , 116 : 581-587 .
- [6] Wang M Y , Siddiqi M Y , Ruth T J . Ammonium uptake by rice roots : kinetics of  $^{13}\text{NH}_4^+$  influx across the plasmalemma . *Plant Physiol* , 1993 , 103 : 1259-1267 .
- [7] Raman D R , Spanswick R M , Walker L P . The kinetics of nitrate uptake from flowing nutrient solutions by rice : influence of pretreatment and light . *Biores Tech* , 1995 , 53 : 125-132 .
- [8] Ta T C , Ohira K . Effect of various environmental and medium conditions on the response of indica and japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen . *Soil Sci Plant Nutri* , 1981 , 27 : 347-355 .
- [9] Ta T C , Tsutsumi M , Kurihara K . Comparative study on the response of indica and japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen . *Soil Sci Plant Nutr* , 1981 , 27 : 83-92 .
- [10] Dejaegere R , Neirinckx L . Proton extrusion and ion uptake : some characteristics of the phenomenon in barley seedlings . *Z Pflanzenphysiol* , 1978 , 89 : 129-140 .
- [11] Mengel K , Steffens D . Relationship between the cation / anion uptake and the release of protons by roots of red clover . *Z Pflanzenernahr Bodenk* , 1982 , 145 : 229-236 .
- [12] Harrison J , Brugiére N , Phillips B , et al . Manipulation the pathway of ammonia assimilation through genetic manipulation and breeding : consequences on plant physiology and development . *Plant Soil* , 2000 , 221 : 81-93 .
- [13] Gallais A , Hirel B . An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize . *J Exp Bot* , 2004 , 55 : 295-306 .
- [14] Inthapanya P , Sipaseuth H , Sihavong P , et al . Genotype differences in nutrient uptake and utilization for grain yield production of rainfed lowland rice under fertilized and non fertilized conditions . *Field Crops Res* , 2000 , 65 : 7-68 .
- [15] Singh U , Ladhab J K , Castilloa E G , et al . Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium and long duration rice . *Field Crops Res* , 1998 , 58 : 35-53 .
- [16] Tirpé Padre A , Ladha J K , Singh U , et al . Grain yield performance of rice genotypes at suboptimal levels of soil N as affected by N uptake and utilization efficiency . *Field Crops Res* , 1996 , 46 : 127-143 .
- [17] Koutroubasa S D , Ntanosb D A . Genotypic differences for grain yield and nitrogen utilization in indica and japonica rice under mediterranean conditions . *Field Crops Res* , 2003 , 83 : 251-260 .
- [18] 盖钧镒 , 章元明 , 王建康 . 植物数量性状遗传体系 . 北京 : 科学出版社 , 2003 .
- [19] Gai J Y , Wang J K . Identification and estimation of a QTL model and its effects . *Theor Appl Genet* , 1998 , 97 : 1162-1168 .
- [20] 章元明 , 盖钧镒 , 王永军 . 利用  $P_1$ 、 $P_2$  和 DH 或 RIL 群体联合分离分析的拓展 . 遗传 , 2001 , 23(5) : 467-470 .
- [21] 盖钧镒 , 王建康 . 利用回交世代或  $F_2 \times 3$  家系世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型 . 作物学报 , 1998 , 24(4) : 402-409 .
- [22] 王建康 , 盖钧镒 . 利用杂种  $F_2$  世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应 . 遗传学报 , 1997 , 24(5) : 432-440 .
- [23] Yoshida S , Forno D A , Cock J H , et al . A Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice . 2nd ed . Manila : The International Rice Research Institute , 1976 .
- [24] 田霄鸿 , 李生秀 , 王清君 . 几种作物  $\text{NO}_3^-$  吸收动力学参数测定方法初探 . 土壤通报 , 2001 , 32(1) : 16-18 .
- [25] 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 . 植物营养与肥料学报 , 2001 , 7(2) : 159-165 .
- [26] Hirel B , Bertin P , Quilene I , et al . Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize . *Plant Physiol* , 2001 , 125(3) : 1258-1270 .
- [27] 宗学风 , 孙年喜 , 王三根 . 玉米苗对氮素吸收和利用效率的研究 . 西南农业大学学报 : 自然科学版 , 2004 , 26(2) : 206-209 .
- [28] 张福锁 . 植物营养生态生理学和遗传学 . 北京 : 中国科学技术出版社 , 1993 .