

不同氮水平下玉米子粒品质性状的 QTL 定位

兰天茹, 崔婷婷, 何坤辉, 常立国, 刘建超

(西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 以优良玉米自交系许 178×K12 杂交衍生的包含 150 个家系的重组自交系群体为试验材料, 在正常施氮和不施氮两种条件下, 对玉米子粒品质性状(蛋白质、淀粉和油分)进行表型鉴定, 利用最佳线性无偏预测法结合 2 年的表型数据, 估计各家系各性状在不同氮水平下的育种值。利用 QTL IciMapping V4.0 软件的完备区间作图法(ICIM)对 3 个性状进行 QTL 检测, 在两种氮水平下共检测到 14 个品质性状相关 QTL 位点, 其中, 正常施氮条件下检测到 8 个 QTL, 不施氮条件下检测到 6 个 QTL。2 个 QTL 可以同时两种氮水平下被检测到, 其受环境因素影响较小, 可以在玉米子粒品质分子育种上应用。在不施氮条件下共发现 4 个特异表达的 QTL, 其可能应用于低氮条件下玉米品质改良研究。

关键词: 玉米; 子粒品质性状; 低氮胁迫; QTL

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

QTL Mapping of Kernel Quality Traits under Different Nitrogen Treatments in Maize

LAN Tian-ru, CUI Ting-ting, HE Kun-hui, CHANG Li-guo, LIU Jian-chao

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract: One hundred and fifty recombinant inbred lines(RILs) as the experimental materials derived from a cross between maize inbred line Xu178×K12 were used to identify maize kernel quality traits(protein, starch and oil) under the high nitrogen(HN) and low nitrogen(LN) treatment in Yangling over two years(2014 and 2015). Using the best linear unbiased prediction(BLUP) combining with the phenotype data in two years estimated breeding value of each trait under different nitrogen levels. QTL mapping for 3 traits were detected by inclusive composite interval mapping(ICIM) in QTL IciMapping V4.0 software. Totally, fourteen QTL associated with 3 kernel quality traits at the two nitrogen levels were detected, including 8 QTL under HN and 6 QTL under LN treatment. The presently study found 2 consistency QTL across two nitrogen treatments might be stable QTL controlling kernel quality trait, which were less influenced by environments and might be used in molecular breeding for kernel quality traits in maize. The results showed that four specific QTL expressions under LN treatment were possibly applied in improving quality traits in maize in low nitrogen stress.

Key words: Maize; Kernel quality trait; Low nitrogen stress; QTL

收稿日期: 2016-12-11

基金项目: 国家自然科学基金(31301830)、西北农林科技大学基本科研业务费专项资金(QN2012001)、陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2014JQ3108)

作者简介: 兰天茹(1994-), 女, 黑龙江大庆人, 硕士, 研究方向为玉米分子遗传育种。Tel: 18392398022

E-mail: ltr19940202@qq.com

刘建超为本文通讯作者。

E-mail: ljcnwsuaf@nwsuaf.edu.cn

玉米是重要的谷类粮食作物。我国玉米生产发展将进入一个新的阶段, 即提高单产、改善品质的阶段^[1]。改善玉米的营养品质有利于提高玉米的食用、饲用和加工利用价值。遗传改良是改善玉米子粒品质的有效途径之一。氮素是玉米子粒营养品质形成的重要影响因素之一, 在不同的施氮量处理下玉米子粒品质性状遗传变异明显^[2]。在一定施氮量范围内, 增加施氮量可以提高子粒蛋白质含量, 改善子粒品质^[3]。施氮能增加高油和高淀粉玉米子粒的蛋白质、醇溶蛋白和清蛋白含量, 增加淀粉总量和支

链淀粉含量,降低直链淀粉含量,同时增加油分、亚油酸和油酸含量^[4]。

玉米子粒品质性状是典型的数量性状,国内外学者已经开展了很多关于玉米子粒品质性状的QTL定位相关的研究工作。孙海艳等^[5]以玉米杂交种黄C×178的F₂代作为作图群体,构建SSR标记遗传连锁图,共检测到16个品质性状QTL。Dong等^[6]利用258个家系的RILs群体在3个不同环境下共检测到28个玉米子粒品质相关QTL位点,位于bin3.04、bin3.04、bin4.01和bin5.03-5.04的4个QTL是一致性QTL位点。Zhang等^[7]以498个家系的RILs群体在6种环境下分别检测到25、13、31、15个蛋白质、淀粉、油分和赖氨酸QTL位点。关于不同施氮条件下的玉米子粒品质性状QTL定位研究较少。刘宗华等^[8]以玉米杂交种农大108的F_{2:4}、F_{2:5}家系为材料,构建了包含199个SSR标记的遗传图谱,在施氮和不施氮两种条件下,采用复合区间作图法共检测到24个与玉米子粒品质性状相关的QTL,其中,施氮条件下13个,不施氮条件下11个。由于玉米子粒品质性状是一个多基因控制的数量性状,控制其性状的基因网络复杂,受氮素影响较大。因此在不同氮水平下进行大量的品质性状定位工作十分必要。

本研究以优良玉米自交系许178×K12杂交衍生的RILs群体为试验材料,在不同施氮水平下,通过两年的田间试验,挖掘控制玉米子粒品质性状(蛋白质、淀粉和油分含量)相关主效QTL和低氮胁迫下特异性表达的QTL位点,为玉米子粒品质遗传改良和分子育种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及试验设计

本研究以两个在氮效率上存在显著差异的优良玉米自交系许178×K12杂交,后代经过连续多代自交建成包含150个家系的F₇代重组自交系(RILs)群体,于2014、2015年4~9月,在陕西省杨凌区西北农林科技大学玉米试验基地进行春播试验。试验设HN(纯氮180 kg/hm²)和LN(不施氮)两个处理,每个处理3次重复,单行区,行长4 m,每行16株玉米,行距60 cm,种植密度为66 667株/hm²。HN区播种前施尿素191 kg/hm²、过磷酸钙750 kg/hm²、氯化钾135 kg/hm²,大喇叭口期追施尿素200 kg/hm²;LN区除不施氮肥外,其他肥料与HN处理相同。

1.2 子粒品质测定及统计分析

田间试验收获的果穗自然风干脱粒,以小区为单位随机取300粒左右无病虫的干净子粒,利用

Perten(瑞典)公司生产的DA7200型近红外谷物分析仪测定F₇代RILs群体及两个亲本的子粒蛋白质含量、淀粉含量和油分含量,为消除样品粒度大小、均匀性不一致等因素的影响,以每个样品重复测定3次的平均值代表该重复的表型值,3个重复的表型平均值代表该年份的表型值,使用Henderson^[9]提出的基于混合线性模型(Mixed liner model, MLM)的最佳线性无偏预测法(Best Linear Unbiased Prediction, BLUP)结合2年表型值数据估计每个家系各性状的育种值。

利用统计软件SPSS19.0计算F₇代RILs群体以及亲本的3个子粒品质性状的均值、偏度和峰度,并进行方差分析和相关性分析,广义遗传力的计算采用下面的公式:

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2 / n + \sigma_E^2 / nr} \times 100\%$$

其中, σ_G^2 表示基因型方差; σ_{GE}^2 表示基因型与环境互作的方差; σ_E^2 为误差项; r 为重复数,本试验中为3; n 为环境数,本试验中为2。

1.3 QTL定位

在何坤辉等^[10]构建的分子遗传连锁图谱基础上,采用QTL IciMapping V4.0软件的完备区间作图法(ICIM)对3个品质性状不同氮水平下的育种值进行QTL分析。PIN设为0.01,每1 cM步长(Walking Speed)对目的性状进行全基因组扫描,采用模拟运算(Permutation)1 000次的方法确定LOD阈值,当某个位置检测到的LOD值大于LOD阈值时,就认为该位置存在1个QTL。

2 结果与分析

2.1 子粒品质性状的表型分析

由表1可以看出,父本K12的蛋白质和淀粉含量显著高于母本许178,母本许178的油分含量显著高于父本K12。RILs群体以及双亲的蛋白质和油分含量在LN条件下出现显著下降,淀粉含量在LN条件下出现显著升高。RILs群体的3个品质性状均存在较大程度分离,其中,3个品质性状育种值均表现出一定程度的双向超亲分离。在两种氮水平下,RILs群体的3个品质性状均呈现出连续性变异,统计分析得到的偏度和峰度均小于1,符合QTL定位的要求。在正常供氮条件下,蛋白质、淀粉和油分的广义遗传力分别为54.7%、66.3%和74.4%;在不施氮条件下,蛋白质、淀粉和油分的广义遗传力分别为51.3%、61.2%和77%。

表2结果表明,3个品质性状蛋白质、油分和淀

粉在不同年份、氮处理和基因型间均表现出差异极显著($P<0.01$),表明施氮量显著影响了玉米子粒的品质性状。相关性分析表明(表3),在正常供氮和不施氮条件下,蛋白质与油分均呈现出极显著正相关,淀粉和蛋白质以及淀粉和油分均呈极显著负相关($P<0.01$)。

表 1 两种氮水平下亲本及重组自交系群体各性状育种值的表现
Table 1 Breeding value of the parents and RILs population under two nitrogen treatments

性 状 Trait	氮处理 Nitrogen treatment	亲本 Parents		RILs 群体 RILs population				
		许 178	K12	范 围 Range	平均值 Mean	标准差 SD.	偏 度 Skewness	峰 度 Kurtosis
蛋白质	LN	9.92	11.00	6.99 ~ 12.74	10.03	1.03	-0.32	-0.53
	HN	10.06	12.05	7.97 ~ 13.32	10.60	0.91	-0.08	-0.44
淀 粉	LN	70.02	72.5	67.51 ~ 76.29	71.79	1.95	-0.15	-0.37
	HN	69.32	70.17	65.72 ~ 75.44	70.70	2.02	-0.19	0.14
油 分	LN	3.88	3.30	2.56 ~ 5.05	4.08	0.38	-0.26	0.16
	HN	4.40	4.03	3.17 ~ 5.35	4.38	0.40	-0.06	0.31

表 2 玉米子粒品质性状的方差分析(F 值)
Table 2 Variance analysis of kernel quality traits in maize(F value)

性 状 Trait	年 份 Year	处 理 Treatment	家 系 Lines	年份×处理 Year×treatment	年份×家系 Year×lines	处理×家系 Treatment×lines	年份×处理×家系 Year×treatment×lines
蛋白质	10 427.71**	1 205.06**	258.88**	573.139**	44.018**	17.560**	19.778**
淀 粉	968.02**	59.40**	86.15**	43.020**	11.890**	6.600**	5.820**
油 分	333.12**	8.95**	23.54**	15.030**	5.000**	3.580**	3.421**

注:**表示在 $P<0.01$ 水平下极显著差异。下表同。
Note: ** indicated significant difference at $P<0.01$ level. The same below.

表 3 两种氮水平下玉米品质性状育种值的相关性分析
Table 3 Correlation analysis of kernel quality traits in maize under HN and LN

性 状 Trait	蛋白质 Protein	淀 粉 Starch	油 分 Oil
蛋白质	1	-0.520**	0.511**
淀 粉	-0.642**	1	-0.212**
油 分	0.364**	-0.196**	1

注:对角线上方为HN水平下相关系数;对角线下方为LN水平下的相关系数。
Note: Data above the diagonal is indicated the correlation coefficients in HN and data below the diagonal is LN.

2.2 子粒品质性状QTL定位

本研究共定位到14个加性QTL位点,分布在除第7、8染色体外的其余染色体上(表4、图1)。其中,正常施氮条件下检测到8个QTL,不施氮条件下检测到6个QTL。

2.2.1 蛋白质

共定位到6个QTL,HN和LN条件下各检测到3个QTL,分布于第1、4、6、10染色体上,贡献率在6.17%~18.26%。其中,位于第4染色体Bin4.07/4.08区域的qPRO4a可以在两种氮水平下同时被检测

到,且解释的表型贡献率均大于10%,可能是控制蛋白质含量的主效QTL。

2.2.2 淀粉

共定位到5个QTL,其中,HN条件下检测到4个QTL,LN条件下检测到1个QTL,分布于第2、3、5染色体上,贡献率为7.33%~9.35%。位于第3染色体Bin3.09/3.10区域的qSTA3a可同时在HN和LN水平下被检测到,其增效等位基因来自母本许178。

2.2.3 油分

共定位到3个QTL,其中,HN条件下检测到1个

QTL,分布在第9染色体上,贡献率为8.23%;LN条件下检测到2个QTL,分布于第1、6染色体上,贡献率为9.32%和9.08%。没有同时在两种氮水平下检测到控制油分含量的QTL。

表4 玉米品质性状育种值的QTL定位
Table 4 QTL mapping of kernel quality traits of maize

性状 Trait	QTL	Bin	标记区间 Marker interval	位置(cM) Position	LOD	加性效应 A	贡献率(%) R ²
正常施氮(HN)							
蛋白质	qPRO4a	4.07/4.08	umc1194-umc2384	148	5.61	0.42	12.10
	qPRO6a	6.05/6.06	bnlg1732-umc2162	132	3.43	0.29	8.39
	qPRO10a	10.03/10.04	umc2067-umc2163	53	3.26	-0.23	6.28
淀粉	qSTA2a	2.09	bnlg1520-bnlg1893	241	3.53	-0.62	7.33
	qSTA3a	3.09/3.10	umc1641-umc2048	189	3.69	0.64	7.94
	qSTA5a	5.05/5.06	umc1722-umc2216	150	4.06	0.75	9.35
	qSTA5b	5.07	phi048-bnlg1306	177	3.55	-0.67	8.41
油分	qOIL9a	9.07/9.08	umc1714-umc1137	162	4.19	-0.14	8.23
不施氮(LN)							
蛋白质	qPRO1a	1.00/1.01	umc1041-umc1071	0	3.14	0.26	6.17
	qPRO4a	4.07/4.08	umc1194-umc2384	151	6.64	0.61	18.26
	qPRO6b	6.00/6.01	umc2068-bnlg391	10	3.30	0.29	7.96
淀粉	qSTA3a	3.09/3.10	umc1641-umc2048	188	3.47	0.67	7.52
油分	qOIL1a	1.01/1.02	umc1071-bnlg1083	11	4.73	-0.15	9.32
	qOIL6a	6.00/6.01	umc2068-bnlg391	19	4.45	0.15	9.08

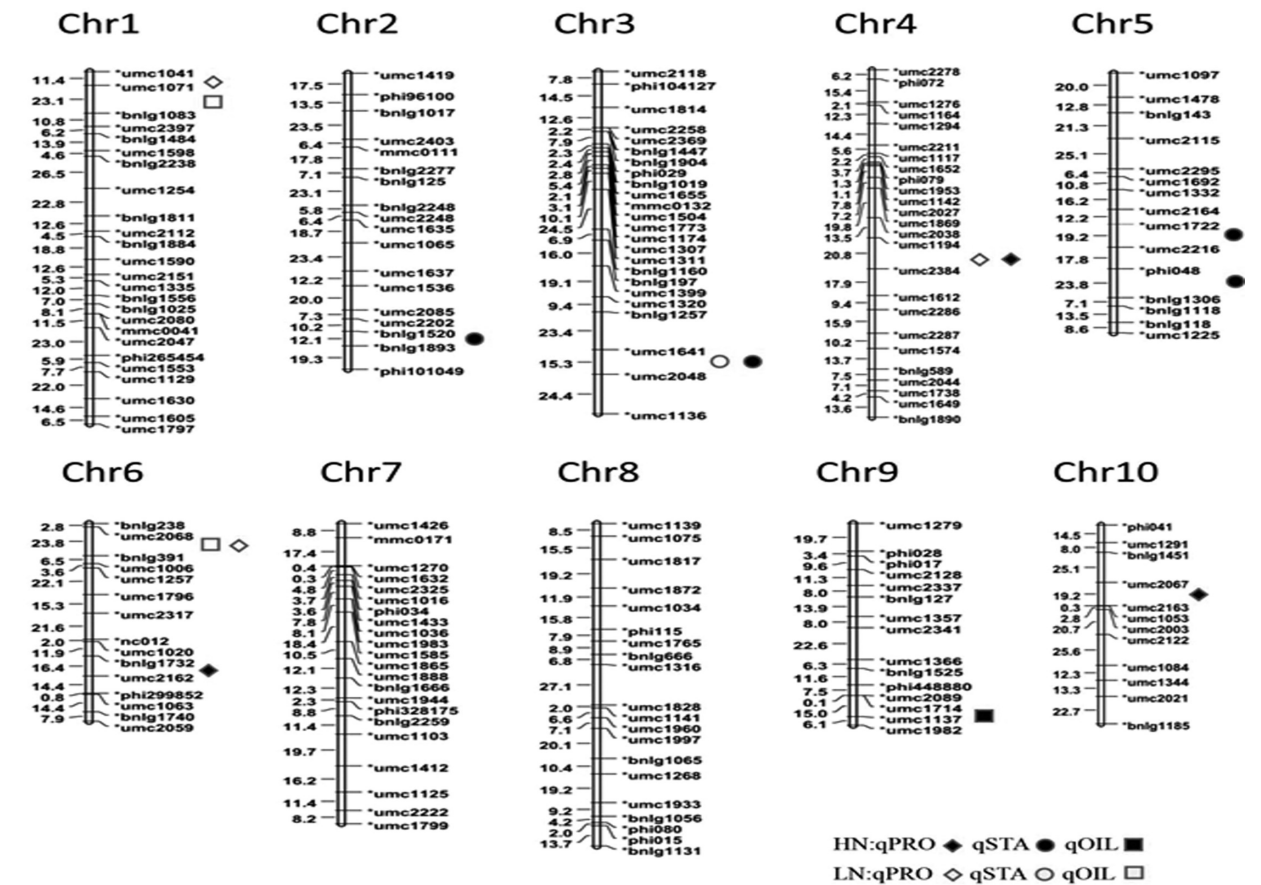


图1 控制蛋白质、淀粉和油分的QTL在染色体上的分布
Fig.1 Chromosome location of QTLs for protein, starch, oil content

3 结论与讨论

玉米子粒品质性状是一个复杂的数量性状,国内外许多研究者采用不同作图群体对玉米子粒品质性状进行QTL定位,检测到的QTL结果表现各有异同。本试验在两种氮水平下共检测到14个品质性状相关QTL位点,其中,正常施氮条件下定位到8个QTL,不施氮条件下定位到6个QTL。6个子粒蛋白质相关QTL中位于染色体Bin1.01的QTL-qPRO1a,与王延召^[11]定位的蛋白质相关QTL位于相同的染色体Bin区域内;位于染色体Bin4.08的QTL-qPRO4a,与Zhang等定位的蛋白质相关QTL位于相同的染色体Bin区域内;位于染色体Bin6.00/6.01的QTL-qPRO6b,与孙海艳等和王延召定位的蛋白质相关QTL染色体Bin区域相同;位于染色体Bin6.05/6.06的QTL-qPRO6a,与Guo等^[12]定位的蛋白质相关QTL位于相同的染色体Bin区域的标记区间;位于染色体Bin10.03/10.04的QTL-qPRO10a,与王延召、Dong等、Berke等^[13]的定位结果位于相同的染色体bin区域。3个子粒油分相关QTL中,位于染色体Bin1.02的QTL-qOIL1a,与Dong等研究中被稳定检测到的QTL所在染色体Bin相同,QTL-qOIL1a同时与Mangolin等^[14]位于同一Bin1.02的同一标记位点bnlg1083;位于染色体Bin6.00/6.01的QTL-qOIL6a,与孙海艳等、Zhang等检测到的QTL所在染色体Bin相同。另外,位于Bin9.07的1个QTL-qOIL9a与Berke等定位的油分QTL所在染色体Bin区域一致。对于子粒淀粉含量的QTL位点来说,位于染色体Bin2.09的QTL-qSTA2a,与Guo等定位的淀粉相关QTL位于相同的染色体Bin标记位点bnlg1520,并发现与Zhang等染色体Bin一致;位于染色体Bin5.06和Bin5.07的QTL-qSTA5a和QTL-qSTA5b,与Zhang等、Berke等、Wang^[15]等的定位结果一致,同时与王延召QTL位于相同标记位点bnlg1306,此QTL在多项研究中对比较发现,被认为可能稳定存在直接参与或间接调控淀粉代谢途径的基因。

前人研究表明,玉米子粒蛋白质、淀粉和油分含量的QTL常被定位在相同或相近的染色体区域,本研究也发现了类似现象^[16,17]。在本研究中,控制蛋白质含量的QTL-qPRO1a和控制油分含量的QTL-qOIL1a位于相近的染色体区域,由于QTL-qPRO1a的增效基因来自母本许178,而QTL-qOIL1a增效基因来自于父本K12,因此,推测其可能为多个QTL的紧密连锁。位于染色体Bin6.00/6.01区域同一标记区间(umc2068-bnlg391)同时检测到控制蛋白质的

QTL-qPRO6b和油分的QTL-qOIL6a,并且这两个QTL的增效基因都来自于母本许178,因此推测其可能是同一QTL的一因多效作用。

Tuberosa等^[18]提出,在不同环境下检测到相同性状的QTL标记区间相同,且增效等位基因来源相同,即认为是同一个QTL。Tong等^[19]的研究发现,在高氮和低氮两种水平下既有一致性QTL,也有特异表达的QTL。Gallais等^[20]、Lian等^[21]和刘建超^[22]等研究均表明,在高氮和低氮水平下检测到的QTL有很大差别,不同氮水平下的遗传机制不同。在本研究中,在两种氮水平下定位到2个一致性QTL位点,其中,包括1个控制子粒蛋白质含量的一致性QTL,位于染色体Bin4.07区域的QTL-qPRO4a,其贡献率分别为12.10%(HN)和18.26%(LN),增效等位基因来源于母本许178,该位点具有较高的表型贡献率,可能是控制玉米蛋白质含量的主效QTL。另外,检测到1个两种氮水平下共有的淀粉含量QTL-qSTA3a,其位于染色体Bin3.09/3.10区域,贡献率分别为7.94%(HN)和7.52%(LN),增效等位基因来源于母本许178。这两个一致性QTL的表达在一定程度上不受环境的影响,对于玉米子粒品质的建成具有重要的意义,有望在玉米品质分子育种上有所应用。

此外,还有4个QTL是在LN环境下特异表达的,分别包括两个控制蛋白质含量的qPRO1a、qPRO6b和油分含量的qOIL1a和qOIL6a,表明控制玉米子粒品质的基因与氮水平间存在互作效应,在不同氮水平下基因的表达具有特异性。这些在低氮胁迫下特异检测到的QTL位点对于耐低氮分子育种有一定的参考价值。

参考文献:

- [1] 石德权,郭庆法,汪黎明,等.我国玉米品质现状、问题及发展优质食用玉米对策[J].玉米科学,2001,9(2):3-7.
Shi D Q, Guo Q F, Wang L M, et al. The situation of maize quality and development priority of high quality food maize in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2001, 9(2): 3-7. (in Chinese)
- [2] Liu X J, Ju X T, Zhang F S, et al. Nitrogen dynamics and budgets in a winter wheat-maize cropping system in the North China Plain[J]. Field Crops Research, 2003, 83(2): 111-124.
- [3] 杨恩琼,黄建国,何腾兵,等.氮肥用量对普通玉米产量和营养品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(3):509-513.
Yang E Q, Huang J G, He T B, et al. Effect of nitrogen fertilization on yield and nutritional qualities of food maize[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2009, 15(3): 509-513. (in Chinese)
- [4] 黄绍文,孙桂芳,金继运,等.氮、磷和钾营养对优质玉米子粒产量和营养品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2004,10(3): 225-230.
Huang S W, Sun G F, Jin J Y, et al. Effect of nitrogen, phosphorus

- and potassium application on grain yield and qualities high-oil and high-starch corn[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(3): 225–230. (in Chinese)
- [5] 孙海艳,蔡一林,王久光,等. 玉米主要营养品质性状的QTL定位[J]. *农业生物技术学报*, 2011, 19(4): 616–623.
- Sun H Y, Cai Y L, Wang J G, et al. QTL mapping for nutritional quality traits in maize[J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2011, 19(4): 616–623. (in Chinese)
- [6] Dong Y B, Zhang Z W, Shi Q L, et al. QTL identification and meta-analysis for kernel composition traits across three generations in popcorn[J]. *Euphytica*, 2015, 204(3): 649–660.
- [7] Zhang H D, Jin T T, Huang Y Q, et al. Identification of quantitative trait loci underlying the protein, oil and starch contents of maize in multiple environments[J]. *Euphytica*, 2015, 205(1): 169–183.
- [8] 刘宗华,王艳朋,田国伟,等. 施氮和不施氮对玉米子粒品质性状的影响及QTL分析[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(4): 778–785.
- Liu Z H, Wang Y P, Tian G W, et al. Effect and QTL analysis of nutrient traits of maize kernel under N-input and N-input conditions [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(4): 778–785. (in Chinese)
- [9] Henderson C R. General flexibility of linear model techniques for sire evaluation[J]. *Journal of Science*, 1974, 57(8): 963–972.
- [10] 何坤辉,常立国,崔婷婷,等. 多环境下玉米株高和穗位高的QTL定位[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(8): 1443–1452.
- He K H, Chang L G, Cui T T, et al. Mapping QTL for plant height and ear height in maize under multi-environments[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(8): 1443–1452. (in Chinese)
- [11] 王延召. 玉米子粒品质性状QTL定位及其遗传相关研究[D]. 郑州:河南农业大学博士学位论文, 2007.
- [12] Guo Y Q, Yang X H, et al. Identification of unconditional and conditional QTL for oil, protein and starch content in maize[J]. *The Crop Journal*, 2013, 1(1): 34–42.
- [13] Berek T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize[J]. *Crop Science*, 1995, 35(6): 1542–1549.
- [14] Mangolin C A, C L De Souza Jr, A A F Garcia, et al. Mapping QTLs for kernel oil content in a tropical maize population[J]. *Euphytica*, 2004, 137(2): 251–259.
- [15] Wang Y Z, Li J Z, Li Y L, et al. QTL detection for grain oil and starch content and their associations in two connected $F_{2.3}$ populations in high-oil maize[J]. *Euphytica*, 2010, 174: 239–252.
- [16] Liu Y Y, Dong Y B, Niu S Z, et al. QTL identification of kernel composition traits with popcorn using both $F_{2.3}$ and BC_2F_2 populations developed from the same cross[J]. *Journal of Cereal Science*, 2008, 48(3): 625–631.
- [17] Wang Y Z, Wei M G, et al. QTL identification of grain protein concentration and its genetic correlation with starch concentration and grain weight using two populations in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Journal of Genetics*, 2009, 88(1): 61–67.
- [18] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C, et al. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize[J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 941–963.
- [19] 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.
- [20] Gallais A, Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 295–306.
- [21] Lian X M, Xing Y Z, Yan H, et al. QTLs for nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid[J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 112: 85–96.
- [22] 刘建超,李建生,米国华,等. 不同氮水平下玉米苗期生长性状及成熟期产量的QTL定位[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(10): 3413–3420.
- Liu J C, Li J S, Mi G H, et al. QTL mapping of seedling growth traits and grain yield under two nitrogen conditions in maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(10): 3413–3420. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)