白菜和白菜型油菜角果相关性状遗传分析

王玉刚1,修文超1,沈宝宇2,周泽峰3,古君伶3,聂晓巍3,冯 辉1

(¹沈阳农业大学园艺学院,沈阳110866;²辽宁省经济作物研究所,辽阳111000;³北京市顺义区植保植检站,北京101300)

摘要:以角果差异显著的白菜自交不亲和系(P_1)和白菜型油菜自交系(P_2)为亲本及杂交获得的4个基本世代(P_1 、 P_2 、 F₁、F₂)为材料,应用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型对其角果相关性状进行遗传分析。结果表明,芸薹种作物的 角果长度(SPL)性状及喙长(SBL)性状均受加性-显性-上位性多基因控制(C-0模型),多基因遗传率分别为83.16%和 68.67%;角果宽度(SPW)性状受2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制(E-0模型),其主基因 遗传率为20.40%,多基因遗传率为78.34%。角果相关各性状均以多基因遗传为主,角果宽度性状受环境因素影响较小,为 1.26%;角果长度、喙长受环境因素影响较大,分别达16.08%和25.36%。针对芸薹种作物角果性状的改良要以多基因为主, 并注意环境条件影响。

关键词:芸薹种;遗传;角果;主基因+多基因

Genetic Analysis of Pod Correlated Traits in Brassica campestris

WANG Yu-gang¹, XIU Wen-chao¹, SHEN Bao-yu², ZHOU Ze-feng³, GU Jun-ling³, NIE Xiao-wei³, FENG Hui¹

 $(\ ^{1} College \ of \ Horticulture \ , Shenyang \ Agricultural \ University \ , Shenyang \ 110866 \ ;$

²Liaoning Cash Crop Institute, Liaoyang 111000;

³Shunyi District of Plant Protection and Quarantine Station, Beijing 101300)

Abstract: Two parents of *Brassica campestris* (P_1, P_2) with significant difference in silique traits, and their corresponding four basic generations $(P_1, P_2, F_1, \text{and } F_2)$ were used to analyze the inheritance of silique correlated traits by applying mixed major-gene plus poly-gene inheritance model. The results indicated that both the silique length (SPL) and the seed beak length (SBL) were controlled by poly-gene with additive-dominant-epistatic effects (C-0 model), and the heritabilities of poly-gene for SPL and SBL were 83.16% and 68.67%, respectively. The silique width (SPW) was controlled by two major genes with additive-dominant-epistatic effects plus poly-gene with additive-dominant-epistatic effects (E-0 model), and the heritability of major genes was 20.40%, while poly-genes was 78.34%. The silique width (SPW) was less affected by environmental factors, conversely to the SPL and SBL, which influenced by environmental factors were 16.08% and 25.36%, respectively. This implied that in the genetic improvement of silique correlated trait poly-gene was a main factor and environment factors should also be mentioned.

Key words: Brassica campestris; inheritance; silique; major-gene plus poly-gene

芸薹种(Brassica campestris L., AA, 2n = 20)是十 字花科芸薹属中重要作物,是人类重要的蔬菜、油料 和饲料来源,具有重要经济价值,其种类繁多,形态变 异丰富^[1]。角果既是形成种子产量的器官,也是主要 的光合作用器官。白菜角果属于二心室、长角果,关于白菜角果性状研究相对较少。白菜型油菜是重要的油料作物,其角果是直接产品器官,因而对角果性状的研究是栽培和育种工作中均不容忽视的重要工

基金项目:国家自然科学基金(30900981)

收稿日期:2012-06-29 修回日期:2012-08-11 网络出版日期:2013-04-02

URL:http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130402.1737.020.html

作者简介:王玉刚,副教授,主要从事白菜遗传育种与生物技术研究。E-mail: lnrc7864@163.com

通信作者: 冯辉, 教授, 主要从事白菜遗传育种与生物技术研究。E-mail: fenghuiaaa@263. net

作^[2-5]。盖钧镒等^[6]、王建康等^[7]提出的植物数量性 状主基因与多基因的遗传分析方法把控制数量性状 效应大的基因作为主基因,把效应小的基因作为多基 因,这样不仅可以鉴别主基因,而且可以检测多基因 效应,并估计相应的遗传参数。该方法已在黄瓜、番 茄、不结球白菜、青花菜、萝卜、茄子及甘蓝型油菜等 作物上得到广泛应用^[8-14],在芸薹种作物角果相关 性状上未见报道。本研究采用主基因+多基因多世 代联合分析方法,对控制其角果性状的基因效应进 行分析,旨在为此类作物品种改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

P₁:角果短小、二心室、黄心结球大白菜(*B. campestris* L. ssp. *pekinensis*)高代自交不亲和系。

 P_2 :角果长而饱满、三心室、极易抽薹开花的欧洲白菜型油菜自交系 Rapid Cycling(*B. campestris* L. ssp. *dichotoma*)。

2010 年春至 2010 年冬配制获得 $F_1(P_2 \times P_1)$ 及 F_2 种子。2011 年 2 月 1 日将 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 种子直播 于 50 孔育苗盘中,3 月 20 日移植到较大花盆中,株 行距 20cm × 40cm。 P_1 、 P_2 、 F_1 均种植 30 株, F_2 种植 200 株,自然春化,花期破蕾授粉,常规田间管理。

1.2 方法

1.2.1 性状调查 植株结果期选取无继续膨大生 长迹象、完全发育成熟的角果,参照 P. Lou 等^[1]方 法,利用数显游标卡尺测量并记录数据。单株在主 花序和上中下各部位花序取大小相对均匀一致的 10 个角果进行测量,各性状均取其平均值作为该株 的数据用于遗传模型分析。

1.2.2 数据分析采用南京农业大学盖钧镒等^[6]提出的植物数量性状主基因+多基因混合遗传多世

代联合分析方法,对白菜 4 世代材料角果相关性状 进行遗传分析。通过极大似然法和 *IECM*(iterated expectation and conditional maximization)算法估计各 世代、各成分分布的参数,然后通过 *AIC*(akaike information criterion)值选择最佳模型,同时进行一组 适合性检验,包括均匀性 U_1^2 、 U_2^2 和 U_2^3 检验,Smimov 检验($_{n}W^2$)和 Kolmogorov 检验(D_n),根据检验结果 选择最优遗传模型。最后采用最小二乘法从最优模 型的各成分分布参数估计各基因效应值、方差等遗 传参数^[5-6]。

主基因遗传率 $h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2/\sigma_p^2$,多基因遗传率 $h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2/\sigma_p^2$,群体环境变异为 1 - $h_{mg}^2 + h_{pg}^2$,其中 σ_{mg}^2 为主基因方差, σ_{pg}^2 为多基因方差, σ_p^2 为表型 方差。

2 结果与分析

2.1 不同世代角果相关性状次数分布及相关分析

从 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 4个世代角果性状的基本参数 分布表(表1)可知,双亲在角果长度、宽度及喙长 性状上均表现极显著差异, F_1 角果相关性状均介 于 2 个亲本之间,其平均值高于低值亲本 P_1 而低 于高值亲本 P_2 ,更接近于 P_1 平均值。 F_2 分离群体 的各角果相关性状平均值均介于双亲之间,更接 近于 P_1 平均值,各相关性状均成单峰或双峰分布 (图 1),表明控制芸薹种角果相关性状的基因明 显表现出数量性状的遗传特征,故推测有主基因 和多基因的存在。

对角果长度、角果宽度及角果喙长性状的相 关性分析结果表明:角果长度和角果喙长呈显著 正相关,相关系数达0.99;角果长度和角果宽度、 角果宽度和角果喙长也表现出显著正相关,相关 系数分别达0.89 和0.90。

表1 不同世代角果相关性状的基本参数

 Table 1
 Basic parameters for silique correlated traits in different generations

									(mm)
世代 - Generations	角果长度 SPL			角果宽度 SPW			角果喙长 SBL		
	平均数	标准差	双亲 t - 测验	平均数	标准差	双亲 t - 测验	平均数	标准差	双亲 t 测验
	Mean	\$	t – test for parents	Mean	\$	t – test for parents	Mean	\$	t – test for parents
P_1	21.888	4.110	13.88 **	4.344	1.181	9.64 **	8.780	1.541	10.05 **
P_2	37.274	4.464		7.388	1.263		16.450	3.884	
F_1	27.294	2.368		5.140	0.682		8.938	2.298	
F_2	28.030	5.906		4.984	1.632		9.156	4.564	

** 表示 1% 的显著水平

** shows significance level at 1% level





Fig 1. Frequency distribution for silique correlated traits in F₂ generation

2.2 遗传模型适应性测验

2.2.1 遗传模型的选择 应用植物数量性状主基 因+多基因混合遗传模型对P₁、P₂、F₁、F₂4个世代 进行联合分析,通过*IECM*算法,分别获得角果长度 (SPL)、角果宽度(SPW)、角果喙长(SBL)3个性状 在1对主基因(A)、2对主基因(B)、多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)和2对主基因+多基因(C)、1 对主基因+多基因(D)和2对主基因+多基因(E) 等5类共24种备选模型下的极大似然函数值和 *AIC*值。以*AIC*值较小的作为候选模型,从各模型 (最小5个)中初步确定备选遗传模型(表2)。

由表2可知,对于角果长度性状,C-0模型和 E-2模型的 AIC 值最小,分别为1102.096680和 1102.222534,根据 AIC 值准则,可以初步选取 C-0 和 E-2 这2个模型为该组合遗传分析的候选模型。 同样分析可知,角果宽度性状可以初步选取 E-0 和 E-1模型为其候选模型;角果喙长性状可以初 步选取 C-0和 E-1模型为其候选模型。

2.2.2 候选模型的适应性测验 进一步对各性状 候选模型进行适应性测验,包括均匀性检验、 Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验,获得 5 个统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 W^2 和 D_n 。对角果相关性状在候选遗传 模型下进行适应性测验,分别计算4 个基本世代5 个统计量的值,并比较达到显著的统计量的个数。关于 均匀性检验显著性的问题,括号内数值为无效假设或 零值假设下其概率值,比较显著性时,只需要看括号 内数字与0.05 比较即可,数值越小越显著。Smirnov

检验 nW²显著性比较方法为统计值与 0.461 比较,数 值越大越显著。Kolmogorov 检验显著性,括号内数值 为 0.05 水平显著标准,比较方法为括号外数值与括 号内比较,括号外数值越大越显著。将统计量达到显 著水平个数最少的模型确定为最适模型(表 3)。

表 2 角果相关性状各模型的极大似然值和 AIC 值

 Table 2
 Maximum log likelihood values (MLV) and AIC

 values of different genetic models

性状	模型代号	极大对数似然值	AIC 值
Traits	Code	MLV	<i>AIC</i> value
角果长度 SPL	C – 0	- 545.048340	1102.096680
	C – 1	- 546. 566711	1103.133423
	E – 2	- 542. 111267	1102.222534
	E -4	- 546. 566711	1105.133423
	E – 6	- 546. 566650	1105.133301
角果宽度 SPW	C – 0	- 331. 635590	675.271179
	E - 0	- 293. 914703	615.829407
	E – 1	- 299. 432770	624.865540
	E – 2	- 328. 178650	674.357300
	E – 5	- 334. 570984	683.141968
角果喙长 SBL	C – 0	-419.353180	850.706360
	E - 0	419.353180	866.706360
	E – 1	-417.929047	861.858093
	E – 2	-430.685791	879.371582
	E – 6	-437.714447	887.428894

表 3 角果相关性状的适应性测验

Table 3 Fitness tests of different models for silique correlated traits

性状	模型	世代	统计量 Statistic						
Traits	Model	Generations	U_1^2	U_2^2	U_3^2	$_{n}W^{2}$	D_n		
角果长度 SPL	C – 0	P_1	0.034(0.8547)	0.152(0.6966)	0.723(0.3950)	0.0724	0.1763(0.4101)		
		P_2	0.224(0.6361)	0.767(0.3811)	2.793(0.0947)	0.2032	0.2331(0.3120)		
		\mathbf{F}_1	0.004(0.9471)	0.010(0.9208)	0.428(0.5128)	0.0950	0.1704(0.3298)		
		\mathbf{F}_2	0.249(0.6178)	0.291(0.5898)	0.050(0.8227)	0.1189	0.0642(0.1197)		
	E – 2	\mathbf{P}_1	0.128(0.7204)	0.015(0.9011)	0.790(0.3741)	0.0831	0.1630(0.4101)		
		P_2	0.020(0.8862)	0.122(0.7265)	3.817(0.0507)	0.1524	0.2203(0.3400)		
		\mathbf{F}_1	0.014(0.9054)	0.025(0.8756)	0.028(0.8682)	0.0880	0.1590(0.3512)		
		\mathbf{F}_2	0.000(0.9931)	0.007(0.9310)	0.098(0.7544)	0.2502	0.0312(0.1197)		
角果宽度 SPW	E - 0	P_1	0.013(0.9083)	0.394(0.5300)	4.269(0.0388)	0.1954	0.2588(0.4101)		
		P_2	0.203(0.6523)	0.016(0.8981)	1.520(0.2176)	0.1059	0.1526(0.3120)		
		\mathbf{F}_1	0.005(0.9449)	0.007(0.9352)	0.352(0.5530)	0.0499	0.1261(0.3298)		
		F_2	0.004(0.9474)	0.011(0.9183)	0.443(0.5056)	0.0740	0.0647(0.1197)		
	E – 1	\mathbf{P}_1	1.127(0.2884)	2.087(0.1485)	2.778(0.0955)	0.3023	0.3006(0.4101)		
		P_2	0.651(0.4196)	0.191(0.6619)	1.895(0.1687)	0.1657	0.1830(0.3120)		
		\mathbf{F}_1	0.465(0.4954)	0.240(0.6246)	0.466(0.4949)	0.1037	0.1867(0.3298)		
		F_2	0.027(0.8705)	0.050(0.8231)	2.328(0.1271)	0.1224	0.0717(0.1197)		
角果喙长 SBL	C – 0	\mathbf{P}_1	0.000(0.9842)	0.418(0.5177)	7.098(0.0077)	0.2849	0.2756(0.4101)		
		P_2	0.000(0.9874)	0.003(0.9564)	0.078(0.7794)	0.0477	0.1338(0.3400)		
		\mathbf{F}_1	0.003(0.9582)	0.067(0.7961)	0.690(0.4062)	0.0303	0.0968(0.3512)		
		F_2	0.112(0.7373)	0.141(0.7068)	0.042(0.8372)	0.0426	0.0494(0.1197)		
	E – 1	\mathbf{P}_1	0.002(0.9671)	0.396(0.5289)	7.172(0.0074)	0.2829	0.2527(0.4101)		
		P_2	0.018(0.8933)	0.006(0.9390)	0.046(0.8310)	0.0553	0.1429(0.3120)		
		\mathbf{F}_1	0.075(0.7835)	0.204(0.6512)	0.554(0.4565)	0.0526	0.1381(0.3298)		
		\mathbf{F}_2	0.003(0.9538)	0.000(0.9970)	0.057(0.8108)	0.0203	0.0359(0.1197)		

 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 栏中括号内数字为 P(H0),括号外为均匀性检验统计值;Smirnov 检验 nW^2 (P < 0.05)的临界值为 0.461; D_n 栏中括号内数字为 P < 0.05显著性标准值,括号外为 Kolmogorov 检验统计值

The values in brackets of U_1^2 , U_2^2 , U_3^2 columns are the probability of hypothesis H0 and out of brackets are the statistics of uniformity test. The critical value of smirnov test $_n W^2$ is 0.461 at 0.05 level. The value in brackets of D_n column are significance level at 0.05 level and out of brackets are the statistics of kolmogoroy test

由表3可知,角果长度性状在C-0模型和E-2 模型下达到显著统计量均为0,进一步比较显著水平 及AIC值大小,选择C-0模型为最适模型;同理,角 果宽度性状在E-1模型下达到显著统计量个数为 0,在E-0模型下达到显著统计量仅为1个,进一步 比较显著水平(E-0中19个统计量显著水平低于 E-1)及AIC值大小(E-0较低),选择E-0模型为 其最适模型;角果喙长性状在 C-0 模型和 E-1 模型 下达到显著统计量均为1个,进一步比较显著水平及 AIC 值大小,选择 C-0 模型为最适模型。

2.2.3 最适模型下的遗传参数估计 在各性状最 适遗传模型下,根据成分分布计算出其各个参数的 极大似然估计值,并由此估计出一阶遗传参数和二 阶遗传参数(表4)。

性状 Traits	模型 Model	一阶参数 1 st order parameter	估计值 Estimate	—阶参数 1 st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2 st order parameter	估计值 Estimate
角果长度 SPL	C – 0	m	29.581			$\sigma_{\rm p}^2$	34.885
		[d]	-7.693			$\sigma^2_{ m mg}$	0.266
		[h]	-2.287			$\sigma^2_{ m pg}$	29.009
						σ^2	5.609
						h_{mg}^2	0.76%
						h_{pg}^2	83.16%
角果宽度 SPW	E - 0	\mathbf{m}_1	7.670537	h _a	-2.480751	$\sigma_{ m p}^2$	2.667
		m ₂	6.351278	$h_{\rm b}$	-1.101058	$\sigma^2_{ m mg}$	0.544
		m ₃	0.040116	i	2.52764	$\sigma^2_{ m pg}$	2.091
		m_4	6.660707	\mathbf{j}_{ab}	1.101057	σ^2	0.0324
		d_a	-2.529768	\mathbf{j}_{ba}	2.480747	h_{mg}^2	20.40%
		d_b	-2.529765			h_{pg}^2	78.34%
角果喙长 SBL	C – 0	m	12.615			$\sigma_{ m p}^2$	20.837
		[d]	-7.67			$\sigma^2_{ m mg}$	1.243
		[h]	-3.677			$\sigma^2_{ m pg}$	14.309
						σ^2	5.285
						$\mathrm{h}^2_{\mathrm{mg}}$	5.97%
						h^2_pg	68.67%

Table 4 Estimates of genetic parameters of silique correlated traits in fitting model

表4 角果相关性状在最适模型下各遗传参数估计值

结果表明:角果长度性状(SPL)在 C-0 模型 下,加性效应(d)比显性效应(h)相对较大,主基因 遗传率 h²_{mg}为0.76%,多基因遗传率 h²_{pg}为83.16%, 多基因遗传率显著大于相应世代的主基因遗传率, 可见角果长度的遗传表现为多基因效应,群体的环 境变异为16.08%,环境对角果长度有一定影响。

角果宽度性状(SPW)在 E - 0模型下,第1对 主基因的加性效应(d_a)为-2.529768,第2对基因 的加性效应(d_b)为-2.529765,即 $|d_b|$ < $|d_a|$,说明 第1对主基因的加性作用比第2对主基因的稍大, 其加性效应以第1对主基因为主;第1对主基因的 显性效应(h_a)为-2.480751,第2对基因的显性效 应(h_b)为-1.101058,即 $|h_a|$ > $|h_b|$,说明第1对主 基因的显性作用比第2对主基因的大,其显性效应 以第1个主基因为主;2对主基因的显性度(h_a/d_a 、 h_b/d_b)分别为0.9806和0.4352, $|h_a/d_a|$ < 1, $|h_b/d_b|$ <1,即第1对主基因的显性效应值小于相应的加性 效应值,第2对主基因的显性效应值小于相应的加 性效应值,说明控制角果宽度的第1对主基因和第 2对主基因均以加性效应为主。

角果喙长性状在 C-0 模型下,加性效应(d)比

显性效应(h)相对较大,主基因遗传率 h²_{mg}为 5.97%,多基因遗传率 h²_{pg}为68.67%,多基因遗传率 显著大于相应世代的主基因遗传率,可见角果喙长 的遗传表现为多基因效应,群体的环境变异为 25.36%,环境对角果喙长也有一定影响。

3 讨论

本研究利用4个世代联合的数量性状分离分析 方法,对角果相关性状的分析结果表明,控制角果长 度及喙长的基因表现为多基因遗传效应,多基因遗 传率分别达到了83.16%和68.67%;控制角果宽度 的第1对主基因和第2对主基因均以加性效应为 主,但其主基因遗传率仅为20.40%,多基因遗传率 亦较高,达78.34%。环境条件对角果长度及喙长 影响较大,分别达16.89%和25.36%。针对此类芸 薹种作物角果性状的改良应以多基因为主,适宜采 取聚合回交或轮回选择的方法来累积增效基因,提 高选择效率,并且注意环境条件的影响。

主基因 + 多基因分析可以估计主基因和多基因 各解释多少遗传变异,还可估计可能存在的主基因 数目,但却无从知道主基因位于何处。QTL 分析不 仅可以找到控制数量性状的基因数目,估计每个

OTL 解释的遗传变异,还可将基因(OTL)定位到染 色体或连锁群的具体位置,目前 QTL 分析已在作物 遗传育种实践中得到了日益广泛的应用。在芸薹属 其他作物上,T. Mahmood 等^[15]利用 112 个芥菜型油 菜双单倍体群体,对角果长度、每角果种子数、每主 枝角果数和千粒重等与产量构成相关的性状进行了 相关分析及 OTL 定位研究。结果表明角果长度与 每角果种子数及千粒重呈显著正相关,与每主枝角 果数和单位面积产量呈显著负相关,但相关系数均 较小,角果长度及其他与产量相关性状的 QTL 分析 中均未发现主效 OTL,单个 OTL 解释的表型变异均 较小,本试验中角果长度性状主基因遗传率仅为 0.76%,与上述 QTL 分析研究结论类似。相关研究 在甘蓝型油菜上进行的较为深入.L.W. Zhang 等^[16] 利用140个双单倍体群体对直接或间接与产量相关 的角果长度、每角果种子数及千粒重进行了 OTL 定 位及相关分析,结果表明角果长度与每角果种子数 呈显著正相关,与种子千粒重呈显著负相关,结合多 年多点表型结果 QTL 分析, 定位了1个效应相对较 大的 QTL (解释表型变异 8.93%~18.8%)。P. Yang 等^[17]利用 186 个重组自交系对角果长度性状 及千粒重性状进行 QTL 定位,在 A9 连锁群上检测 到了1个控制角果长度及千粒重性状主效 OTL.解 释表型变异超过50%,并证明上述两个性状呈显著 正相关。关于角果长度与千粒重的相关性,不同种 间及同种内不同材料^[15-18]未得出一致结论。L.W. Zhang 等^[18]利用近等基因系将控制每角果种子数 及角果长度性状的主效 OTL 定位在 C9 连锁群上, 解释的表型变异分别为 85.8% 和 55.7%。上述研 究表明,甘蓝型油菜角果长度性状的遗传存在主基 因遗传效应或以主基因遗传效应为主。在甘蓝型油 菜(Brassica napus, AACC)的A基因组^[17]及C基因 组^[18]中均发现了控制角果长度的主效 OTL, 推测芸 薹种 (Brassica campestris, AA) 中极有可能也含有控 制角果长度的主基因,本试验中未能检测到效应较 大的主基因存在,可能与所用试验材料有关,也可能 不同种间控制同一性状的基因不同所致。

对于此类作物,种子产量是重要的农艺性状,但 产量性状本质上由多基因控制,不容易测量和改良, 受环境影响较大^[15]。种子产量与单株角果数、单角 果种子数、种子千粒重等性状相关,利用与产量构成 相关的性状进行间接选择,与直接选择产量性状相比 更有效率^[19]。在白菜型油菜、芥菜型油菜及甘蓝型 油菜相关研究中均证明,角果长度与单荚种子数呈显著正相关^[4,15-18],与种子千粒重、单位面积产量、 单株角果数等相关性未得出一致结论。在甘蓝型油 菜中利用不同作图群体均定位了控制角果长度及单 荚种子数性状的主效 QTL^[16-18],相关研究在白菜及 白菜型油菜上进行的较少,本研究仅用 P₁、P₂、F₁、F₂ 4 世代进行了遗传分析,相关 QTL 研究及近等基因 系构建正在进行中。

参考文献

- Lou P, Zhao J J, Kim J S, et al. Quantitative trait loci for flowering time and morphological traits in multiple populations of *Brassica* rapa [J]. J Exp Bot, 2007, 58 (14): 4005-4016
- [2] 李凤阳,何激光,官春云,等.油菜叶片和角果光合作用研究 进展[J].作物研究,2011,25(4):405-409
- [3] 丁秀琦.白菜型春油菜角果和种子生长规律研究[J].青海大 学学报,1998,16(2):1-4
- [4] 丁秀琦.白菜型春油菜角果和种子性状研究[J].中国油料, 1996,18(4):28-30
- [5] 何余堂,龙卫华,胡进平,等.白菜型油菜角果多室性状的遗 传及解剖学研究[J].中国油料作物学报,2003,25(1):1-4
- [6] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量遗传体系[M]. 北京:北京 科学出版社,2003:176-281
- [7] 王建康,盖钩镒.利用杂种 F₂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[J].遗传学报,1997,24
 (5):432-440
- [8] 张洁夫,戚存扣,浦惠明,等.甘蓝型油菜主要脂肪酸的主基因+多基因遗传分析[J].中国油料作物学报,2007,29(4): 359-364
- [9] 李红双,李锡香,杨宇红,等.萝卜优异种质对芜菁花叶病毒 抗性的遗传分析[J].植物遗传资源学报,2010,11(2): 152-156
- [10] 乔军,刘富中,陈钰辉,等. 茄子果萼色遗传研究[J]. 植物遗 传资源学报,2011,12 (5):806-810
- [11] 李全辉,沈镝,李锡香,等.黄瓜抗黑星不同基因来源的遗传 分析[J].植物遗传资源学报,2011,12(2):291-296
- [12] 鲁博,冯辉,王五宏,等.番茄主要类型参数的主基因加多基因遗传分析[J].沈阳农业大学学报,2008,39(3):351-353
- [13] 陆鹏,李锡香,吴青君,等.不结球白菜优异种质对小菜蛾抗 性的遗传分析[J].植物遗传资源学报,2011,12(1):71-74
- [14] 刘二艳,刘玉梅,方智远,等.青花菜花球'荚叶'性状主基因+多基因遗传分析[J].园艺学报,2009,36(11):1611-1618
- [15] Mahmood T, Rahman M H, Stringam G R, et al. Molecular markers for yield components in *Brassica juncea*-do these assist in breeding for high seed yield[J]. Euphytica,2005,144: 157-167
- [16] Zhang L W, Yang G S, Liu P W, et al. Genetic and correlation analysis of silique-traits in *Brassica napus* L. by quantitative trait locus mapping[J]. Theor Appl Genet, 2011, 122(1):21-31
- [17] Yang P, Shu C, Chen L, et al. Identification of a major QTL for silique length and seed weight in oilseed rape (*Brassica napus* L.)
 [J]. Theor Appl Genet, 2012, 125(2):285-296
- [18] Zhang L W, Li S P, Chen L, et al. Identification and mapping of a major dominant quantitative trait locus controlling seeds per silique as a single Mendelian factor in *Brassica napus L.* [J]. Theor Appl Genet, 2012, 125 (4):695-705
- [19] Thurling N. An evaluation of an index method of selection for high yield in turnip rape, *Brassica campestris* L. ssp. *oeleifera* Metzg [J]. Euphytica, 1974, 23:321-331