

油菜半矮秆新种质 10D130 株高 主基因 + 多基因遗传模型分析

李军庆¹, 崔 翠, 陈雪峰, 唐 静, 卜海东, 李加纳, 周清元

(西南大学农学与生物科技学院/南方山地农业教育部工程研究中心/西南大学重庆市油菜工程技术研究中心, 北碚 400716)

摘要:株高是油菜重要的株型改良性状之一,与油菜的产量、抗倒伏能力和机械收获适应性紧密相关。本研究利用株高性状差异较大的半矮秆新种质 10D130 和常规品种中双 11 号进行杂交,构建 6 世代遗传分析群体 (P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2),以主基因 + 多基因混合遗传模型对该组合株高进行遗传分析。结果表明:10D130 × 中双 11 号组合株高受到 1 对加性-显性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制 (D-0 模型)。其中,株高性状加性效应值为 -8.58,显性效应值为 7.44。在 B_1 、 B_2 和 F_2 3 个分离世代群体中主基因遗传率分别为 23.52%、0.91% 和 17.81%,多基因遗传率分别为 30.05%、68.05% 和 39.35%。10D130 半矮秆遗传分析表明在该材料的运用上不仅要考虑主基因的作用、还要考虑多基因与环境对株高性状的影响。

关键词:油菜;株高;主基因 + 多基因;遗传分析

Genetic Analysis of Rapeseed Plant Height of New Semi-Dwarf Germplasm 10D130 Using Major Gene Plus Polygene Mixed Genetic Model

LI Jun-qing, CUI Cui, CHEN Xue-Feng, TANG Jing, BU Hai-dong, LI Jia-na, ZHOU Qing-yuan

(College of Agronomy and Biotechnology, South West University/Engineering
Research Center of South Upland Agriculture, Ministry of Education/Chongqing
Engineering Research Center for Rapeseed, Beibei 400716)

Abstract: Plant height is an important trait of plant type and it plays important role influence to change lodging resistance, difficulty of mechanical harvesting, yield and quality in rapeseed. Six generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 and B_2) were produced between 10D130 (semi-dwarf line) and Zhongshuang 11 to analyze inheritances of plant height in rapeseed (*Brassica napus*) by the mixed major gene plus polygene inheritance model in this paper. The results showed that the plant height of 10D130 × Zhongshuang 11 were dominated by a pair of major gene with additive-dominant effects plus polygenes with additive-dominance-epistasis effects (D-0 model). The additive and dominant effect of major gene is -8.58 and 7.44. The heritability of the major gene in B_1 , B_2 , and F_2 are 23.52%, 0.91%, and 17.81%, and the heritability of the polygene in B_1 , B_2 , and F_2 are 30.05%, 68.05%, and 39.35%, respectively. The result implied that not only major gene but also polygene and environmental effects should be considered in genetic breeding of 10D130.

Key words: rapeseed; plant height; major gene plus polygene; genetic analysis

收稿日期: 2012-09-25 修回日期: 2012-11-21 网络出版日期: 2013-06-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130607.1738.008.html>

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (“863” 计划) 项目 (2011AA10A104); 高等学校学科创新引智计划资助 (B12006); 农业部 “948” 项目 (2011-G23); 农业部农业现代产业技术体系项目 (CARS-13); 重庆市自然科学基金 (cstc2011jjA80005)

第一作者主要从事油菜遗传学研究。E-mail: windowsljq@live.cn

通信作者: 周清元, 副教授, 主要从事油菜遗传育种及其近缘资源材料的研究与创新。E-mail: qingyuan@swu.edu.cn

株高是作物重要的株型性状,降低株高可以有效提高作物抗倒伏能力和经济系数,提高作物产量和品质^[1]。油菜是世界上重要的油料作物,但随着杂种优势的利用,油菜营养体杂种优势越来越强,导致植株高度增加,减少了油菜耐肥能力、提高了倒伏风险^[2]、增加了油菜机械化操作难度,严重影响了油菜生产。油菜株高方面的研究大多集中在株高性状与其他农艺性状的相关性^[3-9],以及非矮秆油菜株高的遗传模型分析^[10-11]等。目前,甘蓝型油菜矮秆突变体主要是在现有甘蓝型油菜中通过理化诱变、自发突变等方式获得,但植株过矮,影响了产量的形成,造成了较严重的湿害和病害,从而限制了其在生产上的应用。油菜矮秆突变体来源不同,其矮秆基因的性质具有较大差异^[2,12-15]。

芸薹属包含3个基本种和3个复合种,每一个种又包含许多变种,为通过远缘杂交改良现有甘蓝型油菜提供了丰富的种质资源^[16]。刘淑艳等^[17]和刘宏波等^[18]利用芥菜型油菜和甘蓝型油菜种间杂交,在后代中选育出株高140~170 cm、性状优良的抗倒伏半矮秆资源。本研究利用羽衣甘蓝和芥菜型油菜种间杂交人工合成的异源三倍体微量花粉植株强制自交,幼胚挽救获得部分无性系,在田间鉴定出1个植株矮小、株型紧凑的无性系。经过连续多年自交后在该无性系后代中选育出育性正常、性状稳定、黄子、高油的半矮秆新种质10D130。2010年以10D130为亲本,与优质常规新品种中双11号杂交获得 F_1 ,然后再配制 B_1 、 B_2 和 F_2 分离群体,构建6世代群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 和 B_2),2012年春调查其株高性状,拟通过主基因+多基因混合遗传模型分析方法研究10D130株高性状的遗传规律,为QTL定位和基因克隆奠定基础,为适宜株高油菜新品种选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2个亲本材料分别为10D130(P_1)和中双11号(P_2 ,代号ZS11),其中10D130为半矮秆高世代自交系(S_6),株高均值在170 cm,由西南大学油菜工程技术中心在芥菜型油菜和羽衣甘蓝种间杂种后代中选育获得;中双11号(ZS11)为中国农业科学院油料所选育的常规优质油菜品种,株高均值在220 cm。2009年秋,在西南大学油菜工程技术中心歇马实验基地(29°45' N,106°22' E)种植亲

本,2010年春获得 F_1 ($P_1 \times P_2$)种子。2011年春对 F_1 进行套袋自交得到 F_2 ,并获得 B_1 ($F_1 \times P_1$)和 B_2 ($F_1 \times P_2$)。

2011年9月,将 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 共6个世代群体种子播种,11月1日移栽,行距40 cm、株距21 cm。试验地前茬为空闲地,粘壤土,肥力中等;2011年10月26日,每667 m²施基肥复合肥(N:P:K=1:1:1)25 kg,27日拖拉机旋耕,深度30~40 cm。2011年12月3日追肥,每667 m²施5 kg尿素,12月13日中耕培土1次。其他措施按常规栽培管理。其中, P_1 群体45株, P_2 群体30株, F_1 群体41株, B_1 群体181株, B_2 群体121株, F_2 群体360株,共778份材料。2012年4月在黄熟期测量各群体单株株高。

1.2 数据分析

采用盖钧镒等^[19]和章元明等^[20]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,对油菜株高及其相关性状进行联合分析。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_3^2 检验,Smimov检验(nW^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各成分分布参数估计各基因效应值、方差等遗传参数。植物数量性状主基因+多基因遗传体系系统分析软件由南京农业大学国家大豆改良中心提供。主基因遗传率: $h_{mg}^2(\%) = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2$;多基因遗传率: $h_{pg}^2(\%) = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2$

2 结果与分析

2.1 株高性状表型特征值及次数分布

F_1 株高均值均介于双亲之间,更偏向于亲本中双11号;从变异系数来看,分离世代群体(B_1 、 B_2 和 F_2)变异系数明显高于不分离世代群体(P_1 、 P_2 和 F_1)(表1),说明分离世代群体具有较高的遗传多态性,为进一步进行遗传分析提供了较好的研究基础。分离世代群体(B_1 、 B_2 和 F_2)具有超越双亲极端类型植株出现(表1)。株高性状在6世代中均呈现连续性分布,具有典型的数量遗传特征,但在分离世代 B_1 、 B_2 和 F_2 群体存在着明显多峰现象,表明该组合株高性状受到主基因遗传效应影响(图1)。

表 1 10D130 × 中双 11 号组合 6 世代株高性状表型特征值

Table 1 Phenotypic statistic values for plant heights in 6 generations derived from the cross between 10D130 × ZS11

世代 Generation	单株数 No. of plants	最大值 Max.	最小值 Min.	极差 Range	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数(%) CV
P ₁	45	186.00	146.00	40.00	172.20	8.86	5.14
F ₁	41	222.00	172.00	50.00	201.37	11.12	5.52
P ₂	30	245.00	194.00	51.00	216.63	14.58	6.73
B ₁	181	214.00	117.00	97.00	169.73	16.44	9.69
B ₂	121	220.00	116.00	104.00	177.52	20.30	11.44
F ₂	360	226.00	106.00	120.00	178.64	17.12	9.58

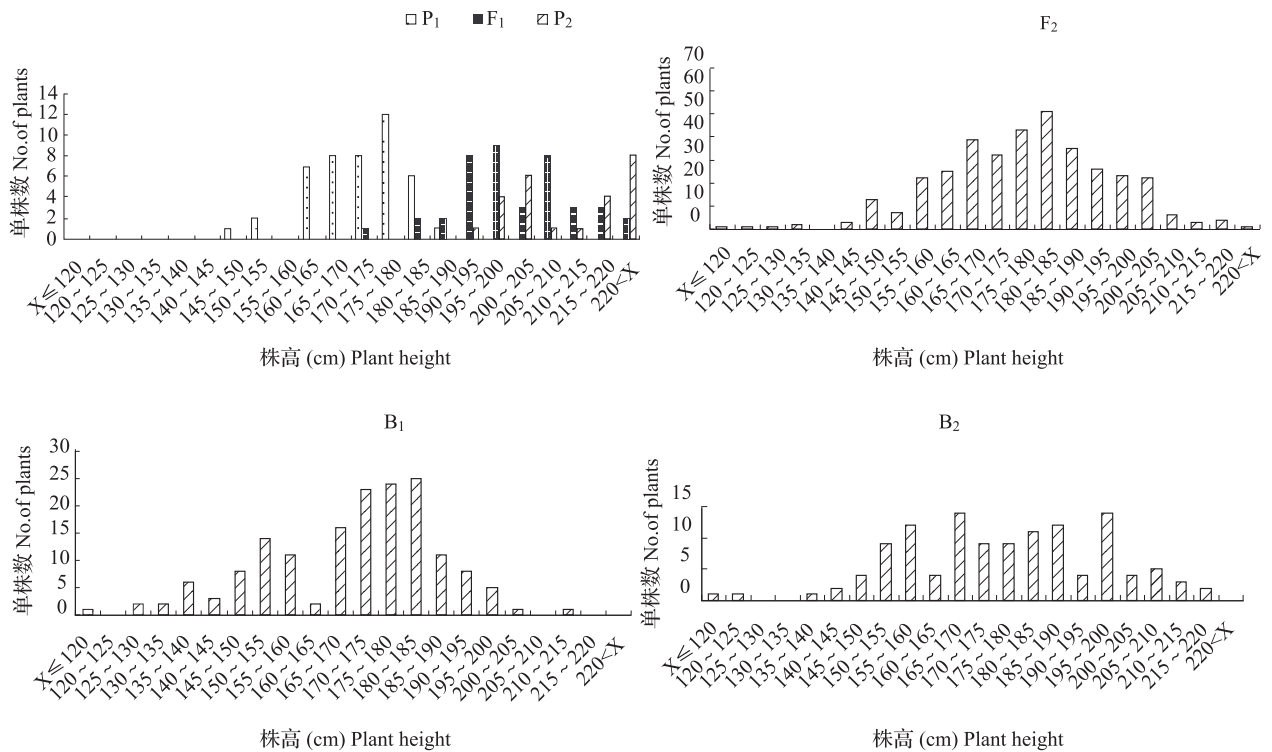


图 1 10D130 × 中双 11 号杂交组合 6 世代株高性状的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of plant height in 6 generations derived from the cross between 10D130 × ZS11

2.2 适合模型分析

利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法对 10D130 × 中双 11 号组合 6 世代株高表型数据进行基因联合分析,通过极大似然法和 IECM 算法估算后获得 1 对主基因(A 类)、2 对主基因(B 类)、多基因(C 类)、1 对主基因 + 多基因(D 类)、2 对主基因 + 多基因(E 类)共 5 类 24 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值(表 2)。根据遗传模型的选取原则,即

AIC 最小准则,选取 AIC 值比较小的 C-0、D-0、E-0 3 个遗传模型作为备选模型。对备选模型进行一组适合性检验 (U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 nW^2 和 D_n) (表 3),结果表明,C-0、D-0、E-0 3 个模型统计量达到显著水平均为 2 个,由于 D-0 模型 AIC 值最小,因此在适合备选模型中以 D-0 模型为最优模型,推断 10D130 × 中双 11 号组合的株高的遗传可能由 1 对加性-显性主基因 + 加性-显性-上位性多基因构成。

表 2 各遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值

Table 2 Maximum log likelihood estimated value and AIC values of different genetic models

模型 Model	极大似然函数值 Maximum likelihood estimated value	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大似然函数值 Maximum likelihood estimated value	AIC 值 AIC value
A-1	-3377.640625	6763.28125	D-0	-3275.432861	6574.86572
A-2	-3379.834717	6765.66943	D-1	-3322.281250	6662.56250
A-3	-3385.631592	6777.26318	D-2	-3322.034424	6660.06885
A-4	-3375.877441	6757.75488	D-3	-3323.288330	6662.57666
B-1	-3305.676758	6631.35352	D-4	-3322.288086	6660.57617
B-2	-3374.218994	6760.43799	E-0	-3269.485352	6576.97070
B-3	-3407.589355	6823.17871	E-1	-3292.031945	6614.06397
B-4	-3376.413086	6758.82617	E-2	-3367.523926	6757.04785
B-5	-3379.998535	6767.99707	E-3	-3327.250977	6672.50195
B-6	-3379.998291	6765.99658	E-4	-3367.531982	6751.06397
C-0	-3276.207275	6576.41455	E-5	-3367.535645	6753.07129
C-1	-3366.689209	6747.37842	E-6	-3375.404785	6766.80957

表 3 遗传模型的适合性检验

Table 3 Fitness tests of 3 genetic models

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
C-0	P ₁	0.074 (0.7856)	0.053 (0.8182)	<u>3.894 (0.0485)</u>	0.1402 (>0.05)	0.1090 (>0.05)
	F ₁	0.001 (0.9720)	0.001 (0.9820)	0.002 (0.9635)	0.0434 (>0.05)	0.0851 (>0.05)
	P ₂	0.026 (0.8727)	0.411 (0.5213)	<u>10.149 (0.0010)</u>	0.2719 (>0.05)	0.2369 (>0.05)
	B ₁	0.355 (0.5515)	0.318 (0.5731)	0.003 (0.9582)	0.1705 (>0.05)	0.0723 (>0.05)
	B ₂	0.019 (0.8902)	0.076 (0.7821)	0.327 (0.5677)	0.054 (>0.05)	0.0548 (>0.05)
	F ₂	0.148 (0.7005)	0.049 (0.8253)	0.368 (0.5442)	0.0753 (>0.05)	0.0406 (>0.05)
D-0	P ₁	0.074 (0.7856)	0.053 (0.8182)	<u>3.894 (0.0485)</u>	0.1402 (>0.05)	0.1090 (>0.05)
	F ₁	0.001 (0.9720)	0.001 (0.9820)	0.002 (0.9635)	0.0434 (>0.05)	0.0851 (>0.05)
	P ₂	0.026 (0.8727)	0.411 (0.5213)	<u>10.149 (0.0010)</u>	0.2719 (>0.05)	0.2369 (>0.05)
	B ₁	0.513 (0.4739)	0.398 (0.5280)	0.062 (0.8031)	0.1917 (>0.05)	0.0758 (>0.05)
	B ₂	0.019 (0.8902)	0.076 (0.7821)	0.327 (0.5677)	0.0540 (>0.05)	0.0548 (>0.05)
	F ₂	0.088 (0.7663)	0.019 (0.8917)	0.367 (0.5445)	0.0601 (>0.05)	0.0358 (>0.05)
E-0	P ₁	0.074 (0.7856)	0.053 (0.8182)	<u>3.894 (0.0485)</u>	0.1402 (>0.05)	0.1090 (>0.05)
	F ₁	0.001 (0.9720)	0.001 (0.9820)	0.002 (0.9635)	0.0434 (>0.05)	0.0851 (>0.05)
	P ₂	0.026 (0.8727)	0.411 (0.5213)	<u>10.149 (0.0010)</u>	0.2719 (>0.05)	0.2369 (>0.05)
	B ₁	0.042 (0.8383)	0.009 (0.9241)	0.167 (0.6827)	0.0377 (>0.05)	0.0380 (>0.05)
	B ₂	0.019 (0.8905)	0.076 (0.7823)	0.328 (0.5670)	0.0540 (>0.05)	0.0548 (>0.05)
	F ₂	0.010 (0.9201)	0.005 (0.9427)	0.010 (0.9194)	0.0404 (>0.05)	0.0293 (>0.05)

括号内的数字为理论分布值 The number in brackets is the distribution value in theory

2.3 遗传参数估算

根据各世代株高性状遗传模型参数的极大似然函数值,估计最优遗传模型 D-0 的各遗传参数(表

4)。由表 4 可知,控制株高的 1 对主基因加性效应为负向减效,效应值为 -8.58,显性效应为正向增效,效应值为 7.44, $h_a/d_a = -0.87$,加性效应大于显性效应,表

现为部分显性; B_1 、 B_2 和 F_2 3 个分离世代群体遗传率分别为 53.57%、68.96% 和 57.16%, 其中主基因遗传率分别为 23.52%、0.91% 和 17.81%, 多基因遗传率分别为

30.05%、68.05% 和 39.35%。研究结果表明, 10D130 × 中双 11 号杂交组合株高遗传受主基因和多基因共同控制, 同时受到环境因素的影响较大。

表 4 10D130 × 中双 11 杂交组合株高遗传参数估计值

Table 4 Estimates of genetic parameters for plant height in the cross between 10D130 × ZS11

一阶遗传参数 1 st order genetic parameter	估计值 Estimate	二阶遗传参数 2 nd order genetic parameter	估计数值 Estimate		
			B_1	B_2	F_2
d_a	-8.58	σ_p^2	270.31	412.28	293.00
h_a	7.44	σ_{mg}^2	63.58	3.74	52.19
h_a/d_a	-0.87	σ_{pg}^2	81.23	283.05	115.31
		h_{mg}^2 (%)	23.52	0.91	17.81
		h_{pg}^2 (%)	30.05	68.05	39.35

d_a : 第 1 对主基因的加性效应; h_a : 第 1 对主基因的显性效应; σ_p^2 : 表型方差; σ_{mg}^2 : 多基因方差; σ_{pg}^2 : 主基因方差; h_{mg}^2 : 主基因遗传率; h_{pg}^2 : 多基因遗传率

d_a : additive effect of the first major gene, h_a : dominant effect of the first major gene, σ_p^2 : phenotypic variance, σ_{pg}^2 : polygene variance, σ_{mg}^2 : major gene variance, h_{mg}^2 : heritability of major gene, h_{pg}^2 : heritability of polygene

3 讨论

种质资源创新是作物遗传育种研究的重要方向。以往的油菜矮秆材料主要通过人工理化诱变或者现有栽培品种中基因突变而来^[2,12-15], 由于矮秆基因的一因多效作用, 在有效分枝数、育性、主花序长度等方面都无法满足育种要求, 而通过远缘杂交可以创造出复合育种要求的、性状较好的半矮秆材料^[17-18]。从 10D130 的来源来看, 其亲本芥菜型油菜植株高大, 而羽衣甘蓝分枝部位低、植株矮小 (150 ~ 170 cm), 所以初步推断该材料半矮秆基因来源于羽衣甘蓝, 还有待于进一步研究证实。该种质表现为黄子、高油 (45% 左右)、多分枝、结实好、高抗倒伏, 具有亲本羽衣甘蓝和芥菜型油菜的优良性状, 且与现有的天然甘蓝型油菜杂交结实正常, 是改良现有天然甘蓝型油菜的优良遗传育种材料, 具有非常重要的遗传育种研究价值, 是宝贵的半矮秆油菜种质资源。因此, 10D130 半矮化的遗传基础对于进一步研究和利用 10D130 具有非常重要的应用价值。

通过经典遗传学分析方法研究控制油菜矮秆基因对数及等位基因显隐性关系的报道较多, 研究结果表明不同来源的矮秆油菜种质资源矮化的作用方式具有很大的差别^[2,12-15], 株高性状的遗传较为复杂。本研究通过分离世代群体的分布, 认为株高性状连续分布、分组困难, 应采用常用的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型多世代联合分析方法

对其进行遗传分析^[19-22]。研究结果表明, 该组合株高性状受到 1 对加性-显性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制 (D-0 模型), 且主基因加性效应为负向效应 (矮秆), 显性效应为正向效应 (高秆), 研究结果与前人研究结果^[2,12-15] 不一致。从适宜遗传模型来看, C-0、D-0、E-0 3 个遗传模型 *AIC* 值差异较小, 进行一组适应性检验后结果相同, 其中 C-0 模型代表加性-显性-上位性多基因模型, E-0 模型代表 2 对加性-显性-上位性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制混合遗传模型, 说明控制该遗传模型的机理比较复杂。盖钧镒等^[20] 认为, 控制植物数量性状的基因数目有多有少, 各对基因效应的大小不同, 而且其受表现环境的影响; 效应大的基因在一般试验下可以通过适当方法检测出来, 称之为主基因, 效应小的基因在一般试验条件下即便通过专利的技术也难以检测, 称之为微效基因或者多基因。本组合中株高性状虽然通过 *AIC* 值检测为 D-0 模型, 但是该主基因加性和显性效应不同向, 且效应值相对较小, 主基因控制的遗传率也小于多基因控制的遗传率, 说明可能还存在着效应值略小于该主基因的一个或者多个基因影响该株高, 这些基因之间, 或者与该主基因之间存在着互作 (C-0、D-0、E-0 3 个模型都表现为加性-显性-上位性多基因), 对 F_1 和分离世代群体株高性状造成极大的影响, 这可能是导致 6 个世代中 B_1 、 B_2 和 F_2 分离世代结果平均值较小, 偏离杂种 F_1 的原因。已有研究结果表明, 植物数量性状主基因 + 多基因遗传模型分析分离方法与 QTL

定位检测主基因的数量相对一致^[23],由于分离分析所推论的基因只是概念上的基因,因此,有必要利用分子标记方法对该组合株高及关联性状进行 QTL 定位研究,进一步检测该组合 QTL 位点对株高性状的作用。目前,笔者正在利用 SSR 分子标记对该组合的 F₂ 群体开展株高及关联性状的 QTL 分析,以期从分子水平上进一步阐明其遗传效应,发掘与主基因效应紧密连锁的分子标记,实现油菜株高性状的分子标记辅助育种。

遗传率的高低决定选择世代的早晚。从遗传率大小来看,其中株高性状遗传率相对较高,说明其主要受到遗传因素影响,早期选择是有效的。从遗传率的组成和大小来看,由于分离世代群体中各多基因遗传率较高,因此在育种中既要考虑利用主基因,也要考虑到微效多基因。同时,各性状表现受到环境因素影响较大,也说明油菜株高可以通过一定的栽培技术进行适度调控。株高性状是油菜重要的株型性状,受到较多因素影响,本试验结论仅限于新型半矮秆资源 10D130 的半矮化遗传基础的研究,对于其他矮秆资源或者非矮秆资源株高性状来说,在育种实践中应该考虑多个性状的综合,本研究结论可以提供一定的参考。

参考文献

- [1] Hedden P. The genes of the green revolution[J]. Trends Genet, 2003, 19: 5-9
- [2] Foisset N, Delourme R, Barret P, et al. Molecular tagging of the dwarf BREIZH (Bzh) gene in *Brassica napus* [J]. Theor Appl Genet, 1995, 91: 756-761
- [3] 廖淑梅, 徐达洪, 张大琼. 甘蓝型油菜主要性状间的灰色关联度分析[J]. 西南农业学报, 2004, 17(2): 152-154
- [4] 张锦芳, 蒲晓斌, 李浩杰, 等. 不同来源甘蓝型油菜主要农艺性状与产量的相关分析[J]. 西南农业学报, 2007, 20(4): 362-364
- [5] 张大琼, 徐洪志, 曾川, 等. 两个海拔高度下甘蓝型油菜主要农艺性状及其对产量的影响[J]. 西南农业学报, 2007, 20(3): 362-364
- [6] 景尚友. 甘蓝型春油菜主要农艺性状与单株产量的通径分析[J]. 黑龙江农业科学, 2002(3): 16-19
- [7] 胡虹文. 甘蓝型油菜 12 种主要性状与产量的关系[J]. 中国油料, 1997, 19(3): 10-14
- [8] 田志宏, 陈诗波, 刘碧波, 等. 甘蓝型油菜若干生物学性状与产量的关系[J]. 湖北农业科学, 2003(5): 47-49
- [9] Ali N, Javidfar F, Attary A A. Genetic variability, correlation and path analysis of yield and its components in winter rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Pak J Bot, 2002, 34(2): 145-150
- [10] 王瑞, 李加纳, 谌利, 等. 甘蓝型黄籽油菜株型性状的遗传分析[J]. 西南农业大学学报, 2003, 25(3): 248-250
- [11] 秦琴. 杂交油菜黔油 14 号主要性状的杂种优势和遗传分析[D]. 贵阳: 贵州大学, 2008
- [12] 梅德圣, 王汉中, 李云昌, 等. 甘蓝型油菜矮秆突变材料 99CDAM 的发现及遗传分析[J]. 遗传, 2006, 28(7): 851-857
- [13] 浦惠明, 戚存扣, 傅寿仲. 甘蓝型矮秆油菜“矮源 1 号”鉴定研究初报[J]. 作物品种资源, 1995(1): 23-24
- [14] 石淑稳, 吴江生, 刘后利. 离体诱发甘蓝型油菜长角果和矮秆突变体[J]. 核农学报, 1995, 9(4): 252-253
- [15] 石淑稳, 周永明, 魏泽兰, 等. 甘蓝型油菜矮秆突变体 DS-1 和 DS-2[J]. 作物品种资源, 1997(3): 15
- [16] 周清元, 李加纳, 崔翠, 等. 芥菜型油菜 × 羽衣甘蓝种间杂种的获得及其性状表现[J]. 作物学报, 2005, 31(8): 1058-1063
- [17] 刘淑艳, 刘宏波, 刘忠松, 等. 油菜矮秆抗倒新种质的培育与研究[J]. 湖南农业科学, 2007(5): 42-45
- [18] 刘宏波, 刘忠松, 官春云, 等. 油菜芥甘种间杂交培育的渐渗系的表型鉴定[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2007, 33(8): 156-161
- [19] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [20] 章元明, 盖钧镒, 王建康. 利用回交 B₁ 和 B₂ 及 F₂ 群体鉴定数量性状两对主基因 + 多基因混合遗传模型[J]. 生物数学学报, 2000, 15(3): 358-366
- [21] 闫世江, 司龙亭, 张建军, 等. 黄瓜苗期低温弱光下耐低温性主基因-多基因联合遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 281-285
- [22] 马雪霞, 丁业掌, 蒋峰, 等. 亚洲棉纤维品质和产量性状的主基因与多基因遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 212-217
- [23] 王春娥, 盖钧镒, 傅三雄, 等. 大豆豆腐和豆乳得率的遗传分析与 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2008, 41(5): 1274-1282