黄瓜种子休眠性的数量遗传分析

唐慧珣,司龙亭*

(沈阳农业大学园艺学院,沈阳 110866)

摘 要: 采用发芽率作为种子休眠性的参考性状,对黄瓜种子休眠性进行遗传分析。运用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的方法对 2 个稳定的黄瓜高代自交系 M_6 (P_1) 与 M_{87} (P_2) 杂交组合的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 共 6 个世代群体的种子休眠性进行了分析。结果表明: 黄瓜种子休眠性的遗传符合 1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因模型 (D-0),在 B_1 、 B_2 和 F_2 这 3 个家系世代,主基因遗传率分别为 35.75%、44.60%、64.29%,多基因遗传率分别为 13.89%、13.20% 和 3.38%。环境方差占表型方差的比例分别为 50.36%、42.20%、32.33%。黄瓜种子休眠的遗传体系中主基因具有重要作用,环境方差占有较大比例,不适宜早代选择。

关键词: 黄瓜; 种子休眠; 主基因 + 多基因; 数量遗传分析

中图分类号: S 642.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 03-0549-06

Quantitative Genetic Analysis of Seed Dormancy in Cucumber

TANG Hui-xun and SI Long-ting*

(Horticulture Department of Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: Seed dormancy was analysized in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by rate of seed germination. Inheritance of seed dormancy in the cross $M_6 \times M_{87}$ was detected by applying the major gene plus polygene model of quantitative traits to a joint analysis of multi-generations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 and F_2). The results showed that seed dormancy in the cross $M_6 \times M_{87}$ was controlled by one major gene with additive-dominance effects plus polygene with additive-dominance-epistatic effects (D-0). Heritability values of the major gene in B_1 , B_2 and F_2 populations were estimated as 35.75%, 44.60% and 64.29%, while those of polygene were 13.89%, 13.20% and 3.38%, respectively. The proportion of environmental variance in phenotypic variance was 50.36%, 42.20% and 32.33%, respectively. The environmental and major gene factors had strong effects on seed dormancy in cucumber and it was not suitable for the selection in early generation.

Key words: cucumber; seed dormancy; major gene plus polygene; quantitative genetic analysis

黄瓜(*Cucumis sativus* L.) 果龄在 25 d 左右的种瓜种胚已经发育完全,种子成熟后具有一定的休眠期(牛瑞温,2007)。在黄瓜生产过程中,一般采取温汤浸种(孙玉河等,2002)等方法来打破休眠,提高出苗率,以保证生产的需要。种子成熟后,休眠期过长虽然不好,但如果休眠期很短

收稿日期: 2012 - 10 - 23; **修回日期:** 2013 - 01 - 04

基金项目: 国家自然科学基金项目(30971999); 辽宁省教育厅重点实验室基金项目(2009S092)

^{*} 通信作者 Author for correspondence (E-mail: silongting@hotmail.com)

或没有休眠期,种子就可能在植株上发芽。这种现象称之为未熟发芽 premature germination(Farwell et al., 1991)或采前发芽 preharvest sproution(徐成斌和吴兆苏,1988),会给生产造成损失。大田作物中玉米(余庆茹,2010)、小麦(孙果忠 等,2010)等均存在这一问题,称之为穗发芽。人们对穗发芽发生机理进行了较为深入的研究,并已达到了分子水平。蔬菜作物发生采前发芽的主要有白菜(Ren & Bewley,1998)、萝卜(李曙轩,1979)等,黄瓜上也存在这一现象。在黄瓜制种中,某些容易发生采前发芽的黄瓜品种,采种时要注意授粉后种子成熟时间不宜过长,否则种子就会在果实内发芽,在采种时如不注意已有萌动的种子,将其混入生产用种子中,就会影响种子的发芽率或出现畸形幼芽的比例很高(庞金安 等,2000)。

影响采前发芽的因素较多,但起主要作用的是内因(庞金安 等,2002),即基因遗传。因此,需要探明黄瓜种子休眠性的遗传本质和发生机制,从遗传的角度为解决黄瓜育种工作中种子休眠问题提供理论基础。目前关于黄瓜种子休眠性状的研究主要集中在化学药剂处理打破种子休眠(尚庆茂 等,2005)、物理处理解除休眠(刘政国和龙明华,2008)等结束种子休眠的途径方面。探明种子休眠的遗传规律是在黄瓜育种工作中控制种子休眠性状、保障经济产量的关键。本研究中采用发芽率作为种子休眠的表型性状,以经过多年选育的休眠性不同的黄瓜高代自交系为亲本,构建 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 等 6 个世代群体,采用主基因 + 多基因混合遗传联合多个世代分离分析法,探讨与黄瓜种子休眠性相关的遗传机制,以期为今后培育有一定的休眠期且容易打破休眠的黄瓜品种提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试材及取样

采用发芽率差异较大的 2 个黄瓜高代自交系作为亲本,其中 M_{87} 发芽率低于 30%,具有较强休眠性; M_6 发芽率高于 70%,休眠性弱且常发生果中发芽现象。所有试材由沈阳农业大学园艺学院黄瓜育种课题组提供,亲本经过多代自交纯合,性状稳定。

1.2 试验方法

1.2.1 材料种植与性状调查

2011 年 3 月在沈阳农业大学蔬菜温室种植亲本 P_1 (M_6)和 P_2 (M_{87}),并配制 F_1 ($M_6 \times M_{87}$),5 月采收获得亲本和 F_1 种子。2012 年 3 月播种 P_1 、 P_2 和 F_1 。亲本自交, F_1 自交并与两亲本回交,配制 F_2 、 B_1 [($M_6 \times M_{87}$) \times M_6]和 B_2 [($M_6 \times M_{87}$) \times M_{87}]。7 月采收获得 6 个基本世代群体,即 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 群体。采用高畦单株双行同时种植,完全随机排列各世代。随机区组设计, P_1 、 P_2 、 P_1 每小区种植 35 株, P_1 0、 P_2 1、 P_3 2、 P_4 3 每小区种植 145 株,按常规方法进行田间管理,随机采收授粉后 35 d 的种瓜进行发芽率的调查。

休眠性分级标准:以发芽率表示的种子休眠等级划分标准如表1所示。

表 1 发芽率表示的种子休眠性分级

Table 1 Classification of seed dormancy by germination

| 简单分级 Simple classification | 发芽率/% Germination |
|----------------------------|-------------------|
| 强休眠 Strong dormancy | 0 ~ 10 |
| 较强休眠 Stronger dormancy | > 10 ~ 30 |
| 中等休眠 Medium dormancy | > 30 ~ 60 |
| 无(弱)体眠 Weak dormancy | > 60 ~ 100 |

发芽率的测定方法: 种瓜后熟 5 d 后,取出种子洗净晾干,在室温(25 ℃)条件下用蒸馏水浸种 4 h,浸种后移入培养皿中,培养皿底部放双层滤纸,加 15 mL 清水,每皿 100 粒种子,在 30 ℃恒温培养箱中发芽,发芽过程中保持种子和纱布湿润,种子芽长 3~5 mm 时计为发芽种子。发芽率(%)=(n天内的发芽种子数/供试种子总数)×100。

1.2.2 数据处理与分析方法

采用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 6 个世代的萌发率进行分析,比较 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(E)共 5 类 24 种遗传模型的 AIC 值,进行遗传模型的适合性测验,包括均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2)、Smirnov 检验($_nW^2$)和 Kolmogorov 检验(D_n)。综合极大似然函数、AIC 值最小和适合性检验的结果选出最优模型,在最优模型下估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。

数据分析采用由南京农业大学盖钧镒、章元明、何小红等提供的计算软件(盖钧镒等,2003),在 IBM PC 机上运行。

2 结果与分析

2.1 黄瓜种子发芽率的次数分布

黄瓜种子休眠性以萌发率作为表型性状测试的结果(表 2)显示, P_1 (M_6)萌发率平均为 78%, P_2 (M_{87})萌发率平均为 27%, F_1 萌发率平均为 65%,偏向于弱休眠性亲本 M_6 。 B_1 、 B_2 、和 F_2 世代呈现偏态分布。 B_1 世代表现为偏正态的单峰分布, B_2 、 F_2 呈现多峰分布,表明黄瓜种子休眠属于数量性状遗传,呈现主基因 + 多基因遗传特征,需做进一步遗传分析。

| Table 2 Frequency distribution of six dormancy of seed germination | | | | | | | | | | | |
|--|--------|----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------------------------|
| 世代 | 发芽率/ | % Germin | ation | | | | | | | | 平均发芽率/% |
| Generation | 0 ~ 10 | 11 ~ 20 | 21 ~ 30 | 31 ~ 40 | 41 ~ 50 | 51 ~ 60 | 61 ~ 70 | 71 ~ 80 | 81 ~ 90 | 91 ~100 | - Average germination |
| P_1 | | | | | | 1 | 2 | 8 | 3 | 1 | 78 |
| P_2 | 2 | 3 | 8 | 3 | 2 | 1 | | | | | 27 |
| F_1 | | | | 2 | 3 | 5 | 11 | 5 | 2 | | 65 |
| \mathbf{B}_1 | 1 | 2 | 4 | 8 | 9 | 15 | 12 | 6 | 1 | | 54 |
| \mathbf{B}_2 | 1 | 3 | 5 | 7 | 11 | 15 | 10 | 1 | 5 | 1 | 53 |
| F_2 | 1 | 2 | 5 | 4 | 9 | 6 | 12 | 15 | 8 | 2 | 54 |

表 2 种子发芽率 6 个世代次数分布

2.2 遗传模型的适应性检验

比较各遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值(表 3),其中 B-1 模型的 AIC 值最小为 2 068.749,其次是 D-0 模型 AIC 值为 2 073.495, E-1 模型 AIC 值为 2 075.341。选择这 3 个模型作为候选模型。通过适合性检验,从上述 3 个模型中选择统计量达到显著水平数最少的模型作为最佳模型。由表 4 得出,B-1 模型、D-0 模型和 E-1 模型的统计量达到显著水平的分别为 11、3 和 9。B-1 模型的 AIC 值虽然最小,但是其统计量达到显著水平较多,且分布于各世代中均达到了极显著,E-1 模型的 AIC 值和统计量中达到显著水平的数在 3 个候选模型中均较大,说明 B-1 模型和 E-1 模型与调查性状的遗传吻合性均较差。D-0 模型的 AIC 值与最小 AIC 值相差不大,且统计量中达到显著水平的数量最少。因此,D-0 模型,即 1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因模型为黄瓜休眠遗传分析的最适模型。

表 3 种子休眠性遗传模型的极大似然值和 AIC 值

Table 3 Max-likelihood-value and AIC value in various genetic models of seed dormancy

| 模型 | 极大似然值 | AIC 值 | 模型 | 极大似然值 | AIC 值 |
|-------|----------------------|-----------|-------|----------------------|-----------|
| Model | Max-likelihood-value | AIC value | Model | Max-likelihood-value | AIC value |
| A-1 | - 1 046.192 | 2 100.383 | D-0 | - 1 024.747 | 2 073.495 |
| A-2 | - 1 050.513 | 2 107.025 | D-1 | - 1 037.674 | 2 093.348 |
| A-3 | - 1 047.589 | 2 101.178 | D-2 | - 1 037.673 | 2 091.345 |
| A-4 | - 1 072.567 | 2 151.134 | D-3 | - 1 038.409 | 2 092.817 |
| B-1 | - 1 024.375 | 2 068.749 | D-4 | - 1 043.551 | 2 103.102 |
| B-2 | - 1 039.206 | 2 090.412 | E-0 | - 1 021.220 | 2 078.440 |
| B-3 | - 1 065.895 | 2 139.791 | E-1 | - 1 022.671 | 2 075.341 |
| B-4 | - 1 053.726 | 2 113.451 | E-2 | - 1 039.590 | 2 101.179 |
| B-5 | - 1 047.578 | 2 103.157 | E-3 | - 1 031.137 | 2 080.274 |
| B-6 | - 1 049.406 | 2 104.812 | E-4 | - 1 039.219 | 2 094.438 |
| C-0 | - 1 027.742 | 2 075.483 | E-5 | - 1 040.597 | 2 099.194 |
| C-1 | - 1 047.465 | 2 108.929 | E-6 | - 1 078.784 | 2 173.568 |

表 4 种子休眠性备选模型适合性检验

Table 4 Test for goodness of fit to candidate models of seed dormancy

| 模型 Model | 世代 Generation | $U_1^{\ 2}$ | ${U_2}^2$ | U_3^2 | $_{ m n}W^2$ | D_{n} |
|-------------|------------------|---------------|---------------|---------------|-----------------|------------------|
| B-1 | P ₁ | 1.844* | 1.223* | 0.698* | 0.2904(> 0.05) | 0.3210(> 0.05) |
| | F_1 | 0.243(0.6219) | 0.327(0.5672) | 0.143(0.7051) | 0.0815(>0.05) | 0.1378(>0.05) |
| | P_2 | 0.345(0.5570) | 0.147(0.7012) | 0.548^{*} | 0.0714(>0.05) | 0.1379(>0.05) |
| | \mathbf{B}_1 | 1.640* | 2.614^{*} | 2.271* | 0.2557(>0.05) | 0.1509(>0.05) |
| | \mathbf{B}_2 | 0.156(0.6929 | 0.473(0.4914) | 1.496* | 0.1151(>0.05) | 0.1283(>0.05) |
| | F_2 | 1.241* | 1.799* | 1.104^{*} | 0.2505(>0.05) | 0.1635(>0.05) |
| D-0 | P_1 | 0.003(0.9569) | 0.095(0.7581) | 2.078^{*} | 0.1131(>0.05) | 0.2025(>0.05) |
| | \mathbf{F}_{1} | 0.015(0.9034) | 0.020(0.8868) | 0.010(0.9206) | 0.0534(>0.05) | 0.1101(>0.05) |
| | P_2 | 0.040(0.8421) | 0.005(0.9420) | 0.231(0.6309) | 0.0351(>0.05) | 0.1013(>0.05) |
| | \mathbf{B}_1 | 0.144(0.7046) | 0.168(0.6819) | 0.029(0.8640) | 0.1096(> 0.05) | 0.1167(> 0.05) |
| | \mathbf{B}_2 | 0.132(0.7166) | 0.001(0.9819) | 1.730^{*} | 0.1335(>0.05) | 0.1084(>0.05) |
| | F_2 | 0.068(0.7946) | 0.262(0.6089) | 1.077^{*} | 0.1330(>0.05) | 0.1317(>0.05) |
| E-1 | \mathbf{P}_1 | 0.890^{*} | 0.456(0.4993) | 0.905^{*} | 0.1895(>0.05) | 0.2785(>0.05) |
| | \mathbf{F}_{1} | 0.642^{*} | 0.879^{*} | 0.418(0.5177) | 0.1279(>0.05) | 0.1617(>0.05) |
| | P_2 | 0.007(0.9348) | 0.014(0.9060) | 0.623^{*} | 0.0368(> 0.05) | 0.1065(>0.05) |
| | \mathbf{B}_1 | 0.580^{*} | 1.390^{*} | 3.119* | 0.1769(>0.05) | 0.1377(>0.05) |
| | \mathbf{B}_2 | 0.100(0.7513) | 0.140(0.7082) | 0.072(0.7878) | 0.0539(>0.05) | 0.0983(>0.05) |
| | F_2 | 0.005(0.9446) | 0.014(0.9060) | 0.550^{*} | 0.0889(>0.05) | 0.1093(>0.05) |

注: * 表示在 0.05 水平上差异显著, U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量, $_{\rm n}W^2$ 为 Smirnov 检验统计量, $D_{\rm n}$ 为 Kolmogorov 检验统计量, $_{\rm n}W^2$ (P<0.05) 的临界值为 0.461。

Note: * means significant difference at 0.05; U_1^2 , U_2^2 and U_3^2 are the statistic of Uniformity test; ${}_nW^2$ is the statistic of Smirnov test; D_n is the statistic of Kolmogorov test. The critical of ${}_nW^2$ is 0.461 at 0.05 level.

2.3 遗传参数估计

表 5 为通过最小二乘法估计出 D-0 模型的一阶参数和二阶参数,遗传主基因加性效应 d 值与显性效应 h 值同时为正值说明休眠性遗传存在加性正效应及显性正效应,有提高发芽率,降低休眠性的作用,休眠性倾向于休眠性更弱、发芽率高的亲本。 F_2 世代具有较高的主基因 + 多基因遗传率,为 67.67%,其中主基因遗传率为 64.29%,说明黄瓜种子休眠性状在高世代中基因选择作用占有较高比例。 F_2 的主基因遗传率显著高于多基因遗传率, B_1 、 B_2 世代的主基因遗传率高于多基因遗传率,表明主基因对控制种子休眠遗传作用较大。 B_1 、 B_2 、 F_2 世代的环境方差具有较大比例,说明休眠性的遗传受环境影响很大。

| 表 5 种子休眠性的遗传参数估 |
|-----------------|
|-----------------|

Table 5 The estimate of genetic parameter of dormancy

| 一阶参数 | 估计值 Estimate | 二阶参数 | 估计值 Estimate | | | |
|---------------|-------------------|----------------------|----------------|----------|----------|--|
| 1st parameter | 111 III. Estimate | 2nd parameter | \mathbf{B}_1 | B_2 | F_2 | |
| m_1 | 57.5242 | σ_{e}^{2} | 147.6721 | 147.6721 | 147.6721 | |
| m_2 | 56.4534 | σ_{p}^{2} | 293.1930 | 350.0514 | 456.6624 | |
| m_3 | 47.4759 | σ_{pg}^2 | 104.8037 | 46.2361 | 15.4196 | |
| m_4 | 39.4432 | σ_{mg}^2 | 40.7172 | 156.1432 | 293.5707 | |
| m_5 | 58.1823 | h^2_{mg} /% | 35.75 | 44.60 | 64.29 | |
| m_6 | 52.9774 | h^{2}_{pg} /% | 13.89 | 13.20 | 3.38 | |
| d | 20.4759 | $h^2_{mg + pg} / \%$ | 49.64 | 57.80 | 67.67 | |
| h | 6.7391 | $1-h^2_{mg+pg}/\%$ | 50.36 | 42.20 | 32.33 | |

注: σ_p^2 , 表型方差; σ_{pg}^2 , 多基因方差; σ_{mg}^2 , 主基因方差; σ_e^2 , 环境方差。

Note: σ_p^2 , Phenotypic variance; σ_{pg}^2 , Poly-gene variance; σ_{mg}^2 , Major gene variance; σ_e^2 , Environmental variance.

3 讨论

种子休眠(seed dormancy)是指在一定的时间内,具有活力的种子(或者萌发单位)在任何正常的物理环境因子(温度、光照/黑暗等)的组合下不能完成萌发的现象(Baskin & Baskin,2004;Finch & Leubner,2006)。种子休眠是一种非常复杂的现象,除了受许多基因调控外,还受植物激素和环境因子的影响(Staub et al., 1989;Finkelstein et al., 2008;付婷婷等,2009)。前人对黄瓜种子休眠性的多世代遗传分析指出其受到多基因位点的调控,但并未明确其休眠性的遗传模型。国内对黄瓜种子休眠性遗传的研究主要集中在引起休眠原因的探讨和打破休眠途径上。对于种子休眠性状遗传的研究主要集中在玉米(兰海等,2007),水稻(江玲等,2005)等作物上,已经定位了21个与玉米种子休眠相关的基因。

本研究中对黄瓜种子休眠性的遗传规律进行了探讨,明确了黄瓜种子的休眠性状符合植物数量性状的遗传规律,与前人对多种植物种子休眠性状的研究结论相符,并且得到了黄瓜种子休眠的遗传模型,为进一步研究和利用种子休眠性提供参考。目前虽然普遍以萌发率作为休眠性状的表型性状,但是尚不够科学全面。今后应努力寻找准确反映种子休眠性状的标记,改进研究方法,以便提高指导育种实践的价值。

黄瓜种子休眠遗传由 1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因共同控制,得到分离世代的主基因遗传率为 35.75% ~ 64.29%,多基因遗传率为 3.38% ~ 13.89%,多基因遗传率在高代中明显降低。环境方差在几个世代中所占比例较高,说明环境对休眠有较大影响,不宜在早代进行该性状选择。

References

Baskin J M, Baskin C C. 2004. A classification system for seed dormancy. Seed Science Research, 14: 1 - 16.

Farwell A J, Faeina M P W, Channon P. 1991. Soil acidity effects on premature germination in immature maize grain. Developments in Plant and Soil Sciences, 45: 355 - 361

Finch-Savage W E, Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. New Phytologist, 171: 501 - 523.

Finkelstein R, Reeves W, Ariizumi T, Sreber C. 2008. Molecular aspects of seed dormancy. Annual Review of Plant Biology, 59: 387 - 415.

Fu Ting-ting, Cheng Hong-yan, Song Song-quan. 2009. Advances in studies of seed dormancy. Chin Bull Bot, 44: 629 - 641. (in Chinese) 付婷婷,程红焱,宋松泉. 2009. 种子休眠的研究进展. 作物学报,44 (5): 629 - 641.

Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plants. Beijing: Science Press. (in Chinese) 盖钧镒,章元明,王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科学出版社.

- Jiang Ling, Zhang Wen-wei, Zhai Hu-qu, Wan Jian-min. 2005. Mapping and analysis of quantitative trait loci controlling seed dormancy in rice. Scientia Agricultura Sinica, 38 (4): 650 - 656. (in Chinese)
 - 江 玲,张文伟,翟虎渠,万建民. 2005. 水稻种子休眠性基因座的定位和分析. 中国农业科学, 38 (4): 650-656.
- Lan Hai, Li Xin-hai, Wang Feng-ge, Gao Shi-bin. 2007. QTL mapping of seed dormancy in maize (*Zea mays* L.). Chin Bull Bot, 33 (9): 1474 1478. (in Chinese)
 - 兰 海,李新海,王凤格,高世斌. 2007. 玉米种子休眠性的 QTL 定位. 作物学报,33 (9): 1474-1478.
- Li Shu-xuan. 1979. Physiology of vegetable cultivation. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. (in Chinese)
 - 李曙轩. 1979. 蔬菜栽培生理. 上海: 上海科学技术出版社.
- Liu Zheng-guo, Long Ming-hua. 2008. Progress of dormancy and germination of cucurbit seeds. Journal of Changjiang Vegetables, (5): 31 33. (in Chinese)
 - 刘政国,龙明华. 2008. 瓜类蔬菜种子休眠与萌发研究进展. 长江蔬菜, (5): 31-33.
- Niu Rui-wen. 2007. Influence of different reagent seed soaking on seed dormancy in cucumber. Seed Science and Technology, (2): 48 49. (in Chinese)
 - 牛瑞温. 2007. 不同试剂浸种对黄瓜种子休眠的影响. 种子科技, (2): 48-49.
- Pang Jin-an, Ma De-hua, Huo Zhen-rong, Li Shu-ju. 2000. Effects of growth time and after repining on maturation and germination in fruit of cucumber seeds // Ao Yan-song, Qin Zhi-wei. Advances in horticulture. Harbin: Harbin Institute of Technology Press: 397 400. (in Chinese) 庞金安, 马德华, 霍振荣, 李淑菊. 2000. 成熟度和后熟对黄瓜种子发育及果实内发芽的影响 // 奥岩松, 秦智伟. 园艺学进展. 哈尔滨: 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版社: 397 400.
- Pang Jin-an, Li Huai-zhi, Ma De-hua. 2002. Progress on preharvest sproution of vegetable crops. Tianjin Agricultural Sciences, 8 (3): 43 46. (in Chinese)
 - 庞金安,李怀智,马德华. 2002. 蔬菜作物种子采前发芽研究进展. 天津农业科学,8(3):43-46.
- Ren C W, Bewley J D. 1998. Seed development test structure and precocious germination of Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). Seed Science Research, 8 (3): 385 397.
- Shang Qing-mao, Zhang Zhi-gang, Wang Yi-ming. 2005. Effects of seed soaking with different reagents on germination and seedling growth of cucumber. Seed, 24 (2): 27 30. (in Chinese)
 - 尚庆茂, 张志刚, 王一鸣. 2005. 不同试剂浸种对黄瓜种子萌发和幼苗生长的影响. 种子, 24(2): 27-30
- Sun Guo-zhong, You Guang-xia, Sun Jing-yan, Zhang Xiu-ying, Wu Shu-zhen, Yuan Fei, Wang Hai-bo, Xiao Shi-he. 2010. Identification on preharvest sprouting resistance and evaluation to related molecular markers in Chinese wheat cultivars. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 25 (4): 6 11. (in Chinese)
 - 孙果忠,游光霞,孙京燕,张秀英,武淑祯,苑 菲,王海波,肖世和. 2010. 我国小麦主推品种穗发芽抗性鉴定及相关分子标记的评价. 华北农学报,25(4): 6-11.
- Sun Yu-he, Li Huai-zhi, Huo Zhen-rong, Pang Jin-an. 2002. Effect of hot-water treatment on dormancy of north China cucumber seed. Tianjin Agricultural Sciences, 8 (3): 14 16. (in Chinese)
 - 孙玉河, 李怀智, 霍振荣, 庞金安. 2002. 温汤浸种对华北型黄瓜种子休眠的影响. 天津农业科学, 8 (3): 14-16.
- Staub J E, Globerson D, Genizi A. 1989. Inheritance of seed dormancy in *Cummis sativus* var. *hardwickii* (Royle) Alef. Tag Theoretical and Applied Genetics, 78: 143 151.
- Xu Chen-bin, Wu Zhao-su. 1988. Physiological and biochemical characteristics of preharvest sprouting in wheat. Scientia Agricultura Sinica, 21 (3): 14 20. (in Chinese)
 - 徐成斌,吴兆苏. 1988. 小麦收获前穗发芽的生理生化特性研究. 中国农业科学,21(3):14-20.
- Yu Qing-ru. 2010. Microarray-based analysis of gene differential expression of maize preharvest sprouting [M. D. Dissertation]. Ya'an: Sichuan Agricultural Uniersity. (in Chinese)
 - 余庆茹. 2010. 利用基因芯片技术研究玉米穗发芽基因差异表达[硕士论文]. 雅安:四川农业大学.