

青花菜与甘蓝近缘野生种 ‘B2013’ 杂交后代对根肿病抗性的遗传分析

张小丽, 李占省, 方智远, 李宝聚, 柴阿丽, 孙继峰, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 张黎黎, 樊艳燕, 孙培田, 刘玉梅*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 以高感根肿病的青花菜自交系 ‘93219’ 和高抗根肿病的甘蓝近缘野生种 (*Brassica macrocarpa* Guss.) 自交系 ‘B2013’ 为亲本配制的 6 个联合世代 (P_1 、 P_2 、 F_1 、 BC_1 、 BC_2 和 F_2) 群体为试材, 采用主基因 + 多基因混合遗传模型对根肿病抗性进行了遗传分析。结果表明: 青花菜 × 甘蓝近缘野生种 ‘B2013’ 后代对根肿病抗性的最适遗传模型为 B-1 模型, 即由两对加性-显性-上位性主基因控制。 BC_1 、 BC_2 和 F_2 世代主基因遗传率分别为 81.22%、78.36% 和 80.00%, 遗传变异平均值占表型变异的 79.86%, 环境变异平均值占表型变异的 20.14%, 表明抗病性以主基因遗传为主, 同时受环境影响较大, 应在早期世代进行选择, BC_1 、 F_2 世代主基因选择效率较高。

关键词: 青花菜; 甘蓝近缘野生种; 根肿病抗性; 主基因; 遗传分析

中图分类号: S 635

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 11-2225-06

Genetic Analysis of Clubroot Resistance in the Populations of Broccoli × Wild Cabbage Accession ‘B2013’

ZHANG Xiao-li, LI Zhan-sheng, FANG Zhi-yuan, LI Bao-ju, CHAI A-li, SUN Ji-feng, YANG Li-mei, ZHUANG Mu, ZHANG Yang-yong, ZHANG Li-li, FAN Yan-yan, SUN Pei-tian, and LIU Yu-mei*
(Institute of Vegetables and Flowers of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Six generations (P_1 , P_2 , F_1 , BC_1 , BC_2 and F_2) derived from the crosses of broccoli inbred line ‘93219’ (high susceptible) and the wild cabbage accession inbred line (*Brassica macrocarpa* Guss.) ‘B2013’ (high resistant) were used to investigate the inheritance of clubroot resistance by using mixed major gene plus polygene inheritance model. The results showed that the clubroot resistance was controlled by two additive-dominant-epitasis major genes (B-1 model) in the joint analysis of the six generations. The major genes heritability of BC_1 , BC_2 and F_2 were estimated to be 81.22%, 78.36% and 80.00%, the genetic variance and the environmental variance accounted for 79.86% and 20.14% of the phenotypic variance in each population respectively. It indicated that the clubroot resistance was dominated by major genes though the environmental factors had a great effect. In practical breeding,

收稿日期: 2014 - 06 - 09; **修回日期:** 2014 - 09 - 29

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25-A); 国家科技支撑计划课题 (2013BAD01B04); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liuyumei@caas.cn)

higher heritability of major genes can be favorable to an efficient selection in early generations, such as BC₁ and F₂ for resistance to clubroot in broccoli breeding plan.

Key words: broccoli; wild cabbage accession; clubroot resistance; major gene; genetic analysis

十字花科蔬菜根肿病是由芸薹根肿菌 (*Plasmodiophora brassicae* Woron.) 侵染引起的土传病害。近年来, 青花菜根肿病在浙江台州 (余山红 等, 2012)、云南通海等地发生日趋严重。一般认为, 大白菜对根肿病的抗性是由少数几个相对独立的主效基因控制, 甘蓝是多基因控制的数量遗传抗性, 甘蓝型油菜是由 1~2 个独立的显性基因所控制 (王芳展 等, 2012)。本研究中以高感根肿病的青花菜高代自交系 ‘93219’ 和高抗根肿病的甘蓝近缘野生种 ‘B2013’ 为亲本, 构建了 P₁、P₂、F₁、BC₁、BC₂ 和 F₂ 联合分析群体, 运用主基因 + 多基因混合遗传模型 (盖钧镒 等, 2003; Zhang et al., 2006, 2010; 李兴涛 等, 2011; Muhammad et al., 2012; 苏彦宾 等, 2012; 纪小红 等, 2013; 李华 等, 2013; 唐慧珣和司龙亨, 2013) 对根肿病抗性进行了遗传分析, 以期更加全面地了解遗传信息和基因的作用方式, 为该材料根肿病抗性基因定位, 进行相应的分子标记辅助选择, 以及开展青花菜乃至十字花科作物抗根肿病材料的创制和新品种选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

感病亲本 P₁ (93219) 为中国农业科学院蔬菜花卉研究所选育的青花菜 (*Brassica oleracea* var. *italica*) 高代纯合自交系, 表现为高感根肿病。抗病亲本 P₂ (B2013) 为引自美国的甘蓝近缘野生种 (*B. macrocarpa*) 自交系。2011 年冬季, 以 P₁ × P₂ 配制 F₁, 2012 年 11 月上中旬将双亲及 F₁ 定植于中国农业科学院蔬菜花卉研究所南圃场温室, 分别进行自交和回交, 获得 P₁、P₂、F₁、BC₁ [(P₁ × P₂) × P₁]、BC₂ [(P₁ × P₂) × P₂] 和 F₂ [(P₁ × P₂) ⊗] 共 6 个世代种子。

1.2 接种方法

将预存于 -20 °C 冰箱的大白菜根肿块 (采自云南昆明, 感染芸薹根肿菌 4 号生理小种) 搅碎, 用 4 层纱布过滤, 冷冻离心机 2 500 r · min⁻¹ 离心 5 min; 弃上清液, 用蒸馏水悬浮沉淀, 重复 3 次; 用血球计数板统计悬浮液休眠孢子浓度, 用蒸馏水调至 3 × 10⁸ cfu · mL⁻¹, 4 °C 保存, 24 h 之内使用。

2013 年 7 月 20 日将 6 世代群体种子播于装有消毒育苗基质的营养钵中, 常规管理。待幼苗长到 2~3 叶期时 (8 月 10 日) 进行伤根处理后每营养钵灌入 5 mL 孢子悬浮液, 后置于 25 °C 温室环境中, 16 h 光照条件, 6~7 周后调查发病情况。P₁、P₂、F₁ 设 3 次重复。其中 P₁ 接种 40 株, 重复 I 接种 14 株, 重复 II 和重复 III 均 13 株; P₂ 接种 50 株, 重复 I 接种 18 株, 重复 II 和重复 III 均 16 株; F₁ 接种 62 株, 重复 I 和重复 II 均 21 株, 重复 III 20 株。BC₁、BC₂、F₂ 接种总株数分别为 219、242 和 409 株。同时以青花菜自交系 ‘8554’ 为感病对照, 以欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris*) ‘B917’ 为抗病对照。

1.3 病情分级与统计分析

根肿病分级参照李妍等 (2011) 的标准。病情指数 DI = Σ (各级发病株数 × 相对级数值) / (调查总株数 × 4) × 100。抗性鉴定标准: 免疫 (I): DI = 0; 高抗 (HR): 0 < DI ≤ 25; 抗病 (R): 25 < DI ≤ 45; 中抗 (MR): 45 < DI ≤ 65; 感病 (S): 65 < DI ≤ 80; 高感 (HS): DI > 80。

采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型 (盖钧镒 等, 2003), 分别对 6 个世代群体

的根肿病抗性进行遗传分析。通过极大似然函数和 IECM 算法估计各世代、各成分分布参数，通过 AIC 准则和适合性检验选择最优模型，采用最小二乘法估计最优遗传模型的一阶和二阶遗传参数，估计主基因和多基因效应值及遗传率。各世代平均数的计算及次数分布的统计采用 Excel 2007 软件。

2 结果与分析

2.1 6 个世代的根肿病抗性级别次数分布

由 6 个世代根肿病抗性次数分布（表 1）可知，感病亲本 P₁ 和抗病亲本 P₂ 的平均病情指数分别为 91.25 和 7.66，F₁ 为 45.00，介于两亲本之间，但低于两亲本的平均值（49.46），表现出偏向于抗病父本（P₂）遗传的现象，说明在该抗根肿病的遗传组合中，抗病对感病存在部分显性的作用。

将 3 个分离世代各抗性级株数与各分离世代调查总株数的比值分别做频率分布图（图 1），可以看出，BC₁、BC₂ 和 F₂ 均为多峰，且呈偏态分布，具有明显的数量性状主基因 + 多基因遗传特征。

表 1 ‘93219’ × ‘B2013’ 的 6 世代群体中根肿病抗性级别次数分布
Table 1 Frequency distribution of the clubroot resistance in six populations from ‘93219’ × ‘B2013’

世代 Generation	总株数 Number of plants	抗性级别 Resistance grade					病情指数 Disease index
		0	1	2	3	4	
P ₁ (93219)	40				14	26	91.25
P ₂ (B2013)	50	31	19				7.66
F ₁ (93219 × B2013)	62	11	25	16	7	3	45.00
BC ₁ [(93219 × B2013) × 93219]	219	40	54	44	36	45	49.09
BC ₂ [(93219 × B2013) × B2013]	242	49	72	37	39	25	43.70
F ₂ [(93219 × B2013) ⊗]	409	77	119	81	62	70	45.66
8554 (青花菜, 感病对照 Broccoli, susceptible CK)	21					21	100.00
B917 (欧洲山芥, 抗病对照 Winter Cress, resistant CK)	21	21					0

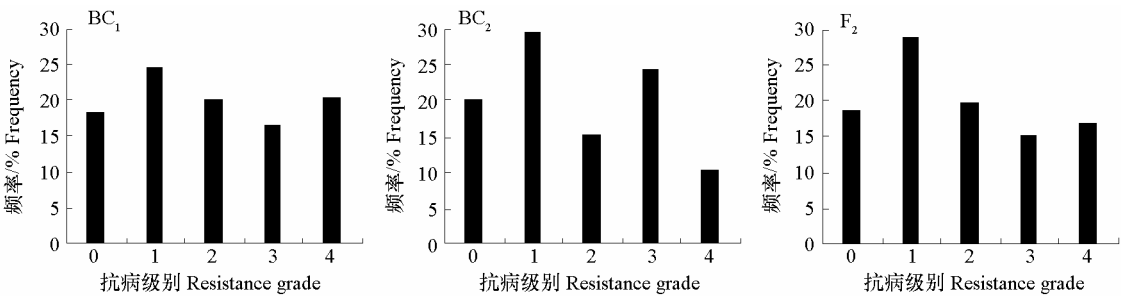


图 1 ‘93219’ × ‘B2013’ 的 BC₁、BC₂ 及 F₂ 群体中根肿病抗性频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of the clubroot resistance in populations of BC₁, BC₂ and F₂ from ‘93219’ × ‘B2013’

2.2 6 个世代联合分离分析模型的选择和检验

采用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型对 6 个世代的根肿病抗性进行分析，获得 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 23 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值（表 2）。

根据最小 AIC 准则，从各种备选模型中初步确定备选遗传模型为 B-1、D-2 及 E-1。为确定最优遗传模型，对这 3 个模型进行（U₁²、U₂²、U₃²、_nW² 和 D_n）适合性检验（表 3），选择统计量达到显著水平个数较少的模型作为最优模型。结果表明，B-1 模型达到差异显著水平的统计量最少（11 个），为最优遗传模型，即对根肿病的抗性遗传由两对加性—显性—上位性主基因控制。

表 2 各遗传模型的极大对数似然值及 AIC 值

Table 2 The estimation of max-likelihood-value and AIC value of the different genetic models

模型 Model	极大对数似然值 Max-likelihood-value	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大对数似然值 Max-likelihood-value	AIC 值 AIC value
A-1	-1 715.86	3 439.73	D-0	-1 616.21	3 256.41
A-2	-1 726.54	3 459.08	D-1	-1 595.50	3 209.01
A-3	-1 752.69	3 511.38	D-2	-1 595.50	3 207.01
A-4	-1 727.65	3 461.30	D-3	-1 686.00	3 388.00
B-1	-1 591.39	3 202.77	D-4	-1 623.43	3 262.86
B-2	-1 684.96	3 381.93	E-0	-1 607.91	3 251.82
B-3	-1 806.01	3 620.01	E-1	-1 584.62	3 199.23
B-4	-1 735.36	3 476.71	E-2	-1 660.53	3 343.07
B-5	-1 751.18	3 510.36	E-3	-1 648.52	3 315.04
B-6	-1 751.18	3 508.35	E-4	-1 692.39	3 400.79
C-0	-1 674.41	3 368.83	E-5	-1 717.93	3 453.87
C-1	-1 718.09	3 450.18			

表 3 B-1、D-2、E-1 模型的适合性检验

Table 3 Tests for fitness of B-1, D-2 and E-1 models

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
B-1	P ₁	0.05	0	0.57	1.11*	0.36
	F ₁	1.16	5.18*	24.32*	1.17*	0.32
	P ₂	0.50	0.55	0.05	1.35*	0.37
	BC ₁	1.04	2.25	4.20*	1.03*	0.15
	BC ₂	5.06*	4.50*	0.05	1.58*	0.20
	F ₂	1.79	0.79	2.65	1.94*	0.18
D-2	P ₁	7.56*	6.86*	0.03	1.70*	0.46
	F ₁	1.50	4.18*	16.28*	1.00*	0.29
	P ₂	0.31	0.01	2.98	1.25*	0.32
	BC ₁	11.99*	10.02*	0.56	1.87*	0.20
	BC ₂	3.62	3.18	0.06	1.47*	0.18
	F ₂	3.07	5.72*	7.74*	2.34*	0.18
E-1	P ₁	1.44	2.59	3.19	1.18*	0.38
	F ₁	1.13	0.06	25.52*	1.21*	0.35
	P ₂	0.55	0.12	2.26	1.28*	0.33
	BC ₁	8.06*	12.47*	9.81*	1.93*	0.22
	BC ₂	9.80*	8.25*	0.41	2.04*	0.22
	F ₂	0.93	1.47	1.24	1.80*	0.16

注: U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 为均匀性检验统计量; ${}_nW^2$ 为 Smirnov 检验统计量; D_n 为 Kolmogorov 检验统计量。* 表示 0.05 水平上差异显著。

Note: U_1^2 , U_2^2 , 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. * Indicates the significant difference at $P < 0.05$.

2.3 6 个世代联合分离分析最适模型遗传参数估计

利用最小二乘法对获得的最适遗传模型 B-1 模型, 估计其一阶遗传参数和二阶遗传参数。由表 4 中一阶遗传参数可知, 根肿病抗性加性效应中, $|d_a| > |d_b|$, 且均为正向效应, 升高了病情指数值, 减弱了抗病性。第 1 对主基因的显性效应值和势能比值分别为 -0.56 和 -0.34, 其显性效应小于加性效应, 具有负向显性作用; 第 2 对主基因分别为 0.73 和 73, 其显性效应明显大于加性效应, 具有正向超显性作用。在上位性效应中, 2 对主基因间存在加性 \times 加性 (i)、加性 \times 显性 (j_{ab})、显性 \times 加性 (j_{ba})、显性 \times 显性 (l) 的交互作用, 且均为负向效应, 有利于降低病情指数值, 促进抗病。可见, 在根肿病抗性中主基因加性效应、显性效应和上位性效应均起到重要作用。

由表 4 的二阶参数可知, 该组合 BC₁、BC₂ 和 F₂ 世代主基因遗传率分别为 81.22%、78.36%和 80.00%, 遗传变异平均值占表型变异的 79.86%, 环境变异平均值占表型变异的 20.14%, 主基因遗传率相对较高, 环境方差也占有一定比例, 表明抗病性以主基因遗传为主, 同时受环境影响也较大。

表 4 青花菜根肿病抗性 B-1 模型遗传参数估计

Table 4 The estimates of genetic parameters of Broccoli CR in B-1 model

一阶遗传参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶遗传参数 2nd order parameter	估计值 Estimate		
			BC ₁	BC ₂	F ₂
d_a (第 1 主基因的加性效应 Additive effects of 1 st major gene)	1.63	σ_p^2 (表型方差 Phenotypic variance)	1.97	1.71	1.85
d_b (第 2 主基因的加性效应 Additive effects of 2 st major gene)	0.01	σ_{mg}^2 (主基因方差 Major gene variance)	1.60	1.34	1.48
h_a (第 1 主基因的显性效应 Dominant effects of 1 st major gene)	-0.56	σ_e^2 (环境方差 Enviroment variance)	0.37	0.37	0.37
h_b (第 2 主基因的显性效应 Dominant effects of 2 st major gene)	0.73	$h_{mg}^2/\%$ (主基因遗传率 Major gene heritability)	81.22	78.36	80.00
i (2 个主基因之间的加性 \times 加性互作效应 The epistatic effect of additive \times additive between two major genes)	-0.04				
j_{ab} (2 个主基因之间的加性 \times 显性互作效应 The epistatic effect of additive \times dominant between two major genes)	-2.30				
j_{ba} (2 个主基因之间的显性 \times 加性互作效应 The epistatic effect of dominant \times additive between two major genes)	-1.11				
l (2 个主基因之间的显性 \times 显性互作效应 The epistatic effect of dominant \times dominant between two major genes)	-1.02				
h_a/d_a (第 1 主基因的势能比值 Dominance degree of 1 st major gene)	-0.34				
h_b/d_b (第 2 主基因的势能比值 Dominance degree of 2 st major gene)	73.00				

3 讨论

本研究中利用主基因 + 多基因混合遗传模型分析证明,青花菜 \times 甘蓝近缘野生种 B2013 后代的根肿病抗性由两对加性—显性—上位性主基因控制 (B-1 模型)。BC₁、BC₂ 和 F₂ 世代主基因遗传率相对较高,环境方差也占有较高比例,表明抗病性由主基因遗传为主,同时受环境影响较大,应在早期世代进行选择,BC₁、F₂ 主基因选择效率较高,应兼顾选择。此外,还应加强分子标记和 QTL 定位的研究,进行标记辅助选择,以加快抗病品种的选育和提高育种效率。

本研究中,根肿病抗性偏向于父本 (抗病) 遗传,抗病对感病存在部分显性作用,因此应选择双亲均为抗病或亲本之一为抗病性强的品系配制抗病杂交种,在培育抗病自交系时,应通过杂交、回交转育主基因来选育。

野生资源中存在大量的优异抗性基因,增强对其的挖掘与利用是进一步创制新的育种材料的有效途径。前人已通过有性杂交、远缘杂交、细胞工程、基因工程等手段,实现了许多近缘种、野生种的优良基因,尤其是抗病基因向栽培种的转移,创制了一批新的种质。早在 1973 年 McNaughton (1973) 就以抗根肿病的萝卜为母本,通过远缘杂交的手段,获得了抗根肿病甘蓝 \times 萝卜杂种 F₁。Hagimori 等 (1992) 以花椰菜与萝卜为材料,利用体细胞杂交手段,获得了抗性亲本萝卜基本一致的抗根肿病杂种。Akaba 等 (2009) 将萝卜的抗根肿病基因转移进甘蓝型油菜,创建了甘蓝型油菜—萝卜异附加系。温贵聚等 (2008) 通过人工辅助授粉,已获得了大白菜与黑芥的种间杂种,该黑芥是具有黑腐、根肿及黑胥病复合抗性的种质。

目前在青花菜中缺少抗根肿病的抗源材料。本研究所用的父本 ‘B2013’ 为甘蓝近缘野生种,起源于意大利西西里岛,其叶富含硫代葡萄糖苷,叶片干物质施入土壤中能有效防治番茄根结线虫 (Argento et al., 2012)。该野生种生长旺盛,冬性极强,经过多次抗性鉴定均表现为抗根肿病,其与青花菜杂交容易获得真实的杂种 F₁, 不存在杂交不亲和现象,且结籽较多。

在本研究中通过有性杂交获得了抗根肿病 F₁, 其在生长势上表现出较强的杂种优势,性状介于双亲之间,且与冬性极强的父本 ‘B2013’ 相比无需春化就能抽薹开花, F₁ 可以作为 “桥梁材料”, 以期通过回交转育并结合人工接种鉴定、分子标记辅助选择,选育出抗根肿病青花菜材料。另外,本试验所用的根肿菌为 4 号生理小种,对其他生理小种的抗性遗传规律有待进一步研究。

References

- Akaba M, Kaneko Y, Hatakeyama K, Ishida M, Bang Sang Woo, Matsuzawa Y. 2009. Identification and evaluation of clubroot resistance of radish chromosome using a *Brassica napus-Raphanus sativus* monosomic addition line. *Breeding Science*, 59 (2): 203 – 206.
- Argento S, Raccuia S A, Melilli M G, Toscano V. 2012. Brassicas and their glucosinolate content for the biological control of root-knot nematodes in protected cultivation // VI International Symposium on Brassicas and XVIII Crucifer Genetics Workshop, 1005, 539 – 544.
- 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.
- Hagimori M, Nagaoka M, Kato N, Yoshikawa H. 1992. Production and characterization of somatic hybrids between the Japanese radish and cauliflower. *Theoretical and Applied Genetics*, 84 (7 – 8): 819 – 824.
- Ji Xiao-hong, Yin Le, Shen Bao-yu, Zhang Lei, Wang Yu-gang, Feng Hui. 2013. Inheritance analysis of bolting correlated traits using mixed major gene plus polygene model in *Brassica rapa*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 29 (4): 76 – 82. (in Chinese)
- 纪小红, 尹 乐, 沈宝宇, 张 磊, 王玉刚, 冯 辉. 2013. 白菜抽薹相关性状遗传分析. *中国农学通报*, 29 (4): 76 – 82.
- Li Hua, Liu Lian-zheng, Yang Xing-sheng, Liang Zi-ying, Shen Wei-nan, Xi Ya-jun, Wang Zhu-lin, Liu Shu-dong. 2013. Major plus multi-gene analysis of resistance to powdery mildew in wheat strain 0911-3. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 28 (1): 37 – 43. (in Chinese)
- 李 华, 刘联正, 杨兴圣, 梁子英, 沈玮因, 奚亚军, 王竹林, 刘曙东. 2013. 小麦抗源材料 0911-3 抗白粉病的主基因 + 多基因遗传分析. *华北农学报*, 28 (1): 37 – 43.
- Li Xing-tao, Cao Min-jian, Yu Hai-qiu, Lü Wen-yan, Wang Xiao-guang. 2011. Genetic analysis of tolerance to low-potassium stress in maize using mixed model of major gene plus polygene. *Journal of Maize Sciences*, 19 (4): 93 – 97. (in Chinese)
- 李兴涛, 曹敏建, 于海秋, 吕文彦, 王晓光. 2011. 玉米低钾耐性性状的主基因 + 多基因遗传分析. *玉米科学*, 19 (4): 93 – 97.
- Li Yan, Xie Xue-wen, Xiang Wen-sheng, Shi Yan-xia, Li Bao-ju, Wang Ping. 2011. The inoculation methods of Chinese cabbage clubroot. *Acta Phytophylacica Sinica*, 38 (1): 95 – 96. (in Chinese)
- 李 妍, 谢学文, 向文胜, 石延霞, 李宝聚, 王 平. 2011. 白菜根肿病的接种方法. *植物保护学报*, 38 (1): 95 – 96.
- McNaughton I H. 1973. Synthesis and sterility of *Raphanobrassica*. *Euphytica*, 22 (1): 70 – 88.
- Muhammad Irfaq Khan, Gul Sanat Shah Khattak, Abdul Jabbar Khan, Fazle Subhan, Tila, Mohammad, Akhtar Ali. 2012. Genetic control of flag leaf area in wheat (*Triticum aestivum*) crosses. *African Journal of Agricultural Research*, 7 (27): 3978 – 3990.
- Su Yan-bin, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Zhuang Yang-yong, Zhang Xiao-li, Sun Pei-tian. 2012. Genetic analysis of head-splitting resistance traits in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (8): 1482 – 1490. (in Chinese)
- 苏彦宾, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄 木, 张扬勇, 张小丽, 孙培田. 2012. 结球甘蓝耐裂球性状遗传分析. *园艺学报*, 39 (8): 1482 – 1490.
- Tang Hui-xun, Si Long-ting. 2013. Quantitative genetic analysis of seed dormancy in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (3): 549 – 554. (in Chinese)
- 唐慧珣, 司龙亭. 2013. 黄瓜种子休眠性的数量遗传分析. *园艺学报*, 40 (3): 549 – 554.
- Wang Fang-zhan, Liu Ya-pei, Zhang Mei, Hu Shuai, Liu Zhen-ning, Yu Xiao-lin. 2012. Development of physiological, biochemical characteristics and resistant genetics during clubroot disease in crucifer crops. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 34 (2): 215 – 224. (in Chinese)
- 王芳展, 刘亚培, 张 梅, 胡 帅, 刘振宁, 余小林. 2012. 十字花科作物根肿病的侵染生理与抗性遗传研究进展. *中国油料作物学报*, 34 (2): 215 – 224.
- Wen Gui-ju, Zhao Hong, Guo Yang-dong, Liu Fan. 2008. Production and identification of interspecific hybrids between *Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis* and *B. nigra*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23 (4): 105 – 109. (in Chinese)
- 温贵聚, 赵 泓, 郭仰东, 刘 凡. 2008. 大白菜和黑芥种间杂种的获得及鉴定. *华北农学报*, 23 (4): 105 – 109.
- Yu Shan-hong, Wang Hui-fu, Zhang Shun-chang. 2012. Efficacy trials of bacillus subtilis against clubroot in *Brassica oleracea*. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, (7): 1008 – 1009. (in Chinese)
- 余山红, 王会福, 张顺昌. 2012. 枯草芽孢杆菌防治西兰花根肿病药效试验. *浙江农业科学*, (7): 1008 – 1009.
- Zhang Li-wu, Liu Ping-wu, Hong Deng-feng, Huang An-qun, Li Shi-peng, He Qing-biao, Yang Guang-sheng. 2010. Inheritance of seeds per silique in *Brassica napus* L. using joint segregation analysis. *Field Crops Research*, 116 (1): 58 – 67.
- Zhang Shu-fen, Ma Chao-zhi, Zhu Jia-cheng, Wang Jian-ping, Wen Yan-cheng, Fu Ting-dong. 2006. Genetic analysis of oil content in *Brassica napus* L. using mixed model of major gene and polygene. *Acta Genetica Sinica*, 33 (2): 171 – 180.