

黄依琳, 许玉富, 李荣华, 李光光, 张华, 郭培国, 夏岩石. 菜心群体中 *AUF2* 基因的遗传变异及其与农艺性状的关联分析[J]. 广东农业科学, 2023, 50 (4): 33-41.

菜心群体中 *AUF2* 基因的遗传变异及其与农艺性状的关联分析

黄依琳¹, 许玉富¹, 李荣华¹, 李光光², 张华², 郭培国¹, 夏岩石¹
(1. 广州大学生命科学学院作物抗逆国际合作研究中心, 广东 广州 510006;
2. 广州市农业科学研究院, 广东 广州 510308)

摘要:【目的】通过检测 *Auxin Up-regulated F-box protein2* (*AUF2*) 基因在菜心群体中的自然变异, 挖掘其优异等位基因, 为菜心分子辅助育种提供理论参考。【方法】采用 PCR 扩增后直接测序的方法, 检测 *AUF2* 基因在 156 份菜心种质材料中的自然变异, 利用 Tassel 5.0 软件的混合线性模型 (MLM) 对 *AUF2* 基因的变异位点与菜心群体的株高、单株质量、最大叶长、最大叶宽、最大叶柄长和叶绿素含量 (SPAD) 等 6 个农艺性状进行关联分析, 以期发现显著影响菜心农艺性状的变异位点, 并确定其优异等位变异及单倍型。【结果】经测序分析, 在 *AUF2* 基因的 2 996 bp 扩增区域内共检测到 34 个变异位点, 构成 36 个单倍型, 表现出较高的核苷酸多样性 ($\pi = 0.00503$) 和单倍型多样性 ($Hd = 0.780$), 其上游非编码区 1 498 bp 内含 26 个 SNP 和 2 个 InDel 位点, 编码区 960 bp 内含 5 个 SNP 和 1 个 InDel 位点, 而下游非编码区 538 bp 范围没有检测到变异位点。中性检验显示, *AUF2* 基因在群体中的 Tajima's D 值、Fu and Li's D* 值和 Fu and Li's F* 值均为正值, 且显著偏离中性选择, 可能是群体平衡选择的结果。经关联分析发现, 4 个 SNP 位点与菜心的单株质量、最大叶长、最大叶宽和最大叶柄长等 4 个农艺性状呈显著相关性, 其表型解释率在 5.04% ~ 6.52% 范围; 4 个优异等位变异构成的单倍型 Hap2 能显著增加菜心的单株质量, 极显著地提高最大叶柄长的长度。【结论】*AUF2* 基因在菜心群体中存在丰富的变异, 对菜心的部分农艺性状有显著影响, 其优异等位变异和单倍型将有利于菜心品种的遗传改良。

关键词: 菜心; *AUF2* 基因; 多态性; 农艺性状; 关联分析; 优异等位位点

中图分类号: S634.5

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2023) 04-0033-09

Genetic Variations of *AUF2* Gene and Their Association with Agronomic Traits in Flowering Chinese Cabbage

HUANG Yilin¹, XU Yufu¹, LI Ronghua¹, LI Guangguang², ZHANG Hua², GUO Peiguo¹, XIA Yanshi¹
(1. International Crop Research Center for Stress Resistance, College of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China; 2. Guangzhou Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510308, China)

Abstract:【Objective】By detecting the natural variation of *Auxin Up-regulated F-box protein2* (*AUF2*) gene and exploring the elite alleles associated with agronomic traits in order to provide theoretical references for molecular marker assisted breeding of flowering Chinese cabbage.【Method】PCR amplification and sequencing was used to detect the natural variations in *AUF2* gene among 156 flowering Chinese cabbage accessions. By using the mixed linear model (MLM) of Tassel 5.0 software, the correlation between the variation sites of *AUF2* gene and six agronomic traits of flowering Chinese cabbage was analyzed, including plant height, single plant weight, maximum leaf length, maximum leaf width, maximum petiole length

收稿日期: 2023-02-23

基金项目: 广州市科技计划项目 (202102010414); 广东省乡村振兴战略专项资金种业振兴项目 (2022-NPY-03-001)

作者简介: 黄依琳 (1998—), 女, 在读硕士生, 研究方向为蔬菜分子遗传, E-mail: 375906220@qq.com

通信作者: 夏岩石 (1976—), 男, 博士, 副教授, 研究方向为分子遗传育种, E-mail: xiayanshi922@163.com

and chlorophyll content (SPAD), and the polymorphic sites significantly associated with agronomic traits would be identified. Then, elite alleles and excellent haplotypes were determined. 【Result】 Through sequencing analysis, a total of 34 mutation sites were detected in the 2 996 bp amplification region of *AUF2* gene, including 36 haplotypes. The *AUF2* gene showed high nucleotide diversity ($\pi = 0.00503$) and haplotype diversity ($Hd = 0.780$). Among them, 2 InDels and 26 SNPs were in the 1 498 bp upstream non-coding region, and 1 InDel and 5 SNPs were in the 960 bp coding region. No mutation sites were detected in the 538 bp downstream non-coding region. Neutral test analysis showed that Tajima's D value, Fu and Li's D* value, and Fu and Li's F* value of the *AUF2* gene were positive, and deviated significantly from neutral evolutionary model. One plausible reason was that flowering Chinese cabbage population was subject to balancing selection. The association analysis showed that 4 SNPs were significantly associated with at least one of the four agronomic traits, including single plant weight, maximum leaf length, maximum leaf width and maximum petiole length. The phenotypic variation of a given trait explained by each associated SNP ranged from 5.04% to 6.52%. The haplotype Hap2, which contained elite alleles of the four SNPs mentioned above, could significantly raise the single plant weight, and remarkably increase the length of the maximum petiole. 【Conclusion】 There are abundant variations in the *AUF2* gene, which has a significant impact on the agronomic traits of flowering Chinese cabbage. These elite alleles and excellent haplotypes of *AUF2* gene will benefit the genetic improvement of flowering Chinese cabbage.

Key words: flowering Chinese cabbage; *AUF2* gene; polymorphism; agronomic trait; association analysis; elite allele

【研究意义】菜心 (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis* Tsen et Lee) 是十字花科芸薹属白菜亚种中以花薹为产品的一个变种, 营养价值高, 风味独特, 已经成为华南地区人们日常饮食中必不可少的蔬菜种类^[1]。随着消费者对其品质要求的提高, 选育性状优良的菜心品种已成为当前主要的研究方向。通过分析候选基因的自然变异对菜心生长发育的影响, 挖掘其优异等位基因, 可为菜心分子辅助育种提供理论参考, 加快优良菜心品种的选育。【前人研究进展】*Auxin Up-regulated F-box protein* (*AUF*) 基因是一类生长素上调的 F-box 蛋白基因, 在陆生植物中广泛分布, 包含 *AUF1* 和 *AUF2* 两个同源基因, 研究显示其通过调控生长素与细胞分裂素在根的分佈而促进拟南芥根系的延长^[2]。F-box 蛋白家族是一类含有 F-box 基序 (motif), 在泛素介导的蛋白质水解过程中具有底物识别特性的蛋白质, 参与植物的生长发育过程和激素的信号转导途径, 也在植物的逆境和防御反应中发挥重要功能^[3]。Rameneni 等^[4] 在大白菜的蛋白数据库中鉴定出 571 个 F-box 蛋白基因, 其中 69 个基因在非生物胁迫条件 (寒冷、干旱和盐胁迫) 下差异表达, 446 个基因在特定组织 (愈伤组织、根、叶、茎、花和角果) 中表达。在油菜^[5-6] 和芥兰^[7] 研究中, 也证实 F-box 蛋白基因与作物的抗病、抗盐胁迫、器官生长和花期等性状存在显著的相关性。Ikram

等^[8] 通过转录组分析发现, 高温胁迫后菜心叶片中有 27 个 F-box 蛋白基因表达水平差异显著, 其中 *AUF2* 基因表现出显著的下调, 其可能对菜心的高温胁迫产生响应。目前, 关于 *AUF2* 基因在菜心生长发育过程中的生物学功能未见详细的报道。【本研究切入点】检测候选基因在自然群体中具有多态性, 通过关联分析有助于阐释相关基因的生物学功能, 挖掘其优异等位基因可应用于作物的遗传育种^[9]。Mao 等^[10] 对 262 份玉米自交系材料中的 *ZmNAC111* 基因进行测序和关联分析, 发现一个长度为 82 bp 的 InDel 与种子存活率显著相关, 表型解释率为 7.27%; 唐婧泉等^[11] 检测了 *SnRK* 基因家族在 530 份油菜材料的多态性, 发现 14 个 SNP 位点与种子含油量显著关联, 表型解释率最高达到 12.95%, 构成的优异单倍型材料种子含油量平均达 42%; 许德蓉等^[12] 在 110 份马铃薯材料中检测到 *StDRO1* 基因的 6 个 SNP 与马铃薯根系性状显著关联, 构成的优异单倍型根系性状与其他单倍型的差异更显著。【拟解决的关键问题】本研究利用 156 份菜心种质材料构建自然群体, 通过 PCR 扩增和直接测序, 分析 *AUF2* 基因在自然群体中变异位点, 然后与菜心的农艺性状进行关联分析, 确定 *AUF2* 基因在菜心生长发育中的生物学功能, 挖掘 *AUF2* 的优异等位位点和单倍型, 为菜心品种的分子辅助选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究选用 156 份菜心种质材料构建自然群体，其中黄绿叶色的材料 16 份、深绿叶色的材料

83 份和油绿叶色的材料 57 份，均来源于广州市农业科学研究所，部分材料为全国不同地方的商用品种，其余材料为广州市农业科学研究所在全国范围内收集的野生种并自行编号（表 1）。

所有菜心种质材料于 2020 年 11 月 26 日在

表 1 供试 156 份菜心种质材料一览表
Table 1 List of 156 flowering Chinese cabbage accessions used in this study

编号 Code	材料名称 Name	叶色 Leaf color	编号 Code	材料名称 Name	叶色 Leaf color	编号 Code	材料名称 Name	叶色 Leaf color
1	45 菜心	黄绿	53	翠绿 80 天	深绿	105	农美 45 天	油绿
2	皇丰菜心	黄绿	54	柳叶 611	深绿	106	尖叶 80	油绿
3	台湾四九	黄绿	55	特尖 333	深绿	107	特兰 80 天	油绿
4	翡翠大花	黄绿	56	油青 398	深绿	108	70 天菜心	油绿
5	澳洲 120	黄绿	57	601 特青	深绿	109	迟花油青	油绿
6	金沙 32 号	黄绿	58	香港特青菜心	深绿	110	新西兰 90	油绿
7	香港 2 号	黄绿	59	甜菜心 888	深绿	111	120 天油青	油绿
8	连州菜心	黄绿	60	加州翠绿	深绿	112	尖叶 398	油绿
9	苔多多菜心	黄绿	61	中南 55 天	深绿	113	油青四九	油绿
10	50 菜心	黄绿	62	228 甜菜心	深绿	114	添丰 50 天	油绿
11	卷叶菜心	黄绿	63	鹤州小奶白	深绿	115	80 天圆叶	油绿
12	菜心 C01	黄绿	64	杂交翠绿 6	深绿	116	60 天油青	油绿
13	增城 1 号	黄绿	65	新西兰迟菜心	深绿	117	28-35	油绿
14	桂林卷叶菜心	黄绿	66	31 号甜菜心	深绿	118	碧绿 49	油绿
15	增城迟甜	黄绿	67	澳洲 120 天	深绿	119	澳洲 70 天	油绿
16	油青 50 天 -1	黄绿	68	45 尖叶菜心	深绿	120	油绿 70 天	油绿
17	同叶 60 天	深绿	69	迟花 1 号	深绿	121	858 油青菜心	油绿
18	香院 43	深绿	70	尖叶菜心 502	深绿	122	四季油绿	油绿
19	农 50 天	深绿	71	49 菜心	深绿	123	澳洲 5 号	油绿
20	特交 30	深绿	72	6080 菜心	深绿	124	中南菜心	油绿
21	31 号菜心	深绿	73	60 天菜心	深绿	125	抗病 60 天	油绿
22	特交 45 天	深绿	74	菜心 C19	深绿	126	香港 4 号	油绿
23	粤丰 D32	深绿	75	888 菜心	深绿	127	油绿 501	油绿
24	尖叶甜脆菜心	深绿	76	120 天菜心	深绿	128	油绿 70	油绿
25	农苑 60 天	深绿	77	美绿菜心	深绿	129	油青 1 号	油绿
26	青阜菜心	深绿	78	精选 46 菜心	深绿	130	油青甜菜心	油绿
27	尖叶 50 天	深绿	79	多芽菜心	深绿	131	868 菜心	油绿
28	田 A 菜心	深绿	80	80 天尖叶	深绿	132	翠绿 70 天	油绿
29	复仔尖叶	深绿	81	401 甜菜心	深绿	133	东莞 60 天	油绿
30	3 号油菜心	深绿	82	创富 70 天	深绿	134	80 天菜心	油绿
31	新西兰 60 天	深绿	83	绿宝 70 天	深绿	135	80 天油绿	油绿
32	冬竹菜心	深绿	84	全年菜心	深绿	136	M120 菜心	油绿
33	大花 90 天	深绿	85	粗条 18 号菜心	深绿	137	香港 90 天	油绿
34	四季多仔菜心	深绿	86	多芽 90 天	深绿	138	东莞 80 天	油绿
35	早花菜心	深绿	87	丰速 50 天	深绿	139	澳洲翠绿 70	油绿
36	50 天特青	深绿	88	408 甜菜心	深绿	140	柳叶 42 号	油绿
37	70 天特青	深绿	89	丰宝 60 天	深绿	141	尖叶油绿 60	油绿
38	油约 70 天	深绿	90	特绿 701	深绿	142	柳叶 701	油绿
39	美仔菜心	深绿	91	X1 菜心	深绿	143	翠绿 60 天	油绿
40	80 天油仔	深绿	92	新西兰菜心	深绿	144	柳叶油青菜	油绿
41	特青菜心	深绿	93	航育 49-2	深绿	145	超靓 100 天	油绿
42	80 天特青	深绿	94	航育 49-1	深绿	146	深圳 60 天	油绿
43	沙青菜心	深绿	95	3T-6	深绿	147	澳洲 60 天	油绿
44	尖叶 001	深绿	96	501 菜心	深绿	148	无渣 80 天	油绿
45	小种 80	深绿	97	柳叶 50	深绿	149	翠绿王 80 天	油绿
46	东化 80	深绿	98	49-19	深绿	150	农鑫早菜心	油绿
47	大种 80	深绿	99	60 天特青	深绿	151	80 天油青	油绿
48	801 菜心	深绿	100	金船菜心	油绿	152	油绿多丫菜心	油绿
49	美叶 80 天	深绿	101	济平 50 天	油绿	153	美丽 702	油绿
50	Lc80 天	深绿	102	70 天油青	油绿	154	油绿菜心 45 天	油绿
51	70 天尖叶	深绿	103	抗热油青	油绿	155	油绿 80 天	油绿
52	新西兰尖叶 50	深绿	104	30 天尖叶菜心	油绿	156	油青甜脆	油绿

广州大学作物抗逆国际合作研究中心的试验基地进行种植,采用随机区组设计,每个品种单独编号,均匀播种在 0.5 m² 的种植区域,常规水肥管理和病虫害防治,待生长至齐口花采收期。参考前人方法^[13-15],每个种质材料避开边行,选取代表性的 5 株植株,对株高、单株质量、最大叶长、最大叶宽、最大叶柄长和叶绿素含量 (SPAD 值) 等 6 个农艺性状进行测定,其中株高和单株质量是菜心优异品种选择的主要指标^[14],而最大叶长、最大叶宽、最大柄长和叶绿素含量 (SPAD 值) 能代表菜心外观品质的大部分性状^[15]。

1.2 试验方法

1.2.1 AUF2 基因的扩增及测序 取菜心的新鲜嫩叶,利用植物基因组 DNA 提取试剂盒提取菜心的 DNA,通过琼脂糖凝胶电泳和 SmartSpec plus 核酸蛋白检测仪检测所提取 DNA 的质量和浓度,检测合格的 DNA 样品稀释成 10 ng/μL 作为后续 PCR 扩增的模板。参考 *Brassica napus* (*rapa*) 的 *AUF2* 基因序列 (XM_013866655.3),利用 Primer 5.0 设计 3 对具有重叠区域的特异性引物 (表 2、图 1),扩增 156 份菜心种质材料的 *AUF2* 基因序列,琼脂糖凝胶电泳分离鉴定 PCR 扩增产物的特异性,做好相关标记后送至生工生物工程 (上海) 有限公司进行 PCR 产物双向测序。

表 2 克隆菜心 *AUF2* 基因的引物序列

Table 2 Primer sequences used to clone the *AUF2* gene of flowering Chinese cabbage

引物名称 Primer name	正向引物 Forward primer (5' → 3')	反向引物 Reverse primer (5' → 3')
AUF2P1	GTCGTTCTCAAGCGTGGGT	GTTGCATCGGACGGTCTAT
AUF2P2	GTTATAGACCGTCCGATGC	ATCTCCTTGCTCCTTCA
AUF2P3	GTCTTCTCCGAAGTTGAGT	CCATTGGGATGATGCTTTTTT

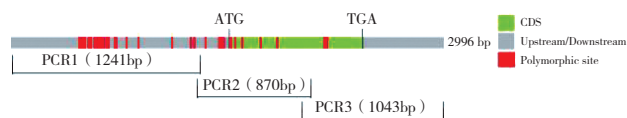


图 1 *AUF2* 基因的多态性位点及 PCR 扩增区域
Fig. 1 Distribution of polymorphism sites and PCR amplification region of *AUF2* gene

1.2.2 菜心群体中 *AUF2* 基因的多态性分析 使用 Mega 6.0 软件^[16]对初始测序结果进行修剪后,拼接 156 份菜心种质材料的 *AUF2* 基因序列,然后与 *Brassica napus* (*rapa*) 的 *AUF2* 基因序列 (XM_013866655.3) 进行序列比对,利用

Geneious 9.0.2 软件^[17]分析可能存在的 SNP 等变异位点。核苷酸多样性、单倍型多样性、Tajima's D 值、Fu and Li's D* 值及 Fu and Li's F* 值等通过软件 Dnasp 6^[18]进行计算。

1.2.3 *AUF2* 基因的多态性位点与菜心农艺性状的关联分析 使用 Tassel 5.0 软件^[19]的混合线性模型 (Mixed liner model, MLM) 对 *AUF2* 基因的多态性位点与菜心的 6 个农艺性状进行关联分析,关联分析所需群体结构和亲缘关系数据来自实验室前期分析成果^[20],在 $P < 0.01$ 水平上,统计多态性位点对表型变异的贡献率 (R^2)。参考王娟等^[21]方法,计算等位变异的表型效应值,获得与表型性状显著关联多态位点的优异等位变异。

2 结果与分析

2.1 菜心群体主要农艺性状的变异特征

由表 3 可知,菜心的株高、单株质量、最大叶长、最大叶宽、最大叶柄长和叶绿素含量 (SPAD 值) 等 6 个农艺性状在 156 个菜心种质材料间都存在明显差异,变异丰富,变异系数在 12.30% ~ 77.03% 之间,其中,叶绿素含量 (SPAD 值) 的变异系数最小,单株质量的变异系数最大。6 个农艺性状的偏度值分别在 1.20 ~ 4.80 之间,表明 6 个农艺性状呈现明显的右偏离,群体中低于平均值的菜心种质材料较多,其中叶绿素含量 (SPAD 值) 偏度值最小,而单株质量的偏度值最大。

表 3 156 份菜心种质材料农艺性状的变异特征

Table 3 Variation characteristics of agronomic traits in 156 flowering Chinese cabbage accessions

性状 Trait	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV (%)	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
株高 Plant height (cm)	21.85	7.45	34.10	1.18	2.64
单株质量 Single plant weight (g)	91.31	70.34	77.03	1.88	4.80
最大叶长 Maximum leaf length (cm)	14.81	3.69	24.93	6.70	1.92
最大叶宽 Maximum leaf width (cm)	10.25	2.40	23.41	1.00	2.40
最大叶柄长 Maximum petiole length (cm)	9.79	4.21	43.00	1.37	1.85
叶绿素含量 Chlorophyll content (SPAD value)	42.33	5.22	12.33	-0.54	1.20

2.2 菜心群体中 *AUF2* 基因的核苷酸多态性

通过 PCR 扩增和测序分析,显示 *AUF2* 基因

在菜心自然群体中存在丰富的自然变异, 在 2 996 bp 的扩增区内共鉴定出 34 个变异位点, 包含 31 个 SNP 和 3 个 InDel, 构成 36 个单倍型(图 1、表 4), 其中 31 个 SNP 中碱基的转换数和颠换数分别为 23、8 个, 核苷酸多样性 (π) 为 0.00503, 单倍型多样性 (Hd) 为 0.780。由表 4 可知, 上游非编码区 1 498 bp 内检测到 26 个 SNP 和 2 个 InDel(均缺失 11 bp), 构成 23 个单倍型, 核苷酸多样性 (π) 为 0.00866, 单倍型多样性 (Hd) 为 0.765; 编码区 960 bp 内检测到 5 个 SNP (2 个 SNP 为同义突变, 3 个 SNP 为非同义突变) 和 1 个 InDel (缺失 23 bp), 构成 17 个单倍型, 核苷酸多样性 (π) 为 0.00195, 单倍型多样性 (Hd) 为 0.582; 下游非编码 538 bp 范围没有检测出变异位点。

选用 Tajima's D、Fu and Li's D* 和 Fu and Li's F* 等中性检验评价基因是否受到选择作用。在中性进化模型下, 这些统计值为零, 当统计值为负值通常是由于定向选择引起, 而当统计值为正值时则由平衡选择引起^[22]。由表 4 可知, *AUF2* 基因在菜心自然群体中 Tajima's D 值为 4.27790, 在 $P < 0.001$ 水平上显著偏离中性选择, 表明其存在大量中等频率的等位位点, 可能的原因是群体瓶颈效应或平衡选择; Fu and Li's D* 值和 Fu and Li's F* 值分别为 2.06339 和 3.57745, 在 $P < 0.02$

水平上显著偏离中性检测。不同区段的中性检验显示, *AUF2* 基因上游非编码区显著偏离中性选择, 但在编码区偏离中性选择不显著。该结果说明, *AUF2* 基因在菜心驯化过程中经受了更大的选择压力, 可能是选择的靶标候选基因。

2.3 *AUF2* 基因的多态位点与菜心农艺性状的关联分析

采用 Tassel 5.0 软件中的混合线性模型 (MLM) 对 *AUF2* 基因的多态位点与菜心的株高、单株质量、最大叶长、最大叶宽、最大叶柄长和叶绿素含量 (SPAD 值) 等 6 个农艺性状进行关联分析, 结果显示有 4 个 SNP 分别与单株质量、最大叶长、最大叶宽和最大叶柄长等 4 个农艺性状显著关联 ($P < 0.01$), 其对表型变异的解释率在 5.04% ~ 6.52% 之间, 平均值为 5.69% (表 5)。其中 SNP_1267 与单株质量、最大叶长、最大叶宽和最大叶柄长等 4 个农艺性状都显著相关, 对表型变异的解释率分别为 5.43%、6.42%、5.04% 和 6.52%, 优异等位变异为 A 碱基, 占检测样本的频率为 25.00%; SNP_1346、SNP_1461 和 SNP_1504 等 3 个位点都与最大叶柄长显著相关, 对表型变异的解释率分别为 5.30%、5.47% 和 5.66%, 其优异等位变异分别是 C、C 和 T 等碱基, 占检测样本的频率分别为 26.28%、28.85%

表 4 菜心群体中 *AUF2* 基因的序列变异参数
Table 4 Parameters for the sequence variants of *AUF2* gene in flowering Chinese cabbage population

参数 Parameter	5' 非编 码区 5'-UTR	编码区 Coding sequence	3' 非编 码区 3'-UTR	全长 Entire region
序列长度 Sequence length (bp)	1498	960	538	2996
SNP 数目 Number of SNPs	26	5	0	31
InDel 数目 Number of InDels	2	1	0	3
核苷酸多样性 Nucleotide diversity (π)	0.00866	0.00195	-	0.00503
单倍型数量 Number of haplotypes	23	17	-	36
单倍型多样性 Haplotype diversity (Hd)	0.765	0.582	-	0.780
Tajima's D	4.62154***	1.57704	-	4.27790***
Fu and Li's F*	3.63849**	1.48588	-	3.57745**
Fu and Li's D*	1.94942**	1.08437	-	2.06339**

注: ** 表示 $P < 0.02$, *** 表示 $P < 0.001$; - 表示没有数据。

Note: ** indicates P is lower than 0.02, *** indicates P is lower than 0.001; - indicates non-data.

表 5 与菜心农艺性状显著关联的 SNP 位点
Table 5 SNPs loci significantly associated with agronomic traits in flowering Chinese cabbage

性状 Trait	SNP 位置 SNP position	P	R^2 (%)	优异等 位变异 Elite allele	频率 Frequency (%)
单株质量 Single plant weight	G1267A	0.005	5.43	A	25.00
最大叶长 Maximum leaf length	G1267A	0.0027	6.42	A	25.00
最大叶宽 Maximum leaf width	G1267A	0.0064	5.04	A	25.00
最大叶柄长 Maximum petiole length	G1267A	0.0025	6.52	A	25.00
	T1346C	0.0065	5.30	C	26.28
	T1461C	0.0041	5.47	C	28.85
	A1504T	0.0035	5.66	T	25.64

注: SNP 位置: 首字母显示突变位点最通常的碱基, 数字是 SNPs 在扩增区域中的具体位置, 末尾字母是该位点的核酸变异碱基。

Note: SNP position: The first letter indicates the most common nucleotide at mutation site, and the subsequent numbers the position of the mutation based on PCR amplification. The last letter indicates mutated nucleotide from tested sample DNA.

和 25.64%。SNP_1267、SNP_1346 和 SNP_1461 3 个变异位点位于 5' 端的非编码区，SNP_1504 为编码区的非同义突变，导致其氨基酸由天冬氨酸突变为缬氨酸。

在 156 个菜心种质中，SNP_1267、SNP_1346、SNP_1461 和 SNP_1504 等 4 个显著关联的 SNP 位点构成了 7 个单倍型（表 6），其中单倍型 Hap1 由 4 个最通常的碱基构成，含 110 个种质材料，占总数的 70.51%；单倍型 Hap2 由 4 个优异等位变异构成，含 35 个种质材料，占总数的 22.44%；其余 5 个单倍型为稀有单倍型，其占比均小于 5%。与单倍型 Hap1 相比，单倍型 Hap2 的单株质量在 $P < 0.05$ 水平上显著增加，最大叶柄长在 $P < 0.01$ 水平上极显著提高，而株高、最大叶长、最大叶宽和叶绿素含量（SPAD 值）等 4 个农艺性状无显著差异（表 7）。

表 6 4 个显著关联 SNP 位点构成的单倍型

Table 6 Haplotypes formed by 4 significantly associated SNPs

单倍型 Haplotype	SNP 位点 SNP allele				材料数 Number of accession
	G1267A	T1346C	T1461C	A1504T	
Hap1	G	T	T	A	110
Hap2	A	C	C	T	35
Hap3	A	C	C	A	4
Hap4	G	T	C	T	4
Hap5	G	C	C	T	1
Hap6	G	C	T	A	1
Hap7	G	T	C	A	4

表 7 2 个主要单倍型对菜心农艺性状的影响

Table 7 Effects of two haplotypes on agronomic traits of flowering Chinese cabbage

性状 Trait	单倍型 Haplotype		F	P
	Hap1	Hap2		
株高 Plant height (cm)	21.26 ± 7.04	23.60 ± 9.00	0.254	0.615
单株质量 Single plant weight (g)	83.34 ± 62.12	116.90 ± 94.45	4.316	0.040*
最大叶长 Maximum leaf length (cm)	14.25 ± 3.40	15.98 ± 3.97	1.994	0.160
最大叶宽 Maximum leaf width (cm)	10.00 ± 2.19	11.09 ± 2.77	0.863	0.354
最大叶柄长 Maximum petiole length (cm)	9.09 ± 3.69	11.71 ± 5.14	8.406	0.004**
叶绿素含量 Chlorophyll content (SPAD value)	42.59 ± 5.04	41.13 ± 5.73	0.947	0.332

注：* 表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著；** 表示在 $P < 0.01$ 水平上差异显著。

Note: * indicates the difference is significant at $P < 0.05$; ** indicates the difference is highly significant at $P < 0.01$.

3 讨论

检测候选基因内的等位变异，有助于鉴定和分离遗传多样性材料中有价值的等位变异。本研究发现 *AUF2* 基因在 156 份菜心种质群体中存在丰富的自然变异，在 2 996 bp 的扩增区内共检测到 34 个变异位点，其中 26 个 SNP 和 2 个 InDel 分布在上游非编码区，5 个 SNP 和 1 个 InDel 分布在编码区。前人研究证实，基因内的不同区域 SNP 频率不同，如编码区比非编码区存在更少的 SNP 和 InDel^[23-24]。*AUF2* 基因在菜心群体在中的核苷酸多样性为 0.00503，这一结果略高于甲基化相关基因在白菜和芥蓝群体中核苷酸多样性（0.004558 和 0.004352）^[25]，显著高于 β -CT 亚基编码基因 *accD* 在油菜群体中核苷酸多样性（0.00009）^[26]，这可能与试验材料的多样性相关，也反映了基因变异的丰富程度。中性选择性评价显示 *AUF2* 基因的 Tajima's D 值、Fuand Li's D* 值和 Fuand Li's F* 值均显著偏离中性检测，其可能是群体瓶颈效应或平衡选择的结果，前人通过分子标记^[27-29]对菜心的多样性分析也表明菜心种质材料间的遗传背景较窄，这可能由于菜心仅是白菜的一个变种，起源于我国华南地区，栽培区域的局限及长期系统选育造成了种质资源的亲缘关系较近^[29]。

对 *AUF2* 基因的多态位点与菜心 6 个农艺性状进行关联分析，结果发现 1 个 SNP 同时与单株质量、最大叶长、最大叶宽和最大叶柄长等 4 个农艺性状显著关联（ $P < 0.01$ ），还有 3 个 SNP 与最大叶柄长显著关联（ $P < 0.01$ ），4 个 SNP 对表型变异的解释率在 5.04% ~ 6.52% 之间，平均值为 5.69%，优异等位位点的频率达到 25% 以上，其中 3 个 SNP 位于 5' 端的非编码区，1 个 SNP 为编码区的非同义突变，导致酸性的天冬氨酸变为非极性的缬氨酸，这种单一氨基酸的变化很容易破坏分子内相互作用的复杂网络，影响蛋白质的折叠方式、稳定性、动力学，并最终影响蛋白质的功能^[30]。由 4 个优异等位变异构成的单倍型 Hap2 在 $P < 0.01$ 水平上显著提高最大叶柄长的长度，这可能是 *AUF2* 基因促进了细胞分裂素介导的细胞在伸长和分化区扩张的结果^[2]。叶柄长是白菜类蔬菜的重要农艺性状，影响作物的种植密度和外观品质。缪体云等^[31]研究显示，结球

甘蓝的叶柄长由 2 对主基因控制, 其遗传率高达 90.44%。李威等^[32]和章云^[33]利用大白菜 DH 群体均鉴定到 2 个与叶柄长相关的 QTL 位点, 解释的遗传贡献率在 6.29% ~ 12.9% 之间, 刘洋^[34]在构建大白菜-菜心染色体片段替换系的基础上, 共检测到 8 个与叶柄长相关的 QTL 位点, 加性效应在 37.32% ~ 62.61% 之间, 他们都在连锁群 A08 上检测到 1 个 QTL 位点, 这个 QTL 位点可能与位于 A08 染色体上的 *AUF2* 基因存在相互作用来调节白菜类蔬菜叶柄的长度, 而关于 *AUF2* 基因调控叶柄长的分子机理还需进一步的研究。

4 结论

AUF2 基因在菜心群体中存在丰富的自然变异。在 2 996 bp 的扩增区内共鉴定出 34 个变异位点, 其中上游非编码区 1 498 bp 内含 26 个 SNP 和 2 个 InDel, 编码区 960 bp 内含 5 个 SNP 和 1 个 InDel, 而下游非编码区 538 bp 范围没有检测出变异位点。中性检测显示, *AUF2* 基因在菜心自然群体中 Tajima's D 值、Fuand Li's D* 值和 Fuand Li's F* 值均显著偏离中性选择, 其可能是群体瓶颈效应或平衡选择的结果。关联分析发现, 4 个 SNP 位点与菜心的单株质量、最大叶长、最大叶宽和最大叶柄长等 4 个农艺性状呈显著相关性 ($P < 0.01$), 其表型解释率在 5.04% ~ 6.52% 范围, 4 个优异等位变异构成的单倍型 Hap2 能显著提高菜心的单株质量和最大叶柄长。这些优异等位变异和单倍型可为菜心品种的遗传改良提供参考。

参考文献 (References) :

- [1] 陈汉才, 吴增祥, 林悦欣, 沈卓, 黎庭耀, 杨易, 周轩, 张艳. 广东菜心、芥蓝研究现状与展望 [J]. 广东农业科学, 2021, 48(9): 62-71. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.09.007.
CHEN H C, WU Z X, LIN Y X, SHEN Z, LI T Y, YANG Y, ZHOU X, ZHANG Y. Research status and prospect of flowering Chinese cabbage and Chinese kale in Guangdong [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(9): 62-71. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.09.007.
- [2] ZHENG X, MILLER N D, LEWIS D R, CHRISTIANS M J, LEE K, MUDAY G K, SPALDING E P, VIERSTRA R D. AUXIN UP-REGULATED F-BOX PROTEIN1 regulates the cross talk between auxin transport and cytokinin signaling during plant root growth [J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(4): 1878-1893. DOI: 10.1104/pp.111.179812.
- [3] 吴丹, 唐冬英, 李新梅, 李丽, 赵小英, 刘选明. F-box 蛋白在植物生长发育中的功能研究进展 [J]. 生命科学研究, 2015, 19(4): 362-367. DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2015.04.012.
WU D, TANG D Y, LI X M, LI L, ZHAO X Y, LIU X M. Progresses on F-box protein function in plant growth and development [J]. *Life Science Research*, 2015, 19(4): 362-367. DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2015.04.012.
- [4] RAMENENI J J, DHANDAPANI V, PAUL P, DEVARAJ S P, CHOI R, YI S Y, HONG S M, OH S H, OH M H, LIM Y P. F-box genes in *Brassica rapa*: genome-wide identification, structural characterization, expressional validation, and comparative analysis [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2018(36): 500-517. DOI: 10.1007/s11105-018-1083-1.
- [5] GAO Y, ZHAO Y, LI T T, LIU Y, REN C X, WANG M L. Molecular cloning and expression analysis of an F-box protein gene responsive to plant hormones in *Brassica napus* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2010, 37(2): 1037-1044. DOI: 10.1007/s11033-009-9822-x.
- [6] 左蓉, 吴娜, 刘杰, 胡鸣, 程晓晖, 刘越英, 白泽涛, 刘胜毅. 油菜 *F-box-LRR* 基因全基因组鉴定与核盘菌诱导应答分析 [J]. 中国油料作物学报, 2021, 44(3): 503-514. DOI: 10.19802/j.issn.1007-9084.2021121.
ZUO R, WU S, LIU J, HU M, CHENG X H, LIU Y Y, BAI Z T, LIU S Y. Genome-wide characterization of *F-box-LRR* genes and their transcript response to *Sclerotinia sclerotiorum* induction in *Brassica napus* [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2021, 44(3): 503-514. DOI: 10.19802/j.issn.1007-9084.2021121.
- [7] CAI Z M, ZENG D E, LIAO J J, CHENG C H, SAHITO Z A, XIANG M Q, CHEN Y Q, WANG D D. Genome-wide analysis of Auxin receptor family genes in *Brassica juncea* var. *tumida* [J]. *Genes*, 2019, 10(2): 165. DOI: 10.3390/genes10020165.
- [8] IKRAM M, CHEN J F, XIA Y S, LI R H, SIDDIQUE K H M, GUO P G. Comprehensive transcriptome analysis reveals heat-responsive genes in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*) using RNA sequencing [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1077920. DOI: 10.3389/fpls.2022.1077920.
- [9] 武晶, 黎裕. 基于作物种质资源的优异等位基因挖掘: 进展与展望 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(6): 1380-1389. DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20190527001.
WU J, LI Y. Mining superior alleles in crop germplasm resources: advances and perspectives [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(6): 1380-1389. DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20190527001.
- [10] MAO H D, WANG H W, LIU S X, LI Z G, YANG X H, YAN J B, LI J S, TANS L P, QIN F. A transposable element in a *NAC* gene is associated with drought tolerance in maize seedlings [J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 8326. DOI: 10.1038/ncomms9326.
- [11] 唐婧泉, 王南, 高界, 刘婷婷, 文静, 易斌, 涂金星, 傅廷栋, 沈金雄. 甘蓝型油菜 *SnRK* 基因家族生物信息学分析及其与种子含油量的关系 [J]. 作物学报, 2021, 47(3): 416-426. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04108.
TANG J Q, WANG N, GAO J, LIU T T, WEN J, YI B, TU J X, FU T D, SHEN J X. Bioinformatics analysis of *SnRK* gene family and its relation with seed oil content of *Brassica napus* L. [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(3): 416-426. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04108.
- [12] 许德蓉, 孙超, 毕真真, 秦天元, 王一好, 李成举, 范又方, 刘寅笃,

- 张俊莲, 白江平. 马铃薯 *StDROI* 基因的多态性鉴定及其与根系性状的关联分析[J]. 作物学报, 2022, 48(1): 76–85. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.04241.
- XU D R, SUN C, BI Z Z, QIN T Y, WANG Y H, LI C J, FAN Y F, LIU Y D, ZHANG J L, BAI J P. Identification of *StDROI* gene polymorphism and association analysis with root traits in potato[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(1): 76–85. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.04241.
- [13] 郭娜, 左凯峰, 张森, 张冰冰, 秦梦凡, 马宁, 刘翔, 李青青, 黄镇, 徐爱澍. 甘蓝型油菜主要株型和产量性状的综合分析[J]. 西北农业学报, 2020, 29(6): 898–906. DOI: 10.7606/j.issn.1004–1389.2020.06.010.
- GUO N, ZUO K F, ZHANG M, ZHANG B B, QIN M F, MA N, LIU X, LI Q Q, HUANG Z, XU A X. Comprehensive analysis of major plant-type and yield traits in *Brassica napus* L. [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2020, 29(6): 898–906. DOI: 10.7606/j.issn.1004–1389.2020.06.010.
- [14] 史卫东, 罗海玲, 康红卫, 农贵雄, 韦爱培. 基于主成分分析与聚类分析的菜心品种评价[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(24): 46–49, 52. DOI: 10.3969/j.issn.0517–6611.2020.24.014.
- SHI W D, LUO H L, KANG H W, NONG G X, WEI A P. Evaluation of Chinese flowering cabbage variety by principal component analysis and cluster analysis [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2020, 48(24): 46–49, 52. DOI: 10.3969/j.issn.0517–6611.2020.24.014.
- [15] 卢宇鹏, 夏岩石, 温少波, 李荣华, 李光光, 张华, 郭培国. 不同熟性菜心品质性状的多样性分析[J]. 广东农业科学, 2020, 47(5): 29–36. DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2020.05.004.
- LU Y P, XIA Y S, WEN S B, LI R H, LI G G, ZHANG H, GUO P G. Diversity of quality traits of Chinese flowering cabbage varieties with different maturity [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(5): 29–36. DOI: 10.16768/j.issn.1004–874X.2020.05.004.
- [16] STECHER G, PETERSON D, FILIPSKI A, KUMA S. Mega6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Molecular Biology & Evolution*, 2013, 30(12): 2725–2729. DOI: 10.1093/molbev/mst197.
- [17] VENKATRAMANAN S, LSKSHMI D M, SATTAR Z A, ZAINALABIDIN N A, AZMAN N A. Case study of wildlife forensic via an integrated bioinformatics software, geneious [J]. *International Journal of Medical Toxicology and Legal Medicine*, 2021, 23(4): 49–52. DOI: 10.5958/0974–4614.2020.00044.3.
- [18] JULIO R, ALBERT F M, SÁNCHEZ–DELBARRIO J C, SARA G R, PABLO L, RAMOS–ONSINS S E, SÁNCHEZ–GRACIA A. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Molecular Biology & Evolution*, 2017, 34(12): 3299–3302. DOI: 10.1093/molbev/msx248.
- [19] BRADBURY P J, ZHANG Z, KROON D E, CASSTEVENS T M, RAMDOSS Y, BUCKLER E S. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples [J]. *Bioinformatics*, 2007, 23(19): 2633–2635. DOI: 10.1093/bioinformatics/btm308.
- [20] 严少杰. 菜心重要农艺性状与 SSR 分子标记的关联分析[J]. 中国果菜, 2021, 41(2): 34–43. DOI: 10.19590/j.cnki.1008–1038.2021.02.007.
- YAN S J. Association analysis of agronomic traits with SSR molecular markers in *Brassica campestris* L. [J]. *China Fruit & Vegetable*, 2021, 41(2): 34–43. DOI: 10.19590/j.cnki.1008–1038.2021.02.007.
- [21] 王娟, 董承光, 刘丽, 孔宪辉, 王旭文, 余渝. 棉花适宜机采相关性状的 SSR 标记关联分析及优异等位基因挖掘[J]. 作物学报, 2017, 43(7): 954–966. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2017.00954.
- WANG J, DONG C G, LIU L, KONG X H, WANG X W, YU Y. Association analysis and exploration of elite alleles of mechanical harvest-related traits with SSR markers in upland cotton cultivars (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(7): 954–966. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2017.00954.
- [22] TANG X T, XU J, LU M X, DU Y Z. No evidence for an effect of wolbachia on mtDNA variation and evolution in natural populations of *Sesamia inferens* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(5): 1050–1063. DOI: 10.1016/S2095–3119(18)62019–2.
- [23] 陈发波, 姚启伦, 方平, 董二飞, 陈春. 芸薹属蔬菜 *Chs* 基因序列多态性[J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(12): 2702–2715. DOI: 10.13417/j.gab.034.002702.
- CHEN F B, YAO Q L, FANG P, DONG E F, CHEN C. Sequence polymorphism of *Chs* genes in Chinese *Brassica* vegetables [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(12): 2702–2715. DOI: 10.13417/j.gab.034.002702.
- [24] YANG S, GILL R A, ZAMAN Q U, ULHASSAN Z, ZHOU W J. Insights on SNP types, detection methods and their utilization in *Brassica* species: recent progress and future perspectives [J]. *Journal of Biotechnology*, 2020, 324: 11–20. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2020.09.018.
- [25] AN F, ZHANG K, ZHANG L K, LI X, CHEN S M, WANG H S, CHENG F. Genome-wide identification, evolutionary selection, and genetic variation of DNA methylation-related genes in *Brassica rapa* and *Brassica oleracea* [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21(6): 1620–1632. DOI: 10.1016/S2095–3119(21)63827–3.
- [26] 付三雄, 张洁夫, 陈锋, 顾慧, 陈松, 戚存扣. 油菜 β -CT 亚基编码基因 *accD* 的 SNPs 分析及其分子进化[J]. 江西农业学报, 2011, 23(12): 7–11. DOI: 10.3969/j.issn.1001–8581.2011.12.002.
- FU S X, ZHANG J F, CHEN F, GU H, CHEN S, QI C K. Single nucleotide polymorphisms analysis of β -CT subunit gene *accD* in *Brassica napus* and its molecular evolution [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2011, 23(12): 7–11. DOI: 10.3969/j.issn.1001–8581.2011.12.002.
- [27] 李桂花, 陈汉才, 张艳, 温艺敏, 陈琼贤, 张桂权. 菜心种质资源遗传多样性的 SRAP 分析[J]. 中国农学通报, 2012, 28(4): 110–114. DOI: 10.3969/j.issn.1000–6850.2012.04.020.
- LI G H, CHEN H C, ZHANG Y, WEN Y M, CHEN Q X, ZHANG G Q. Genetic diversity of *Brassica parachinensis* germplasm revealed by SRAP analysis [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(4): 110–114. DOI: 10.3969/j.issn.1000–6850.2012.04.020.
- [28] 郭培国, 许兰桂, 夏岩石, 黄红弟, 张华, 郑岩松, 李荣华. 菜薹种质遗传多样性的荧光 MFLP 标记分析[J]. 园艺学报, 2015, 42(2): 350–360. DOI: 10.16420/j.issn.0513–353x.2014–0704.
- GUO P G, XU L G, XIA Y S, HUANG H D, ZHANG H, ZHENG Y S, LI R H. Genetic diversity analysis for germplasm of flowering Chinese cabbage by using fluorescent microsatellite-anchored fragment length polymorphism [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(2): 350–360. DOI: 10.16420/j.issn.0513–353x.2014–0704.
- [29] 史卫东, 琚茜茜, 张力, 罗海玲, 熊发前, 康红卫. 菜心种质资源遗传

- 传多样性的 SCoT 分析 [J]. 南方农业学报, 2015, 46(8): 1350–1355. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2015.08.1350.
- SHI W D, JU X X, ZHANG L, LUO H L, XIONG F Q, KANG H W. Analysis on genetic diversity of Chinese flowering cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* Var. *utilis* Tsen et Lee) germplasms based on SCoT markers [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2015, 46(8): 1350–1355. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2015.08.1350.
- [30] RODRIGUES C H M, PIRES D E V, ASCHER D B. DynaMut2: Assessing changes in stability and flexibility upon single and multiple point missense mutations [J]. *Protein Science*, 2020, 30(1): 60–69. DOI: 10.1002/pro.3942.
- [31] 缪体云, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄木, 张扬勇, 袁素霞, 孙培田. 一个结球甘蓝 DH 群体主要农艺性状的遗传效应分析 [J]. 园艺学报, 2008, 35(1): 59–64. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2008.01.012.
- MIAO T Y, LIU Y M, FANG Z Y, YANG L M, ZHUANG M, ZHANG Y Y, YUAN S X, SUN P T. Genetic analysis of the main agronomic traits of DH population in *Brassica oleracea* var. *capitata* [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(1): 59–64. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2008.01.012.
- [32] 李威, 王晓武, 武剑. 大白菜叶片长宽性状的 QTL 定位 [J]. 中国蔬菜, 2009(16):14–19. DOI:10.19928/j.cnki.1000-6346.2009.16.003.
- LI W, WANG X W, WU J. QTL mapping related to leaf morphological traits in *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis* [J]. *China Vegetables*, 2009(16):14–19. DOI: 10.19928/j.cnki.1000-6346.2009.16.003.
- [33] 章云. 大白菜分子遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2012.
- ZHANG Y. Construction of a molecular genetic map and QTL mapping for major agronomic traits in Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *Pekinensis*) [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2012.
- [34] 李洋. 菜心种子休眠和生长发育相关农艺性状的 QTL 定位 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018.
- LI Y. QTL mapping of seed dormancy and growth and development related agronomic traits in *Brassica campestris* L. ssp. *Chinensis* var. [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018.

(责任编辑 马春敏)