

马孝颖,王 浩,任桂康,等. 大白菜生物钟突变体 *lcc-1* 突变表型的遗传分析[J]. 江苏农业科学,2022,50(5):117-122.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.05.018

# 大白菜生物钟突变体 *lcc-1* 突变表型的遗传分析

马孝颖<sup>1,2</sup>,王 浩<sup>1</sup>,任桂康<sup>1</sup>,张云芹<sup>1</sup>,李 岩<sup>1</sup>,赵姣姣<sup>1</sup>,闫奕彤<sup>1</sup>,李昊轩<sup>1</sup>,杜佳宁<sup>1</sup>,  
于新册<sup>1</sup>,崔维霞<sup>1</sup>,甄艺博<sup>1</sup>,卢 银<sup>1</sup>,冯大领<sup>1</sup>

(1. 河北农业大学园艺学院,河北保定 071000; 2. 西北农林科技大学园艺学院,陕西咸阳 712000)

**摘要:**对甲基磺酸乙酯(EMS)诱变获得的生物钟长周期突变体 *lcc-1*、野生型 WT、杂交 F<sub>2</sub> 群体及回交 B<sub>1</sub> 和 B<sub>2</sub> 群体进行田间表型性状调查,并对下胚轴长度、现蕾时间 2 个突变性状进行遗传分析。结果表明,*lcc-1* 下胚轴长度、株高、开展度、外叶长、中肋长度均极显著小于 WT,现蕾时间极显著长于 WT。F<sub>2</sub> 代分离群体遗传分析结果表明,下胚轴长度及现蕾时间性状均符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因模型。结果可为调控生物钟和现蕾时间关键基因的挖掘和基因功能深入研究提供数据支持。

**关键词:**大白菜;生物钟突变体;遗传分析;下胚轴长度

**中图分类号:**S634.103 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)05-0117-06

大白菜是我国重要的叶用蔬菜,也是我国栽培面积和种植区域最广的蔬菜作物之一,深受人们的喜爱。随着大白菜全基因组测序的完成,其功能基因组学的研究得到快速发展,尤其是甲基磺酸乙酯(EMS)突变体库的构建为大白菜农艺性状相关优异基因的挖掘提供了很好的研究材料。Liu 等从大白菜 EMS 诱变群体中获得了一株蜡质缺失突变体 *cer1*<sup>[1]</sup>。刘文杰等从 EMS 突变体库中筛选获得了雄性不育、叶面刺毛突变体<sup>[2]</sup>。河北农业大学研究人员获得了不同叶色、不同叶球、不同植株大小以及长生物钟周期等多种类型的突变体<sup>[3-5]</sup>。

昼夜节律钟(circadian clock)即生物钟,是植物生命活动的内在节律,可参与调控植物的营养生长、生殖生长、应对非生物胁迫、代谢活动等生长代谢过程,增强植物的环境适应性<sup>[6]</sup>。Lei 等阐述了生物钟 ASSOCIATED1(CCA1)和 LATE ELONGATED

HYPOCOTYL(LHY)是拟南芥生物钟的核心组成部分,影响植物对生物胁迫的响应<sup>[7]</sup>。现阶段对于生物钟突变体的表型性状已有大量试验分析,前人以模式植物拟南芥为试材,探讨了生物钟突变体营养生长时相的转变、光合作用和根吸收速率的变化等<sup>[8-9]</sup>。大白菜与拟南芥相比,基因组经历了三倍化事件,其基因功能及调控机制较模式植物拟南芥复杂的多,而大白菜的研究报道还较少。笔者所在实验室筛选到一个大白菜长生物钟周期的突变体,其表型表现为胚轴伸长,现蕾开花时间延迟。哪些基因发生了突变引起表型的变化有待于进一步研究。遗传分析(genetic analysis)是突变体突变基因挖掘研究的重要途径。通过调查突变体与野生型杂交、回交群体突变表型分离情况,分析突变基因的遗传特性。Elston 首次提出,主基因+多基因混合遗传模型<sup>[10]</sup>;盖钧镒利用此遗传模型建立了可同时鉴别 1~3 个主基因和多基因整体效应的分析方法<sup>[11]</sup>。对表型性状进行遗传分析可确定该性状的遗传规律。

本研究以生物钟长周期突变体 *lcc-1*(*Long-period circadian clock-1*)及野生型 WT 为材料,通过构建突变体与野生型的 F<sub>2</sub> 代及回交群体,并对亲本、F<sub>1</sub> 代及群体的突变表型性状及分离情况进行调查,利用主基因+多基因混合遗传模型进行遗传分析,该研究为探索各突变表型的遗传规律及突变基因的深入挖掘奠定了基础。

收稿日期:2021-06-27

基金项目:河北省高等学校科学技术研究项目(编号:BJ2019020);大学生创新创业训练计划项目(编号:2020201)。

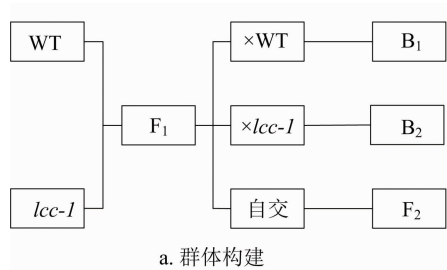
作者简介:马孝颖(1998—),女,河北张家口人,硕士研究生,主要从事园艺植物育种研究,E-mail:mx1367234461@163.com;共同第一作者:王 浩(1991—),男,河北石家庄人,硕士研究生,主要从事植物种质资源创新及育种应用研究,E-mail:1731251173@qq.com。

通信作者:卢 银,博士,讲师,主要从事蔬菜分子染色体工程、蔬菜种质资源评价与创新利用研究,E-mail:luagzoujidong@163.com;冯大领,博士,副教授,主要从事大白菜种质资源创新及育种应用,E-mail:bjdalingfeng@163.com。

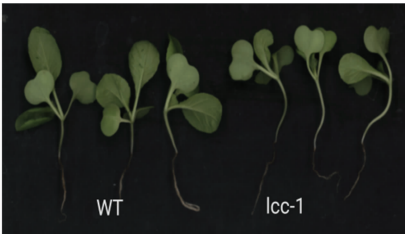
1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究以野生型 WT、EMS 诱变获得的长生物钟突变体 *lcc-1*、野生型与突变体杂交 F<sub>1</sub> 代、F<sub>2</sub> 代、



a. 群体构建



b. WT 与 *lcc-1* 田间下胚轴示意



c. WT 与 *lcc-1* 田间现蕾与开花时间示意

图1 群体构建及 WT 与 *lcc-1* 田间表型示意

1.2 试验方法

1.2.1 大白菜田间表型性状调查方法 本试验材料以穴盘育苗、成苗后定植在河北农业大学教学试验基地,分 2 个时间播种调查。2018 年 1 月 16 日播种,3 月 7 日定植于露地,调查生殖生长阶段表型;2018 年 8 月 5 日播种,9 月 1 日定植于露地,调

查营养生长阶段表型。调查性状及方法参考国家标准 GB/T 19557.5—2004《植物新品种特异性、一致性和稳定性测试指南 大白菜》并略作调整(表 1)。生殖生长时期调查的表型包括现蕾时间、薹长、开花时间;营养生长时期调查的表型包括下胚轴长度、株高、开展度、外叶长、外叶宽、外叶叶柄长。

表 1 大白菜性状观测的类别、时期及方法

发育时期	性状	调查部位和方法
现蕾期	现蕾时间(d)	观测并记录从播种到出现花蕾的天数
开花期	薹长(cm)	薹长达到最大时的长度
	开花时间(d)	观测并记录从播种到出现第 1 朵花的天数
苗期	下胚轴长度(cm)	下胚轴长度达到最大时的长度
结球后期	株高(cm)	测量植株基部与地面接触处至植株最高处的自然高度
	开展度(cm)	测量植株外叶开展最大距离
	外叶长(cm)	测量最大外叶叶片最长部分的长度
	外叶宽(cm)	测量最大外叶叶片最宽部分的宽度
	外叶叶柄长(cm)	测量最大外叶从基部至叶柄明显变细处长度

1.2.2 数据统计与分析方法 使用 Microsoft Excel 软件和 IBM SPSS Statistics 19.0 软件对 *lcc-1* 的 9 个表型进行分析,设置 3 个重复,计算平均值,并进行 *t* 测验。

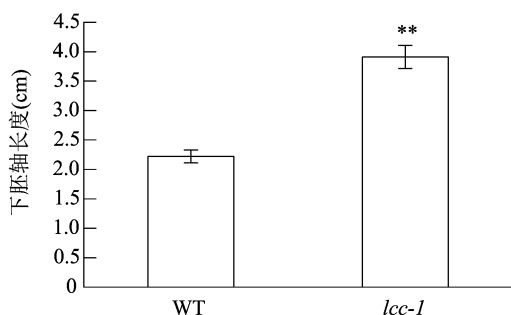
依据统计学方法整理春季 4 世代 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub> 和秋季 6 世代 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 各群体表型数据,参照盖钧铭鉴别 1~3 个主基因和多基因整体效应的分析方法<sup>[11-12]</sup>,使用华中农业大学植物数量性状分离分析软件包 SEA,对本试验拟分析的 3 个数量性状进行主基因-多基因模型的多世代联合分析,得到这 3 个数量性状的遗传模型以及与之相对应的 AIC 值,对备选模型进行一组(U<sub>1</sub><sup>2</sup>、U<sub>2</sub><sup>2</sup>、U<sub>3</sub><sup>2</sup>、nW<sup>2</sup>、D<sub>n</sub>)适合性检验,选择统计量达到显著水平个数较

少的模型作为最优模型,计算出遗传率。调查 F<sub>2</sub> 分离群体中现蕾时间突变型与野生型的植株数,再根据卡方检测方法,测定其结果,确定分离比例,进而推导出相应基因的遗传规律。

2 结果与分析

2.1 野生型 WT 与突变体 *lcc-1* 的表型特征差异 由图 2 可知,WT 下胚轴平均长度为 2.22 cm, *lcc-1* 下胚轴平均长度为 3.91 cm, *lcc-1* 下胚轴极显著长于 WT(*P*<0.01)。

由图 3 可知,WT 平均株高 49.08 cm, *lcc-1* 平均株高 30.46 cm, WT 平均开展度 78.59 cm, *lcc-1* 平均开展度 53.10 cm, WT 平均外叶长 37.04 cm, *lcc-1*

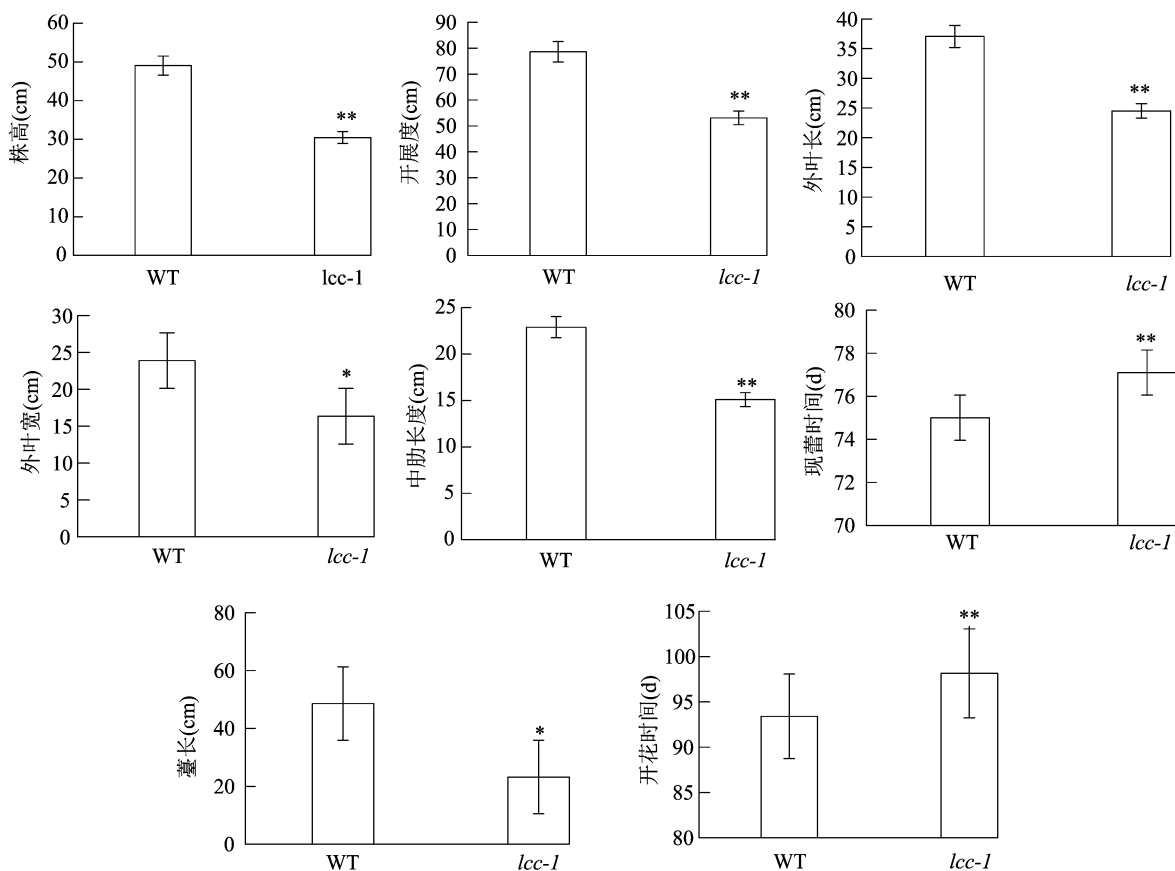


\*\*表示 2 个处理间差异达极显著水平( $P<0.01$ )。图 3 同

图2 WT 与 *lcc-1* 下胚轴长度比较

平均外叶长 24.50 cm, WT 平均中肋长度 22.90 cm, *lcc-1* 平均中肋长度 15.10 cm, 以上表型 *lcc-1* 均

较 WT 明显减小, 差异达极显著水平; WT 平均现蕾时间 75.0 d, *lcc-1* 平均现蕾时间 77.1 d, WT 平均开花时间 93.4 d, *lcc-1* 平均开花时间 98.15 d, 以上表型 *lcc-1* 均较 WT 明显增加, 差异达极显著水平; WT 茎长 48.6 cm, *lcc-1* 茎长 23.22 cm, WT 叶片宽 23.88 cm, *lcc-1* 叶片宽 16.33 cm, 以上表型 *lcc-1* 均较 WT 明显减少, 差异达显著水平。从株高、开展度、外叶长、外叶宽、中肋长度和茎长的数据看, *lcc-1* 植株显著或极显著小于 WT。从自然春化条件下的现蕾时间和开花时间看, *lcc-1* 现蕾和开花时间极显著长于 WT。



\* 表示 2 个处理间差异达显著水平( $P<0.05$ )

图3 WT 和 *lcc-1* 表型比较

## 2.2 突变体 *lcc-1* 下胚轴长度的遗传分析

*lcc-1* 下胚轴平均长度为 3.91 cm, WT 下胚轴平均长度为 2.22 cm, WT 平均下胚轴长度仅为 *lcc-1* 的 56.78%,  $t$  测验结果表明, 2 个亲本的下胚轴长度存在极显著差异,  $F_1$  平均下胚轴长度为 2.68 cm, 偏向于短下胚轴 WT。  $F_2$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  的下胚轴长度均呈现偏正态分布 (图 4 - a、图 4 - b、图 4 - c)。

用植物数量性状主基因 + 多基因遗传模型的多世代联合分析方法对 6 个世代群体下胚轴长度进行联合分析, 分别计算 6 个世代群体在 24 种遗传模型下的极大似然函数值 (MLV) 和 AIC 值。根据 AIC 准则, 在备选遗传模型中, AIC 最小者为最优模型。由表 2 可知, AIC 值较低的是 2MG - ADI (2 对加性 - 显性 - 上位性主基因模型)、PG - ADI (加性 - 显性 - 上位性多基因模型)、MX1 - AD - ADI

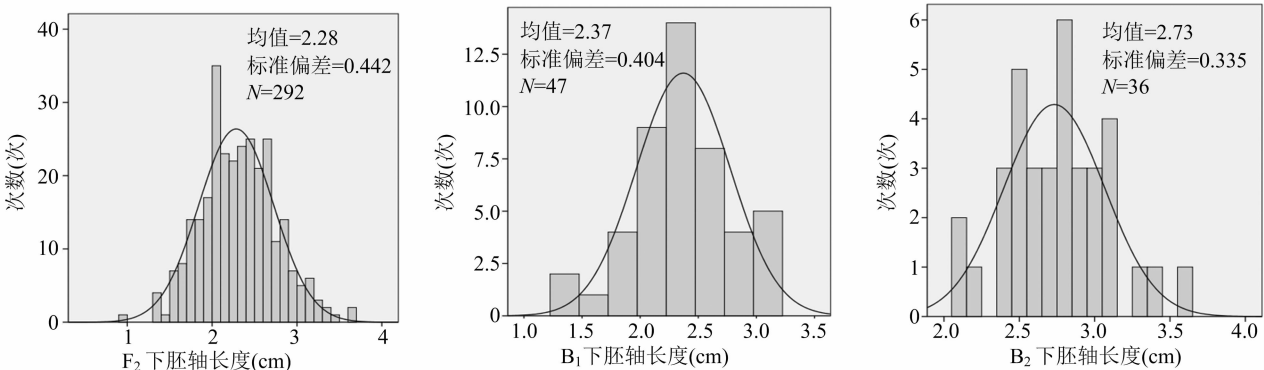


图4 F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub>和 B<sub>2</sub> 下胚轴长度分离

表 2 下胚轴长度各遗传模型极大似然值(MLV)和 AIC 值

模型	MLV	AIC 值	模型	MLV	AIC 值
1MG - AD	-267.966 3	543.932 5	MX1 - AD - ADI	-192.123 2	408.246 5
1MG - EAD	-269.957 8	545.9156	MX1 - AD - AD	-238.764 1	495.528 2
1MG - A	-280.190 6	566.381 3	MX1 - A - AD	-254.162 5	524.325 1
1MG - NCD	-312.369 4	630.738 8	MX1 - EAD - AD	-261.945 6	539.891 3
2MG - ADI	-206.138 6	432.277 2	MX1 - NCD - AD	-261.946 3	539.892 6
2MG - CD	-260.738 3	529.476 6	MX2 - ADI - ADI	-191.717 2	419.434 3
2MG - EAD	-260.738 3	527.476 6	MX2 - A - AD	-224.238 1	466.476 2
2MG - AD	-264.172 5	540.345 0	MX2 - AD - AD	-261.908 6	545.817 3
2MG - EA	-276.697 8	559.395 5	MX2 - CD - AD	-261.925 5	541.851 0
2MG - A	-313.106 6	634.213 1	MX2 - EA - AD	-261.944 7	539.889 5
PG - ADI	-192.895 8	405.791 6	MX2 - EAD - AD	-261.946 1	539.892 2
PG - AD	-264.238 5	542.477 0	MX2 - ADI - AD	-195.112 5	420.225 0

(1 对加性 - 显性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)、MX2 - ADI - ADI(2 对加性 - 显性 - 上位性主基因和加性 - 显性 - 上位性多基因模型)、MX2 - ADI - AD(2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性多基因模型),共 5 个模型,其 AIC 值分别为 432.277 2、405.791 6、408.246 5、419.434 3、

420.225 0。  
适合性检验结果(表 3)表明,5 个模型均符合,但 MX2 - ADI - AD 模型适合性检验效果最佳,且 AIC 值较小。因此,可确定 MX2 - ADI - AD(2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)为大白菜下胚轴长度的最佳遗传模型。

表 3 下胚轴长度 MX2 - ADI - AD 遗传模型的适合性检验

世代	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	$D_n$
P <sub>1</sub>	0.004 7(0.945 3)	0.007 2(0.932 6)	0.364 8(0.545 9)	0.074 1(>0.05)	0.129 9(>0.05)
P <sub>2</sub>	0.379 3(0.538 0)	0.321 3(0.570 8)	0.013 9(0.906 2)	0.063 1(>0.05)	0.159 1(>0.05)
F <sub>1</sub>	0.630 7(0.427 1)	0.763 0(0.382 4)	0.174 9(0.675 8)	0.103 3(>0.05)	0.203 5(>0.05)
B <sub>1</sub>	1.751 0(0.185 8)	1.169 8(0.279 4)	0.637 8(0.424 5)	0.237 6(>0.05)	0.175 9(>0.05)
B <sub>2</sub>	0.203 8(0.651 7)	0.046 6(0.829 0)	0.782 1(0.376 5)	0.079 6(>0.05)	0.131 2(>0.05)
F <sub>2</sub>	0.292 2(0.588 8)	0.418 0(0.517 9)	0.242 5(0.622 4)	0.094 1(>0.05)	0.054 3(>0.05)

由表 4 可知,MX2 - ADI - AD 模型中 2 对主基因的加性效应值均为 -0.063 4,显性效应分别为 -0.093 6 和 -0.282 8,显性效应值大于加性效应值,说明 2 对主基因遗传以显性效应为主。在 B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>、

F<sub>2</sub> 群体中,主基因的遗传率各不相同。在 F<sub>2</sub> 群体中,主基因遗传率最高,为 73.073 9%。在 B<sub>1</sub> 群体中主基因遗传率为 42.565 6%,低于 50%。在 B<sub>2</sub> 群体中主基因遗传率为 59.640 1%。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>、F<sub>2</sub> 多

基因的遗传率分别为 39.191 2%、13.793 0%、11.643 8%，主基因遗传率均大于多基因遗传率；环境因素引起的遗传变异较小。

表 4 下胚轴长度相关遗传参数的估计

一阶参数	估计值	群体	二阶参数	估计值
$m(m_1)$	2.339 3	B <sub>1</sub>	$\sigma^2_{mg}$	0.069 5
$d_a$	-0.063 4		$h^2_{mg}(\%)$	42.565 6
$d_b(BB)$	-0.063 4		$\sigma^2_{pg}$	0.064 0
$h_a$	-0.093 6		$h^2_{pg}(\%)$	39.191 2
$h_b$	-0.282 8	B <sub>2</sub>	$\sigma^2_{mg}$	0.066 9
$i$	0.703 9		$h^2_{mg}(\%)$	59.640 1
$j_{ab}$	0.016 6		$\sigma^2_{pg}$	0.015 5
$j_{ba}$	0.289 2		$h^2_{pg}(\%)$	13.793 0
$l$	0.552 8	F <sub>2</sub>	$\sigma^2_{mg}$	0.142 5
$[d]$	-0.698 5		$h^2_{mg}(\%)$	73.073 9
$[h]$	0.117 8		$\sigma^2_{pg}$	0.022 7
			$h^2_{pg}(\%)$	11.643 8

2.3 突变体 *lcc-1* 现蕾时间的遗传分析

*lcc-1* 现蕾时间平均值为 77.1 d,WT 现蕾时间平均值为 75.0 d,*lcc-1* 现蕾时间比 WT 晚 2.1 d。对 2 个亲本的现蕾时间平均值进行 *t* 测验后可知,2 个亲本间的现蕾时间差异达到极显著水平,说明亲

本间存在显著的遗传差异。F<sub>1</sub> 代现蕾时间平均值为 75.75 d,偏向于 WT。由 F<sub>2</sub> 现蕾时间的次数分布(图 5)可知,F<sub>2</sub> 世代现蕾时间的分布偏正态分布。

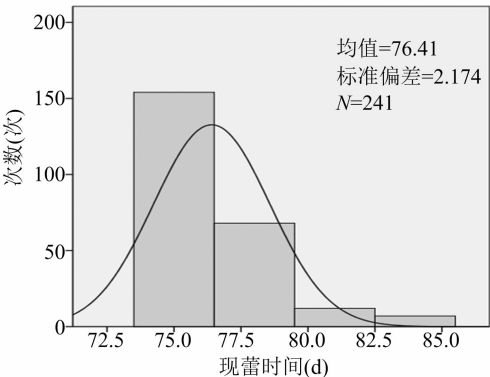


图5 *lcc-1* 与 WT 杂交的 F<sub>2</sub> 代现蕾时间分布

用植物数量性状主基因 + 多基因遗传模型的多世代联合分析方法对 4 个世代群体开花时间进行联合分析,分别计算 4 个世代群体在 24 种遗传模型下的 MLV 和 AIC 值。根据 AIC 准则,在备选遗传模型中,AIC 最小者为最优模型。由表 5 可知,AIC 值较低的是 MX2 - ADI - AD、MX2 - ADI - ADI 这 2 个模型,其 AIC 值分别为 768.832 5、774.832 5。故初步确定这 2 个模型为 4 世代群体现蕾时间遗传的候选模型。

表 5 现蕾时间各遗传模型 MLV 和 AIC 值

模型	MLV	AIC 值	模型	MLV	AIC 值
1MG - AD	-587.152 2	1 186.304	MX1 - AD - ADI	-563.696 6	1 143.393
1MG - A	-597.327 8	1 204.656	MX1 - AD - AD	-570.408 6	1 154.817
1MG - EDA	-587.307 6	1 184.615	MX1 - A - AD	-589.900 4	1 191.801
1MG - NCD	-599.737 9	1 209.476	MX1 - EAD - AD	-589.905 0	1 191.810
2MG - ADI	-456.784 8	935.570	MX1 - NCD - AD	-570.408 6	1 152.817
2MG - AD	-579.005 7	1 172.011	MX2 - ADI - ADI	-375.416 3	774.833
2MG - A	-595.141 6	1 200.283	MX2 - ADI - AD	-375.416 3	768.833
2MG - EA	-597.647 1	1 203.294	MX2 - AD - AD	-472.591 4	955.183
2MG - CD	-580.765 5	1 171.531	MX2 - A - AD	-589.895 2	1 185.790
2MG - EAD	-596.564 8	1 201.13	MX2 - EA - AD	-589.895 2	1 183.790
PG - ADI	-588.221 2	1 188.442	MX2 - CD - AD	-579.964 7	1 165.929
PG - AD	-594.620 5	1 199.241	MX2 - EAD - AD	-472.591 4	949.183

适合性检验结果(表 6)表明,5 个模型均通过适合性测验,但 MX2 - ADI - AD 适合性检验效果最佳,且 AIC 值和 MLV 均较小。因此,综合以上分析,确定 MX2 - ADI - AD(2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性多基因模型)为调控大白菜突变体现蕾时间的最佳遗传模型。

由表 7 可知,MX2 - ADI - AD 模型下的遗传参

数,现蕾时间是由 2 对主基因 + 多基因控制的,且第 1 个主基因具有负向的加性效应,在 F<sub>2</sub> 群体中主基因遗传率是 96.109 1%,多基因遗传率未检测出,说明 F<sub>2</sub> 群体中现蕾时间以主基因遗传为主。

3 结论与讨论

本试验中的突变体为 EMS 诱变大白菜种子后

表 6 现蕾时间 MX2-ADI-AD 遗传模型的适合性检验

世代	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	$D_n$
P <sub>1</sub>	0(0.999 5)	0.780 2(0.377 1)	12.500 0(0.000 407)	0.833 3(>0.05)	0.500 0(>0.05)
P <sub>2</sub>	8.438 7(0.003 7)	26.297 3(0.000 000 292 7)	85.776 1(0)	2.295 9(>0.05)	0.682 1(>0.05)
F <sub>1</sub>	4.639 0(0.031 3)	0.606 3(0.436 2)	27.322 4(0.000 000 172 2)	0.995 5(>0.05)	0.709 8(>0.05)
F <sub>2</sub>	0(0.997 9)	1.507 4(0.219 5)	24.220 2(0.000 000 859 3)	5.694 5(>0.05)	0.319 5(>0.05)

表 7 现蕾时间相关遗传参数的估计

一阶参数	估计值	二阶参数	估计值
$m(m_1)$	75.90	$\sigma_{mg}^2$	4.541 8
$d_a$	-4.35	$h_{mg}^2(\%)$	96.109 1
$[d]$	6.15	$\sigma_{pg}^2$	0
$[h]$	1.50	$h_{pg}^2(\%)$	0

筛选获得,该方法以获得 SNP 单碱基突变为 主,无大片段 DNA 变异,而调查结果表明,*lcc-1* 突变体却同时具有生物钟周期变长、下胚轴变长、晚花等多个不同突变表型,且相关性状均存在显著差异。因此,可能存在一因多效和多基因突变 2 种情况。在已有研究中,生物钟变化导致植物下胚轴长度、开花时间和植株大小的改变均有报道。前人研究发现,拟南芥隐花色素 CRY2 蛋白大量积累可获得早花突变体,在低强度蓝光下下胚轴明显伸长<sup>[13]</sup>;TCP2 蓝光依赖性地抑制拟南芥下胚轴的伸长,其功能缺失突变体具有晚花的表型<sup>[14]</sup>; *GmPHYB1* 过表达使拟南芥株型矮化紧凑,在短日条件下提前开花并强烈抑制下胚轴的伸长<sup>[15]</sup>; *GI* 和 *CO* 基因受生物钟调控,在长日照条件下, *GI* 和 *CO* 基因会促进拟南芥开花<sup>[16]</sup>。拟南芥 ZEITLUPE(ZTL) 家族成员的突变会影响昼夜节律和开花时间<sup>[17]</sup>。本研究中对下胚轴长度和现蕾时间 2 个突变性状的遗传分析结果均符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因的遗传模型,可推测这些性状可能由调控生物钟相关基因的突变引起,但须要进一步借助 Mutmap、重测序、转基因等技术手段深入挖掘研究。

参考文献:

[1] Liu C H, Song G X, Wang N, et al. A single SNP in *Brcer1* results in wax deficiency in Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *Scientia Horticulturac*, 2021, 282: 110019.

[2] 刘文杰, 黄胜楠, 刘志勇, 等. 大白菜雌不育突变体 *fsm* 花蕾激素代谢的转录组分析 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2019, 50 (2): 138-145.

[3] Lu Y, Dai S Y, Gu A X, et al. Microspore induced doubled haploids

production from ethyl methanesulfonate (EMS) soaked flower buds is an efficient strategy for mutagenesis in Chinese cabbage [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1780.

[4] 王浩, 卢银, 顾爱侠, 等. 大白菜 *lcc-1* 突变体生物钟核心基因在不同光周期下的表达分析 [J]. *河北农业大学学报*, 2019, 42 (4): 21-28.

[5] Li J R, Zhang X M, Lu Y, et al. Characterization of non-heading mutation in heading Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 112.

[6] Steed G, Ramirez D C, Hannah M A, et al. Chronoculture, harnessing the circadian clock to improve crop yield and sustainability [J]. *Science*, 2021, 372 (6541): 9141.

[7] Lei J X, Zhu - Salzman K. LATE ELONGATED HYPOCOTYL potentiates resistance conferred by CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1 to aphid by co-regulating the expression of indole glucosinolate biosynthetic genes [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2021, 16 (6): 1908708.

[8] 傅钰, 王冬, 龙鸿. 拟南芥生物钟双突变体 *lhycca1* 营养生长时相转变 [J]. *热带作物学报*, 2019, 40 (6): 1089-1094.

[9] Xu G, Jiang Z M, Wang H Y, et al. The central circadian clock proteins CCA1 and LHY regulate iron homeostasis in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, 61 (2): 168-181.

[10] Elston R C. The genetic analysis of quantitative trait differences between two homozygous lines [J]. *Genetics*, 1984, 108 (3): 733.

[11] 盖钧镒. 植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究 [J]. *遗传*, 2005, 27 (1): 130-136.

[12] Faure S, Turner A S, Gruszka D, et al. Mutation at the circadian clock gene *EARLY MATURITY 8* adapts domesticated barley (*Hordeum vulgare*) to short growing seasons [J]. *PNAS*, 2012, 109 (21): 8328-8333.

[13] 郭亚蓉, 王艳艳, 刘军, 等. 拟南芥隐花色素 CRY2 调控因子 *PRP8* 基因的功能分析 [J]. *生物技术进展*, 2019, 9 (2): 169-177.

[14] 何志敏. 拟南芥转录因子 TCP2 与 CRY1 相互作用的遗传学与生化分析 [D]. 长沙: 湖南大学, 2016.

[15] 吴发强. 大豆光敏色素基因的克隆和功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.

[16] 帅敏敏, 黄有军. 光周期途径成花关键基因 *GIGANTEA* 和 *CONSTANS* 的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2018, 16 (17): 5601-5607.

[17] 柯海燕. 大豆生物钟基因——*ZEITLUPE* 同源基因的克隆及其功能分析 [D]. 福州: 福建农林大学, 2006.