

黄华磊,李文博,李艳花,等.油菜花色研究进展及育种应用前景[J].江苏农业科学,2017,45(11):1-4.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.11.001

# 油菜花色研究进展及育种应用前景

黄华磊<sup>1</sup>,李文博<sup>1</sup>,李艳花<sup>1</sup>,周燕<sup>1</sup>,石有明<sup>2</sup>,肖长明<sup>1</sup>,刘涛<sup>1</sup>,张晓春<sup>1</sup>

(1.重庆市农业科学院特色作物研究所,重庆 402160; 2.重庆市农业科学院科技处,重庆 401329)

**摘要:**随着分子生物学和生物信息学的快速发展、学科交叉研究的深入,大量植物花色相关基因被报道,同时油菜基因组测序工作的完成,为油菜分子辅助育种提供了重要支撑。目前,对油菜花色变异进行了大量的研究,分离克隆出一些油菜花色控制关键基因,并结合生物技术手段创制了一些油菜花色变异新材料。本文综述了油菜花色变异来源及类型、油菜花色相关基因分离与克隆的研究进展,并分析、展望了观光型油菜育种的现状和前景。

**关键词:**油菜;花色控制基因;观光型油菜;育种;应用前景

**中图分类号:** S634.303 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)11-0001-04

油菜是重要的油料作物,具有很高的经济价值。因油菜花期较长、种植规模宏大,也具备很高的观赏价值,对现代农业增产增效潜力巨大。其栽培种主要包括甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)、白菜型油菜(*Brassica campestris* L.)、芥菜型油菜(*Brassica juncea* L.),以甘蓝型油菜为主。然而,近年来油菜稳步生产面临巨大挑战,种植面积逐年下降。主要原因是相比其他作物,油菜经济效益较低,另一方面的原因是人口的不断增加和耕地面积的不断减少。为保障国家粮油安全和满足人们生活水平不断提高的需求,推广种植农艺性状优良的多彩油菜,在农业增产增收的同时带动旅游业的发展,是提高油菜生产效益的重要手段之一。

目前,育种家对油菜育种目标主要集中在高产、优质(高含油量、高蛋白、低芥酸、低硫苷)、高抗(抗菌核病、抗病毒病、抗倒伏)上,并选育了一大批突破性品种。关于油菜花色的研究,目前已经有少量报道,田露申等通过遗传分析 1 个甘蓝型油菜白花突变体发现,该性状表现为数量遗传,符合 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因遗传模型<sup>[1]</sup>。同时,*BnF3'H-1*<sup>[2]</sup>、*BnaC3. CCD4*<sup>[3]</sup>等部分花色控制相关功能基因被克隆和报道,为油菜花色育种提供了部分理论依据。然而,关于这些功能基因的育种应用和油菜花色育种却鲜有报道。本文就油菜花色变异类型及来源、油菜花色控制基因的分离与克隆、油菜花色基因的育种应用进行了归纳,并对油菜花色育种前景进行了展望。

## 1 油菜花色的变异类型及变异来源

收稿日期:2016-11-21

基金项目:重庆市社会事业与民生保障科技创新专项(编号:csct2016shms-ztx0016);重庆市社会民生科技创新专项(编号:cstc2015shmszx80028);重庆市农发资金项目(编号:NKY-2016AC0012)。

作者简介:黄华磊(1979—),男,河南周口人,硕士,助理研究员,主要从事油菜新品种选育和新技术推广研究。E-mail:hualei\_huang@163.com。

通信作者:张晓春,硕士,研究员,主要从事特色作物种质资源创新研究。E-mail:1546688922@qq.com。

### 1.1 油菜花色的变异类型

常见的栽培油菜主要表现为鲜黄色花,而已知的油菜花色变异主要有乳白色、白色、金黄色、橘红色、土黄色、杏花黄、微紫丝白花、黄白嵌合体等<sup>[4]</sup>,但尚未见有蓝色和红色油菜花色报道。

油菜白花变异类型是最为丰富的,研究人员已通过自然变异选育、人工诱变、远缘杂交等多种途径选育出白花油菜新品系。大多数研究人员对油菜白花性状遗传分析认为,白花由不完全显性基因控制<sup>[1,5]</sup>,也有学者研究发现白花为显性上位、部分上位显性、C 基因组上单基因显性等<sup>[6-9]</sup>;对金黄花的研究发现,白花对金黄花具有上位性作用,且该性状可能受到 2 对主效基因控制<sup>[4]</sup>;橘红花色为隐性基因遗传,且花色与植物的育性具有一定的遗传关系,但其遗传基础仍不清楚<sup>[10-11]</sup>;乳白色花受单隐性基因或 2 对隐性基因控制,与黄籽独立遗传<sup>[12-15]</sup>;柠檬黄、橘黄花色表现为不完全显性,其中 AABb 为柠檬黄,AAbb 为橘黄,aaBB 为淡黄,aabb 为浅橙<sup>[16-17]</sup>;黄白嵌合体材料受可局部表达的隐性白化基因控制,为可独立于黄色遗传的简单隐性性状或单基因的母体效应<sup>[18-20]</sup>。此外,研究人员通过远缘杂交转育、合成还获得了紫色条纹花变异类型<sup>[21]</sup>,推测这些性状是由于基因的不完全显性所致,表现为双亲的中间表型。

从以上研究结果中可以发现,油菜花色种类较多且遗传较为复杂,由于研究材料的不同故研究结果不尽相同,但是共同认为油菜花色受 1~3 对基因控制,同时受细胞质因素和诸多数量性状微效基因的影响。

### 1.2 油菜花色变异来源

油菜花色变异来源广泛,包括由自然条件下产生的自然突变,通过 EMS 等化学诱变或物理诱变并结合人工选育产生的变异,还有通过远缘杂交引入近缘种基因并进行基因合成产生的花色变异等。

**1.2.1 自然变异产生** 自然变异是物种进化的主要动力,是许多重要农艺性状的遗传基础。现阶段,许多物种已有大量的自然遗传突变体被报道,并阐释了遗传变异对物种功能的影响<sup>[22-23]</sup>。通过挖掘有利的自然变异可为培育优质高产的品种打下坚实基础,目前已获得大量的自然遗传油菜花色突

变体。

张洁夫等在甘蓝型油菜中发现了金黄色花材料,并以甘蓝型油菜白花和金黄色花突变体及正常黄花亲本为材料对油菜花色遗传表现进行解析<sup>[4]</sup>。发现白花对黄花受 1 对不完全显性基因控制(WW),杂合体(Ww)表现为中间色呈乳白色;而黄花对金黄色花则受 2 对重叠显性基因控制(Y1Y1Y2Y2);白花基因对黄花和金黄色花具有上位性作用。李莓等从 CMS 恢复系自交后代中选育得到橘红色花变异株系 R18,并证实该性状可作为恢复系纯度鉴定的标记性状,进一步对其遗传基础解析发现,该性状受 2 对隐性核基因控制<sup>[10]</sup>。田露申等在白菜型油菜 Sarson 和人工合成甘蓝型油菜中发现了乳白色花突变体,并对其遗传效应进行了剖析<sup>[1,24]</sup>。此外,张雪梅等报道了不同材料中黄白嵌合体花瓣,初步推测黄白花色嵌合可能是由某个隐性白化基因局部表达引起的<sup>[25-27]</sup>。同时,笔者所在课题组也从甘蓝型油菜育种材料中发现了一些白花、乳白花、杏黄花、土黄花等自然突变育种新材料,正开展一些花色控制关键功能基因的分离、克隆,并结合育种工作进行观光型油菜新品种的选育和开发工作。

1.2.2 人工诱变选育 虽然自然变异广泛存在,但其变异频率较低不能大规模获得目标性状的突变体材料,而采用甲基磺酸乙酯(EMS)化学处理或射线辐射等物理诱变成为获取大量突变体的有效方法。目前,在多种农作物物种中已有大量关于人工诱变突变体库构建和筛选的报道<sup>[28-33]</sup>。研究人员在对油菜的诱变工作中发现了大量的花色突变材料。周永明等通过辐射诱变较早地发现了油菜的花色变异材料,但表现为花器官异常<sup>[34]</sup>。孙加焱等通过理化方法处理构建了甘蓝型油菜突变体库,从 M<sub>3</sub> 突变体库中筛选到白花和白斑花变异材料<sup>[35]</sup>。石从广等用 EMS 处理甘蓝型油菜,从 M<sub>2</sub> 代中分离出浅色花和白斑花突变体,并伴随有花瓣数量的变异<sup>[36]</sup>。

1.2.3 远缘杂交和基因工程合成 种质资源是育种和功能基因研究的重要基础,纵观整个油菜花色育种工作,油菜花色性状遗传基础较窄。因此,实施远缘杂交和基因工程技术对油菜花色性状进行遗传改良是切实可行的办法。远缘杂交可以将不同种、属的性状结合起来,突破种属界限扩大遗传变异,进而改良物种、创造新物种、利用杂种优势。但远缘杂交也存在杂种不育或夭亡、后代分离情况严重、世代不易稳定等问题,因此关于油菜与近缘种的杂交研究为数不多。

相比油菜花色,萝卜具有更为丰富的花色遗传类型,包括黄色、白色、粉红、青铜色、紫色。刘英春利用黄花甘蓝型油菜和人工合成乳黄色花甘蓝型油菜与紫花萝卜进行杂交,发现它们的杂种后代受精后发育存在障碍,最终通过胚珠离体培育和染色体加倍获得了白花和紫色条纹花株系<sup>[21]</sup>。实际上,国外研究人员早在 1989 年就已经开始对萝卜和油菜的远缘杂交进行探索,也获得了一些花色变异材料<sup>[37]</sup>。杂种后代花色由双亲决定,而后代出现的白花与双亲均不一样,推测白花基因来源于萝卜,而萝卜中存在胡萝卜素合成抑制因子<sup>[38]</sup>;同时,杂种后代无紫花性状产生可能是由于甘蓝型油菜基因组中存在花青素合成抑制因子,这也合理地解释了油菜无紫花性状的原因<sup>[21]</sup>。此外,研究人员还利用 Ogura CMS 紫紫苔×萝卜杂种 F<sub>1</sub>(♀)与甘蓝型油菜(♂)杂交获得了乳白色

和黄白镶嵌型花<sup>[39]</sup>;赵志刚等从人工合成甘蓝型油菜中也发现了黄白镶嵌型花,并在形态学和基因组学水平上进行了解析<sup>[40]</sup>。除了油菜与萝卜杂交外,青海省农业科学院还尝试将白花芥蓝进行基因转育改良油菜花色,将大黄油菜(♀)与中迟芥蓝(♂)杂交,合成白花和嵌合花型油菜<sup>[41]</sup>。

近年来,伴随着基因工程和分子生物学的快速发展,逐渐采用细胞及基因工程等技术手段人工合成新的种质资源。梁明山等通过花粉管通道法将诸葛菜基因组导入甘蓝型油菜,获得了深黄花色油菜<sup>[42]</sup>;张传利等采用 PEG/Ca<sup>2+</sup> 在高 pH 值条件下融合油菜和芝麻下胚轴细胞原生质体,获得的后代花色性状介于两者之间<sup>[43]</sup>。此外,基于转基因技术的植物基因修饰、外缘基因导入、基因组编辑等重要技术也逐步在油菜花色育种工作中体现出强大的优势和应用前景。

## 2 油菜花色控制基因的分离与克隆

自然界中,花色主要由类胡萝卜素、类黄酮、甜菜红碱 3 类色素的成分决定<sup>[3]</sup>,目前大量花色相关基因和代谢通路相关基因已经被克隆及被大规模的生物信息学所分析。这些信息将为基因工程修饰油菜基因组,创制新的油菜花色育种材料、品种提供重要的理论依据。油菜遗传基础较为复杂,甘蓝型油菜基因组为异源四倍体(AACC,2n=38),由来源于白菜的 A 基因组与甘蓝的 C 基因组组成。目前,对油菜花色性状的研究经过各国科研人员的共同努力,大致明确了部分材料中花色的遗传模式,并结合突变体材料对一些主效数量性状基因座(简称 QTL)进行定位和关键功能基因的分离与克隆,并结合生物信息学对花色代谢信号通路预测进行功能基因挖掘。同时,在模式植物和其他植物中已报道,有部分花色控制基因可通过同位克隆方法验证它们在油菜中的功能。

目前,研究人员以自然变异材料为基础,结合人工诱变、远缘杂交、基因工程等手段拓宽了油菜花色变异,获得了大量的花色变异材料,利用这些材料对油菜花色的遗传机制进行初步分析。柳丽分析认为,白花油菜遗传遵循数量遗传规律,包括 2 对具有加性、显性、上位性效应的主效基因,多基因效应较小,并筛选和开发出多个与花色紧密连锁的分子标记,为进一步精细定位和克隆花色相关基因奠定了基础<sup>[44]</sup>。然而,对于花色形成的分子机制却不清楚。Xu 等从甘蓝型油菜中克隆了 1 个黄烷酮羟化酶基因,与拟南芥 *BnF3'H-1* 基因高度同源,编码 1 个定位于内质网膜上的细胞色素 P450 蛋白<sup>[2]</sup>。进一步研究表明,该基因的非翻译区(简称 UTR)对基因的表达具有关键调控作用。对基因的表达模式分析发现,该基因在花器官中优势表达,在果荚、种皮上也有一定表达,但该基因并不参与控制油菜籽粒颜色形成。另外,Zhang 等从甘蓝型油菜中发现了 4 个类胡萝卜素裂解酶 IV 基因,其中只有 *BnaC3.CCD4* 在花瓣中优势表达参与白色花的形成,这种现象与番茄、菊花等物种花色控制十分相似<sup>[3,45]</sup>。通过在编码区插入 1 个 CACTA-like 转座子元件(简称 TE1)扰乱基因的表达,最终获得白花油菜,说明 *BnaC3.CCD4* 对油菜花色形成确实具有重要功能。在甘蓝型油菜中,黄色花瓣的类胡萝卜素含量远远高于白色花瓣,而紫黄素是类胡萝卜素的主要成分。通过高效气相色谱分析发现,白色花瓣油菜能释放 α-紫罗兰酮,主成分为挥发性脱辅基类胡萝卜素,推测

*BnaC3*, *CCD4* 以  $\delta$ -胡萝卜素、 $\alpha$ -胡萝卜素为酶促反应底物。

此外,科学家们也试图从基因组学中找到一些与花色形成密切相关的代谢途径。Casimiro 等对不同花色的蝇子草进行转录组测序(简称 RNA-seq),结果显示至少有 12 类(*PAL*、*C4H*、*4CL*、*CHS*、*CHI*、*F3'H*、*DFR*、*ANS*、*FLS*、*UF3GT*、*AT*、*FNS*)结构基因和 3 类调控基因(*MYB*、*bHLH*、*WD40*)参与花色苷的生物合成途径<sup>[46]</sup>。该结果与 Holton 等总结的花色苷合成相关基因(酶)结果<sup>[47-48]</sup>一致。其中,*F3'HI* 基因表达差异可达到 42 倍左右,推测可能是由于白花中的 *Myb1a* 表达下调引起。结合这些线索,田露申使用 RACE 技术克隆分离出甘蓝型油菜类胡萝卜素代谢途径相关酶基因-八氢番茄红素合成酶(简称 BnPSY)、八氢番茄红素脱氢酶(简称 BnPDS)、 $\delta$ -类胡萝卜素脱氢酶(简称 BnZDS)、番茄红素 *e*-环化酶(简称 BnLYCE)、番茄红素  $\beta$ -环化酶(简称 BnLYCB)、胡萝卜素  $\beta$ -环羟化酶(简称 BnBCH)、玉米黄质环氧化酶(简称 BnZEP)、顺式-环氧类胡萝卜素双氧合酶(简称 BnNCED3)、类胡萝卜素裂解双氧合酶(简称 BnCCD1)<sup>[49]</sup>。基因表达分析结果显示,这些基因的相对表达量黄花油菜均远远高于白花油菜,而乳黄色油菜这些基因的表达介于两者之间;分析花瓣在不同发育阶段的花色变化,结果发现花色变化主要是由 *BnPSY*、*BnPDS*、*BnZDS*、*BnLYCB*、*BnLYCE*、*BnNCED3*、*BnCCD1* 等基因共同调控的结果<sup>[50]</sup>。

### 3 观光型油菜育种现状及展望

近年来,通过科学家和育种家们不断的努力,油菜花色基础研究取得了长足进步,结合现代生态观光农业主题,油菜花色育种也逐步得到发展。目前,通过研究一些突变体取得了较多成果,研究的技术手段更为精细可靠,特别是克隆了多个白花性状相关的功能基因。然而,品种选育方面却始终面临着重大的瓶颈问题,选育的可直接应用于生产的品种(系)较少。究其主要原因包括相比其他花卉植物,油菜花色变异种类较少,丰富油菜花色突变体类型和导入近缘物种的花色基因是目前亟须解决的问题。油菜花色与其他农艺性状的连锁遗传或遗传互作,如高芥酸、雄性不育等,如 Liu 等研究发现甘蓝型油菜白花性状与高芥酸紧密连锁<sup>[5]</sup>;李莓等发现含有纯合隐性橘红花色植株的雄配子生活力比较低的现象,从而难以选育出高品质、高产量的稳定观光型油菜新品种<sup>[10]</sup>;相比水稻、拟南芥等,油菜遗传背景相对复杂,基因组测序近年才完成,油菜的遗传解析工作正处于迅速突破期<sup>[51-52]</sup>;在推广应用方面存在投入不足,没有完善的配套栽培技术体系,限制了“多彩花色”油菜的市场化步伐。

丰富的油菜花色变异类型具有极高的美学和观赏价值,观光型油菜育种前景广阔,具备良好的经济效益、生态效益、社会效益。综合分析油菜花色研究进展和观光型油菜育种的现状,未来可尝试从以下几个方面入手开展油菜花色育种:(1)拓宽油菜花色遗传基础,从矮牵牛、月季、金鱼草、观赏水稻成功案例来看,蓝紫色、粉红色是可以在油菜中实现的<sup>[53]</sup>;(2)扎实基础研究,明确花色形成的分子机制,挖掘更多的花色相关功能基因;(3)转变研究方法和育种思路,杂交转育和基因工程技术手段相结合<sup>[54]</sup>,传统的远缘杂交获得的后代存在育性不稳、株型矮小等缺陷,而采用基因工程手段,特别是

基于基因定点编辑技术(简称 CRISPR/Cas9)在多种作物中的成功案例,为创造更多的油菜花色提供了重要思路,一方面可以导入不同花色素基因及液泡 pH 值调节基因,另一方面抑制油菜内源黄色色素(类胡萝卜素)的积累,进而获得新的花色油菜品种<sup>[55]</sup>;(4)选育综合农艺性状优良的多彩花色油菜,结合高产、高抗、优质等育种目标选育,促进农业增产增效;(5)配套良好的栽培技术体系和推广示范规程,为表现优异的观光型油菜新品种提供展示平台;(6)油菜花色可作为田间标记性状在种子生产、保障种子纯度方面发挥更大的作用。

总之,“油菜花海”作为新型的旅游观光资源,开发优异花色种质资源和品种对支撑地方经济、发展特色旅游产业举足轻重,应用前景广阔。同时,该项工作也面临着巨大的挑战,需要更多的育种家们一起努力。

### 参考文献:

- [1] 田露申,牛应泽,余青青,等. 甘蓝型油菜白花性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 中国农业科学,2009,42(11):3987-95.
- [2] Xu B B, Li J N, Zhang X K, et al. Cloning and molecular characterization of a functional flavonoid 3'-hydroxylase gene from *Brassica napus* [J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(3): 350-63.
- [3] Zhang B, Liu C, Wang Y, et al. Disruption of a carotenoid cleavage dioxygenase 4 gene converts flower colour from white to yellow in *Brassica species* [J]. New Phytologist, 2015, 206(4): 1513-1526.
- [4] 张洁夫,浦惠明,戚存扣,等. 甘蓝型油菜花色性状的遗传研究[J]. 中国油料作物学报,2000,22(3):1-4.
- [5] Liu X P, Tu J X, Chen B Y, et al. Identification of the linkage relationship between the flower color and the content of erucic acid in the resynthesized *Brassica napus* L. [J] Acta Genetica Sinica, 2004, 31(4): 357-362.
- [6] Kato M, Tokumasu S. The mechanism of increased seed fertility accompanied with the change of flower colour in *Brassicoraphanus* [J]. Euphytica, 1976, 25(1): 761-767.
- [7] Woods D L, Séguin-Swartz G. An investigation on linkage between white flower colour and erucic acid in summer rape [J]. Canadian Journal of Plant Science, 1998, 78(1): 109-111.
- [8] Chen B Y, Heneen W K, Jonsson R. Resynthesis of *Brassica napus* L. through interspecific hybridization between *B. alboglabra* bailey and *B. ampestris* L. with special emphasis on seed color [J]. Plant Breeding, 1988, 101(1): 52-59.
- [9] Chen B Y, Jonsson R. Monogenic dominant white flower (petal) in resynthesized *Brassica napus* [J]. Cruciferae Newslett, 1987(12): 25.
- [10] 李莓,陈卫江,易冬莲. 甘蓝型油菜 CMS 橘红花色恢复系 R18 遗传研究[J]. 中国农业科学,1999,32(增刊1):27-30.
- [11] 张德双,张凤兰,徐家炳. 大白菜花色和球色遗传规律的研究[J]. 华北农学报,2003,18(2):81-84.
- [12] 吴新杰,胡宝成,陈凤祥,等. 甘蓝型油菜乳白花突变体的发现[J]. 安徽农业科学,2006,34(2):203-204.
- [13] Rahman M H. Inheritance of petal colour and its independent segregation from seed colour in *Brassica rapa* [J]. Plant Breeding, 2001, 120(3): 19-200.
- [14] Anstey T H, Moore J F. Inheritance of glossy foliage and cream petals in green sprouting broccol [J]. Journal of Heredity, 1954, 45

- (1):39-41.
- [15] Singh D, Pokhriyal S C, Mangath K S. Inheritance of some characters in *Brassica juncea* [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 1964, 24(3):288-290.
  - [16] Sylén N. Kreuzungsstudien beim raps (*Brassica napus oleifera*) [J]. Hereditas, 1927, 9(1/2/3):380-390.
  - [17] Séguin-Swartz G. Inheritance of a pale yellow patal mutant of summer rape [J]. Cruciferae Newslett, 1988, 13:24-25.
  - [18] 于澄宇, 胡胜武, 张春红, 等. 一种花色突变雄性不育油菜的发现[J]. 遗传, 2004, 26(3):330-332.
  - [19] Pandey B P. Brief description of a new type of flower color mutation in brown seed Sarson (*Brassica campestris* L. var. *dichotoma* Watt.) [J]. Indian Journal of Agricultural Science, 1971, 41(12):1115-1116.
  - [20] Cours B J. Genetic studies in *Brassica campestris* L. [M]. Wisconsin: University of Wisconsin, 1977.
  - [21] 刘英春. 甘蓝型油菜与萝卜远缘杂交的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2014.
  - [22] 张林, 何祖华. 水稻重要农艺性状自然变异研究进展及其应用策略[J]. 科学通报, 2015, 60(12):1066-1078.
  - [23] Gasch A P, Payseur B A, Pool J E. The power of natural variation for model organism biology [J]. Trends in Genetics, 2016, 32(3):147-154.
  - [24] Rahman M H. Inheritance of petal color and its independent segregation from seed color in *Brassica rapa* [J]. Plant Breeding, 2001, 120(3):197-200.
  - [25] 张雪梅, 董振生, 郭永华. 甘蓝型油菜隐性上位互作核不育材料的选育[J]. 西北农业学报, 2009, 18(2):103-107.
  - [26] 于澄宇, 胡胜武, 张春红, 等. 一种花色突变雄性不育油菜的发现[J]. 遗传, 2004, 26(3):330-332.
  - [27] 田露申, 牛应泽, 余青青, 等. 甘蓝型油菜白花性状的主基因+多基因遗传分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(11):3987-3995.
  - [28] 卢银, 刘梦洋, 赵建军, 等. 大白菜突变体库的构建及  $M_2$  叶片表型变异的研究[J]. 园艺学报, 2014, 41(8):1609-1619.
  - [29] 黄永娟, 张凤启, 杨甜甜, 等. EMS 诱变甘蓝型油菜获得高油酸突变体[J]. 分子植物育种, 2011, 9(5):611-616.
  - [30] 陈天龙, 王彦荣, 王宇, 等. 蕹菜苜蓿 EMS 诱变突变体库的构建及突变体表型的分析[J]. 草业科学, 2015, 32(1):71-77.
  - [31] 黄冬福, 付文婷, 韩世玉, 等. 农作物 EMS 诱变研究进展[J]. 北方园艺, 2015(24):188-94.
  - [32] 龙端, 安保光, 李新鹏, 等. 籼稻 93-11 辐射诱变突变体库的创建及其筛选[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(1):44-52.
  - [33] 彭振英, 王兴军, 田海莹, 等. 花生  $^{60}\text{Co}-\gamma$  辐射诱变和突变体库的构建[J]. 核农学报, 2016, 30(3):422-429.
  - [34] 周永明, 谭亚玲, 刘蒙, 等. 甘蓝型油菜辐射诱变研究[J]. 中国油料作物学报, 1998, 20(4):1-5.
  - [35] 孙加焱, 涂进东, 范叔味, 等. 甘蓝型油菜理化诱变和突变体库的构建[J]. 遗传, 2007, 29(4):475-482.
  - [36] 石从广, 孟华兵, 姜宇晓, 等. 甘蓝型油菜 EMS 诱变二代农艺与籽粒品质性状的变异与 TILLING 库的构建[J]. 核农学报, 2010, 24(6):1132-1140.
  - [37] Lange W, Toxopeus H, Lubberts J H, et al. The development of *Raparadish* ( $\times$  *Brassicoraphanus*,  $2n=38$ ), a new crop in agriculture [J]. Euphytica, 1989, 40(1):1-14.
  - [38] Sernyk J. White flower color in rape (*Brassica napus*) associated with a radish (*Raphanus sativus*) chromosome [J]. Genome, 2011, 24(6):729-734.
  - [39] 黄邦全, 刘幼琪, 吴文华, 等. Ogura CMS 紫菜薹  $\times$  萝卜  $\times$  甘蓝型油菜杂种的获得及细胞遗传学研究[J]. 遗传学报, 2002, 29(5):467-470.
  - [40] 赵志刚, 富贵, 邓昌蓉. 人工合成甘蓝型油菜早期世代基因组变异的 AFLP 和 MSAP 标记[J]. 作物学报, 2013, 39(7):1231-1239.
  - [41] 邓昌蓉, 赵志刚, 余青兰. 人工合成甘蓝型油菜花色变异后代的遗传研究[J]. 北方园艺, 2014(18):14-17.
  - [42] 梁明山, 吴书惠, 潘骏玲. 外源 DNA 导入油菜的研究[J]. 西南农业学报, 1994, 7(4):37-42.
  - [43] 张传利, 杨志新, 桂雪梅, 等. 甘蓝型油菜与芝麻菜体的细胞杂交[J]. 生物工程学报, 2008, 24(5):793-802.
  - [44] 柳丽. 甘蓝型油菜遗传连锁图谱的构建及花色基因的 QTL 初步定位[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009.
  - [45] Wessinger C A. A genetic route to yellow flowers [J]. The New Phytologist, 2015, 206(4):1193-1195.
  - [46] Casimiro-Soriguer I, Narbona E, Buide M L, et al. Transcriptome and biochemical analysis of a flower color polymorphism in *Silene littorea* (Caryophyllaceae) [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7:204.
  - [47] Holton T A, Cornish E C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. The Plant Cell, 1995, 7(7):1071-1083.
  - [48] 刘仕芸, 黄艳岚, 张树珍. 植物花青素生物合成中的调控基因[J]. 植物生理学报, 2006, 42(4):747-754.
  - [49] 田露申. 甘蓝型油菜异源白花性状的遗传及相关基因的克隆与分析[D]. 成都: 四川农业大学, 2011.
  - [50] Zhao D, Tao J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:261.
  - [51] Chalhoub B, Denoeud F, Liu S, et al. Plant genetics. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome [J]. Science, 2014, 345(6199):950-953.
  - [52] Wang X, Wang H, Wang J, et al. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa* [J]. Nature Genetics, 2011, 43(10):1035-1039.
  - [53] Tanaka Y, Brugliera F, Chandler S. Recent progress of flower colour modification by biotechnology [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2009, 10(12):5350-5369.
  - [54] Tanaka Y, Brugliera F, Kalc G, et al. Flower color modification by engineering of the flavonoid biosynthetic pathway: practical perspectives [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2010, 74(9):1760-1769.
  - [55] Yin L, Maddison L A, Li M. Multiplex conditional mutagenesis using transgenic expression of Cas9 and sgRNAs [J]. Genetics, 2015, 200(2):431-441.