

辣椒胞质雄性不育恢复性的主基因 + 多基因混合遗传分析

魏兵强, 王兰兰*, 陈灵芝, 张 茹

(甘肃省农业科学院蔬菜研究所, 兰州 730070)

摘 要: 以辣椒胞质雄性不育系 8A 及其恢复系 F19 为原始材料, 利用主基因 + 多基因联合分析方法对辣椒胞质雄性不育恢复性进行遗传分析。结果表明, 辣椒胞质雄性不育恢复性的遗传受两对加性—显性上位性主基因 + 加性—显性多基因控制。第 1 对主基因的加性效应与显性效应分别为 0.9314 和 1.1549, 均使恢复性增加。第 2 对主基因的加性效应与显性效应分别为 -0.5276 和 -0.1930, 均使恢复性降低。多基因的加性效应与显性效应分别为 -2.4038 和 0.1036。主基因的遗传率高达 97.57%, 表现出很高的遗传力, 说明在早期世代就可对恢复性进行有效选择。

关键词: 辣椒; 胞质雄性不育; 恢复性; 数量遗传; 主基因 + 多基因

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 11-2263-06

Genetic Analysis on the Restoration of Cytoplasmic Male Sterility with Mixed Model of Major Gene Plus Polygene in Pepper

WEI Bing-qiang, WANG Lan-lan*, CHEN Ling-zhi, and ZHANG Ru

(Vegetable Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In this study, hybrid of combination of pepper (*Capsicum annuum* L.) were made with cytoplasmic male sterility line 8A and it's restorer line F19. In addition to F₁ and F₂, two parents were used to explore the restorer genetic pattern of cytoplasmic male sterility by mixed model of major gene plus polygene. The results showed that the restoration of cytoplasmic male sterility was controlled by two major additive-dominant epistasis genes and additive-dominant polygenes. The additive effects and the dominant effects of the first major gene make the restoration add with a value of 0.9314 and 1.1549 respectively, and that of the second major gene make the restoration descend with a value of -0.5276 and -0.1930 respectively. The absolute values of the first major gene's effects were higher than that of the second major gene apparently. The value of additive effects and dominant effects of polygene were -2.4038 and 0.1036 respectively, the dominant effects make the restoration add and the additive effects make the restoration descend. Two major genes exhibited a good heritability with a value of 97.57%, it was indicated that the restoration could be selected in early generations.

收稿日期: 2013-06-05; **修回日期:** 2013-09-18

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201203004); 甘肃省青年科技基金项目(1208RJYA039); 甘肃省农业科学院农业科技创新专项(2011GAAS06-15); 农业部园艺作物生物学与种质创制学科群西北地区蔬菜科学观测实验站项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lanlwang@126.com)

Key words: pepper; cytoplasmic male sterility; restoration; quantitative genetic; major gene plus polygenes

植物胞质雄性不育系不仅是作物杂种优势利用的重要材料,也是研究核质互作的理想材料。业已证明胞质雄性不育主要由线粒体基因的重排引起,而核内恢复基因的存在能够抑制不育基因的表达,从而使育性恢复(Hanson & Bentolila, 2004)。Peterson (1958)首次报道了辣椒胞质雄性不育系,其不育性受线粒体不育基因 *S* 和核内 1 对隐性基因 (*rfl*) 共同控制,目前已克隆出相关不育基因(Kim & Kim, 2006; Kim et al., 2007)。而就恢复性而言,不同的研究者采用不同的研究方法得出不尽一致的结果(Novak et al., 1971; Wang et al., 2004)。另外,低温能使育性暂时性恢复,表明温度能够影响部分育性修饰基因的表达(Shifriss et al., 1997)。作者在研究中也发现在不育系与恢复系的 F_2 分离群体中,植株育性呈不连续分布,因此用经典遗传分析方法很难全面分析其遗传模式。

近年来发展起来的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析法可检测和鉴定数量性状主基因和多基因的存在,并可对基因效应和方差等遗传参数进行估计(盖钧镒等, 2003)。该方法已在黄瓜(王建科等, 2013)、番茄(李纪锁等, 2006)和茄子(庞文龙等, 2008; 乔军等, 2011)蔬菜作物上得到应用。本试验中应用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型分析方法对辣椒胞质雄性不育恢复性进行遗传分析,目的是进一步阐明恢复性的遗传模式,为恢复系的选择和三系育种提供理论指导。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

2010 年以辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 胞质雄性不育系 8A 为母本,恢复系 F19 为父本,配制杂交组合。2011 年种植杂交组合 F_1 , F_1 自交得 F_2 。2012 年种植父本、母本及其 F_1 和 F_2 , 亲本各 14 株, F_1 共 28 株, F_2 共 163 株,开花结果期调查育性指数。所有试验均在甘肃省农业科学院蔬菜研究所兰州试验基地塑料大棚进行。

1.2 育性调查方法

参照张宝玺等(2002)的方法,每个单株调查 5 朵花,取含花朵数最多的育性指数作为最终育性指数。

1.3 数据分析

应用盖钧镒等(2003)、章元明和盖钧镒(2000)、刘兵等(2013)提出的植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型 P_1 、 P_2 、 F_1 和 F_2 世代联合分析的方法。通过极大似然法和 IECM (iterated expectation and conditional maximization) 算法对混合分布中的有关成分分布参数做出估计,然后通过 AIC (Akaike's information criterion) 值的判别和一组适合性测验,选择最优遗传模型,并估计主基因和多基因效应值、方差等遗传参数。

数据分析软件由南京农业大学章元明教授惠赠。

2 结果与分析

2.1 育性指数分布

不育系 8A 整体表现为不育, 育性指数全部为 0, 恢复系 F19 整体表现为高度可育, 育性指数全部为 4, F₁ 绝大多数表现为高度可育, 仅有 4 株育性指数为 3, 而 F₂ 育性指数介于 0~4 之间, 表现为不连续分布, 大致呈双峰曲线分布, 且双峰高度存在较大差异 (图 1)。

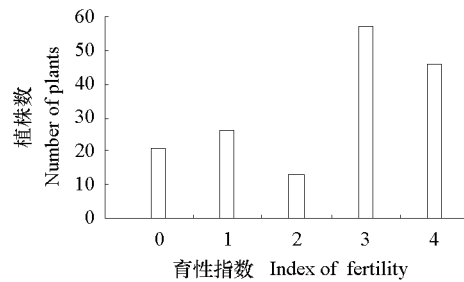


图 1 F₂ 代育性指数次数分布图

Fig. 1 Frequency distribution for fertility index of F₂ generations

2.2 恢复性主基因 + 多基因遗传模型分析

经辣椒胞质雄性不育恢复性的主基因 + 多基因混合遗传模型 P₁、F₁、P₂ 和 F₂ 世代联合分析, 获得 1 对主基因、2 对主基因、多基因、1 对主基因 + 多基因和 2 对主基因 + 多基因等 5 类 24 种遗传模型的极大对数似然函数值和 AIC 值, 并选出 AIC 值相对低的 7 个模型作为备选模型 (表 1)。备选的 7 个模型均属于 2 对主基因范畴, 因此可以推断辣椒胞质雄性不育恢复性的遗传受 2 对主基因控制, 有可能有多基因修饰。

表 1 不育系 8A × 恢复系 F19 组合恢复性备选遗传模型极大似然值和 AIC 值

Table 1 Max likelihood values and AIC values of candidate genetic models for restoration in a cross of CMS 8A × restorer F19

模型 Model	极大似然值 LMV	AIC 值 AIC value
2MG-ADI	- 197.867	417.7329
2MG-AD	- 206.217	426.4345
MX2-ADI-ADI	- 201.446	426.8926
MX2-ADI-AD	- 197.681	413.3611
MX2-AD-AD	- 211.881	433.7624
MX2-A-AD	- 212.109	430.2181
MX2-AED-AD	- 212.078	430.1554

对 7 个备选模型进行一组适合性测验 (均匀性检验、Smirnov 检验和 Kolmogorov 检验的 5 个统计量 U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 和 D_n) 后, 发现 2MG-ADI、MX2-ADI-ADI 和 MX2-ADI-AD 模型有 9 个统计量达到显著水平, 而其余模型有 10 个统计量达到显著水平 (表 2)。MX2-ADI-AD 的 AIC 值最小, 说明不育系 8A × 恢复系 F19 组合 4 个世代育性数据与 MX2-ADI-AD 模型最适配。

MX2-ADI-AD 模型是两对加性—显性上位性主基因 + 加性—显性多基因模型, 因此推断不育系 8A × 恢复系 F19 组合恢复性的遗传机制可能由两对加性—显性上位性主基因 + 加性—显性多基因控制。

表 2 不育系 8A × 恢复系 F19 组合恢复性备选模型的适合性检验

Table 2 Tests of restoration data for goodness-of-fit of candidate models in a cross of CMS 8A × restorer F19

模型 Model	群体 Population	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
2MG-ADI	P ₁	0.5909(0.4421)	3.0485(0.0808)	16.0538(0.0001)**	1.2159(0)**	0.5593(0.0001)**
	F ₁	8.9673(0.0027)**	9.611(0.0019)**	0.6446(0.4221)	2.4235(0)**	0.2304(0.0865)
	P ₂	1.14(0.2856)	0.0054(0.9417)	14.766(0.0001)**	1.2617(0)**	0.4176(0.01)*
	F ₂	0.0063(0.9369)	0.0288(0.8652)	0.1386(0.7097)	0.1135(1)	0.0961(0.0921)
2MG-AD	P ₁	1.4441(0.2295)	4.4162(0.0356)*	14.076(0.0002)**	1.287(0)**	0.5927(0)**
	F ₁	12.0116(0.0005)**	14.3276(0.0002)**	2.9509(0.0858)	2.7137(0)**	0.202(0.1773)
	P ₂	0.0662(0.7969)	0.6268(0.4285)	17.3349(0)**	1.1722(0)**	0.4801(0.0017)**
	F ₂	0.0012(0.972)	0.0156(0.9006)	0.1322(0.7161)	0.1375(1)	0.1012(0.0661)
MX2-ADI-ADI	P ₁	0(1)	1.0937(0.2956)	17.5(0)**	1.1667(0)**	0.5(0.0009)**
	F ₁	4.1241(0.0423)*	2.9637(0.0852)	0.9584(0.3276)	1.9306(0)**	0.2918(0.0132)*
	P ₂	0(1)	1.0937(0.2956)	17.5(0)**	1.1667(0)**	0.5(0.0009)**
	F ₂	0.0295(0.8636)	0.0761(0.7826)	0.1922(0.6611)	0.1308(1)	0.0833(0.1963)
MX2-ADI-AD	P ₁	0.0027(0.9583)	1.2018(0.273)	17.4932(0)**	1.1669(0)**	0.504(0.0008)**
	F ₁	4.1485(0.0417)*	3.0101(0.0827)	0.8998(0.3428)	1.9353(0)**	0.2911(0.0135)*
	P ₂	0.0027(0.9583)	1.2018(0.273)	17.4932(0)**	1.1669(0)**	0.504(0.0008)**
	F ₂	0.0423(0.8371)	0.1346(0.7137)	0.4505(0.5021)	0.1376(1)	0.0714(0.3597)
MX2-AD-AD	P ₁	0.802(0.3705)	0.0141(0.9054)	15.5524(0.0001)**	1.2335(0)**	0.4309(0.0071)**
	F ₁	8.4513(0.0036)**	8.6362(0.0033)**	0.2458(0.6201)	2.3563(0)**	0.2376(0.071)
	P ₂	0.802(0.3705)	0.0141(0.9054)	15.5524(0.0001)**	1.2335(0)**	0.4309(0.0071)**
	F ₂	0.0291(0.8646)	0.0477(0.8271)	0.0453(0.8314)	0.1422(0.9999)	0.1097(0.0365)*
MX2-A-AD	P ₁	0.6965(0.404)	0.0345(0.8527)	15.8021(0.0001)**	1.2247(0)**	0.4356(0.0062)**
	F ₁	8.1347(0.0043)**	8.1816(0.0042)**	0.1561(0.6928)	2.3256(0)**	0.241(0.0647)
	P ₂	0.6965(0.404)	0.0345(0.8527)	15.8021(0.0001)**	1.2247(0)**	0.4356(0.0062)**
	F ₂	0.02(0.8875)	0.0615(0.8041)	0.1975(0.6567)	0.1563(0.9995)	0.1141(0.0263)*
MX2-AED-AD	P ₁	0.6774(0.4105)	0.0393(0.8428)	15.8475(0.0001)**	1.2231(0)**	0.4365(0.0061)**
	F ₁	8.0747(0.0045)**	8.096(0.0044)**	0.1413(0.707)	2.3198(0)**	0.2416(0.0635)
	P ₂	0.6774(0.4105)	0.0393(0.8428)	15.8475(0.0001)**	1.2231(0)**	0.4365(0.0061)**
	F ₂	0.1457(0.7027)	0.2877(0.5917)	0.4454(0.5045)	0.1528(0.9997)	0.1195(0.0174)*

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。*表示在 0.05 水平上显著, **表示在 0.01 水平上显著。

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 different significance at 0.05 level; ** indicates the different significance at 0.01 level.

2.3 遗传参数估计

遗传参数估计结果见表 3, 不育系 8A × 恢复系 F19 组合 4 个世代育性数据的群体均值 $m = 2.1098$, 第 1 对主基因的加性效应 (d_a) 与显性效应 (h_a) 分别为 0.9314 和 1.1549, 均使恢复性增加。第 2 对主基因的加性效应 (d_b) 与显性效应 (h_b) 分别为 -0.5276 和 -0.193, 均使恢复性降低。多基因加性效应 ($[d]$) 与显性效应 ($[h]$) 分别为 -2.4038 和 0.1036, 加性效应使恢复性降低, 显性效应使恢复性增加。主基因加性 × 加性互作效应 (i) 为 -0.1076, 显性 × 显性互作效应 (l) 为 0.7055, 第 1 对主基因的加性效应 × 第 2 对主基因的显性互作效应 (j_{ab}) 为 0.8292, 而第 2 对主基因加性 × 第 1 对主基因显性互作效应 (j_{ba}) 为 0.9281。综合来看, 第 1 对主基因的加性效应和显性效应均明显大于第 2 对主基因, 第 1 对主基因的加性效应值绝对值几乎是第 2 对主基因的 2 倍, 且效应值为正, 而第 2 对主基因的加性效应值为负, 第 1 对主基因的显性效应值绝对值几乎是第 2 对主基因的 6 倍, 且效应值为正, 而第 2 对主基因的加性效应值为负。而多基因的加性效应较大, 且效应值为负, 因此, 在实际应用中不得不考虑多基因的存在。

群体总方差为 1.9328, 主基因方差为 1.8858, 主基因表现出很高的遗传力, 遗传率高达 97.57%, 而多基因方差和遗传力均为 0, 环境方差仅为 0.047, 说明恢复性在早期世代就能充分表现, 据此便可对恢复性做出有效选择。

表 3 不育系 8A × 恢复系 F19 组合恢复性的 MX2-ADI-AD 模型的遗传参数
Table 3 Estimates of genetic parameters (MX2-ADI-AD) of restoration in a cross of CMS 8A × restorer F19

一阶参数 1st order parameter	意义 Implication	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	意义 Implication	估计值 Estimate
m	群体均值 Mean of graduation	2.1098	δ_p^2	表型方差 Phenotypic variance	1.9328
d_a	第 1 对主基因加性效应 Additive effects of the first major gene	0.9314	δ_{mg}^2	主基因方差 Main gene variance	1.8858
d_b	第 2 对主基因加性效应 Additive effects of the second major gene	-0.5276	δ_{pg}^2	多基因方差 Polygene variance	0
h_a	第 1 对主基因显性效应 Dominant effects of the first major gene	1.1549	δ_e^2	误差方差 Error variance	0.0470
h_b	第 2 对主基因显性效应 Dominant effects of the second major gene	-0.1930	h_{mg}^2	主基因遗传率 Major gene heritability	0.9757
i	2 个主基因间加性 × 加性互作效应 The epistemic effect of additive × additive between two major gene	-0.1076	h_{pg}^2	多基因遗传率 Polygene heritability	0
j_{ab}	第 1 对主基因加性效应 × 第 2 对主基因显性互作效应 The epistemic effect of additive of the first major gene × dominant of the second major gene	0.8292			
j_{ba}	第 2 对主基因加性效应 × 第 1 对主基因显性互作效应 The epistemic effect of additive of the second major gene × dominant of the first major gene	0.9281			
l	2 个主基因间显性 × 显性互作效应 The epistemic effect of dominate × dominant between two major gene	0.7055			
[d]	多基因加性效应 Additive effects of the polygene	-2.4038			
[h]	多基因显性效应 Dominant effects of the polygene	0.1036			

3 讨论

Peterson 等 (1958) 研究认为辣椒胞质雄性不育受核内 1 对隐性主基因 (msms) 和细胞质不育基因 (S) 共同控制。而 Novac 等 (1971) 研究发现不育性受 2 对非等位基因调控, 且具有互补的遗传作用, 如果这两个位点上至少出现 1 个显性基因便可起到育性恢复作用。Wang 等 (2004) 利用 QTL 分析方法研究认为辣椒胞质雄性不育恢复性受 1 对主效基因和 4 个微效基因控制, 主效基因可解释表型变异的 20% ~ 69%, 4 个微效基因可解释表型变异的 7% ~ 17%。Wang 等 (2006) 研究认为恢复性表现为数量性状遗传特点, 花粉指数和花粉数目受 3 ~ 4 个遗传因子控制, 而种子数受 5 ~ 8 个遗传因子控制。笔者在研究中也发现在不育系与恢复系的 F₂ 分离群体中, 植株育性呈连续分布; 在恢复系的筛选中, 不同父本对不育系的恢复率各不相同, 部分半恢复组合的恢复度也呈连续分布, 表现为明显的数量性状遗传特点 (王兰兰 等, 2010)。本研究利用植物数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型世代联合分析法, 表明辣椒胞质雄性不育恢复性的遗传机制可能由两对加性—显性上位性主基因 + 加性—显性多基因控制, 这既与 Novac 等 (1971) 的研究结果 (不育性受 2 对非等位基因调控) 相似, 又与 Wang 等 (2004, 2006) 的研究结果 (恢复性受主基因 + 多基因调控) 有相似之处, 基本上涵盖了二者的研究结果。

第 1 对主基因的加性效应和显性效应均明显大于第 2 对主基因。第 1 对主基因的加性效应几乎是第 2 对主基因的 2 倍, 且效应值为正, 而第 2 对主基因的加性效应值为负; 第 1 对主基因的显性效应几乎是第 2 对主基因的 6 倍, 且效应值为正, 而第 2 对主基因的显性效应值为负。可见, 虽然为 2 对主基因控制, 但 2 对主基因的遗传效应差异较大, 且效应相反, 这与 Novac 等 (1971) 的研究结果又有不同之处。而多基因的加性效应较大, 且效应值为负, 因此, 在实际应用中不得不考虑多基因的存在。主基因的遗传率很高, 说明在早期世代便可对恢复性进行有效选择。

References

- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Genetic system of quantitative traits in plant. Beijing: Science Press: 169 - 219. (in Chinese)
盖钧镒, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 科技出版社: 169 - 219.
- Hanson Maureen R, Bentolila Stéphane. 2004. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. *The Plant Cell*, 16 (S): 154 - 169.
- Kim D H, Kang J G, Kim B D. 2007. Isolation and characterization of the cytoplasmic male sterility-associated orf456 gene of chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Mol Biol*, 63: 519 - 532.
- Kim D H, Kim B D. 2006. The organization of mitochondrial *atp6* gene region in male fertile and CMS lines of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Curr Genet*, 49: 59 - 67.
- Li Ji-suo, Shen Huo-lin, Shi Zheng-qiang. 2006. Analysis on the major gene and polygene mixed inheritance of lycopene content in fresh consumptive tomato fruit. *Hereditas (Beijing)*, 28 (4): 458 - 462. (in Chinese)
李纪锁, 沈火林, 石正强. 2006. 鲜食番茄果实中番茄红素含量的主基因 + 多基因混合遗传分析. *遗传*, 28 (4): 458 - 462.
- Liu Bing, Cao Xi-wen, Zhang Yuan-ming. 2013. SEA: A software package of segregation analysis of quantitative traits in plants. *Journal of nanjing agricultural university*, 36 (6): 1 - 6. (in Chinese)
刘 兵, 曹锡文, 章元明. 2013. 植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制. *南京农业大学学报*, 36 (6): 1 - 6.
- Novak F, Betlach J, Dubovsky J. 1971. Cytoplasmic male sterility in sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). I. Phenotype and inheritance of male sterile character. *Z Pflanzenzucht*, 65: 129 - 140.
- Pang Wen-long, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2008. Genetic study on fruit color traits of eggplant. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (7): 979 - 986. (in Chinese)
庞文龙, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2008. 茄子果色性状的遗传研究. *园艺学报*, 35 (7): 979 - 986.
- Peterson P A. 1958. Cytoplasmically inherited male sterility in *Capsicum*. *Am Nat*, 92: 111 - 119.
- Qiao Jun, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2011. Study on inheritance of eggplant fruit shape. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (11): 2121 - 2130. (in Chinese)
乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2011. 茄子果形遗传研究. *园艺学报*, 38 (11): 2121 - 2130.
- Shifriss C. 1997. Male sterility in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Euphytica*, 93: 83 - 88.
- Wang Jian-ke, Fang Xiao-xue, Li Xue-hong, Chen Yao, Wan Zheng-jie, Xu Yue-jin. 2013. Genetic study on immature fruit color of cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (3): 479 - 486. (in Chinese)
王建科, 方小雪, 李雪红, 陈 瑶, 万正杰, 徐跃进. 2013. 黄瓜嫩果皮颜色的遗传研究. *园艺学报*, 40 (3): 479 - 486.
- Wang Lan-lan, Wei Bing-qiang, Chen Ling-zhi. 2010. Studies on selection of restoring line of pepper cytoplasmic male sterile line 8A. *China Vegetables*, (6): 77 - 79. (in Chinese)
王兰兰, 魏兵强, 陈灵芝. 2010. 辣椒胞质雄性不育系 8A 恢复系的筛选研究. *中国蔬菜*, (6): 77 - 79.
- Wang Li-hao, Zhang Bao-xi, Daubeze A M, Huang San-wen, Guo Jia-zhen, Mao Sheng-li, Palloix A, Du Yong-chen. 2006. Genetics of fertility restoration in cytoplasmic male sterile pepper. *Agricultural Sciences in China*, 5 (3): 188 - 195.
- Wang Li-hao, Zhang Bao-xi, Lefebvre V, Huang S W, Daubèze A M, Palloix A. 2004. QTL analysis of fertility restoration in cytoplasmic male sterile pepper. *Theor Appl Genet*, 109: 1058 - 1063.
- Zhang Bao-xi, Wang Li-hao, Guo Jia-zhen, Yang Gui-mei, Du Mei-zhen. 2002. Determination of male fertility in *Capsicum* (sweet pepper) varieties. *Zhongguo Lajiao*, (4): 6 - 9. (in Chinese)
张宝玺, 王立浩, 郭家珍, 杨桂梅, 堵玫珍. 2002. 辣椒雄性育性的调查方法研究. *中国辣椒*, (4): 6 - 9.
- Zhang Yuan-ming, Gai Jun-yi. 2000. The IECM algorithm for estimation of component distribution parameters in segregating analysis of quantitative traits. *Acta Agronomic Sinica*, 26 (6): 699 - 706. (in Chinese)
章元明, 盖钧镒. 2000. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法. *作物学报*, 26 (6): 699 - 706.