

甘蓝型油菜千粒重性状的 QTL 定位分析

赵卫国, 王 灏*, 穆建新, 田建华, 李保军, 李龙华

(陕西省杂交油菜研究中心, 国家油料作物改良中心陕西油菜分中心, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 该研究利用油菜双单倍体株系(348 份)群体和已构建的遗传连锁图谱, 采用复合区间作图法, 对 2009—2013 年连续 5 年的千粒重性状表型数据进行 QTL 初步定位和分析, 结果共获得 46 个显著性千粒重 QTL, 主要分布在 A7、C1 和 C6 等 11 条染色体上; 其中 *qTSW-09DL11-1* 的表型变异最高(19.63%), *qTSW-11DL9* 的表型变异最小(2.73%)。通过元分析方法将所获得的 46 个 QTL 进行整合, 结果显示: *cqTSW-C1-2* 的表型变异最大(10.64%), 并发现多个整合后的一致性 QTL 能够在连续多年试验中被检测到, 其中 *cqTSW-C1-3* 连续 5 年被检测到, 表明控制千粒重的 QTL 在种植环境中能够稳定表达; 同时, 新发现位于 C1 染色体上的千粒重主效 QTL *cqTSW-C1-2*, 解释表型变异达到 10.64%。油菜千粒重性状的 QTL 分析和主效 QTL 的获得, 为进一步实现油菜大籽粒的分子育种和高产新品种的培育提供了重要的理论指导。

关键词: 甘蓝型油菜; 双单倍体株系; 千粒重性状; QTL 分析

中图分类号: Q343.1⁺7 文献标志码: A

Localization of Thousand Seed Weight Trait in *Brassica napus* by Quantitative Trait Locus Analysis

ZHAO Weiguo, WANG Hao*, MU Jianxin, TIAN Jianhua, LI Baojun, LI Longhua

(The Rapeseed Hybrid Center of Shaanxi Province, Shaanxi Rapeseed Branch of National Oil Crops Genetic Improvement Center, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Combining a DH(Double Haploid)lines(348 lines)in *Brassica napus* and constructed genetic linkage group, we detected and analyzed QTL for thousand-seed weight (TSW) by composite interval mapping model in 2009—2013 in Dali of Shaanxi Province. A total of 46 significant identified QTLs for TSW were obtained and mainly located on A7, C1 and C6 chromosomes, etc. The maximum of phenotypic variation was *qTSW-09DL11-1* which reached to 19.63%, and the minimum of phenotypic variation was *qTSW-11DL9* which only explained 2.73%. The identified QTLs were integrated into consensus QTLs by meta-analysis and *cqTSW-C1-2* reached to 10.64% of phenotypic variation. Some consensus QTLs were repeatedly detected, *cqTSW-C1-3*, for example, was repeatedly detected in five consecutive years, indicating QTLs for TSW were expressed stably in different environments. Meanwhile, the major QTL *cqTSW-C1-2* was regarded as a new QTL on C1 chromosome. The genomic information of these QTLs will be conducive for the construction of near isogenic line, fining mapping and Map-based cloning. The results provide an important theoretical guidance for molecular breeding and developing high seed yield varieties in *Brassi-*

收稿日期: 2016-12-04; 修改稿收到日期: 2017-02-10

基金项目: 陕西省农业科技攻关项目((2016NY-005, 2016NY-008); 国家重点研发项目(2016YFD01200, 2016ZY0302156); 陕西省油菜种质资源创新共享平台项目(2016FWPT-14); 陕西省自然科学基金基础研究计划(2015JM3107)

作者简介: 赵卫国(1980—), 男, 硕士, 助理研究员, 主要从事油菜分子生物学与分子育种研究。E-mail: zhaoweiguo0517@126.com

* 通信作者: 王 灏, 研究员, 主要从事油菜分子标记开发及分子育种研究。E-mail: wangzy846@sohu.com

ca napus.

Key words: *Brassica napus*; DH(double haploid)lines; thousand seed weight trait; quantitative trait loci analysis

甘蓝型油菜是一种适应性强、用途广、经济价值高、发展潜力大的油料作物^[1-2],也是继大豆之后的第二大油料作物^[3]。油菜高产一直是油菜育种的首要研究目标。千粒重作为油菜重要的农艺性状之一,既是油菜产量构成的重要因素,又与含油量和蛋白质含量密切相关^[4-6]。因此,适当提高油菜籽的粒重,可以有效提高油菜产量。油菜千粒重及多数农艺性状属于数量性状遗传,是基因型和环境条件共同作用的结果^[7-10]。因此,在油菜高产育种研究的过程中,利用千粒重表型数据作为选择指标,很难准确评估和筛选出高产、优良的种质或品系。

近年来,随着分子遗传学和生物技术的发展,尤其是遗传连锁图谱的构建,使得如小麦的产量与株高性状^[11]、大豆的倒伏性状^[12],油菜的产量^[13]和含油量性状^[14]、玉米花期性状^[15]和棉花纤维品质性状^[16]等重要作物数量性状位点(QTL)定位变为现实。目前,利用分子标记技术成功构建了多张油菜遗传连锁图谱,已初步定位到千粒重基因的 QTL^[13,17]。然而,由于构建群体以及分子标记类型的不同,使油菜千粒重的 QTL 定位研究结果差异很大,如 Shi 等^[13]构建双单倍体群体进行油菜产量及相关性状的 QTL 分析,发现千粒重 QTL 除了 C1 染色体外,其他染色体均有分布;Ding 等^[18]对油菜产量及产量相关性状的 QTL 分析,发现千粒重 QTL 主要位于 A3、A10 和 C6 染色体;Radoev 等^[19]研究油菜千粒重 QTL 主要位于 A1、A5、A7、C1、C5 和 C6 染色体;Li 等^[20]研究认为油菜粒重 QTL 主要位于 A7、C2 和 C4 染色体。大量油菜千粒重 QTL 定位研究结果为进一步阐明和解释油菜千粒重性状的分子机制和遗传机理奠定了基础。

本研究利用游离小孢子培养技术成功构建的甘蓝型油菜 348 份双单倍体(Double Haploid, DH)系的定位群体,进行了大量的分子标记检测及遗传连锁图谱的构建。通过对连续 5 年千粒重的考种表型数据(2009~2013 年),结合相应的遗传连锁图谱对甘蓝型油菜 DH 系的千粒重性状 QTL 进行定位和分析,研究控制油菜千粒重性状的基因位点及遗传机制,以期对千粒重性状基因的精细定位及相应的分子标记辅助育种,快速培育出高产优质油菜新品种,提供重要的理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

2007 年,本研究以春性甘蓝型油菜‘垦 C-8’为父本,冬性甘蓝型油菜 N53-2 为母本,通过人工去雄杂交,并选取 F₁ 代单核靠边期的花粉进行小孢子培养及染色体加倍,继代和生根培养,获得油菜双单倍体株系(DH)纯系 348 份。以该 DH 纯系构建的群体为试验材料,于 2009~2013 连续 5 年种植在陕西省杂交油菜研究中心(大荔)试验田。

1.2 试验方法

田间试验采取完全随机区组排列,3 次重复。每 DH 系播种 2 行,行长 250 cm,行距 40 cm,株距 17 cm。每年倒茬播种。待油菜完全成熟时,每一 DH 纯系选取具有代表性的 5 个单株进行收获、脱粒,并对每一 DH 系收获 5 株成熟种子混合均匀并进行 3 次取样,最后利用数粒仪数 1 000 粒并进行称重。

1.3 数据统计与分析

本研究 DH 群体的遗传连锁图谱已经由 Wang 等^[14]构建完成。将不同的年份作环境因子处理,通过利用 Windows QTL Cartographer 2.5 检测软件,采用复合区间作图法(CIM)^[21-22],通过逐步回归的方法选择协因子,背景标记的数目设为 5,窗口大小设为 10 cM,扫描步长设为 1.0 cM。以 $P=0.05$ 为概率,分别对每个环境的表型数据用 1 000 次排列测验方法(permutation test)来确定 LOD 的阈值。对千粒重显著性水平确定的 LOD (Log likelihood of the odds) 阈值设为 2.8~3.2,此时检测到的 QTL 称为显著性的 QTL,被命名为“identified QTL”^[13]。Identified QTL 的命名依照 McCouch 等^[23]在水稻中所述的命名规则略有改动,如“q 性状缩写-环境的简称+染色体编号”;如果一个性状在同一环境同一个染色体上检测到 2 个以上的 QTL,则 QTL 的后边依次编号“1、2、3”等来区分。例如 QTL $qTSW-09DL16-2$ 表示千粒重的 QTL 在这个环境中第 16 染色体上检测到的第 2 个 QTL。同时,利用元分析(meta-analysis)软件 BioMercator 2.1^[24]对不同环境检测到的相同性状的 QTL 进行区分与整合。具体方法是将不同环境中

检测到的同一性状置信区间相互重叠的 identified QTL 进行整合,并将整合后的 QTL 定义为 consensus QTL,如果某个 QTL 与其他 QTL 没有置信区间的重合,那么这个 QTL 也认定为 consensus QTL。Consensus QTL 的命名与 identified QTL 的命名类似。同时,根据 Shi 等^[13]对 QTL 的定义,将 consensus QTL 在 1 个种植环境中的表型变异大于 20% 或者在至少 2 个种植环境中的表型变异均大于 10% 的 consensus QTL 认定为主效 QTL。

2 结果与分析

2.1 油菜千粒重的表型变异分析

DH 定位群体的 2 个亲本‘垦 C-8’和 N53-2,母本 N53-2 的千粒重连续 5 年高于父本‘垦 C-8’(表 1)。DH 定位群体在 2009~2013 年的千粒重均值介于双亲之间,而且在连续 5 年试验中皆偏向于父本‘垦 C-8’遗传。DH 定位群体中千粒重最大平均值出现在 2010 年,为 3.75 g,最小平均值出现在 2012 年,为 2.83 g;DH 不同株系千粒重最大值出

现在 2012 年,达到 6.01 g,最小值出现在 2009 年,只有 1.48 g。此外,与亲本‘垦 C-8’和 N53-2 的千粒重数据进行比较分析,以及对 DH 群体连续 5 年千粒重表型数据进行频数分布分析,发现 DH 群体既有基因分离造成的基因型差异,又有环境因素影响导致的表型差异,因此,DH 群体千粒重性状变异幅度比亲本更为广泛。同时,从千粒重的频数分布(图 1)可以看出,油菜 DH 群体千粒重性状分布符合正态分布或者近似于正态分布,并且存在超亲遗传现象,这些也充分说明甘蓝型油菜千粒重性状是一个复杂的数量性状,受到多对基因的调控。从不同年份数据来看,千粒重能够稳定遗传和表达,并在一定程度上受到外界生长环境的影响。

2.2 油菜 DH 群体千粒重性状的 QTL 定位与分析

应用 Window QTL Catographer 2.5 软件,利用 DH 群体连续 5 年千粒重数据和已经成功构建的 403 分子标记的遗传连锁图谱信息进行 QTL 定位分析。通过该软件的扫描检测分析,共检测到 46 个显著性的千粒重 QTL(表 2,图 2),这些显著性的 QTL

表 1 双单倍体群体和亲本千粒重在 5 个环境中的表型分析

Table 1 Phenotypic analysis of thousand seed weight of DH population in five environments /g

年份 Year	父本 Male parent	母本 Female parent	双单倍体群体 DH population	最大值 Max	最小值 Min
2009	3.53±0.25	3.93±0.08	3.55±0.55	4.90	1.48
2010	3.72±0.25	4.02±0.24	3.75±0.48	4.93	2.47
2011	3.34±0.35	3.47±0.38	3.34±0.52	5.87	1.91
2012	2.70±0.41	2.88±0.19	2.83±0.53	6.01	1.57
2013	3.00±0.41	3.33±0.12	3.11±0.47	5.71	2.24

注:该试验于 2009~2013 年均于陕西大荔试验站进行;下同

Note: The DH population were planted in Dali of Shaanxi Province in 2009—2013; the same as below

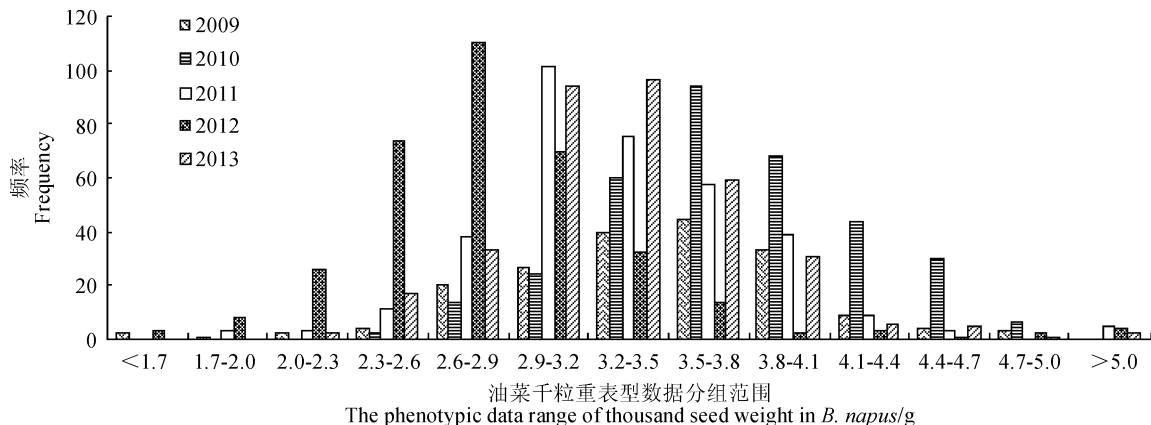


图 1 DH 定位群体及亲本 2009~2013 年千粒重性状频数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of thousand seed weight in the double haploid population in 2009—2013

分布在 A7、C1 和 C6 等 11 条染色体上;其中,25 个 QTL 分布于 A 基因组上,21 个 QTL 分布于 C 基因组上(图 3),并且在 C1 和 C6 染色体上检测到的 QTL 数量最多,分别检测到 10 个显著 QTL,其次是在 A7 染色体,共检测到 9 个显著 QTL。通过进一步的分析发现,在 A7、C1 和 C6 染色体的 QTL 总数量占到总检测的 QTL 数量的 63.0%;解释表型变异最大的是 $qTSW-09DL11-1$,达到 19.63%;其次是 $qTSW-09DL11-2$,为 17.82%;解释表型变异最小的是 $qTSW-11DL9$,仅为 2.73%。另外,从每一个 QTL 加性效应来看,如果加性效应为正值,表示该 QTL 的加性效应来自于父本,如果加性效应

为负值,表示该 QTL 的加性效应来自于母本。在本研究中,分布在 A2、A4、A5、A7、C6 和 C8 染色体上 QTL 的加性效应皆为正值,表明这些 QTL 的加性效应来自于父本‘垦 C-8’正向贡献;分布在 A3、A9、C1、C4 和 C9 染色体上 QTL 加性效应皆为负值,表明这些 QTL 的加性效应来自于母本 N53-2。加性效应正向值最高的是 $qTSW-09DL4$,为 5.03,其次是 $qTSW-11DL4$,为 4.33;一些 QTL 的加性效应为负值且效应值相对较小,如加性效应负值绝对值最高的是 $qTSW-09DL11-1$,为 0.26,最低的是 $qTSW-12DL14$,只有 0.08,这些都充分表明了父本‘垦 C-8’对油菜籽粒物质的积累具有正向的促进作用。

2.3 油菜千粒重性状 QTL 的整合与分析

初步定位的显著性 QTL,由于 QTL 置信区间的相互重叠及一些 QTL 置信区间范围较广,因此,通过元分析方法将显著性 QTL 的置信区间重新进行了有效整合和分析(图 4)。千粒重 46 个显著性 QTL 被有效整合为 21 个 consensus QTL(表 2)。整合 QTL 中,表型变异最大的是 $cqTSW-C1-2$,在 2009 年和 2011 年田间试验中分别解释表型变异达到 17.82%和 10.66%,平均为 10.64%。根据主效 QTL 定义,如果一个 QTL 在多个环境能够稳定表达且在 2 个或 2 个以上环境中表型变异均超过 10%,或者在 1 个环境中表型变异达到 20%以上就认定为主效 QTL。因此, $cqTSW-C1-2$ 被认定为甘蓝型油菜千粒重主效 QTL。千粒重主效 QTL 的获得为下一步千粒重性状近等基因系构建、QTL 的精细定位和粒重基因挖掘具有重要的指导意义。

在 QTL 整合分析过程中(表 2),4 个整合 QTL 包括 $cqTSW-A4$ 、 $cqTSW-A7-3$ 、 $cqTSW-C1-2$ 和 $cqTSW-C6-2$,在连续 4 年的田间试验中都被重复检测到;5 个整合 QTL($cqTSW-A5$ 、 $cqTSW-A7-1$ 、 $cqTSW-A7-2$ 、 $cqTSW-A9$ 和 $cqTSW-C9-1$)在连续 2 年田间试验中被重复检测到;2 个 consensus QTL ($cqTSW-C6-1$ 和 $cqTSW-C6-3$)在连续 3 年的田间试验中被重复检测到;更为重要的是 $cqTSW-C1-3$ 能够在连续 5 年(2009~2013 年)的田间试验中重复检测到,表明该 QTL 基本不受种植环境条件的影响,属于环境稳定表达的 QTL。稳定表达 QTL 的发现为获得控制千粒重性状关键基因,开发和选育高产、稳产,适应不同环境油菜新品种(系)提供了重要的理论依据。

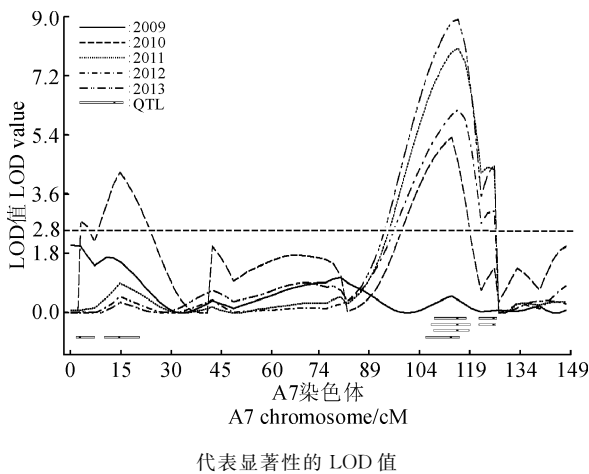


图 2 2009~2013 年 DH 群体在 A7 染色体上检测到的千粒重 QTL 的显著性

Horizontal imaginary line represent the significant LOD value
Fig. 2 Significant identified QTLs for thousand-seed weight located on A7 chromosome in 2009~2013

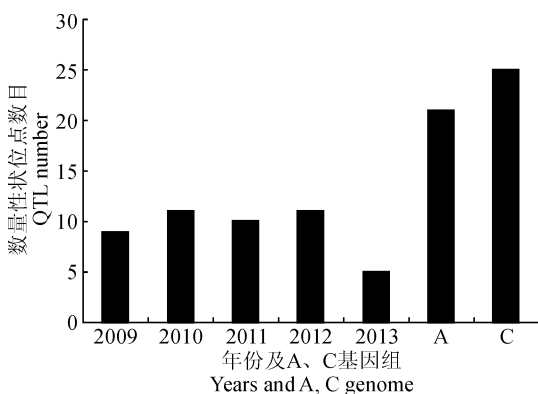


图 3 油菜千粒重 QTL 在不同年份以及 A 和 C 基因组的数量分布

Fig. 3 The number distribution of QTLs for thousand-seed weight in different years and on A and C genome

表2 甘蓝型油菜连续5年种植环境检测到千粒重显著性QTL与整合的一致性QTL

Table 2 The list of consensus QTLs and significant identified QTLs for thousand seed weight of *B. napus* in five successive years of plant environments

整合 QTL Consensus QTL	初步定位 QTL Identified QTL	染色体 Chromosome	峰值 Peak/cm	置信区间 Confidence interval/cm	LOD 值 LOD Value	加性效应 Additive effect	表型变异 Phenotypic variation /%	试验年份 Trial year
<i>cqTSW-A2-1</i>	<i>qTSW-13DL2-1</i>	A2	37.61	37.0~39.9	3.09	0.09	3.87	2013
<i>cqTSW-A2-2</i>	<i>qTSW-13DL2-2</i>	A2	43.01	39.9~56.8	2.79	0.09	3.66	2013
<i>cqTSW-A2-3</i>	<i>qTSW-09DL2</i>	A2	89.91	71.9~102.7	2.99	0.12	4.58	2009
<i>cqTSW-A3</i>	<i>qTSW-11DL3</i>	A3	3.81	0.0~10.3	2.99	-0.09	3.25	2011
<i>cqTSW-A4</i>	<i>qTSW-10DL4</i>	A4	56.31	55.2~59.8	2.93	3.15	3.15	2010
	<i>qTSW-11DL4</i>	A4	56.31	55.2~69.5	3.72	4.33	4.33	2011
	<i>qTSW-09DL4</i>	A4	56.31	55.2~69.8	3.22	5.03	5.03	2009
<i>cqTSW-A5</i>	<i>qTSW-12DL4</i>	A4	56.31	55.2~71.5	3.37	3.85	3.85	2012
	<i>qTSW-11DL5</i>	A5	48.81	37.0~55.5	3.08	0.09	3.56	2011
<i>cqTSW-A7-1</i>	<i>qTSW-12DL5</i>	A5	48.81	41.6~55.7	2.78	0.08	3.00	2012
	<i>qTSW-10DL7-1</i>	A7	2.91	2.0~7.0	2.79	0.08	3.16	2010
<i>cqTSW-A7-2</i>	<i>qTSW-12DL7-1</i>	A7	2.91	2.0~7.0	2.85	0.08	3.22	2012
	<i>qTSW-12DL7-2</i>	A7	14.61	7.0~25.2	3.62	0.09	4.08	2012
<i>cqTSW-A7-3</i>	<i>qTSW-10DL7-2</i>	A7	14.61	8.2~24.1	4.26	0.10	4.79	2010
	<i>qTSW-11DL7</i>	A7	113.41	96.5~120.8	2.61	0.09	3.05	2011
	<i>qTSW-12DL7-3</i>	A7	113.41	101.0~119.8	4.21	0.11	4.90	2012
	<i>qTSW-10DL7-3</i>	A7	113.41	102.1~117.6	5.29	0.12	6.16	2010
<i>cqTSW-A7-4</i>	<i>qTSW-13DL7-1</i>	A7	115.41	105.6~119.2	8.82	0.17	13.95	2013
<i>cqTSW-A9</i>	<i>qTSW-13DL7-2</i>	A7	126.11	122.1~127.5	4.55	0.12	6.86	2013
	<i>qTSW-11DL9</i>	A9	66.91	51.2~68.9	2.51	-0.09	2.73	2011
<i>cqTSW-C1-1</i>	<i>qTSW-09DL9</i>	A9	68.91	50.2~69.2	2.99	-0.14	4.64	2009
	<i>qTSW-09DL11-1</i>	C1	60.61	55.3~64.1	10.16	-0.26	19.63	2009
<i>cqTSW-C1-2</i>	<i>qTSW-09DL11-2</i>	C1	66.11	64.1~71.0	10.27	-0.25	17.82	2009
	<i>qTSW-10DL11-1</i>	C1	68.11	64.1~72.2	4.67	-0.12	5.52	2010
	<i>qTSW-12DL11-1</i>	C1	68.11	64.1~72.2	7.05	-0.14	8.57	2012
	<i>qTSW-11DL11-1</i>	C1	68.71	65.3~71.9	8.91	-0.16	10.66	2011
<i>cqTSW-C1-3</i>	<i>qTSW-09DL11-3</i>	C1	74.91	73.9~77.9	7.61	-0.22	13.16	2009
	<i>qTSW-10DL11-2</i>	C1	75.91	73.7~77.9	2.64	-0.08	3.00	2010
	<i>qTSW-12DL11-2</i>	C1	75.91	73.7~77.9	5.05	-0.12	5.91	2012
	<i>qTSW-11DL11-2</i>	C1	75.91	74.0~77.9	6.60	-0.14	8.02	2011
<i>cqTSW-C4</i>	<i>qTSW-13DL11</i>	C1	75.91	74.1~77.9	5.94	-0.13	7.66	2013
<i>cqTSW-C6-1</i>	<i>qTSW-12DL14</i>	C4	36.51	27.4~44.9	3.05	-0.08	3.25	2012
	<i>qTSW-10DL16-1</i>	C6	57.31	56.0~60.7	4.38	0.12	5.98	2010
	<i>qTSW-11DL16-1</i>	C6	60.71	55.1~64.2	4.27	0.12	5.00	2011
<i>cqTSW-C6-2</i>	<i>qTSW-09DL16-1</i>	C6	60.71	58.8~64.2	4.30	0.17	6.79	2009
	<i>qTSW-10DL16-2</i>	C6	67.21	64.7~68.6	6.58	0.15	7.52	2010
	<i>qTSW-11DL16-2</i>	C6	67.21	64.9~71.0	5.43	0.13	6.29	2011
	<i>qTSW-12DL16-1</i>	C6	67.21	65.2~70.8	6.50	0.14	7.50	2012
<i>cqTSW-C6-3</i>	<i>qTSW-09DL16-2</i>	C6	67.21	66.2~67.8	4.68	0.18	7.37	2009
	<i>qTSW-10DL16-3</i>	C6	75.41	71.4~81.2	4.15	0.12	5.31	2010
	<i>qTSW-12DL16-2</i>	C6	75.41	71.4~81.5	4.55	0.12	5.83	2012
<i>cqTSW-C8</i>	<i>qTSW-11DL16-3</i>	C6	75.41	71.4~82.3	4.06	0.12	5.39	2011
	<i>qTSW-09DL18</i>	C8	4.01	0.0~19.4	2.60	0.12	4.39	2009
<i>cqTSW-C9-1</i>	<i>qTSW-10DL19-1</i>	C9	16.61	14.9~19.4	3.68	-0.10	4.11	2010
	<i>qTSW-10DL19-2</i>	C9	25.11	19.4~36.4	4.29	-0.11	5.31	2010
<i>cqTSW-C9-2</i>	<i>qTSW-12DL19</i>	C9	27.11	19.4~39.9	2.96	-0.09	3.43	2012

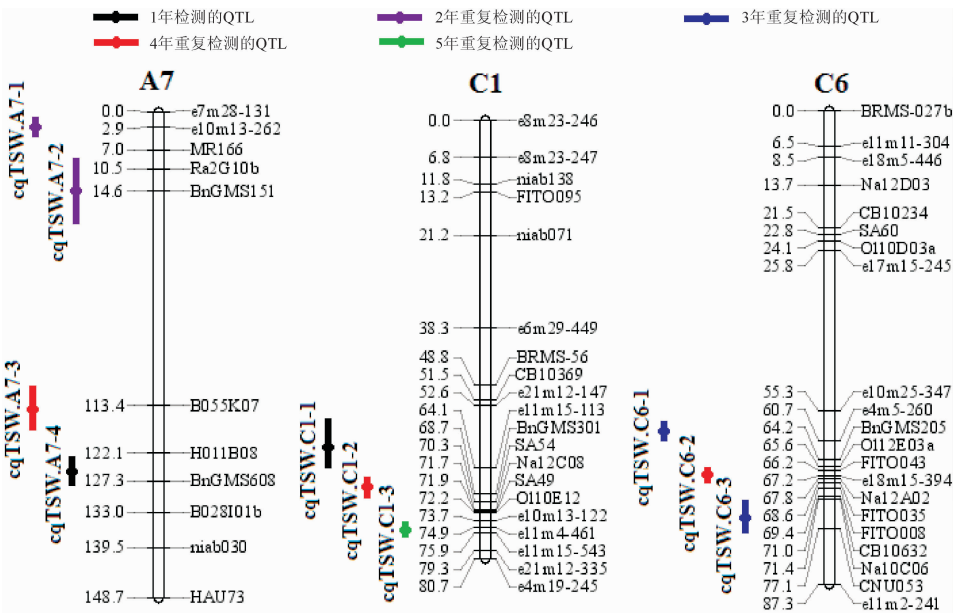


图 4 油菜千粒重不同年份整合的一致性 QTL 在 A7、C1 和 C6 染色体上的分布

Fig. 4 The integrated consensus QTLs distribution for thousand-seed weight of different years on A7, C1 and C6 chromosomes in *B. napus*

3 讨论

数量性状的 QTL 定位被认为是分析数量性状最为有效的方法和手段,通过数量性状观察值与标记间的关联分析,来确定各个数量性状位点在染色体上的位置、效应,甚至各个 QTL 间的相关作用。在全基因组水平上,许多研究者借助油菜的遗传连锁图谱,对产量、含油量、脂肪酸组分等相关重要性状的 QTL 进行了大量研究和分析^[20,25]。油菜育种的首要目标就是提高产量,而油菜单株产量主要由单株有效角果数、每角果粒数和粒重 3 个主要因素构成^[26-27]。油菜千粒重 QTL 定位分析对于解析油菜产量及其他相关性状的遗传构成具有重要的意义。本文通过对连续 5 年的千粒重表型数据进行分析,充分表明油菜千粒重性状和大多数农艺性状一样,属于典型的数量遗传^[28-29]。此外,在油菜千粒重 QTL 定位和解析中,同样发现许多整合后的 QTL 在连续多年的试验中受到外界种植环境的影响较小并能够稳定表达,该重要发现与前人研究结果基本一致^[13,17,19]。油菜千粒重性状 QTL 的获得和稳定表达 QTL 的发现,为进一步解析千粒重遗传机理^[30],提高油菜育种效率和油菜品种产量具有重要意义。

由于群体亲本和定位群体类型的不同,以及构建遗传连锁图谱所使用分子标记和种类差异,在相同作物中的 QTL 定位结果很难利用统一的标准去

比较分析不同类型群体之间定位结果的差异,如相同性状的 QTL 定位结果分布在不同染色体以及相同染色体不同的遗传距离之间^[14]。本研究通过对甘蓝型油菜 DH 群体的千粒重性状进行了 QTL 分析,共发现 46 个显著性 QTL 分布在 A2、A3、A4、A7、C1 和 C6 等 10 条染色体上;然而,Kemal 等^[31]对油菜千粒重进行了 QTL 定位分析,发现 3~4 个控制千粒重的 QTL 分别位于 A3 和 A5 染色体上;张书芬等^[32]利用油菜 F2 群体对单株产量及其构成因子进行 QTL 定位和分析,获得与产量密切相关的 16 个 QTL,其中 2 个控制千粒重 QTL 分别位于 A2 和 C3 染色体上。然而,对于不同定位群体和遗传连锁图谱获得的同一性状相同染色体上的 QTL 无法直接进行比较分析。因此,本研究下一步将利用不同遗传连锁图谱共有的分子标记构建一张高密度的整合图谱,进一步比较分析不同定位群体相同性状研究结果来验证本研究结果的可靠性和准确性。

主效 QTL 的发现对于进一步研究控制该性状的基因精细定位和图位克隆具有重要作用。通过元分析的方法将置信区间相互重叠 QTL 进行整合,获得位于 C1 染色体的主效 QTL *cqTSW-C1-2*,解释表型变异达 10.64%,并在连续 4 年(2009~2012 年)的田间试验中被重复检测,属于稳定表达 QTL;另外,位于 C1 染色体的 QTL *cqTSW-C1-3*,虽然不属于主效 QTL,但是该 QTL 能够在连续 5 年(2009

~2013年)的田间试验中稳定表达;这些研究结果也都充分表明控制千粒重性状的基因受到外界环境的影响较小。如果将这些稳定表达的千粒重 QTL 应用到选育油菜高产新品种中,不仅大大增强该品种的稳产性,而且还扩大该品种的种植适宜范围。此外,前人在研究当中同样也发现了稳定表达的千粒重主效 QTL,如 Fan 等^[17]发现了位于 A7 上的 2 个稳定的千粒重主效 QTL *TSWA7a* 和 *TSWA7b*; Shi 等^[13]在 2 个油菜群体中发现千粒重主效 QTL *qTSW.A7-2* 能够在 4 个环境中都能稳定表达; Quijada 等^[33]在 4 个群体两年两点的连续田间试验中,获得位于 A7、C7 和 C9 染色体上 3 个千粒重稳定表达的主效 QTL。这些研究结果都充分表明控制千粒重性状基因相对稳定,能够稳定表达。此外,通过对油菜控制千粒重性状 QTL 的不同研究结果进行比较分析,还未发现千粒重主效 QTL 位于 C1 染色体上的报道,因此,本研究获得的千粒重主效

QTL *cqTSW-C1-2* 可能属于新发现的主效 QTL。

目前,油菜产量已经达到了一个较高水平,继续通过常规育种手段来选育高产、稳产油菜品种已相对困难。科研工作者必须利用现代化分子生物技术寻找控制产量及产量密切相关性状基因,通过对关键基因利用基因聚合技术来选育油菜高产品种从而有效提高油菜产量。千粒重是油菜产量的重要构成因素,本研究将继续以获得的主效 QTL 为重点研究对象,提高其置信区间的分子标记密度,筛选出与千粒重主效 QTL 紧密连锁的分子标记从而进行千粒重性状的快速分子标记辅助选择,高效选育千粒重高的油菜品系,加快育种进程,提高油菜产量。此外,通过进一步对油菜千粒重主效 QTL 近等基因系构建,以及控制千粒重基因进行精细定位和图位克隆,挖掘出控制千粒重的关键基因,并利用现代分子育种技术最终实现油菜高产品种的培育。

参考文献:

- [1] 沈金雄,傅廷栋,涂金星,等. 中国油菜生产以及遗传改良潜力与油菜生物柴油发展前景[J]. 华中农业大学学报, 2007, **26** (6): 894-899.
SHEN J X, FU T D, TU J X, *et al.* Potential in production and genetic improvement of rapeseed and prospect for rape oil-based biodiesel in China[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2007, **26** (6): 894-899.
- [2] 李爱民,周德银,惠飞虎,等. 大籽粒优质甘蓝型油菜新品种扬油 9 号的选育[J]. 江苏农业科学, 2014, **42** (2): 78-79.
LI A M, ZHOU D Y, HUI F H, *et al.* The breeding of yang you 9 with the big seed in *Brassica napus*[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2014, **42** (2): 78-79.
- [3] BASUNANDA P, RADOEV M, ECKE W, *et al.* Comparative mapping of quantitative trait loci involved in heterosis for seedling and yield traits in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120: 271-281.
- [4] MORGAN CLARTHUR A, RAWSTHORNE S. Influence of testa colour and seed size on storage product composition in *Brassica juncea* [J]. *Plant Varieties Seeds*, 1998, **11** (2): 73-81.
- [5] LIONNETON E, AUBERT G, OCHATT S, *et al.* Genetic analysis of agronomic and quality traits in mustard (*Brassica juncea*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, **109** (4): 792-799.
- [6] ADAMSKIA N M, ANASTASIOUB E, ERIKSONA S, *et al.* Local maternal control of seed size by *KLUH/CYP78A5* dependent growth signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, **106** (47): 20 115-20 120.
- [7] 罗玉秀,杜德志,唐国永. 白菜型黄籽油菜千粒重及其遗传力的研究[J]. 青海大学学报(自然科学版), 2008, **26** (2): 20-22.
LUO Y X, DU D Z, TANG G Y. Study on 1 000 -weight and its heritability of yellow -seed *B. campestris*[J]. *Journal of Qinghai University (Nature Science)*, 2008, **26** (2): 20-22.
- [8] LEFORT B, DATTEE Y. Genetic study of some agronomic characters in winter oilseed rape (*Brassica napus*) II. Genetic parameters[J]. *Agronomy*, 1982, **2** (4): 323-332.
- [9] BRANDLE J, MEVETTY P. Genotype×environment interaction and stability analysis of seed yield of oilseed rape grown in Manitoba[J]. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 1988, **68**: 381-388.
- [10] BRANDLE J, MEVETTY P. Heterosis and combining ability in hybrids derived from oilseed rape cultivars and inbred lines[J]. *Crop Science*, 1989, 29: 1 191-1 195.
- [11] 丁安明,崔法,李君,等. 小麦单株产量与株高的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2011, **44** (14): 2 857-2 867.
DING A M, CUI F, LI J, *et al.* QTL Analysis on grain yield per plant and plant height in wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, **44** (14): 2 857-2 867.
- [12] 周蓉,王贤智,陈海峰,等. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2009, **35** (1): 57-65.
ZHOU R, WANG X Z, CHEN H F, *et al.* QTL analysis of lodging and related traits in soybean[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, **35**(1): 57-65.
- [13] SHI J Q, LI R Y, QIU D, *et al.* Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Bras-*

- sica napus[J]. *Genetics*, 2009, 182: 851-861.
- [14] WANG X D, WANG H, LONG Y, *et al.* Identification of QTLs associated with oil content in a high-oil *Brassica napus* cultivar and construction of a high-density consensus map for QTLs comparison in *B. napus* [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (12):1-14.
- [15] 兰进好. 玉米开花期相关性状的 QTL 分析[J]. 西北植物学报, 2010, 30 (3): 471-480.
- LAN J H. QTL analysis on the flowering related traits in maize[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30 (3): 471-480.
- [16] 王义青,李俊文,石玉真,等. 陆地棉高品质品质系纤维品质性状 QTL 的分子标记及定位[J]. 棉花科学, 2010, 22 (6): 533-538.
- WANG Y Q, LI J W, SHI Y Z, *et al.* Molecular marker of QTL for fiber quality traits in upland cotton with elite fiber quality[J]. *Cotton Science*, 2010, 22 (6): 533-538.
- [17] FAN C C, CAI G Q, QIN J, *et al.* Mapping of quantitative trait loci and development of allele specific markers for seed weight in *Brassica napus* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121: 1 289-1 301.
- [18] DING G D, LIAO Y, YANG M, *et al.* Development of gene-based markers from *Arabidopsis thaliana* functional genes involved in phosphorus homeostasis and mapping in *Brassica napus* [J]. *Euphytica*, 2011, 181: 305-322.
- [19] RADOEV M, BECKER H C, ECKE W. Genetic analysis of heterosis for yield and yield components in Rapeseed (*Brassica napus* L.) by quantitative trait locus mapping[J]. *Genetics*, 2008, 179, 1 547-1 558.
- [20] LI Y Y, SHEN J X, WANG T H, *et al.* QTL analysis of yield-related traits and their association with functional markers in *Brassica napus* L [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2007, 58 (8), 759-766.
- [21] WANG S, BASTEN C J, ZENG Z B. Windows QTL cartographer 2. 5. Raleigh, NC, USA: department of statistics, North Carolina State University, 2005.
- [22] ZENG Z B. Precision mapping of quantitative trait loci[J]. *Genetics*, 1994, 136 (4): 1 457-1 468.
- [23] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, *et al.* Report on QTL nomenclature[J]. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13.
- [24] ARCADE A, LABOURDETTE A, FALQUE M, *et al.* Biomecator: integrating genetic maps and QTL towards discovery of candidate genes [J]. *Bioinformatics*, 2004, 20 (14): 2 324-2 326.
- [25] CHEN G, GENG J F, RAHMAN M, *et al.* Identification of QTL for oil content, seed yield, and flowering time in oilseed rape (*Brassica napus*) [J]. *Euphytica*, 2010, 175: 161-174.
- [26] 易斌,陈伟,马朝芝,等. 甘蓝型油菜产量及相关性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2006, 32(5): 676-682.
- YI B, CHEN W, MA C Z, *et al.* Mapping of quantitative trait loci for yield and yield components in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(5): 676-682.
- [27] BERRY P M, SPINK J H. A physiological analysis of oilseed rape yield: Past and future[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2006, 144 (5): 381-392.
- [28] ZHAO J Y, BECKER H, ZHANG D Q, *et al.* Oil content in a European × Chinese rapeseed population: QTL with additive and epistatic effects and their genotype-environment interactions[J]. *Crop Science*, 2005, 45 (1): 51-59.
- [29] SI P, MAILER R J, GALWEY N, *et al.* Influence of genotype and environment on oil and protein concentrations of canola (*Brassica napus* L.) grown across southern Australia[J]. *Crop and Pasture Science*, 2003, 54(4): 397-407.
- [30] 盖钧镒,章元明,王健康. 植物数量性状的遗传体系[M]. 北京:科学出版社, 2003: 224-260.
- [31] GÜL M K. QTL mapping and analysis of QTL X nitrogen interactions for some yield components in *Brassica napus* [J]. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2003, 27: 71-76.
- [32] 张书芬,傅廷栋,朱家成,等. 甘蓝型油菜产量及其构成因素的 QTL 定位与分析[J]. 作物学报, 2006, 32 (8): 1 135-1 142.
- ZHANG S F, FU T D, ZHU J C, *et al.* Mapping and epistasis analysis for yield and its components in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32 (8): 1 135-1 142.
- [33] QUIJADA P A, UDALL J A, LAMBERT B, *et al.* Quantitative trait analysis of seed yield and other complex traits in hybrid spring rapeseed (*Brassica napus* L.): 1. Identification of genomic regions from winter germplasm[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113, 549-561.

(编辑:宋亚珍)