

引用格式: 梁能, 姚艳梅. 芥菜型油菜每角籽粒数 QTL 的上位性互作和环境互作分析[J]. 西北植物学报, 2024, 44(2): 0246-0254. [LIANG N, YAO Y M. QTL epistatic effects and its interaction with environment in *Brassica juncea* L. [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(2): 0246-0254.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230363

芥菜型油菜每角籽粒数 QTL 的上位性互作和环境互作分析

梁能^{1,2}, 姚艳梅^{1,2*}

(1 青海大学农林科学院, 西宁 810016; 2 青藏高原种质资源研究与利用实验室, 青海省春油菜工程技术研究中心, 春油菜遗传改良重点实验室, 农业农村部春油菜科学观测实验站, 西宁 810016)

摘要 【目的】为揭示芥菜型油菜及芸薹属作物每角籽粒数形成的分子机理, 提高和改良芥菜型油菜产量和育种工作奠定基础。【方法】研究以包含 221 个芥菜型油菜株系的重组自交系 (recombinant inbred line, RIL) 群体为材料, 在 5 个环境条件下对每角籽粒数性状进行加性 QTL、加性×加性上位互作及环境互作分析。【结果】(1) 共检测到 7 个与每角籽粒数相关的加性 QTL, 主要分布在芥菜型油菜 A02、A03、A05、A08、B02 和 B03 等染色体上, 其加性效应分布在(-11.642 4)~4.524 6 之间, 其中 *qSS2-71* 的加性效应和遗传率均最大, 分别达到 -11.642 4 和 14.44%, 其余 6 个加性 QTL 的加性效应和遗传率均较小; (2) 检测到 7 对影响每角籽粒数的加性×加性 QTL 上位互作效应及其与环境的互作效应, 上位性 QTL 互作效应值分布在(-4.930 8)~4.193 6 之间, 7 对上位性 QTL 与不同环境互作的遗传力均接近 0; (3) 每角籽粒数性状的广义遗传率为 80.98%, 狭义遗传率为 30.98%。【结论】综合分析, 芥菜型油菜每角籽粒数受一定环境影响, 但控制该性状的加性效应受环境影响较小, 且其加性×加性上位性 QTL 互作效应不明显。

关键词 芥菜型油菜; 每角籽粒数; 加性效应; QTL 与环境互作效应; 上位互作效应

中图分类号 Q943; S565.4 文献标志码 A

QTL epistatic effects and its interaction with environment in *Brassica juncea* L.

LIANG Neng^{1,2}, YAO Yanmei^{1,2*}

(1 Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China; 2 Qinghai-Tibet Plateau Germplasm Resources Research and Utilization Laboratory, Qinghai Province Spring Rapeseed Engineering Technology Research Center, Spring Rapeseed Genetic Improvement Key Laboratory, Ministry of Agriculture and Rural Spring Rapeseed Scientific Observation Experimental Station, Xining 810016, China)

Abstract [Objective] The study aims to reveal the molecular mechanism of the formation of seed numbers per pod in *Brassica juncea* L. and *Brassica* crops, and lay a foundation for improving the yield and breeding of *B. juncea*. [Methods] In this study, 221 recombinant inbred lines (RILs) were engineered using

收稿日期: 2023-06-06; 修改稿收到日期: 2023-10-31

基金项目: 2023 年西部之光项目; 国家油菜产业技术体系项目 (CARS-12)

作者简介: 梁能 (1998-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事春油菜遗传育种相关研究。E-mail: lianey@163.com

* 通信作者: 姚艳梅, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事春油菜遗传育种相关研究。E-mail: yym5311@126.com

the *B. juncea* L. We analyzed the additive quantitative trait loci (QTL), additive/additive epistatic effects, and genotype/environment interaction effects on the seed numbers per silique in mustard-type rapeseed across five distinct environmental settings. [Results] We identified a total of seven additive QTL associated with the number of seeds per silique, predominantly localized on chromosomes A02, A03, A05, A08, B02, and B03 of mustard-type rapeseed. The magnitude of additive effects ranged from -11.6424 to 4.5246 , among them, *qSS2-71* had the highest additive effect and transmission rate, reaching -11.6424 and 14.44% , respectively. The remaining six additive QTL exhibited less pronounced additive effects and heritabilities. Moreover, the study detected seven pairs of additive/additive QTL interactions influencing the number of seeds per silique and their corresponding interactions with the environment. The effects of these epistatic QTL interactions ranged from -4.9308 to 4.1936 , with the genetic effects of these interactions across different environments was approximately zero. Broad-sense heritability of the number of seeds per silique trait was 80.98% , while the narrow-sense heritability was 30.98% . [Conclusion] Although the number of seeds per silique in mustard-type rapeseed is influenced by environmental factors, the additive effects governing this trait appear to be minimally impacted by the environment, and the epistatic QTL interactions are not substantial.

Key words *Brassica juncea* L.; number of seeds per silique; additive effects; QTL-environment interaction effects; epistatic interaction effects

芥菜型油菜(*Brassica juncea* L., AABB, $2n = 36$)是重要的异源四倍体油料作物和蔬菜,起源于白菜(*B. rapa* L., AA, $2n = 20$)与黑芥(*B. nigra* L., BB, $2n = 16$)种间杂交后的染色体自然加倍。相比于甘蓝型油菜,芥菜型油菜具有更优良的特性,例如更优越的抗旱、抗病和抗裂角等性质^[1-2],在印度及中国西部地区广泛种植。油菜产量是一个同时受到外界环境和内在遗传因素共同作用的农艺性状^[3]。每角籽粒数(seed number per silique, SS)、单株角果数(silique number per plant, SP)和粒重(seed weight, SW)是影响其产量的3个关键角果相关性状因素^[4]。这些角果相关性状大多是由数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)控制,而不同性状之间相互关联^[4-5],使得挖掘调控这些性状的相关基因十分困难。然而,对芥菜型油菜每角籽粒数的相关研究报道较少。解析芥菜型油菜每角籽粒数相关遗传位点对提高芥菜型油菜产量,培育高产优质芥菜型油菜新品种具有重要作用。近年来,数量性状的QTL定位通过构建高密度遗传连锁图谱得到了快速发展^[6]。前人在每角籽粒数相关性状的遗传模式及QTL定位方面已做了一些研究工作,主要集中在甘蓝型油菜上。危文亮^[7]通过试验研究出一些有关甘蓝型油菜角果长、千粒重和每角粒数的遗传模式,结果表明,甘蓝型油菜每角粒数性状不存在母体效应,而只受核基因控制。郇美娟和顾菊生^[8]通过Gamble加性-显性-上位性遗传模型,发现油菜的每角粒数是受以加性效应为主的遗传因子控

制。张立武^[9]利用联合分离分析研究了甘蓝型油菜每角籽粒数的遗传模式,结果显示每角籽粒数受到2个主效基因和一系列微效基因的控制。张书芬等^[10]在研究中通过对构建的群体单株产量及其构成因素进行QTL定位分析,检测到6个有关每角籽粒数的QTL。Radoev等^[11]在研究中发现每角粒数受到3个QTL控制。Shi等^[12]在其构建的DH群体和F₂群体的13个连锁群上共检测到35个有关每角粒数的QTL,解释 $3.2\% \sim 15.5\%$ 的表型方差。Zhang等^[13]对油菜DH系的角果性状进行QTL检测后,共检测到7个每角粒数的QTL,解释 $6.04\% \sim 15.21\%$ 的表型方差。王峰等^[14]在构建的后代群体中进行QTL定位,共检测到5个每角粒数的QTL,解释 $8.41\% \sim 24.37\%$ 的表型方差。Cai等^[15]在染色体A6和A7上共观察到2个有关每角粒数的峰值,解释 $4.8\% \sim 5.2\%$ 的表型方差。梅德圣等^[16]通过DH群体作出高密度遗传图谱后发现23个每角粒数QTL,解释表型变异 $5.07\% \sim 34.51\%$ 。Qi等^[17]对构建的DH系群体进行QTL分析,在A1、A7、A8、A9、C3、C6这6个连锁群上定位到了6个每角粒数QTL。可见每角粒数相关的QTL在染色体上分布十分广泛,是个非常复杂的性状。

研究以每角籽粒数存在显著差异的芥菜型油菜品系X396和X568为亲本构建的重组自交系(RIL)群体为材料,在5个环境条件下,对芥菜型油菜每角籽粒数性状进行QTL效应及遗传互作分

析,揭示芥菜型油菜每角籽粒数的遗传效应,获得每角籽粒数 QTL 效应,不仅为揭示芥菜型油菜及芸薹属作物每角籽粒数形成的分子机理奠定基础,而且通过分子标记辅助育种可以选择加性效应强的材料作为亲本,进行聚合育种,进而改良芥菜型油菜每角籽粒数性状,提高芥菜型油菜产量,为芥菜型油菜育种工作奠定一定的基础。

1 材料和方法

1.1 供试材料

研究以由 221 个株系组成的重组自交系群体 (RIL) 为材料,该 RIL 群体是课题组前期通过以每角籽粒数少的芥菜型油菜品系 X568 为母本,每角籽粒数多的芥菜型油菜品系 X396 为父本进行杂交,利用单粒传法构建所得。其中,每角籽粒数少的芥菜型油菜品系 X568 及每角籽粒数多的芥菜型油菜品系 X396 均已自交 7 代以上,且每角籽粒数性状可以稳定遗传。以上材料均由青海省农林科学院春油菜研究所提供。

1.2 方法

1.2.1 田间种植

将每角籽粒数少的芥菜型油菜品系 X568、每角籽粒数多的芥菜型油菜品系 X396、 F_1 及 RIL 群体,分别种植在 2019 年互助(2019HZ)、2019 年孙家寨(2019SJZ)、2020 年互助(2020HZ)、2020 年西宁(2020XN)和 2021 年西宁(2021XN)等 5 个环境条件下种植。随机区组设计,3 个重复,每个小区 3 行,行距为 30 cm,株距 15 cm,每行间苗后保留 12 株单株,周围种植 3 行保护行,消除边际效应。田间管理按常规生产方式进行。

1.2.2 每角籽粒数考种方法

待成熟期在每小区拔取 10 株正常天然植株,自然风干后每单株随机取主花序的 10 个角果,考取 10 个角果的籽粒数,再计算其平均值,作为该植株的每角籽粒数。

1.2.3 数据统计分析

利用 SPSS 19.0 软件对每角籽粒数性状表现进行差异显著性检验及相关性分析。把不同年份作为环境因子处理,根据两环境的表型数据,用 QTL Network 2.0^[18] 软件中的混合线性模型复合区间作图法(MCIM),选取临界阈值 $P=0.05$,检测每个环境下的 QTL、加性效应、加性 \times 加性上位互作效应

及环境互作效应。当 QTL 效应 $P \leq 0.05$ 时,认为 QTL 存在;如果临近位点间图距小于 5 cM,就初步认定是同一个 QTL。参照 Mccouch 等^[19] 命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 每角籽粒数的表型及相关性分析

对芥菜型油菜品系 X568、每角籽粒数多的芥菜型油菜品系 X396、 F_1 及 RIL 群体在 5 个不同环境中的每角籽粒数性状表现进行描述性统计和相关性分析。结果(表 1、图 1)表明,每角籽粒数性状在 2 个亲本间的表现均达到极显著差异;其 F_1 每角籽粒数表现在 5 个环境中均超过双亲的平均值,表明每角籽粒数性状为部分显性。RIL 群体的偏度和峰度值均接近 0,表明每角籽粒性状值符合正态分布(表 1)。这些结果表明,芥菜型油菜每角籽粒性状是典型的数量性状,受多基因控制。

每角籽粒数的广义遗传率为 80.98%,狭义遗传率为 30.98%,表明芥菜型油菜的每角籽粒数性状受一定环境影响,但该性状受加性效应遗传基因控制的影响也比较大。另外,每角籽粒数性状受到基因与环境互作影响的遗传率为 19.02%,小于其狭义遗传率(30.98%),表明芥菜型油菜的每角籽粒数性状受一定环境影响,但受控制此性状的加性效应基因的影响也比较大。另外,每角籽粒数上位性效应的遗传率为 10.79%,加性与加性效应互作的遗传率为 41.77%,加性效应与环境互作的遗传率为 0,上位性效应与环境互作的遗传率为 0.33%,加性效应与环境互作以及加性效应之间互作与环境互作的遗传率为 0.33%(表 2)。综上所述,芥菜型油菜每角籽粒数性状受一定环境影响,但控制该性状的加性效应不受环境影响,但受加性与加性互作效应的影响。

在 5 个不同环境中,RIL 群体的每角籽粒数表现变异范围分别为 7.57~20.57 粒(2019HZ),7.39~21.71 粒(2019SJZ),7.03~20.94 粒(2020HZ),7.83~20.92 粒(2020XN)和 5.40~23.87 粒(2021XN),因而每角籽粒数表现极大值和极小值差异显著,且其变异系数介于 13.85%~18.13%之间,表型方差为 937.50(表 1),表明每角籽粒性状在 RIL 群体的不同材料间差异较大,因而可以对芥菜型油菜每角籽粒性状进行 QTL 定位。

表 1 双亲、 F_1 及 RIL 群体在 5 个环境下的每角籽粒数性状表现Table 1 Seed numbers per silique of parent, F_1 and RIL populations in five environments

环境 Environments	亲本 X568/粒 Parent X568 /granule	亲本 X396/粒 Parent X396 /granule	平均值/粒 Means /granule	杂交后代/粒 Filial generations /granule	RIL 范围 Ranges of RIL	变异系数 Variation coefficients /%	偏斜系数 Skewness	峰度 Kurtosis
2019HZ	11.39±0.24	18.01±0.33	14.70	15.14	7.57~20.57	13.96	-0.335 7	-0.434 6
2019SJZ	11.68±0.36	16.82±0.27	14.25	14.96	7.39~21.71	13.85	-0.319 8	-0.310 7
2020HZ	10.89±0.27	17.30±0.19	14.09	15.41	7.03~20.94	16.10	-0.328 6	-0.713 0
2020XN	12.36±0.31	18.42±0.29	15.39	15.69	7.83~20.92	14.96	-0.440 0	-0.505 4
2021XN	13.17±0.22	18.00±0.32	15.58	17.08	5.40~23.87	18.13	-0.272 6	-0.237 8

注:2019HZ、2019SJZ、2020HZ、2020XN、2021XN 分别代表 2019 年和 2020 年的互助(HZ)、2019 年的孙家寨(SJZ)、2020 年和 2021 年的西宁(XN)。

Note: 2019HZ, 2019SJZ, 2020HZ, 2020XN, and 2021XN represent phenotyping in Huzhu (HZ) from 2019 and 2020, Sunjiazhai(SJZ) from 2019, and Xining(XN) from 2020 and 2021, respectively.

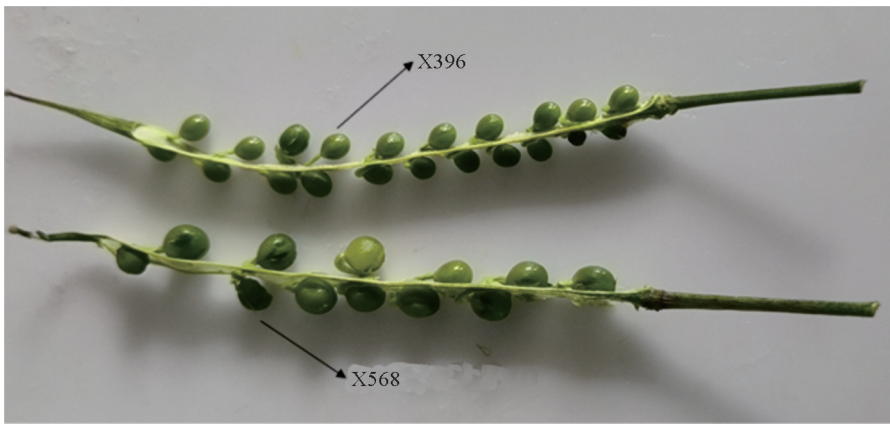


图 1 芥菜型油菜亲本系 X568 和 X396 的籽粒数表现

Fig. 1 Seed number of *B. juncea* lines X568 and X396

表 2 每角果粒数性状 QTL 方差分析

Table 2 QTL variance analysis of seed umbers per silique

$V_{(G)}/V_{(P)}/\%$	$V_{(GE+E)}/V_{(P)}/\%$	$h^2_{(A)}/\%$	$h^2_{(I)}/\%$	$h^2_{(A+AA)}/\%$	$h^2_{(AE)}/\%$	$h^2_{(IE)}/\%$	$h^2_{(AE+AAE)}/\%$
80.98	19.02	30.98	10.79	41.77	0.00	0.33	0.33

注:G. 遗传效应值;P. 性状观察值;E. 环境效应值; h^2 . 遗传率;A. 加性效应;I. 上位性效应。

Note: G, genetic effect value. P, observed value of traits. E, environmental effect value. h^2 , heritability. A, additive effect. I, epistatic effect.

2.2 每角籽粒数加性 QTL 及环境互作分析

本课题组前期通过简化基因组测序对 RIL 群体进行分析,并构建了芥菜型油菜的高密度遗传连锁图谱,获得 RIL 群体的基因型^[20]。本研究用 QTL Network2.0 软件,结合 RIL 群体的每角籽粒数性状,对 5 个不同环境中的表型和基因型进行 QTL 效应及其与环境互作分析,结果共获得 7 个加性 QTL(表 3、图 2、图 3),主要分布在芥菜型油菜 A02、A03、A05、A08、B02 和 B03 等染色体上。其中 2 个 QTL $qSS3-6$ 和 $qSS8-32$ 的加性效应为正

值,推测这 2 个位点的增效等位基因来自母本 X568,另外 5 个 QTL $qSS2-71$ 、 $qSS2-99$ 、 $qSS5-43$ 、 $qSS12-25$ 和 $qSS13-87$ 的加性效应为负值,推测这 5 个 QTL 位点增效等位基因来自父本 X396。另外,在检测到的 7 个加性 QTL 中,其加性效应和遗传率均存在差异,其中 $qSS2-71$ 的加性效应和遗传率均最大,分别达到 11.642 4 和 14.44%,其余的 6 个加性 QTL 的加性效应和遗传率均较小,后面可以考虑对 QTL $qSS2-71$ 进行精细定位。

7 个 QTL 位点均在多环境联合 QTL 分析中均

被检测到(表 4),但不同 QTL 与环境互作的遗传力不同,其中 $qSS5-43$ 与环境互作的遗传力最大,达到了 $(-23.25\%) \sim 29.55\%$;而 $qSS3-6$ 与环境互作的遗传力最小,为 $(-0.02\%) \sim 0.02\%$ 。另外,7 个芥菜型油菜每角籽粒数 QTL 中,有 6 个 QTL 的加性效应遗传率均大于互作遗传率,表明芥菜型油

菜每角籽粒数 QTL 受环境影响较小;但是,有 1 个 QTL $qSS5-43$ 的加性效应遗传率 1.99% ,明显小于其与环境互作遗传力 $(-23.25\%) \sim 29.55\%$,表明环境对该 QTL 位点的影响较大。根据以上数据分析可知,在不同环境下,加性 QTL 与环境存在不同的互作效应。

表 3 每角籽粒数性状的 QTL 及其遗传力

Table 3 QTL for seed numbers per silique and its heritability

QTL	标记区间 Intervals	位置 Positions	范围 Ranges	加性效应 Additive effects	遗传率 $h^2_{(A)}/\%$
$qSS2-71$	C02B071-C02B072	36.4	35.9~37.0	-11.642 4	14.44
$qSS2-99$	C02B099-C02B100	45.3	44.4~46.2	-7.358 5	5.07
$qSS3-6$	C03B006-C03B007	3.3	2.4~4.3	4.524 6	2.18
$qSS5-43$	C05B043-C05B044	30.9	29.9~32.3	-4.322 0	1.99
$qSS8-32$	C08B032-C08B033	10.1	9.2~10.5	3.694 3	1.45
$qSS12-25$	C12B025-C12B026	25.0	23.2~28.0	-3.133 5	1.05
$qSS13-87$	C13B087-C13B088	81.4	80.2~82.4	-6.193 9	4.09

表 4 每角籽粒数的 QTL 与环境互作的遗传力

Table 4 QTL environment interaction and heritability of seed numbers per silique

QTL	QTL 与环境互作效应 QTL \times environment interaction					互作贡献率 Interaction contribution rates/ $\%$				
	AE_1	AE_2	AE_3	AE_4	AE_5	$h^2_{(AE_1)}$	$h^2_{(AE_2)}$	$h^2_{(AE_3)}$	$h^2_{(AE_4)}$	$h^2_{(AE_5)}$
$qSS2-71$	-0.000 2	-0.000 0	0.000 2	0.000 1	-0.000 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS2-99$	-0.000 3	0.000 0	0.000 3	0.000 1	-0.000 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS3-6$	0.000 0	-0.000 2	0.000 1	-0.000 1	0.000 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS5-43$	-0.232 5	-0.107 3	0.295 5	-0.005 1	0.050 7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS8-32$	0.000 1	-0.000 2	0.000 0	-0.000 0	0.000 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS12-25$	0.000 1	0.000 1	0.000 2	-0.000 3	0.000 0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$qSS13-87$	-0.000 1	-0.000 0	0.000 1	-0.000 1	0.000 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

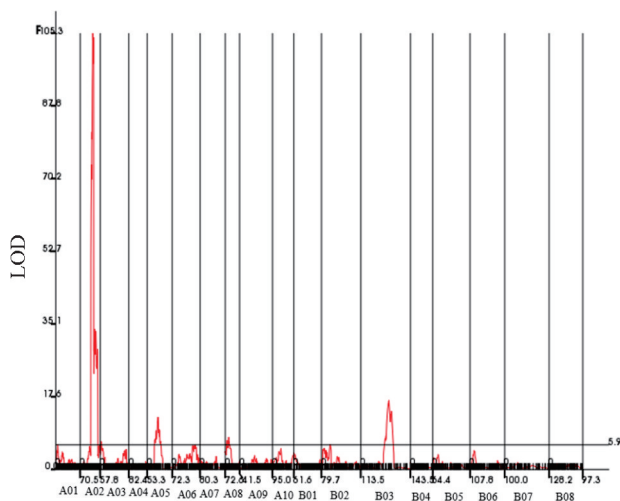


图 2 每角籽粒数主效 QTL 的分析

Fig. 2 Analysis of main effect QTL of seed numbers per silique

表 5 每角籽粒数上位性 QTL 及其遗传力分析

Table 5 Additive/additive QTL for seed numbers per silique and its heritability analysis

QTL_i	标记区间 Interval_i	位置 Position_i	范围 Range_i	QTL_j	标记区间 Interval_j	位置 Position_j	范围 Range_j	上位效应 AA_ij	贡献率 $h^2_{(AA)} / \%$
qSS2-71	C02B071-C02B072	36.4	35.9~37.0	qSS5-43	C05B043-C05B044	30.9	29.9~32.3	-2.844 1	0.86
qSSI-14	C01B014-C01B015	7.0	6.0~10.1	qSSI6-89	C16B089-C16B090	93.6	92.6~95.0	-3.800 2	1.54
qSSI-45	C01B045-C01B046	26.6	24.5~27.5	qSS5-70	C05B070-C05B071	61.3	59.3~62.0	3.572 9	1.36
qSSI-64	C01B064-C01B065	33.8	32.6~34.4	qSS8-37	C08B037-C08B038	15.1	14.1~16.2	3.949 4	1.66
qSS6-33	C06B033-C06B034	26.7	24.4~30.0	qSSI7-19	C17B019-C17B020	20.7	19.6~20.9	2.931 5	0.91
qSS8-84	C08B084-C08B085	41.3	40.6~41.3	qSSI5-78	C15B078-C15B079	67.6	66.5~68.5	4.193 6	1.87
qSSI6-47	C16B047-C16B048	39.6	39.2~40.9	qSSI6-87	C16B087-C16B088	88.6	87.5~89.6	-4.930 8	2.59

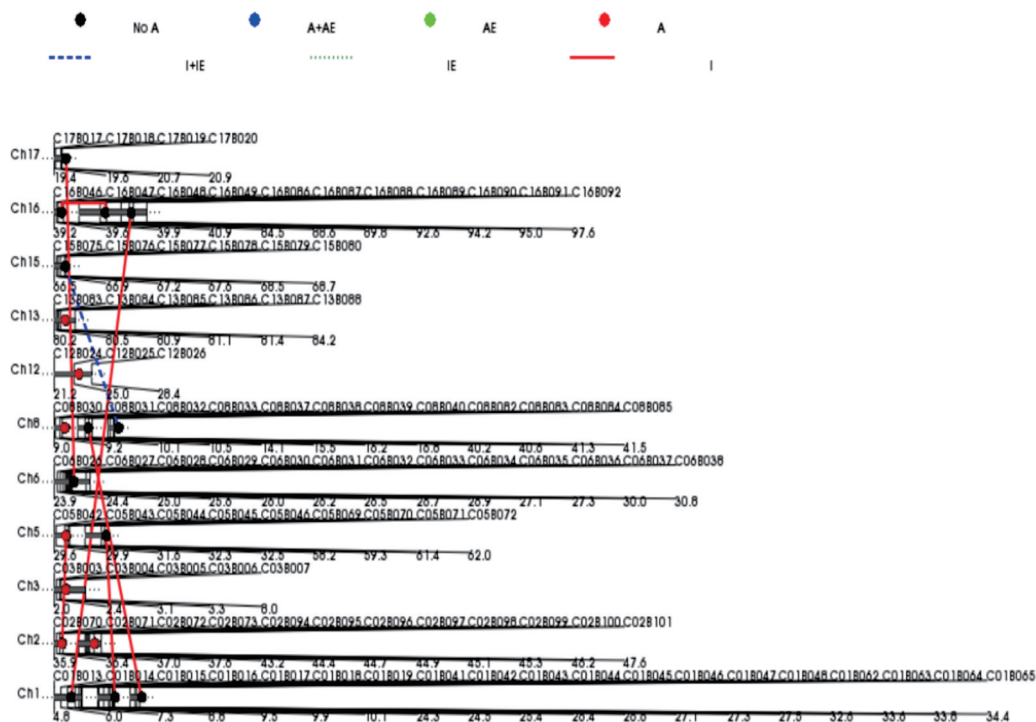
注:i和j分别表示1对上位性QTL中的2个QTL。

Note: i and j represent two QTLs in a pair of epistatic QTL, respectively.

表 6 每角果粒数上位性 QTL 与环境互作效应及遗传力分析

Table 6 Analysis of epistatic QTL and environment interaction and heritability of grain numbers per silique

QTL_i	QTL_j	互作效应 Interaction effects					互作贡献率 Interaction contribution rates/%				
		AAE ₁	AAE ₂	AAE ₃	AAE ₄	AAE ₅	$h^2_{(AAE_1)}$	$h^2_{(AAE_2)}$	$h^2_{(AAE_3)}$	$h^2_{(AAE_4)}$	$h^2_{(AAE_5)}$
qSS2-71	qSS5-43	0.000 1	0.000 2	-0.000 0	-0.000 1	-0.000 2	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
qSSI-14	qSSI6-89	0.000 2	0.000 0	-0.000 2	0.000 1	-0.000 1	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
qSSI-45	qSS5-70	0.000 1	-0.000 0	0.000 2	-0.000 3	0.000 1	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
qSSI-64	qSS8-37	0.000 0	-0.000 1	-0.000 2	0.000 1	0.000 2	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
qSS6-33	qSSI7-19	-0.215 3	-0.252 7	0.247 2	0.073 4	0.143 4	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
qSS8-84	qSSI5-78	-1.035 9	-1.358 7	-0.267 2	0.395 8	2.241 9	0.000 3	0.000 5	0.000 0	0.000 0	0.001 3
qSSI6-47	qSSI6-87	1.168 7	0.522 3	-0.666 8	0.321 9	-1.355 3	0.000 4	0.000 1	0.000 0	0.000 0	0.000 5



图左侧字母及数字指的是染色体号;红点为加性效应的 QTL,黑点表示没有加性效应的 QTL;红线表示 QTL 之间存在上位效应;QTL 位点下的数字为标记在遗传图谱上的位置(cM)。

图 3 每角籽粒数性状 QTL 的上位效应

Letters and digits refer to the code of chromosomes on the left. The red dots refer to QTLs with additive effects, and the black dots indicate QTLs without additive effects. The red lines indicate epistatic effects between QTLs.

The numbers below the QTL are the positions of the markers on the genetic map (cM).

Fig. 3 Epistasis effect of QTLs for seed numbers per silique

2.3 每角籽粒数性状上位性 QTL 和环境互作分析

对 RIL 群体每角籽粒数在 5 个不同环境中的表现进行 QTL 上位性效应及其与环境互作分析,结果共检测到 7 对影响每角籽粒数的加性×加性上位性 QTL(表 5),共涉及 14 个标记区间,分布于 8 个染色体上。其中 3 个上位性 QTL 的效应值分别为 $-2.844 1$ 、 $-3.800 2$ 和 $-4.930 8$,效应值均为负值,表现出重组型大于亲本型,另外 4 个上位性 QTL 的效应值分别为 $3.572 9$ 、 $3.949 4$ 、 $2.931 5$ 和 $4.193 6$,效应值均为正值,表现出重组型小于亲本型。另外,检测到 7 对影响每角籽粒数的加性×加性上位性 QTL 的遗传力均较小,表明芥菜型油菜每角籽粒数的加性×加性上位性 QTL 互作效应不明显。另外,7 对影响每角籽粒数的加性×加性上位性 QTL 与不同环境互作的遗传力均接近 0(表 6),表明芥菜型油菜每角籽粒数上位性 QTL 受环境影响较小。

3 讨论

本研究结果显示,芥菜型油菜每角籽粒数性状

在 2 个亲本间的表现均达到极显著差异;其 F_1 每角籽粒数表现在 5 个环境中均超过双亲的平均值,表明芥菜型油菜每角籽粒数多的性状为部分显性。RIL 群体的偏度和峰度值均接近 0,表明每角籽粒性状值符合正态分布,因而芥菜型油菜每角籽粒性状是典型的数量性状,受多基因控制,这与前人研究的结果^[7-8]一致。RIL 是永久性分离群体,故常作为数量性状位点(QTL)定位群体^[21]。数量性状位点定位分析在植物育种中是一个重要工具,可用于解剖复杂性状的遗传基础和结构、定位影响生物体型的基因组区域和基于图位的基因克隆^[22]。研究利用课题组前期构建的遗传连锁图谱,结合多年多环境的每角籽粒数表型数据进行 QTL 定位分析,共检测到 7 个控制芥菜型油菜每角果粒数的加性 QTL,其加性效应值分布在 $(-11.642 4) \sim 4.524 6$ 之间,其遗传率分布于 $1.05\% \sim 14.44\%$ 之间,其中分布在 A02 染色体上的 $qSS2-71$ 加性效应最大,达到 $-11.642 4$,且 $qSS2-71$ 的遗传率也最大,达到 14.44% ,其余 6 个加性 QTL 的加性效应和遗传率均较小,可以考虑对加性 QTL $qSS2-71$ 进行精细

定位。前人研究也对油菜每角籽粒数性状进行了 QTL 定位分析,主要集中在甘蓝型油菜中,漆丽萍^[23]通过试验研究得到甘蓝型油菜每角籽粒数相关的 15 个 QTL 中,最大贡献率的 2 个 QTL 分别达到 26.3% 和 26.6%。王峰等^[14]通过对甘蓝型油菜产量的相关性状进行分析,共鉴定到 12 个 QTL 位点,其中 5 个 QTL 位点控制每角籽粒数,主要在 1,5,11 和 16 号连锁群上,单个 QTL 的遗传贡献率在 7.87%~24.37% 之间。Wang 等^[24]通过连锁作图方式检测到 6 个与甘蓝型油菜每角粒数相关的位点,分别分布在 A1、A2、A5 和 C6 上,解释表型变异为 4.32%~11.16%;5 个籽粒数位点分布在 C4、C6 和 C9 上,解释 2.87%~4.62% 的表型变异。

上位性效应是指某基因的表达受到另一非等位基因的影响作用,是数量性状遗传基础的重要组成部分^[25-27]。前人研究表明,在利用数量性状 QTL 改良作物品种时,既需注重 QTL 的遗传主效应,还需重视 QTL 与环境的互作效应^[28],上位性效应对数量性状亦有重要作用^[28-29]。本研究共检测到 7 对芥菜型油菜每角籽粒数上位性互作 QTL,所涉及的 14 个位点均属于背景位点间互作类型^[30-31],加性×加性上位性 QTL 互作效应值为(-4.930 8)~4.193 6,表明芥菜型油菜每角籽粒数性状可能具有复杂的遗传调控网络。本研究对芥菜型油菜每角籽粒数性状进行了上位性 QTL 和环境互作分析,表明在不同环境下芥菜型油菜每角籽粒数加性 QTL 与环境存在不同的互作效应,而其加性×加性上位

性 QTL 互作效应不明显,且上位性 QTL 受环境影响较小。因此后续芥菜型油菜育种中,既要关注每角籽粒数加性主效 QTL,也要注重加性 QTL 与环境的互作效应。

4 结 论

(1)研究检测到 7 个与芥菜型油菜每角籽粒数相关的加性 QTL,其加性效应分布在(-11.642 4)~4.524 6 之间,其中 *qSS2-71* 的加性效应最大,其加性效应值达到-11.642 4,且其遗传率也最大,达到 14.44%,其余 6 个加性 QTL 的加性效应和遗传率均较小,可以考虑对 QTL *qSS2-71* 进行精细定位。

(2)检测到 7 对影响每角籽粒数的加性×加性 QTL 上位互作效应及其与环境的互作效应,上位性 QTL 互作效应值分布在(-4.930 8)~4.193 6 之间,7 对上位性 QTL 与不同环境互作的遗传力均接近 0。

(3)每角籽粒数性状的广义遗传率为 80.98%,狭义遗传率为 30.98%。

(4)芥菜型油菜每角籽粒数受一定环境影响,但控制该性状的加性效应受环境影响较小,且其加性×加性上位性 QTL 互作效应不明显。不同加性×加性上位性 QTL 与环境互作的效应值不同,但其与环境互作的遗传力均接近 0,表明芥菜型油菜每角籽粒数上位性 QTL 受环境影响较小。

参考文献:

- [1] 杨斌,刘忠松,肖华贵,等.甘蓝型油菜远缘杂交研究利用进展[J].植物遗传资源学报,2021,22(3):593-602.
YANG B, LIU Z S, XIAO H G, et al. Advances on research of distant hybridizations for breeding Swede rapeseed(*Brassica napus*)[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3): 593-602.
- [2] 赵海菲,杨秀玲,余坤江,等.芥菜型油菜野生及其衍生种质遗传多样性分析[J].中国油料作物学报,2022,44(1):57-62.
ZHAO H F, YANG X L, YU K J, et al. Genetic diversity of original and derived germplasm in *Brassica juncea*[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2022, 44(1): 57-62.
- [3] 李心昊,李俊,刘丽欣,等.直播油菜产量、产量构成及品质性状的综合分析[J].中国油料作物学报,2021,43(2):251-259.
LI X H, LI J, LIU L X, et al. Comprehensive analysis on yield and quality parameters of direct-seeding rapeseed in different environments[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sci-*
- [4] LI N, SHI J Q, WANG X F, et al. A combined linkage and regional association mapping validation and fine mapping of two major pleiotropic QTLs for seed weight and silique length in rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 114.
- [5] DONG H L, TAN C D, LI Y Z, et al. Genome-wide association study reveals both overlapping and independent genetic loci to control seed weight and silique length in *Brassica napus* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 921.
- [6] 星晓蓉,柳海东.甘蓝型油菜遗传图谱构建及产量相关性状 QTL 定位研究进展[J].青海大学学报,2019,37(5):1-8.
XING X R, LIU H D. Advances of genetic mapping and QTL of yield related traits in *Brassica napus*[J]. *Journal of Qinghai University*, 2019, 37(5): 1-8.
- [7] 危文亮.甘蓝型油菜长角果变异体的遗传研究[J].遗传,2000,22(2):93-95.
WEI W L. Studies of the inheritance of a long-pod mutant in *Bras-*

- sica napus* L. [J]. *Hereditas* (Beijing), 2000, 22(2): 93-95.
- [8] 郦美娟, 顾菊生. 油菜农艺性状的基因效应分析[J]. *浙江农业学报*, 1992, 4(4): 149-153.
- LI M J, GU J S. Analysis of the gene effects for agronomic traits in rape[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 1992, 4(4): 149-153.
- [9] 张立武. 甘蓝型油菜每角粒数的遗传和主效 QTL 的定位[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [10] 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): 1135-1142.
- ZHANG S F, FU T D, ZHU J C, *et al.* QTL mapping and epistasis analysis for yield and its components in *Brassica napus* L. [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(8): 1135-1142.
- [11] 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(3): 1547-1558.
- [12] SHI J Q, LI R Y, QIU D, *et al.* Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Brassica napus* [J]. *Genetics*, 2009, 182(3): 851-861.
- [13] ZHANG L W, LIU P W, HONG D F, *et al.* Inheritance of seeds per silique in *Brassica napus* L. using joint segregation analysis[J]. *Field Crops Research*, 2010, 116(1/2): 58-67.
- [14] 王峰, 官春云. 甘蓝型油菜遗传图谱的构建及单株产量构成因素的 QTL 分析[J]. *遗传*, 2010, 32(3): 271-277.
- WANG F, GUAN C Y. Molecular mapping and identification of quantitative trait loci for yield components in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Hereditas*, 2010, 32(3): 271-277.
- [15] CAI D F, XIAO Y J, YANG W, *et al.* Association mapping of six yield-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(1): 85-96.
- [16] 梅德圣, 李云昌, 刘佳, 等. 利用甘蓝型油菜高密度 SNP 遗传图谱定位角果相关性状 QTL 位点[C]//中国作物学会. 2014 年中国作物学会学术年会论文集. 北京: 中国作物学会, 2014: 58.
- [17] QI L P, MAO L, SUN C M, *et al.* Interpreting the genetic basis of silique traits in *Brassica napus* using a joint QTL network[J]. *Plant Breeding*, 2014, 133(1): 52-60.
- [18] 赵小强, 任斌, 彭云玲, 等. 8 种水旱环境下 2 个玉米群体穗部性状 QTL 间的上位性及环境互作效应分析[J]. *作物学报*, 2019, 45(6): 856-871.
- ZHAO X Q, REN B, PENG Y L, *et al.* Epistatic and QTL \times environment interaction effects for ear related traits in two maize (*Zea mays*) populations under eight watering environments[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(6): 856-871.
- [19] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, *et al.* Report on QTL nomenclature[J]. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, 14: 11-14.
- [20] 况婷, 姚艳梅. 利用重组自交系(RIL)群体对芥菜型油菜黄籽性状的 QTL 定位[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(7): 2286-2292.
- KUANG T, YAO Y M. QTL mapping of yellow seed coat color trait in *Brassica juncea* L. using a RIL population[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(7): 2286-2292.
- [21] 石慧敏, 侯建华, 苏飞燕, 等. 油葵苗期抗旱相关性状的 QTL 定位及候选基因筛选[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(8): 1420-1429.
- SHI H M, HOU J H, SU F Y, *et al.* QTL mapping and candidate gene screening of drought resistance-related traits in oil-sunflower seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(8): 1420-1429.
- [22] 罗艾, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 柑橘果实大小与质量的遗传分析和数量性状位点定位[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2021, 47(6): 719-728.
- LUO A, GONG G Z, PENG Z C, *et al.* Genetic analysis and quantitative trait locus mapping of citrus fruit size and mass [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2021, 47(6): 719-728.
- [23] 漆丽萍. 甘蓝型油菜株型与角果相关性状的 QTL 分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [24] WANG X D, CHEN L, WANG A N, *et al.* Quantitative trait loci analysis and genome-wide comparison for silique related traits in *Brassica napus* [J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16: 71.
- [25] HAGIWARA W E, ONISHI K, TAKAMURE I, *et al.* Transgressive segregation due to linked QTLs for grain characteristics of rice[J]. *Euphytica*, 2006, 150(1): 27-35.
- [26] 艾丽娟, 陈强, 杨春燕, 等. 大豆籽粒硬实加性和上位性 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2018, 44(6): 852-858.
- AI L J, CHEN Q, YANG C Y, *et al.* Mapping main-effect and epistatic QTL for hard seededness in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(6): 852-858.
- [27] BALAKRISHNAN D, SURAPANENI M, YADAVALLI V R, *et al.* Detecting CSSLs and yield QTLs with additive, epistatic and QTL \times environment interaction effects from *Oryza sativa* \times *O. nivara* IRGC81832 cross[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 7766.
- [28] 孟鑫浩, 张靖男, 崔顺立, 等. 花生荚果与种子相关性状 QTL 定位及与环境互作分析[J]. *作物学报*, 2021, 47(10): 1874-1890.
- MENG X H, ZHANG J N, CUI S L, *et al.* QTL mapping and QTL \times environment interaction analysis of pod and seed related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(10): 1874-1890.
- [29] 孙健, 尹天娇, 王烁, 等. 水稻耐盐相关动态 QTL 的加性和上位性与环境互作分析[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(10): 1732-1739.
- SUN J, YIN T J, WANG S, *et al.* Dynamic quantitative trait loci (QTLs) with additive, epistatic and QTL \times environment interaction effects for salt tolerance in rice [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(10): 1732-1739.
- [30] LI Z K, LUO L J, MEI H W, *et al.* Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice: I. Biomass and grain yield [J]. *Genetics*, 2001, 158(4): 1737-1753.
- [31] CARLBORG Ö, HALEY C S. Epistasis: Too often neglected in complex trait studies? [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2004, 5(8): 618-625.