

芥菜型油菜茎秆抗倒伏相关性状的 组织观察与QTL初定位

王倩, 杨旭, 张金泽, 肖莉晶, 余坤江, 田恩堂
(贵州大学农学院, 贵阳 550025)

摘要: 倒伏是严重降低油菜产量、品质和影响机械化生产的重要影响因素之一。培育和应用抗倒伏性强的油菜品种是实现油菜机械化生产和高产的重要措施, 而提高抗倒伏能力的重点是提高茎秆强度。因此, 本研究以包含 197 个芥菜型油菜株系的重组自交系 (RILs, recombinant inbred lines) 群体为研究材料, 2023 年分别在贵阳和贵定两个环境条件下测定了该群体的茎粗、茎秆鲜干比、茎秆充实度、茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度等 6 个性状, 6 个性状均表现出较大的变异, 变异系数为 14.29%~41.35%, 且符合正态分布。相关性分析显示, 两个环境条件下, 茎秆充实度与茎秆密度、抗折强度二者之间均呈极显著正相关。进一步对茎秆抗折强度表现为高中低的 3 类材料进行茎秆微观结构观察, 相比较于低抗倒材料, 高抗倒材料的皮层更厚、维管束个数更多、维管束排列更紧密与维管束面积占比更大。QTL 初定位检测到 4 个 QTL 与茎秆茎粗有关; 2 个 QTL 与茎秆鲜干比有关; 2 个 QTL 与茎秆充实度有关; 2 个 QTL 与茎秆密度有关; 4 个 QTL 与茎秆抗折力有关, 可解释的表型变异为 4.1%~5.1%; 9 个 QTL 与茎秆抗折强度有关, 可解释的表型变异为 7.5%~11.0%。本研究的开展可为后续芥菜型油菜抗倒伏相关基因的克隆提供基础数据信息, 并对油菜抗倒伏育种有一定参考价值。

关键词: 芥菜型油菜; 抗倒伏; 茎秆抗折强度; 显微结构

Microstructure Observation and QTL Mapping of Traits Related to Stalk Lodging Resistance in *Brassica juncea*

WANG Qian, YANG Xu, ZHANG Jinze, XIAO Lijing, YU Kunjiang, TIAN Entang
(College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025)

Abstract: Lodging is an important influencing factor that seriously reduces the yield and quality of rapeseed and is undesirable in mechanized production. Cultivation of rapeseed varieties with strong lodging resistance is an important measure to achieve mechanized production and high yield performance, while the focus of improving lodging resistance is to improve stem strength. Therefore, a recombinant inbred lines (RILs) population containing 197 mustard rapeseed lines was used in this paper. Six characters including stem diameter, fresh-dry ratio, stem filling degree, stem density, stem bending resistance and stem bending strength were investigated under two environmental conditions in Guiyang and Guiding in 2023, respectively. All 6 personality traits showed significant variation, ranging from 14.29%-41.35%, and were in line with a normal distribution. Correlation analysis under two environmental conditions shows a highly significant positive correlation in stem plumpness if compared to stem density and bending strength. Further observation was conducted on the microstructure of the stems of three types of materials showing high, medium, and low bending resistance.

收稿日期: 2023-09-04 修回日期: 2023-10-11 网络出版日期: 2023-11-15

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230904003>

第一作者主要从事油菜育种与改良, E-mail: 2694906114@qq.com

通信作者: 田恩堂, 主要从事油菜分子育种工作, E-mail: erictian121@163.com

基金项目: 贵州省科技支撑计划项目(黔科合支撑[2022]重点031); 国家自然科学基金(32160483, 32360497); 贵州省粮油作物分子育种重点实验室项目(黔科合中引地[2023]008)

Foundation projects: Guizhou Provincial Science and Technology Support Program Project (Qiankehe Support [2022] Key 031); National Natural Science Foundation of China (32160483, 32360497); Guizhou Provincial Key Laboratory for Molecular Breeding of Grain and Oil Crops Project (Qiankehe Zhongyindi [2023] 008)

Compared to low resistance materials, high resistance materials have thicker cortex, more vascular bundles, tighter arrangement of vascular bundle, and a larger proportion of vascular bundle area. In addition, 4 QTL for stem thickness, 2 QTL for stem fresh-dry ratio, 2 QTL for stem plumpness, and 2 QTL for stem density; 4 QTL for stem bending resistance explained the phenotypic variation of 4.1%-5.1%; 9 QTL for stem strength explained the phenotypic variation of 7.5%-11.0%. The results of this study provided basic data information for future cloning of lodging resistance related genes in mustard rapeseed, becoming valuable for lodging resistance breeding in rapeseed.

Key words: *Brassica juncea*; lodging resistance; stem bending strength; microstructure

油菜为十字花科芸苔属植物,是重要的食用油和蛋白质饲料来源,也是加工工业及生物能源的重要原料^[1]。油菜种类主要有3种,分别是:具有高产、高含油量等特性的甘蓝型油菜^[2];具有抗倒伏、抗旱、抗裂荚、抗病虫、耐贫瘠、黄籽、较适合山地种植等优良特性的芥菜型油菜^[3];具有生育期短、低产量、抗病性弱等特点的白菜型油菜^[4]。油菜生长过程中经常受到多种生物和非生物胁迫,给油菜的产量造成极大隐患。倒伏多发生在油菜终花期至成熟期,倒伏后,整株倾倒或茎秆折断弯曲,不仅影响机械化收获^[5],还会使植株易感染病害、菜籽粒发芽,造成15%~30%的产量损失,严重时能减产50%^[6]。倒伏一般分为茎倒和根倒。茎倒主要是根茎受到外力扭曲而发生一定程度上的弯曲或断裂,其根本原因是油菜的茎秆脆弱,不能与过高的株高、浓密结果层相匹配^[7]。根倒是直立茎秆由于根茎的倾斜而产生的歪倒,在地表湿润、土壤疏松的情况下易发生^[8]。根倒的植株枝干部分比较完整,相比而言,茎倒的植株茎秆折断,使植株上下部失去连接,对植株发育和产量影响更大^[9]。越是高产品种,其角果层重量越大,越易导致茎秆折断进而倒伏^[10],所以提高茎秆抗倒伏能力尤为重要^[11]。油菜茎秆抗倒伏研究中,刘唐兴等^[9]认为主茎基部30~60 cm处的茎段是主茎开始弯曲或者折倒的部分,与抗倒伏性密切相关;李洪戈^[12]表明茎秆强度能够直接反应茎秆受外力作用时的折断情况,可作为抗倒性的主要指标;刘洁等^[13]认为成熟期能更加准确真实地对油菜茎秆抗倒伏能力进行评价,是茎秆强度评估的最佳时期。因此,本研究选取成熟期主茎基部30~60 cm处的茎段来测定油菜的茎秆强度性状。

茎秆强度是一个复杂的性状,甘蓝型油菜的茎秆强度和抗倒伏能力相关的QTL研究较多,但芥菜型油菜这方面研究极少。甘蓝型油菜中,顾慧^[14]通

过F₂群体获得3个与单株抗压力相关的QTL;张文华^[15]通过分离世代群体中F₄家系群体获得两个与茎强(茎秆抗推力)相关的QTL;彭旭辉^[16]通过DH群体检测到8个与单株抗拉力相关的QTL;李扬^[17]通过重组自交系群体检测到16个与茎秆抗压力相关的QTL。Wei等^[18]检测到11个与茎秆抗折力和7个与茎秆强度显著相关的SNP,并认为编码转录因子的基因*BnaAlg1D*是调节茎秆强度的候选基因;Li等^[19]研究得到13个与茎秆抗折力、2个与茎秆抗折强度和12个与茎秆机械强度相关的QTL,获得了35个与茎强度显著相关的SNP;Yu等^[20]鉴定出13个与茎秆抗折力相关的QTL,2个与茎秆抗折强度相关的QTL;Shao等^[21]鉴定出调控茎秆抗折力的7个QTL和调控茎秆强度的16个QTL。

本研究以包含197个株系的芥菜型油菜重组自交系群体为研究对象,2023年在贵州省贵阳和贵定两个环境条件下测定了该群体的茎粗、鲜干比、茎秆充实度、茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度等6个性状,对抗倒能力不同(高中低)的3类材料进行了茎秆微观结构观察,并对芥菜型油菜茎秆抗倒伏性状进行了QTL定位。本研究结果可为油菜抗倒伏研究和育种提供参考信息。

1 材料与方法

1.1 材料

试验所用材料为课题组前期创建的芥菜型油菜重组自交系群体,群体母本为7H881,父本为YufengZC,包含197个F₈家系的重组自交系群体。群体全部材料及两亲本于2022年10月分别种植在贵州省贵阳市花溪区贵州大学教学实习场(106°71'N,26°57'E)和贵州省黔南布依族苗族自治州贵定县辛巴镇乐邦村(107°22'N,26°58'E)两个试验点,每个材料各种植1行,行长3 m,行宽0.4 m,行距0.4 m,株距0.15 m。田间管理包括苗期浇水,间苗,除草,

苗期施一次肥,间苗时再施一次肥,其余同一般大田管理。

1.2 性状测定

在角果灌浆期,每个株系选取3株具有代表性的单株(避免边际效应及异常株),在基部30 cm处往上取30 cm长的茎秆。测量茎秆茎粗、茎秆鲜重、茎秆干重、茎秆鲜干比、茎秆充实度、茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度。测定和计算方法如下:

茎秆鲜干比=茎秆鲜重/茎秆干重。

茎秆充实度=茎秆干重/长度。

茎秆密度= m/v , m 为鲜重质量, v 为圆台体积。茎秆上、下底面积不同,为圆台而非圆柱,圆台体积= $\frac{1}{3}\pi h(r'^2+r^2+r'r)$,其中 r' 是上底面半径, r 是下底面半径, h 是茎秆长度。

茎秆抗折力:将取回的30 cm长的茎秆两端放置于两桌子之间,中间悬空,用SH-100数显式推拉力计在中心位置向下推,直到茎秆折断为止,仪器自动记录最大值,最大值为茎秆抗折力。

茎秆抗折强度= L/s , $s=\pi r^2$, L 是茎秆抗折力, s 是茎秆折断点截面面积。茎秆抗折强度为单位面积的抗折力。

1.3 显微结构观察

根据茎秆抗折强度将材料分为高抗倒伏(茎秆抗折强度 ≥ 0.6)、中抗倒伏($0.3 < \text{茎秆抗折强度} < 0.6$)和低抗倒伏(茎秆抗折强度 ≤ 0.3)3类,选取高、中、低抗倒伏3类材料各2个株系进行茎秆显微结构观察。在角果灌浆期,每个株系选取3个代表性单株,每个单株截取其基部60 cm处2 cm的主茎段,切下的茎段置于FAA固定液中保存,采用Lecia的CM1900冰冻切片滑走切片法制作切片,进行番红-固绿双重染色,碱性染料番红将导管染色,而酸性染料固绿将筛管染色。并用3DHISTECH P250 FLASH显微镜拍摄照片。所拍照片用CaseViewer软件在选定的比例用标尺进行观察分析。

1.4 QTL分析

结合2022-2023年度贵阳和贵定重组自交系群体茎秆抗倒伏相关性状数据及课题组基于该重组自交系群体创建的芥菜型油菜高密度遗传连锁图谱^[22],采用QTL Map 6.0软件,选用复合区间作图方法,进行芥菜型油菜抗倒伏相关性状的QTL定位工作,LOD值 >2.9 作为QTL判定标准,定位结果利用MapChart软件进行展示。

1.5 数据统计分析

利用Excel软件对数据进行录入与整理,采用

SPSS 25.0软件进行描述性统计及相关性分析,采用Origin 2020软件进行频率直方图绘制,利用CaseViewer 2.4测量显微结构相关数据。

2 结果与分析

2.1 茎秆抗倒伏相关性状表型变异分析

2个环境中197份材料的6个茎秆倒伏相关性状具有广泛的表型变异(表1、图1)。如表1所示,在贵阳,6个性状的变异系数在17.29%~41.35%,其中茎秆抗折力的变异系数最大,茎秆鲜干比的变异系数最小。茎粗变幅从5.30 mm到16.01 mm,平均10.00 mm;茎秆鲜干比变幅从1.83到8.03,平均4.75;茎秆充实度变幅从0.04 g/cm到0.18 g/cm,平均0.09 g/cm;茎秆密度变幅从0.25 g/cm³到0.89 g/cm³,平均0.53 g/cm³;茎秆抗折力变幅从8.10 N到92.10 N,平均30.29 N;茎秆抗折强度变幅从0.20 N/cm²到0.68 N/cm²,平均0.38 N/cm²。在贵定,6个性状的变异系数在14.29%~36.42%,其茎秆抗折力的变异系数最大;茎秆鲜干比的变异系数最小。茎粗变幅从6.35 mm到14.19 mm,平均9.95 mm;茎秆鲜干比变幅从3.33到7.01,平均4.61;茎秆充实度变幅从0.05 g/cm到0.22 g/cm,平均0.10 g/cm;茎秆密度变幅从0.39 g/cm³到0.90 g/cm³,平均0.58 g/cm³;茎秆抗折力变幅从13.75 N到100.00 N,平均46.03 N;茎秆抗折强度变幅从0.23 N/cm²到0.99 N/cm²,平均0.57 N/cm²。

对两个环境主要茎秆性状进行频率分布分析(图1),茎秆茎粗、茎秆鲜干比、茎秆充实度、茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度均呈正态性分布、呈连续变异特点,皆为数量性状。两个环境条件相比较,贵定茎秆充实度、茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度4个性状的最大值、平均值都比贵阳对应性状的大。

2.2 茎秆抗倒伏相关性状的相关性

相关性分析结果(表2)表明,贵阳环境下,茎秆充实度与茎秆密度、茎秆抗折强度呈显著正相关,与茎秆抗折力呈极显著正相关;茎秆密度与茎秆抗折强度呈极显著正相关;茎秆抗折力与茎秆抗折强度呈极显著正相关。贵定环境下,茎秆充实度与茎秆密度、茎秆抗折力、茎秆抗折强度皆呈极显著正相关;茎秆密度与茎秆抗折力、茎秆抗折强度呈极显著正相关。茎秆抗折力与茎秆抗折强度呈极显著正相关。两个环境中各性状间相关关系一致性较好。

表1 197个株系中茎秆抗倒伏相关性状的表型变异

Table 1 Phenotypic variation of traits related to stem lodging resistance in 197 lines

性状 Traits	环境 Environment	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数(%) CV
茎粗 (mm) SD	GY	5.30	16.01	10.00	1.96	19.63
	GD	6.35	14.19	9.95	1.47	14.74
茎秆鲜干比 SFDR	GY	1.83	8.03	4.75	0.82	17.29
	GD	3.33	7.01	4.61	0.66	14.29
茎秆充实度 (g/cm) SF	GY	0.04	0.18	0.09	0.03	29.53
	GD	0.05	0.22	0.10	0.03	28.90
茎秆密度 (g/cm ³) D	GY	0.25	0.89	0.53	0.10	19.41
	GD	0.39	0.90	0.58	0.09	16.20
茎秆抗折力(N) SBF	GY	8.10	92.10	30.29	12.52	41.35
	GD	13.75	100.00	46.03	16.76	36.42
茎秆抗折强度 (N/cm ²) SFS	GY	0.20	0.68	0.38	0.11	27.57
	GD	0.23	0.99	0.57	0.14	24.74

GY: 贵阳; GD: 贵定; 下同

GY: Guiyang; GD: Guiding; SD: Stem diameter; SFDR: Stem fresh-dry ratio; SF: Stem fullness; D: Stem density; SBF: Stem breaking force; SFS: Stem breaking strength.; The same as below

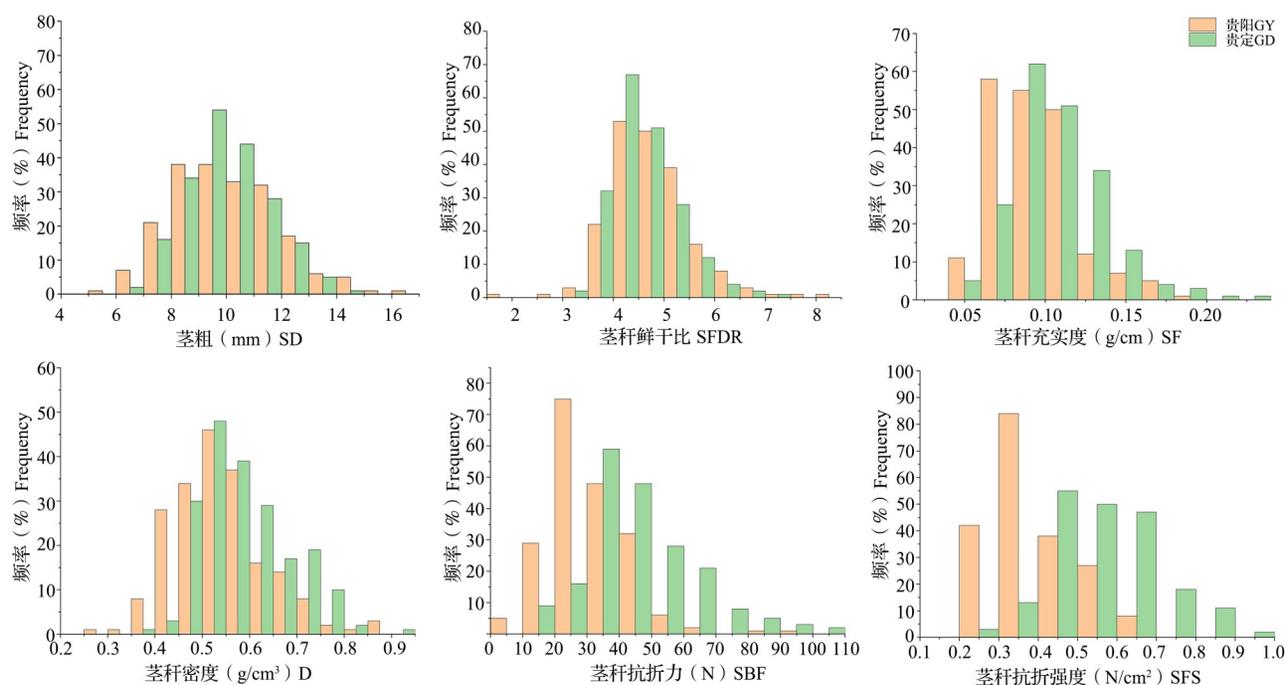


图1 茎秆抗倒伏相关性状的频率分布

Fig.1 Frequency distribution of traits related to stem lodging resistance

表 2 倒伏相关性状的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of lodging related traits

性状 Traits	环境 Environment	茎粗 SD	茎秆鲜干比 SFDR	茎秆充实度 SF	茎秆密度 D	茎秆抗折力 SBF
茎秆鲜干比 SFDR	GY	0.648**				
	GD	0.310**				
茎秆充实度 (g/cm) SF	GY	0.612**	0.253**			
	GD	0.696**	0.048			
茎秆密度 (g/cm ³) D	GY	-0.342**	-0.145*	0.166 [△]		
	GD	-0.100	0.323**	0.240**		
茎秆抗折力(N) SBF	GY	0.679**	0.353**	0.762**	0.085	
	GD	0.612**	0.071	0.865**	0.314**	
茎秆抗折强度 (N/cm ²) SFS	GY	-0.265	-0.292**	0.178 [△]	0.565**	0.350**
	GD	0.006	-0.241**	0.450**	0.564**	0.559**

*: 在 0.05 水平上的相关显著性; **: 在 0.01 水平上的相关显著性

*: Correlation significance at 0.05 level; **: Correlation significance at 0.01 level

在两环境中, 茎秆充实度、茎秆密度和茎秆抗折力皆与茎秆抗折强度呈显著正相关关系, 说明茎秆充实度、茎秆密度和茎秆抗折力越高, 茎秆抗折强度就越大。其中茎秆密度与茎秆抗折强度的相关系数较大, 对茎秆抗折强度贡献最大。在两环境中, 茎秆鲜干比与茎秆抗折强度都呈极显著负相关关系, 说明茎秆鲜干比越大, 其茎秆抗折强度越低。有的性状间的相关性在两环境中差异较大。如茎秆密度与茎秆鲜干比, 在贵阳环境下呈显著负相关, 在贵定环境下则呈极显著正相关; 茎秆密度和茎秆抗折力, 在贵阳环境下无显著关系, 在贵定环境下则呈极显著正相关。

2.3 茎秆显微观察

根据茎秆抗折强度结果, 选取高抗倒伏

(RIL283、RIL364)、中抗倒伏(RIL194、RIL339)、低抗倒伏(RIL366、RIL369) 3 类材料共 6 个株系进行茎秆显微结构观察(表 3), 测定茎秆表皮厚度、皮层厚度、维管束个数、维管束面积和维管束面积占比(图 2)。结果表明高抗倒伏材料和中抗倒伏材料、中抗倒伏材料和低抗倒伏材料表皮厚度差异不显著, 高抗倒伏材料和低倒伏材料的皮层厚度、维管束个数、维管束面积和维管束面积占比均存在显著差异。与低抗倒材料相比, 高抗倒材料的皮层厚、皮层细胞排列紧密, 维管束个数多、面积占比大。所以高抗倒材料茎秆强度的突出表现与其皮层较厚、维管束较多和面积占比大等特有茎秆组织结构存在密切关联。

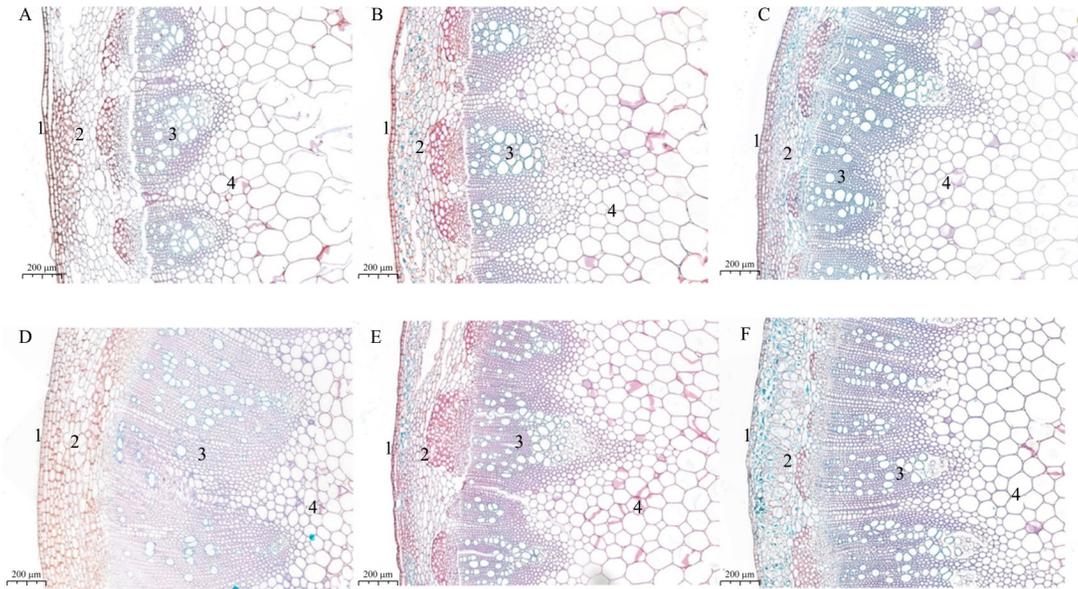
表 3 筛选株系的显微结构观察

Table 3 Observation of stem fiber structure of screened lines

株系编号 Line No.	抗倒伏类型 Lodging resistant type	表皮厚度(μm) Epidermal thickness	皮层厚度(μm) Cortical thickness	维管束个数 Bundle number	维管束面积 (mm ²) Bundle area	维管束面积占比(%) Area proportion of vascular bundle
RIL366	低	10.80a	305.20b	66b	16.3b	19.93b
RIL369		11.75a	329.10b	61b	14.6b	20.48b
RIL194	中	11.80a	287.65ab	80ab	18.4ab	26.86ab
RIL339		11.55a	332.20ab	62ab	18.9ab	33.84ab
RIL283	高	10.30a	379.95a	78a	28.7a	37.03a
RIL364		12.10a	357.30a	88a	31.4a	38.11a

不同字母表示 $P < 0.05$ 水平差异显著

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$



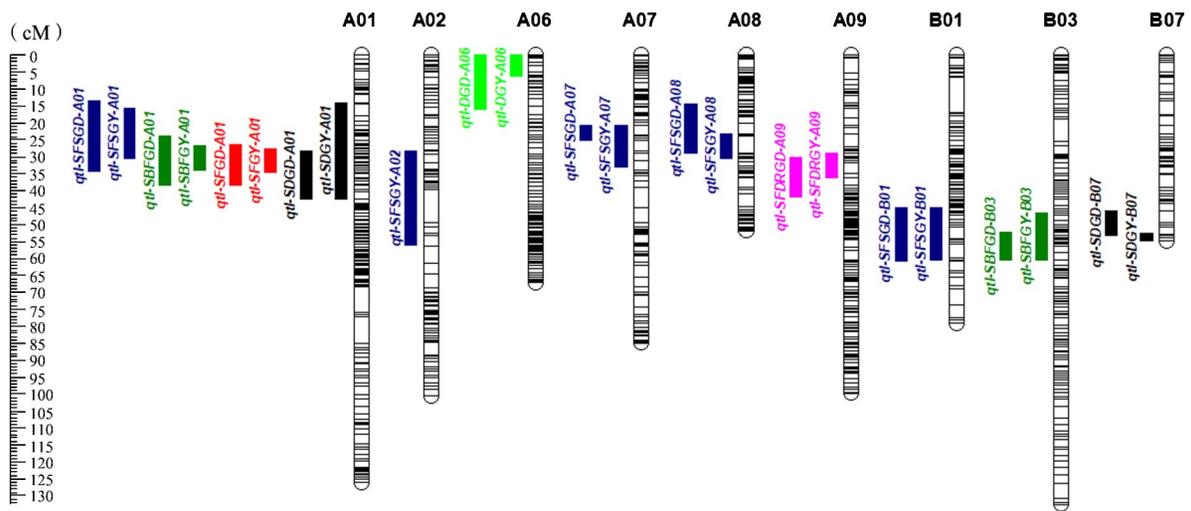
A: 株系 366; B: 株系 369; C: 株系 194; D: 株系 339; E: 株系 283; F: 株系 364。1: 表皮; 2: 皮层; 3: 维管束; 4: 髓
 A: Line 366; B: Line 369; C: Line 194; D: Line 339; E: Line 283; F: Line 364。1: Epidermis; 2: Cortex; 3: Vascular bundle; 4: Pulp
 图2 芥菜型油菜抗折强度不同的株系茎秆显微结构观察图

Fig.2 Observation on the microstructure of the stems of different strains of mustard rapeseed with different bending strength

2.4 茎秆抗倒伏性状 QTL 定位

本研究在已有高密度遗传图谱的基础上,用 QTL Map6.0 软件复合区间作图法,对芥菜型油菜 RIL 群体抗倒伏性状进行 QTL 定位和效应检测。在两个环境条件下,共检测到 23 个 QTL 位点(图 3),分布在 A01、A02、A06、A07、A08、A09、B01、B03 和 B07 共 9 个连锁群上,LOD 值为 2.93~5.31,单个 QTL 可解释的表型变异为 6.3%~12.0%。4 个与茎粗有关的 QTL 分布在 A01 和 B07

连锁群上,LOD 值为 2.93~5.31,单个 QTL 可解释的表型变异为 6.67%~12.0%;2 个与茎秆鲜干比有关的 QTL 分布在 A09 连锁群上,LOD 值为 3.15~5.28,单个 QTL 可解释的表型变异为 7.2%~12.0%;2 个与茎秆充实度有关的 QTL 分布在 A01 连锁群上,LOD 值为 3.54~3.85,单个 QTL 可解释的表型变异为 8.1%~8.83%;2 个与茎秆密度有关的 QTL 分布在 A06 连锁群上,LOD 值为 3.03~3.54,单个 QTL 可解释的表型变异为 6.9%~8.1%;4 个与茎秆抗折力有



QTL 名称表示 qtl+性状+环境+染色体。不同颜色代表不同性状
 QTL name represents qtl+trait+environment+chromosome. Different colors represent different traits

图3 芥菜型油菜茎秆抗倒伏性状相关 QTL 定位
 Fig.3 QTL mapping of stem lodging resistance traits in mustard rapeseed

关的QTL分布在A01、B03连锁群上,LOD值为3.03~3.87,单个QTL可解释的表型变异为4.1%~5.1%,两个环境下均能在A01和B03连锁群上检测到茎秆抗折力相关的QTL位点;9个与茎秆抗折强度有关的QTL,分布在A01、A02、A07、A08和B01连锁群上,LOD值为3.15~4.9,单个QTL可解释的表型变异为7.5%~11.0%,两个环境下均能在A01、A07、A08和B01连锁群上检测到茎秆抗折强度相关的QTL位点。

3 讨论

在贵阳和贵定两个环境下,茎秆抗折力、茎秆抗折强度的变异系数均在20%以上,说明群体株系间变异较大,是研究油菜茎秆抗倒伏的理想材料。两环境中茎秆密度、茎秆充实度均与茎秆抗折强度呈显著正相关关系,茎秆密度越大,内容物越充实,茎秆承受力就越大,茎秆抗倒伏能力就越强。两环境下茎秆抗折力和茎秆抗折强度呈显著正相关,与官邑^[23]和许风英等^[24]研究结果略有不同,可能是因为本研究中环境因素对二者关系有一定的影响。不同研究中,茎秆抗折力和茎秆抗折强度都作为研究作物抗倒伏能力的重要指标,而黄文辉等^[25]的研究则表明茎秆抗折强度比茎秆抗折力更能代表作物的抗倒伏能力。本研究中,茎秆抗折强度与茎秆充实度、茎秆密度间的相关性在两个环境下表现一致,而茎秆抗折力与茎秆密度间的相关性在两个环境下表现不一致,可能是因为后者受环境影响更大,所以本研究也认为茎秆抗折强度更适合作为抗倒伏能力研究的指标。且在本研究中,相比较于茎秆密度,茎秆充实度与茎秆抗折力及茎秆抗折强度均表现出了显著的正相关关系,因此茎秆充实度也可作为茎秆抗倒伏性状研究的重要指标。

油菜茎秆抗倒伏性状在生产上意义重大,抗倒伏单株可以有效避免倒伏后引起的缺水、易感染病害、晚熟等不良表现。油菜茎秆抗倒能力是茎秆纤维素含量、株高和天气等综合因素共同作用的结果,而茎秆本身组成结构对倒伏的影响很大,如茎秆中维管束的大小、数量等^[26]。维管系统除了能为植物体传导水分、无机盐和有机养分外,还能支撑植物体,由维管束相互连接构成。植物体内的维管束排列越紧密,维管束与维管束之间的间距越小,支撑植物体的作用就越大,植物就不易倒伏^[27]。

本研究对芥菜型油菜RIL群体的不同抗倒伏类型的6个株系的茎秆显微结构进行了观察。结果发

现,所有材料的茎秆表皮只有一层,且其表皮厚度差异不显著,而高抗倒材料的皮层、维管束个数、维管束排列与维管束面积占比要比低抗倒材料皮层厚、维管束个数多、维管束排列紧密、维管束面积占比大,这与谢晋等^[28]的研究结果基本一致。抗倒伏的大豆、玉米以及小麦品种茎维管束排列相对更加紧密,且基部茎节的维管束数量越多抗倒性能越好^[29],结论与本研究结果一致。油菜茎秆与抗倒伏之间的紧密联系,有很多研究者建议利用油菜茎秆微观结构作为油菜抗倒伏的重要指标,如油菜皮层、维管束层相对茎秆横切面积占比^[30],髓部、皮层和维管束层占比^[5],髓面积^[29],茎秆维管束附近各组织的面积以及茎秆髓腔组织占总面积的比例^[31]。因此,在油菜抗倒伏品种选育过程中可更多地关注维管束在茎秆髓腔外组织中的比例,给油菜育种带来新策略。

本研究在两个环境条件下共检测到芥菜型油菜抗倒伏性状相关的23个QTL位点,分布在A01、A02、A06、A07、A08、A09、B01、B03和B07连锁群上。其中,4个QTLs与茎秆茎粗有关;2个QTLs与茎秆鲜干比有关;2个QTLs与茎秆充实度有关;2个QTLs与茎秆密度有关;4个与茎秆抗折力有关的QTL,可解释的表型变异为4.1%~5.1%;9个与茎秆抗折强度有关的QTL,可解释的表型变异为7.5%~11.0%。相关研究在芥菜油菜中鲜有开展,而在甘蓝型油菜中开展了部分相关研究工作。本研究的开展,可以为芥菜型油菜相关研究提供案例和借鉴,也可作为芥菜型油菜高抗倒性状的育种应用打下基础。

参考文献

- [1] 魏丽娟. 甘蓝型油菜茎秆木质素与抗性性状的相关性研究及全基因组关联分析. 重庆: 西南大学, 2016
Wei L J. Study on correlation between stem lignin and resistance traits in *Brassica napus* and genome-wide association analysis. Chongqing: Southwest University, 2016
- [2] 杜映池. 浅谈油菜高产栽培技术. 农业开发与装备, 2015(8): 136-137
Du Y C. Discussion on high-yield cultivation technology of rapeseed. Agricultural Development and Equipment, 2015(8): 136-137
- [3] 陈丽, 杨雯竹, 高志宏, 胡彩红, 杜才富, 雷绍林. 贵州100份芥菜型油菜种质资源表型鉴定及聚类分析. 种子, 2022, 41(7): 65-69
Chen L, Yang W Z, Gao Z H, Hu C H, Du C F, Lei S L. Phenotypic identification and cluster analysis of 100 mustard

- rape germplasm resources from Guizhou. *Seed*, 2022, 41 (7): 65-69
- [4] 李秀萍, 刘青元, 杜德志, 王宁惠, 田正科. 青海省白菜型春油菜的主要特性. *青海农林科技*, 1995(1):39-40, 10
Li X P, Liu Q Y, Du D Z, Wang N H, Tian Z K. Main characteristics of cabbage type spring rape in Qinghai province. *Qinghai Agriculture and Forestry Science and Technology*, 1995(1):39-40, 10
- [5] 师恭曜. 甘蓝型油菜茎秆抗倒伏性构成因素的鉴定与评价. 郑州: 郑州大学, 2010
Shi G Y. Identification and evaluation of the components of lodging resistance in stem of *Brassica napus*. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2010
- [6] 李锦标. 油菜倒伏的危害及预防. *农业灾害研究*, 2019, 9(1): 16-17, 19
Li J B. Damage and prevention of rape lodging. *Agricultural Disaster Research*, 2019, 9 (1):16-17, 19
- [7] 周晓彬, 肖数数, 王莹莹, 冯星星, 王德鹏, 唐浩月, 范玉刚, 龚德平. 油菜倒伏问题研究进展. *湖北农业科学*, 2011, 50(20): 4105-4108, 4115
Zhou X B, Xiao S S, Wang Y Y, Feng X X, Wang D P, Tang H Y, Fan Y G, Gong D P. Research progress on lodging in rape. *Hubei Agricultural Sciences*, 2011, 50(20):4105-4108, 4115
- [8] 孙盈盈, 刘婷婷, 杨海燕, 左青松, 周广生, 吴江生. 油菜茎秆特性与抗倒性及产量的关联研究. *湖北农业科学*, 2014, 53(20):4796-4801
Sun Y Y, Liu T T, Yang H Y, Zuo Q S, Zhou G S, Wu J S. Study on correlation between stem characteristics and lodging resistance and yield of rapeseed. *Hunan Agricultural Sciences*, 2014, 53(20):4776-4801
- [9] 刘唐兴, 官春云, 梁勇. 油菜倒伏研究进展. *作物研究*, 2007(2):140-144
Liu T X, Guan C Y, Liang Y. Research progress of lodging in rape. *Crop Research*, 2007(2):140-144
- [10] Kendall S L, Holmes H, White C A, Clarke S M, Berry P M. Quantifying lodging-induced yield losses in oilseed rape. *Field Crops Research*, 2017, 211:106-113
- [11] Shah A N, Tanveer M, Rehman A U, Anjum S A, Iqbal J, Ahmad R. Lodging stress in cereal-effects and management: An overview. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2017, 24(6): 5222-5237
- [12] 李洪戈. 甘蓝型油菜分枝角度和茎秆倒伏性状的遗传基础解析. 武汉: 华中农业大学, 2018
Li H G. Basis analysis of branch angle and stalk lodging traits in *Brassica napus*. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018
- [13] 刘洁, 何红琼, 牛应泽, 郭世星. 甘蓝型油菜茎秆强度相关性及其与农艺性状的相关分析. *华北农学报*, 2021, 36(S1): 149-154
Liu J, He H Q, Niu Y Z, Guo S X. Correlation between stem strength and agronomic traits in *Brassica napus*. *Journal of North China Agronomy*, 2021, 36(S1):149-154
- [14] 顾慧. 甘蓝型油菜抗倒伏性状的遗传和QTL分析. 南京: 南京农业大学, 2008
Gu H. Genetic and QTL analysis of lodging resistance traits in *Brassica napus*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008
- [15] 张文华. 甘蓝型油菜抗倒伏相关性状的遗传分析和QTL定位. 武汉: 华中农业大学, 2010
Zhang W H. Genetic analysis and QTL mapping of lodging resistance related traits in *Brassica napus*. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2010
- [16] 彭旭辉. 甘蓝型油菜抗倒伏指标的选取及其QTL定位. 重庆: 西南大学, 2012
Peng X H. Selection and QTL mapping of lodging resistance indexes in *brassica napus*. Chongqing: Southwest University, 2012
- [17] 李扬. 甘蓝型油菜倒伏相关性状QTL定位和木质素合成关键基因表达研究. 南京: 南京农业大学, 2013
Li Y. Study on QTL mapping of lodging related traits and expression of key genes for lignin synthesis in *brassica napus*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013
- [18] Wei L J, Jian H J, Lu K, Yin N W, Wang J D, Xiu J, Li W, Liu L Z, Xu X F, Wang R, Paterson A H, Li J. Genetic and transcriptomic analyses of lignin- and lodging-related traits in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(9):1961-1973
- [19] Li H G, Cheng X, Zhang L P, Hu J H, Zhang F G, Chen B Y, Xu K, Gao G H, Li H, Li L X, Huang Q, Li Z Y, Yan G X, Wu X M. An integration of genome-wide association study and gene Co-expression network analysis identifies candidate genes of stem Lodging-Related traits in *Brassica napus*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:96
- [20] Yu K J, Zhang W, Guo Y, Zheng M, Chen F, Sun C M, Hu M L, Tian E T, Wang X D, Zhang J F. Integrating unconditional and conditional QTLs to dissect the genetic basis of stem mechanical strength in *Brassica napus* L. *Euphytica*, 2021, 217(3):1-19
- [21] Shao Y J, Shen Y S, He F F, Li Z Y. QTL Identification for stem fiber, strength and rot resistance in a DH population from an alien introgression of *Brassica napus*. *Plants*, 2022, 11(3):373
- [22] 晏伟. 芥菜型油菜主要脂肪酸性状的QTL定位与分析. 贵阳: 贵州大学, 2023
Yan W. QTL Mapping and analysis of main fatty acid traits in Mustard rape. Guiyang: Guizhou University, 2023
- [23] 官邑. 油菜抗倒伏性及其影响因素. *作物研究*, 2014, 28(2): 216-220
Guan Y. Lodging resistance and its influencing factors in rape. *Crop Research*, 2014, 28(2):216-220
- [24] 许凤英, 毛群帮, 邢丹英, 秦亚平, 王晓玲. 油菜抗倒伏性的评价方法研究. *河南农业科学*, 2009, 38(11):41-43
Xu F Y, Mao Q B, Xing D Y, Qing Y P, Wang X L. Study on evaluation method of lodging resistance in rape. *Henan Agricultural Sciences*, 2009, 38(11):41-43

- [25] 黄文辉, 王会, 蔡鑫, 汪文祥, 付丽, 胡琼, 成洪涛, 梅德圣. 甘蓝型油菜 DH 群体抗倒伏相关性状遗传分析. 中国油料作物学报, 2018, 40(1): 18-24
Huang W H, Wang H, Cai X, Wang W X, Fu L, Hu Q, Cheng H T, Mei D S. Genetic analysis of lodging resistance related traits in DH population of *Brassica napus*. Chinese Journal of Oil Crops, 2018, 40(1): 18-24
- [26] 李尧臣, 顾慧, 戚存扣. 抗倒伏甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 根和茎解剖学结构分析. 江苏农业学报, 2011(1): 36-44
Li Y C, Gu H, Qi C K. Analysis of root and stem anatomy of lodging resistant *Brassica napus* L.. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2011 (1) : 36-44
- [27] 罗斌, 郭凯红, 李保军, 赵亚军, 赵卫国, 赵小萍, 王灏. 油菜倒伏的研究趋势. 陕西农业科学, 2018, 64(8): 97-100
Luo B, Guo K H, Li B J, Zhao Y J, Zhao W G, Zhao X P, Wang H. Research trend of rape lodging. Shaanxi Agricultural Sciences, 2018, 64(8): 97-100
- [28] 谢晋, 殷婷, 孙欢, 赵志刚, 余青兰. 春性甘蓝型油菜抗倒伏资源评价与筛选. 江苏农业科学, 2019, 47(10): 109-113
Xie J, Yin T, Sun H, Zhao Z G, Yu Q L. Evaluation and screening of lodging resistance resources in spring *Brassica napus*. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(10): 109-113
- [29] 冯素伟, 姜小苓, 胡铁柱, 牛立元, 茹振钢, 李笑慧, 尹坤. 不同小麦品种茎秆显微结构与抗倒强度关系研究. 中国农学通报, 2012, 28(36): 57-62
Feng S W, Jiang X L, Hu T Z, Niu L Y, Ru Z G, Li X H, Yin K. Study on the relationship between stem microstructure and topside resistance of different wheat varieties. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(36): 57-62
- [30] 马宁, 张冰冰, 徐宇, 李青青, 刘翔, 秦梦凡, 左凯峰, 郭娜, 黄镇, 徐爱遐. 不同株高甘蓝型油菜茎秆特性及其与倒伏的相关性. 西北农业学报, 2021, 30(2): 203-211
Ma N, Zhang B B, Xu Y, Li Q Q, Liu X, Qin M F, Zuo K F, Guo N, Huang Z, Xu A X. Stem characteristics of *brassica napus* with different plant height and their correlation with lodging. Journal of Northwest Agricultural Sciences, 2021, 30(2): 203-211
- [31] 郭永翠, 秦江南, 张锐. 核桃内果皮木质素生物合成途径关键基因研究进展. 现代园艺, 2019(7): 5-8
Guo Y C, Qin J N, Zhang R. Research progress on key genes of lignin biosynthesis pathway in walnut endocarp. Modern Horticulture, 2019(7): 5-8