

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: 倒伏是一个严重降低油菜产量、品质和影响机械化生产的重要性状。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主要重点是提高茎秆强度。因此, 本文以包含 197 个芥菜型油菜株系的重组自交系 (Recombinant inbred lines, RILs) 群体为研究材料, 分别在贵阳和贵定两个环境条件下考察了该群体的茎粗、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, 全部性状均表现出了较大的变异, 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的正相关。进一步对茎秆抗折强度表现为高中低的三类材料进行了茎秆微观结构观察。相比较于低抗倒材料, 高抗倒材料的皮层、维管束个数、维管束排列与维管束面积占比要更大。QTL 初定位结果检测到 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%; 10 个 QTL 与茎秆强度有关, 可解释的表型变异为 7.5%~11%。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 trait 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

收稿日期:

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); 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)

Fundation projects: Guizhou Provincial Science and Technology Support Program Project (Key 031 of Qiankehe Support [2022]); 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); Guizhou Provincial Key Laboratory for Grain and Oil Crop Branch Breeding Project (Qiankehe Zhongyindi [2023] 008)

environmental conditions in Guiyang and Guiding, respectively. The characters showed great variation and 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. Compared to low resistance materials, high resistance materials have a larger proportion of cortex, number of vascular bundles, vascular bundle arrangement, and vascular bundle area. In addition, 4 QTL for stem thickness, 2 QTL for stem fresh to dry ratio, 2 QTL for stem plumpness, and 2 QTL for stem density; four QTL for stem bending resistance explained the phenotypic variation of 4.1%-5.1%; 10 QTL for stem strength explained the phenotypic variation of 7.5%-11%. 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]。油菜种类主要有三种，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]。在油菜生长过程中经常会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，影响机械化收获^[5]；还会使植株易感染病害、菜籽粒发芽，并造成 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，不能与过高的株高和浓密结果层相匹配^[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]。且抗茎秆倒伏与油菜产量关系更为密切^[10]，因为越是高产品种，其角果层重量越大，越易导致茎秆折断进而倒伏^[11]。油菜茎秆抗倒伏研究中，刘唐兴^[9]认为主茎基部往上 30~60 cm 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^[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，是秸秆强度评估的最佳时期。因此，本研究选取成熟期及主茎基部往上 30~60 cm 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常被研究，但芥菜型油菜这方面研究极少。甘蓝型油菜中，顾慧通过 F₂ 群体获得 3 个与单株抗压力相关的 QTL^[14]；张文华通过分离世代群体中 F₄ 家系群体获得两个与茎强相关的 QTL^[15]；彭旭辉通过 DH 群体检测到 8 个影响单株抗拉力的 QTL^[16]；李扬通过 RIL 群体检测到 16 个与茎秆抗压力相关的 QTL^[17]。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（TF）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^[20]鉴定出 13 个与茎秆抗折力的 QTL，两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 RIL 群体为研究对象，在贵阳和贵定两个环境条件下考察了该群体的茎粗、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）的三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 田间试验

试验所用材料为课题组前期创建的芥菜型油菜 RIL 群体，该群体由亲本 7H881 和 YufengZC 创建，包含 197 个 RIL_s 株系。群体全部材料于 2022 年 10 份分别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，每个株系种植 4 m×0.4 m 的长行。

1.2 性状分析

在角果灌浆期，每个株系选取三株具有代表性的单株（避免边际效应及异常株），在基部往上 30 cm 处取 30 cm 长的茎秆。测量茎秆的茎粗、鲜重、干重、鲜干比、充实度、密度、抗折力和抗折强度。测定和计算方法如下：

充实度 g/cm：干重/长度得到茎秆的充实度。

密度 g/cm³： $\rho = m/v$ ； ρ 是密度， m 是质量， v 是体积。茎秆上、下底面积不同是圆台而非圆柱，圆台的体积公式： $V = \frac{1}{3} \pi h(r'^2 + r^2 + r'r)$ ，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 N：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 N/cm²： $F = L/s$ ， $s = \pi r^2$ ， L 是茎秆抗折力， s 是茎秆折断点截面面积， F 是茎秆抗折强度，即单位面积的抗折力。

1.3 显微结构观察

根据抗折强度测定结果（表 1）、选取高抗倒伏 $F > 0.6$ （RIL283、RIL364）、中抗倒伏 $0.3 < F < 0.6$ （RIL194、RIL339）、低抗倒伏 $F \leq 0.3$ （RIL366、RIL369）株系各 2 个作为茎秆显微结构观察材料（表 1），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往上 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 冰冻切片机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。

表 1 筛选株系抗折强度

Table 1 Flexural strength of screened lines

抗倒伏 Lodging-resistant	低 Low				中 Middle				高 High			
	RIL 366		RIL 369		RIL 194		RIL 339		RIL 283		RIL 364	
株系编号 Line No	GY	GD	GY	GD	GY	GD	GY	GD	GY	GD	GY	GD
环境 Environments												
茎秆抗折强度 Flexural strength	0.27	0.30	0.25	0.27	0.39	0.55	0.41	0.52	0.64	0.79	0.63	0.76

GY: 贵阳, GD: 贵定。下同

GY: Guiyang, GD: Guiding, respectively. The same to the below

1.4 QTL 分析

结合 2022-2023 年度贵阳和贵定 RIL 群体茎秆抗倒伏相关性状数据及课题组基于该 RIL 群体创建的芥菜型油菜高密度遗传连锁图谱^[22]，采用 QTL Map6.0 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。

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

对 2 个环境中 197 份材料的 6 个茎秆倒伏相关性状进行了评估，发现了广泛的表型变异（表 2 和图 1）。如表 2 所示，在贵阳，6 个性状的总变异系数在 17.29%~41.35%，其中茎秆抗折力的变异最大（41.35%）；茎秆鲜干比的变异程度最小（17.29%）。其中，茎粗变幅从 5.3 mm 到 16.01 mm，平均 10 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 0.09g/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 个性状的总变异在 14.74%~36.42%，其茎秆抗折力的变异最大（36.42%）；茎秆鲜干比的变异程度最小（14.29%）。其中，茎粗变幅从 6.35 mm 到 14.19 mm，平均 9.95mm，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。

对两地主要茎秆性状做频率分布图（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。

表 2 197 个株系中茎秆倒伏相关性状的表型变异

Table 2 Phenotypic variation of stem lodging related traits in 199 lines

性状 Traits	环境 Environment	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	SD	CV (%)
茎粗 (mm) Stem diameter	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 Fresh-dry ratio	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) Stem fullness	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) Stem density	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) Stem breaking resistance	GY	8.10	92.1	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) Flexural strength	GY	0.20	0.68	0.38	0.11	27.57
	GD	0.23	0.99	0.57	0.14	24.74

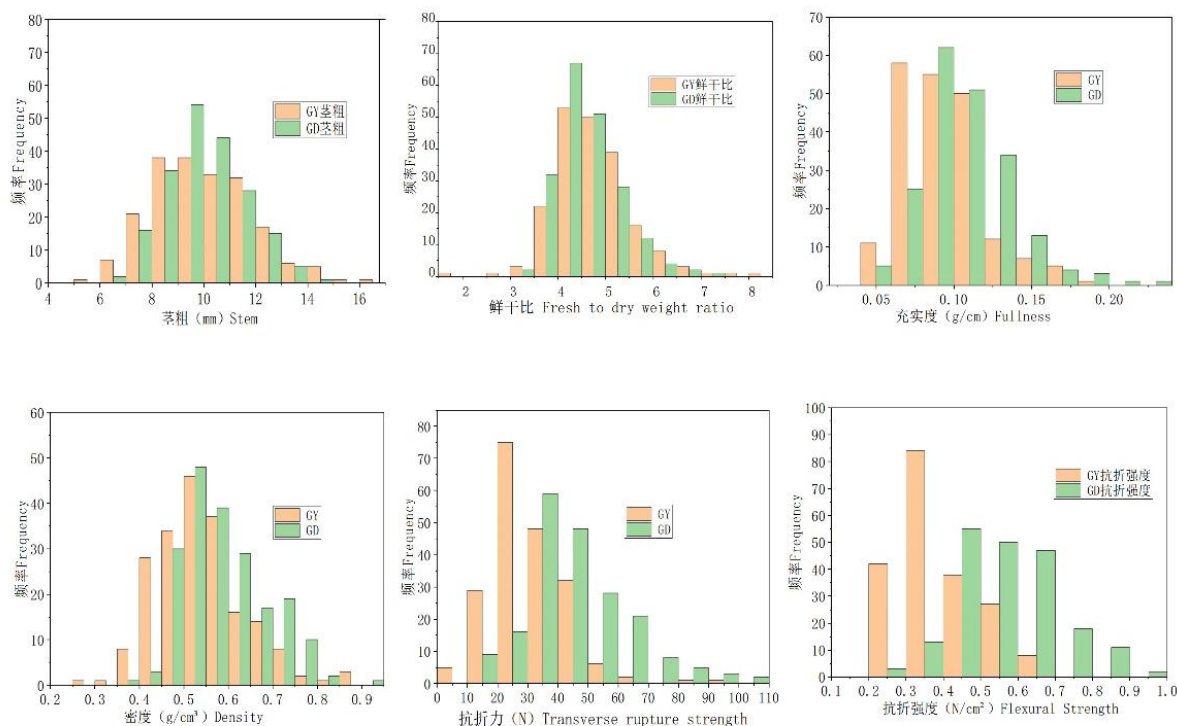


图 1 茎秆倒伏相关性状的直方图

Figure 1 Histogram of stem lodging related traits

2.2 茎秆抗倒伏相关性状的相关性

性状的相关性分析结果（表3）表明，贵阳环境下，茎粗与茎秆鲜干比（ $r=0.648^{**}$ ）、与茎秆充实度（ $r=0.612^{**}$ ）、与茎秆抗折力（ $r=0.679^{**}$ ）均呈极显著正相关，与茎秆密度呈极显著负相关（ $r=-0.342^{**}$ ）。茎秆鲜干比与茎秆充实度（ $r=0.253^{**}$ ）、茎秆抗折力（ $r=0.353^{**}$ ）呈极显著正相关，与茎秆密度（ $r=-0.145^*$ ）和茎秆抗折强度（ $r=-0.292^{**}$ ）呈显著负相关。茎秆充实度与茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度皆呈显著正相关。茎秆密度与茎秆抗折强度呈显著正相关。茎秆抗折力与茎秆抗折强度呈显著正相关。而在贵定环境下，茎粗与茎秆鲜干比（ $r=0.310^{**}$ ）、茎秆充实度（ $r=0.696^{**}$ ）、茎秆抗折力（ $r=0.612^{**}$ ）均呈极显著正相关（。茎秆鲜干比与茎秆密度（ $r=0.353^{**}$ ）呈极显著正相关与茎秆抗折强度（ $r=-0.241^{**}$ ）呈极显著负相关。茎秆充实度与茎秆密度、茎秆抗折力和茎秆抗折强度皆呈显著正相关。茎秆密度与茎秆抗折力和茎秆抗折强度呈显著正相关。茎秆抗折力与茎秆抗折强度呈极显著正相关。

表3 倒伏相关性状的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of lodging related traits

性状 Traits	环境 Environment	茎粗 stem diameter	茎秆鲜干比 Fresh-dry ratio	茎秆充实度 Stem fullness	茎秆密度 Stem density	茎秆抗折力 Stem breaking resistance
茎秆鲜干比 Fresh-dry ratio	GY	0.648**				
	GD	0.310**				
茎秆充实度(g/cm) Stem fullness	GY	0.612**	0.253**			
	GD	0.696**	0.048			
茎秆密度(g/cm ³) Stem density	GY	-0.342**	-0.145*	0.166*		
	GD	-0.100	0.323**	0.240**		
茎秆抗折力(N) Stem breaking resistance	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) Flexural strength	GY	-0.265	-0.292**	0.178*	0.565**	0.350**
	GD	0.006	-0.241**	0.450**	0.564**	0.559**

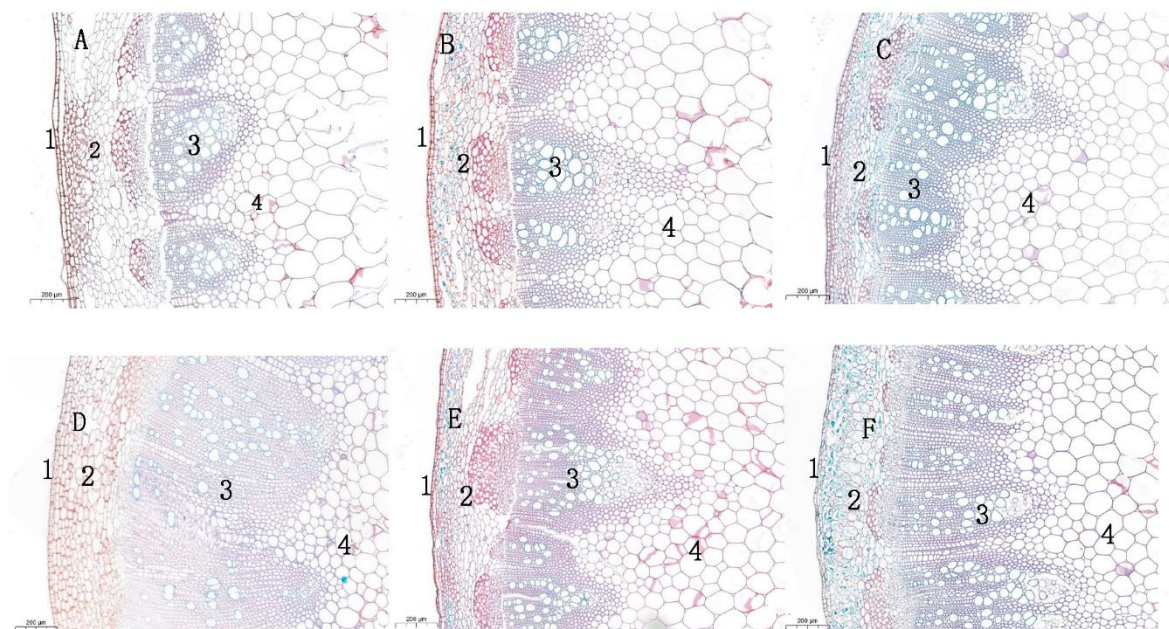
*: 在 0.05 水平上的相关显著性, **: 在 0.01 水平上的相关显著性

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

在两环境中，茎秆充实度（ $r=0.178^*$, 0.450^{**} ）、茎秆密度（ $r=0.565^{**}$, 0.564^{**} ）和茎秆抗折力（ $r=0.350^{**}$, 0.559^{**} ）皆与茎秆抗折强度呈极显著正相关关系，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。特别是茎秆密度与茎秆抗折强度的相关系数最大（ $r=0.565^{**}$, 0.564^{**} ），它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（ $r=-0.292^{**}$, -0.241^{**} ），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（ $r=-0.145^*$ ），在贵定环境下则呈极显著正相关（ $r=0.323^{**}$ ）；茎秆密度和茎秆抗折力，在贵阳环境下无显著关系（ $r=0.085$ ），在贵定环境下则呈极显著正相关（ $r=0.314^{**}$ ）。

2.3 茎秆显微观察

对用于茎秆显微观察的茎段采用滑走切片法制作切片，再进行番红-固绿双重染色，放于 3DHISTECH P250 FLASH 显微镜下拍摄。染色拍摄完成后用 CaseViewer 软件观察并记录各株系主茎基部横切面的表皮和皮层的厚度、维管束的数目和面积占比。芥菜型油菜抗折强度不同株系的茎秆显微观察图见图 2。



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, and 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

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

芥菜型油菜抗折强度不同的 RIL 系的茎秆表皮厚度、皮层厚度、维管束个数、维管束面积和维管束面积占比进行测定（表 4），结果表明尽管高和中及中和低抗倒伏材料表皮细胞的厚度差异不显著，但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占比存在明显差异，高抗倒材料与低抗倒材料相比，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表现突出与其皮层较厚、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 4 筛选株系的显微结构特征

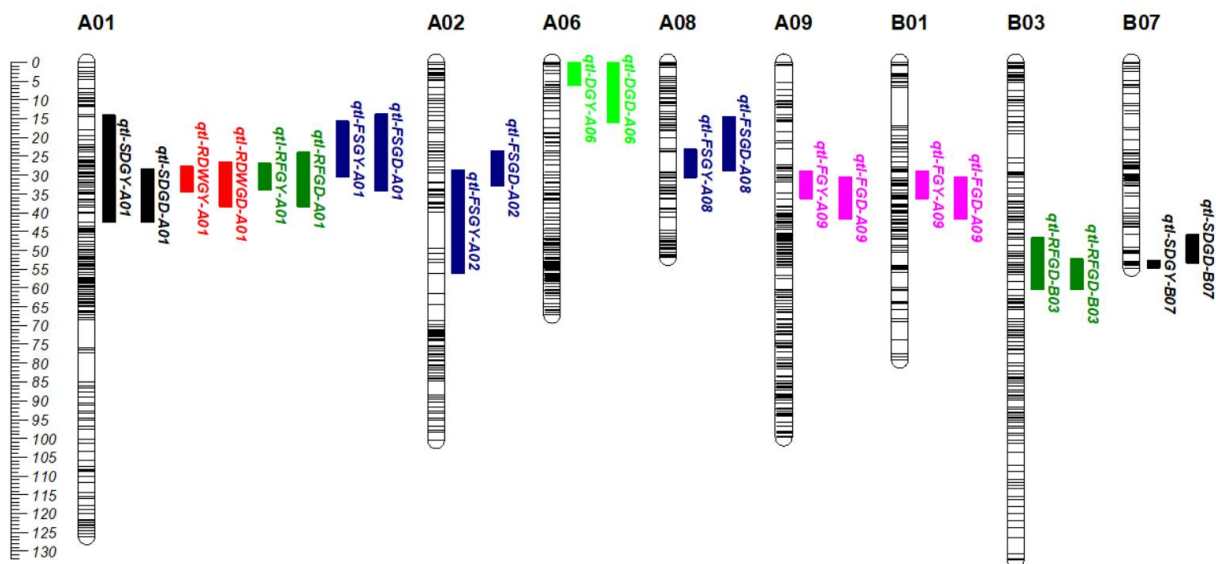
Table 4 Observation of stem fiber structure of screened lines

株系编号 Line No	表皮厚度 Epidermal thickness (μm)	皮层厚度 Cortical thickness(μm)	维管束个数 Bundle number	维管束 面积 Bundle area (mm ²)	维管束面积占比 Area proportion of vascular bundle (%)
RIL366	10.80a	305.20b	66b	16.3b	19.93b
RIL369	11.75a	329.10b	61b	14.6b	20.48b
RIL194	11.80a	287.65ab	80ab	18.4ab	26.86ab

RIL339	11.55a	332.20ab	62ab	18.9ab	33.84ab
RIL283	10.30a	379.95a	78a	28.7a	37.03a
RIL364	12.10a	357.30a	88a	31.4a	38.11a

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对芥菜型油菜 RIL 群体抗倒伏性状用 QTL Map6.0 软件进行 QTL 定位, 选用复合区间作图法, 进行 QTL 定位和效应检测(表 5)。在两个环境条件下, 共检测到 22 个 QTL 位点(图 3), 分布在 A01、A02、A06、A08、A09、B01、B03 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 6.3%~11.0%。4 个与茎秆和茎粗有关的 QTL 分布在 A01 和 B03 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 个与茎秆抗折力有关的 QTL 分布在 B03、A01 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%, B03 和 A01 连锁群上都能检测到两地关于茎秆抗折力的 QTL 位点; 10 个与茎秆强度有关的 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%~12.0%, 在 A01、A02、A07、A08 和 B01 连锁群上都能够检测到两地关于茎秆强度的 QTL 位点。



QTL 名称表示 qtl+性状+环境+染色体

QTL name represents qtl+trait+environment+chromosome

图 3 芥菜型油菜茎秆抗倒伏性状 QTL 定位图

Figure 3 QTL mapping of stem lodging resistance traits in mustard rapeseed

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都在 20%以上，说明该芥菜型油菜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、茎秆充实度都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^[24]等研究结果略有不同，本研究中，环境因素对二者关系有一定影响。不同研究中，茎秆抗折力和茎秆抗折强度分别作为研究作物抗倒伏能力的两个重要指标，而黄文辉^[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和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在两个环境下表现不一致，后者受环境影响可能更大些，所以本研究中茎秆抗折强度也更适合作为抗倒伏能力研究的指标。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，认为该性状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^[26-28]。维管系统除了能为植物体输导水分、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^[29]。

本研究对芥菜型油菜 RIL 群体的不同抗倒伏材料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^[30]的研究结果基本一致。而与姜维梅^[31]、马霓^[32]的研究结果略有不同，他们在抗倒伏油菜品系与不抗倒伏油菜品系维管束数目上没有发现明显差异。而在抗倒伏的大豆、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^[33]，结论与本文一致。因为油菜茎秆与抗倒伏之间的这种紧密联系，有很多人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^[34]，髓部、皮层和维管束层占比^[5]，髓面积^[33]，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^[35]。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 22 个 QTL 位点，分布在 A01、A02、A06、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%；10 个与茎秆强度有关的 QTL，可解释的表型变异为 7.5%~11%。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，如：顾慧得到 3 个 QTLs 与单株抗压力相关^[14]；张文华得到 2 个 QTLs 与茎强相关^[15]；彭旭辉检测到 8 个 QTLs 与单株抗拉力相关^[16]；李扬检测到 16 个 QTLs 与茎秆抗压力相关^[17]。而 Wei 等检测到 11 个茎秆抗折力 SNP，和 7 个茎秆强度 SNP^[18]；Li 等研究得到 13 个茎秆抗折力 QTLs、2 个茎秆抗折强度 QTLs，和 12 个茎秆机械强度 QTLs^[19]；Yu 鉴定出 13 个 QTLs 与茎秆抗折力相关，2 个 QTLs 与茎秆抗折强度相关^[20]；Shao 等鉴定出 7 个 QTLs 调控茎秆抗折力，16 个 QTLs 调控茎秆强度^[21]。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(07): 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 (07): 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(01): 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(01): 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
- [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(01): 16-17+19
- Li J B. Damage and prevention of rape lodging, Agricultural Disaster Research 2019, 9 (01): 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(02): 140-144
- Liu T X, Guan C Y, Liang Y. Research progress of lodging in rape. Crop Research, 2007(02): 140-144
- [10] Shah Adnan Noor, Tanveer Mohsin, Rehman Atique Ur, Anjum Shakeel Ahmad, Iqbal Javaid, Ahmad Riaz. Lodging stress in cereal-effects and management: an overview.. Environmental science and pollution research international, 2017, 24(6)
- [11] Kendall S L, Holmes H, White C A White,S.M. Clarke,P.M. Berry. Quantifying lodging-induced yield losses in oilseed rape. Field Crops Research, 2017, 211
- [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. 华中农业大, 2018
- Li H G. basis analysis of branch Angle and stalk lodging traits in Brassica napus . 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状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, 21, 36(S1): 149-154
- [14] 顾慧. 甘蓝型油菜抗倒伏性状的遗传和 QTL 分析. 南京农业大学, 2008
- GU H. Genetic and QTL analysis of lodging resistance traits in Brassica napus . 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. 华中农业大学, 2010
- Zhang W H. Genetic analysis and QTL mapping of lodging resistance related traits in Brassica napus . 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. 西南大学, 2012
- Peng X H. Selection and QTL mapping of lodging resistance indexes in brassica napus . 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 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 Andrew H, Li J. Genetic and transcriptomic analyses of lignin- and lodging-related traits in Brassica napus. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik, 2017, 130(9)
- [19] L 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
- [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)
- [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)
- [22] 晏伟. 芥菜型油菜主要脂肪酸性状的 QTL 定位与分析. 贵州大学, 2023

Yan W. QTL Mapping and Analysis of Main Fatty Acid Traits in Mustard Rape . Guizhou University, 2023

- [23] Islam M S, Peng S, Visperas R M, Ereful N, Bhuiya M S U, Julfikar A W. Lodging-related morphological traits of hybrid rice in a tropical irrigated ecosystem. *Field Crop Res*, 2007, 101 (2) :240-248
- [24] 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
- [25] 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
- Xiu F Y, Miao 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
- [26] 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(01): 18-24
- Huang W H, Wang H, CAI X, Fu L, hu Q, Ceng 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(01): 18-24
- [27] 李尧臣, 顾慧, 戚存扣. 抗倒伏甘蓝型油菜 (Brassica napusL.) 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 napusL . *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2011 (1) : 36-44
- [28] Berry P.M. Lodging resistance in cereals. *Sustainable food production*, 2013, 1096-1110
- [29] 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, 8
- 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, 8
- [30] 谢晋, 殷婷, 孙欢, 赵志刚, 余青兰. 2019. 春性甘蓝型油菜抗倒伏资源评价与筛选. *江苏农业科学*, 47(10): 109-113
- Xie J, Yin T, Sun H, Zhao Z g, Yu Q l. 2019. Evaluation and screening of lodging resistance resources in spring brassica napus. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 47(10): 109-113
- [31] 姜维梅, 张冬青, 徐春霄. 油菜茎的解剖结构和倒伏关系的研究. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2001(04): 87-90
- Jiang W m, Zhang D q, Xu C x. Study on the anatomical structure and lodging relationship of rape stem . *Journal of Zhejiang University : Agriculture and Life Sciences Edition*, 2001(04): 87-90
- [32] 马霓, 李玲, 徐军, 李俊, 余利平, 李光明, 张春雷. 甘蓝型油菜抗倒伏性及农艺性状研究. *作物杂志*, 2010(06): 36-41
- Ma N, Li L, Xu J, Li J, Yu L p, Li G m, Zhang C L. Study on Lodging resistance and agronomic Traits of Brassica napus . *Crop Journal*, 2010(06): 36-41
- [33] 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 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
- [34] 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(02): 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, 2019, 30(02): 203-211

[35] 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(07): 5-8

Guo Y G, Qin J N, Zhang R. Research progress on key genes of lignin biosynthesis pathway in walnut endocarp. Modern Horticulture, 2019(07): 5-8