

# 利用 DH 和 IF<sub>2</sub> 群体检测油菜产量 QTL

余华胜<sup>1</sup>, 张尧锋<sup>1</sup>, 钱伟<sup>2</sup>, 贺亚军<sup>2</sup>, 傅鹰<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 杭州 310021; <sup>2</sup>西南大学农学与生物科技学院, 重庆 400716)

**摘要:** 油菜产量性状是多基因控制的复杂数量性状, 也是油菜遗传改良最重要的目标性状。本研究以欧洲冬性油菜品种 EXPRESS 和中国半冬性油菜品系 SWU07 构建了包含 261 个株系的双单倍体 (DH, doubled haploid) 群体和 234 个株系的永久 F<sub>2</sub> (IF<sub>2</sub>, immortalized F<sub>2</sub>) 群体, 并在中国和德国不同的生态环境和年份环境条件下检测油菜产量性状 QTL。结果显示, DH 群体在中国 2 年环境下和德国 1 年环境下共检测出 18 个 QTL, IF<sub>2</sub> 群体在 2 年环境下共检测出 15 个 QTL, 分布在 13 条连锁群上, 分别为 A1、A2、A3.1、A3.2、A7.1、A7.2、A9、C1、C3、C4、C5、C8 和 C9 连锁群, 揭示 2.27%~16.93% 的表型变异。其中, 位于 A2、A3.1、A7.1、A9 和 C5 连锁群上的 6 个位点可以在不同环境或者不同群体中被重复检测到, 代表较为可信的产量性状连锁位点。本研究鉴定获得的这些 QTL 将为油菜产量性状的遗传改良提供有用信息。

**关键词:** 甘蓝型油菜; 产量; 数量性状位点

## QTL Mapping for Yield Traits in *Brassica napus* L. Using DH and Immortalized F<sub>2</sub> Populations

YU Hua-sheng<sup>1</sup>, ZHANG Yao-feng<sup>1</sup>, QIAN Wei<sup>2</sup>, HE Ya-jun<sup>2</sup>, FU Ying<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Crop and Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021;

<sup>2</sup>College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400716)

**Abstract:** Seed yield is the most important trait for genetic improvement in rapeseed, and it is controlled by quantitative loci/genes. In the present study, QTL mapping for seed yield in rapeseed were conducted at multiple environmental conditions, using a doubled haploid (DH) population derived from a cross between a winter-type cultivar EXPRESS and semi-winter-type line SWU07, and an immortalized F<sub>2</sub> population generated by randomly intermating among DH lines. A total of 18 putative QTL were identified in DH population across two years in China and one year in Germany, and 15 putative QTL were identified in IF<sub>2</sub> population across two years in China. These loci were located on 13 linkage groups including A1, A2, A3.1, A3.2, A7.1, A7.2, A9, C1, C3, C4, C5, C8 and C9, respectively, each of which could explain phenotypic variation ranging from 2.27% to 16.93%. Out of the identified QTL, six loci on linkage groups A2, A3.1, A7.1, A9 and C5 have been detected across environments or populations, thus becoming of interest in controlling seed yield in rapeseed. Collectively, these QTLs provided useful information for future improving seed yield in rapeseed breeding.

**Key words:** *Brassica napus* L.; seed yield; QTL

收稿日期: 2021-04-08 修回日期: 2021-05-06 网络出版日期: 2021-05-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210408001>

第一作者研究方向为油菜遗传育种与栽培, E-mail: yuhuasheng-0@163.com

通信作者: 傅鹰, 研究方向为油菜遗传育种, E-mail: fy97@163.com

基金项目: 浙江省自然科学基金 (LQ19C130002); 国家重点研发计划 (2018YFD0100602); 浙江省农业新品种选育重大科技专项 (2016C02050-8)

**Fundation projects:** Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LQ19C130002), National Key Research and Development Project (2018YFD0100602), The Major Scientific and Technological Novel Variety Breeding Project of Zhejiang Province (2016C02050-8)

甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 是我国种植面积最大的油料作物, 是确保我国油料市场平稳发展的必须基础<sup>[1]</sup>。虽然近年来随着杂交油菜和双低油菜的广泛推广种植, 我国油菜的单产和总产都获得了明显的提高<sup>[2]</sup>, 但随着人口的持续增长和人们生活水平的提高, 我国食用植物油消费量大幅度增加, 现有的油菜生产力已无法满足人们的生活需求, 食用油市场供需矛盾十分突出<sup>[3]</sup>。因此利用现代生物技术手段解析甘蓝型油菜产量性状的遗传基础, 充分挖掘油菜产量潜力, 是增加我国油菜有效供给、解决供需矛盾的重要途径。

油菜产量是最重要的农艺性状, 也是极其复杂的数量性状。从形成基础看, 主要生理生化过程和重要器官的生长发育过程都是影响产量性状的重要元素<sup>[1-2]</sup>。从产量与产量相关性状的相互关系又可以发现, 一方面, 油菜的三大产量直接构成因子(全株角果数、每果粒数和千粒重)对产量有直接决定作用, 产量相关性状与产量构成因子之间相互影响和制约, 最终间接影响产量性状。从遗传决定上看, 产量和大部分的产量相关性状都表现为复杂的数量性状遗传<sup>[3]</sup>。因此, 解析产量遗传基础是油菜产量性状遗传改良的重要基础。

农作物中开展了大量的产量和产量相关性状的遗传研究。其中研究最深入的作物是水稻、小麦和玉米等主要粮食作物。水稻和小麦等产量 QTL 定位研究表明, 80% 的产量 QTL 属于微效 QTL, 没有 QTL 能揭示大于 20% 的产量性状变异, 并且这些 QTL 表现出对环境的极大依赖性<sup>[4-6]</sup>。在油菜中, 大量的研究集中在油菜的三大产量构成因子上<sup>[7-11]</sup>。有关籽粒产量也有一些 QTL 定位的报道, Shi 等<sup>[12]</sup>利用 2 个群体在 10 个环境检测到油菜产量以及产量相关的共 9 个性状的 1022 个 QTL, 其中有近 50% 的 QTL 只在 1 个环境中出现, 这说明油菜产量性状对环境的极大依赖性。随后, 相继出现关于油菜产量性状 QTL 定位的报道, 并揭示出油菜产量性状 QTL 几乎都为微效 QTL, 并且数量多, 分布于油菜 19 条连锁群<sup>[13-16]</sup>, 进一步证实油菜产量性状的复杂性。因此, 挖掘更多的油菜产量性状 QTL 对于深入解析甘蓝型油菜产量性状有重要意义。

本研究以一个双单倍体 (DH, doubled haploid) 群体和由 DH 群体衍生的永久 F<sub>2</sub> (IF<sub>2</sub>, immortalized F<sub>2</sub>) 群体为研究对象, 在中国 2 个年份环境和德国 1 个年份环境下进行产量性状的 QTL 分析, 并比较 QTL 位点在不同环境和群体中的稳定性, 为分子标

记辅助选择育种提供有用的遗传信息。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

DH 群体的 2 个亲本在生态型和地理来源上均存在明显差异, 母本为欧洲双低冬油菜品种 EXPRESS (图 1a), 父本为中国半冬性甘蓝型油菜自交系 SWU07 (图 1b), DH 群体是通过小孢子培养获得, 包含 261 个株系 (图 1c)。本研究利用其中 234 个株系为亲本, 从中随机挑选 DH 系两两杂交, 直到所有株系用完, 每个株系开展两轮配组, 最终获得 234 个杂交组合, 称之为永久 F<sub>2</sub> 群体 (图 1d, e)。

### 1.2 田间试验和性状调查

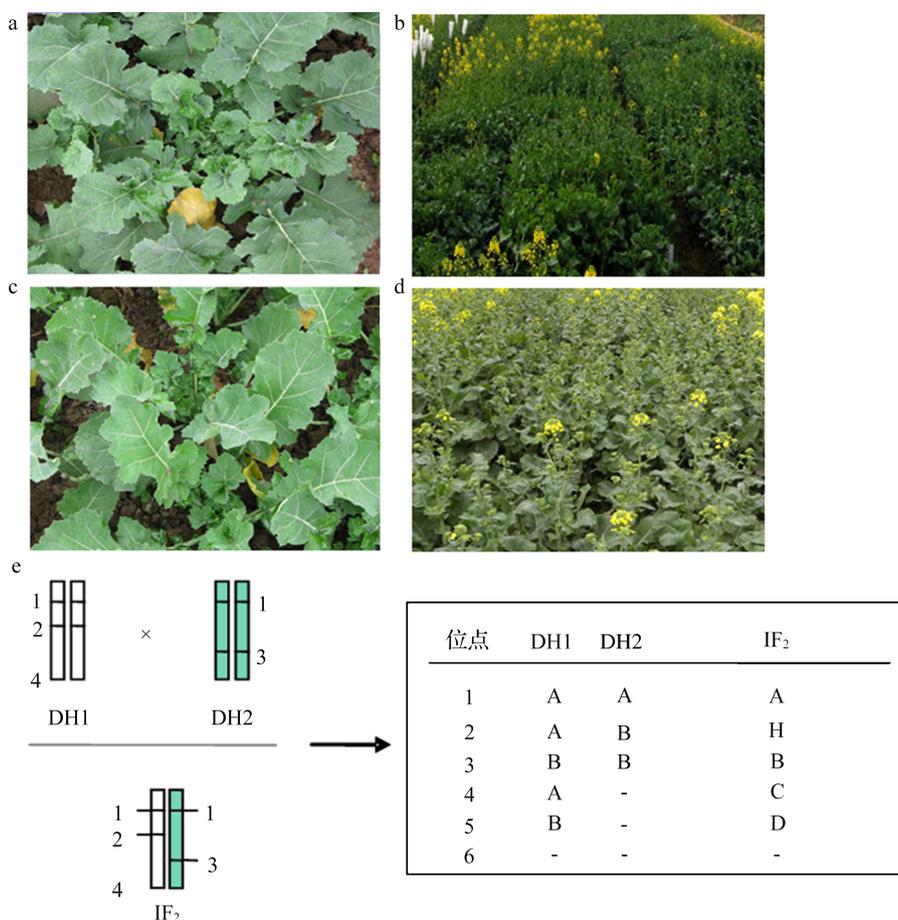
2 个亲本、DH 群体和 IF<sub>2</sub> 群体分别于 2010 年和 2011 年种植于中国重庆市北碚区西南大学油菜工程研究中心试验基地。试验采用完全随机区组设计, 3 次生物学重复, 小区面积为 3 m<sup>2</sup>, 行距为 0.40 m, 株距为 0.24 m。每年 9 月中旬人工播种, 10 月下旬移栽到大田, 按照常规方式进行田间管理, 待 5 月成熟后统计产量数据。此外, DH 群体于 2008 年种植于德国吉森为代表的欧洲冬性油菜产区, 每年 10 月采用机播方式进行油菜直播, 田间管理按照德国当地常规方式进行, 成熟期对籽粒产量进行测产 (为避免开花期的差异对产量性状带来影响, 本研究采用分期收获方式, 统一在荚果变黄时收获)。种子产量定义为每个试验小区收获种子的干重。

### 1.3 数据处理

采用 SAS 软件中的简单线性模型 GLM 程序做方差分析, 将表型变异的效应分解为基因型、环境以及基因型 × 环境互作的效应, 并利用软件中的 PROC CORR 程序计算相关性<sup>[17]</sup>。广义遗传力的计算方式参照 Shi 等<sup>[12]</sup>的方法。

### 1.4 遗传连锁图谱与 QTL 分析

QTL 定位所用的遗传图谱来自于 DH 群体, 包含 293 个 SSR 多态性标记位点, 总长 1188 cM, 标记平均间距为 4.05 cM<sup>[9]</sup>。采用 WinQTL Cartographer 2.5 软件中的复合区间作图法 (CIM, composite interval mapping) 进行产量性状的 QTL 定位<sup>[18]</sup>。参数设置如下: 背景标记数目 5, 窗口大小 10 cM, 扫描步长 1 cM。扫描采用 P=0.05 的概率背景, 开展 1000 次的排布测验<sup>[19]</sup>。当 LOD ≥ 2.0 时, 认为这个置信区间的 QTL 存在。QTL 评价



a: 母本 EXPRESS; b: DH 群体; c: 父本 SWU07; d: 永久 F<sub>2</sub> 群体; e: 永久 F<sub>2</sub> 群体株系基因型推导示意图  
 a: Female parental line EXPRESS, b: DH population, c: Male parental line SWU07, d: IF<sub>2</sub> population,  
 e: Genotype deduction for IF<sub>2</sub> population

图 1 亲本、群体及 IF<sub>2</sub> 群体的基因型推导示意图

Fig.1 Parental lines, populations, and rationale of deduction of genotype for IF<sub>2</sub> population

时,如果 QTL 的加性效应为正向效应,表明亲本 EXPRESS 的等位基因为该 QTL 的增效等位基因,如果 QTL 的加性效应为负向效应,表明亲本 SWU07 的等位基因为该 QTL 的增效等位基因。

## 2 结果与分析

### 2.1 籽粒产量性状表型分析

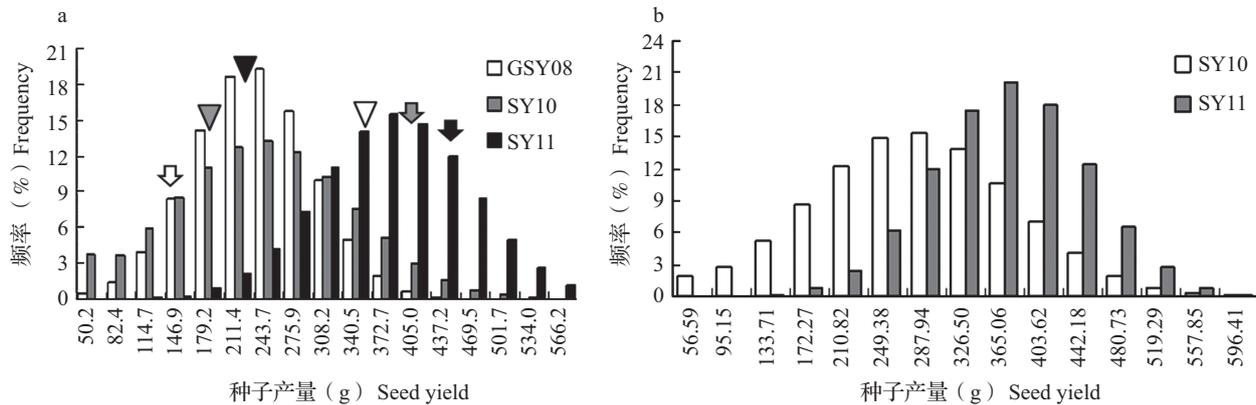
亲本 EXPRESS 和 SWU07 在籽粒产量上表现差别明显(图 2a)。冬油菜品种 EXPRESS 在中国半冬性生态环境下的产量明显低于亲本 SWU07,然而在德国冬性环境中 EXPRESS 的产量明显高于亲本 SWU07,说明生态适应性是影响油菜籽粒产量的重要因素。DH 群体和 IF<sub>2</sub> 群体在产量性状上均表现为连续变异,并且存在明显的双向超亲分离现象(图 2),表明籽粒产量为多基因控制的数量性状。比较产量性状在 DH 和 IF<sub>2</sub> 群体中的表型值可知,

在 IF<sub>2</sub> 群体中的产量平均值高于 DH 群体中的产量平均值,这暗示了产量性状在 F<sub>2</sub> 群体中具有一定的杂种优势(图 2)。

### 2.2 产量性状的方差和遗传力分析

对 DH 群体和 IF<sub>2</sub> 群体的产量性状开展两向方差分析,用以解析基因型、环境以及基因型和环境互作对性状变异的影响程度。如表 1 所示,在 DH 群体中,产量性状表现出极显著水平的基因型、环境以及基因型和环境互作的效应。在 IF<sub>2</sub> 群体中,基因型效应和环境效应对产量性状有极显著的影响,然而基因型与环境互作的效应却不显著。

对产量性状进行广义遗传力分析,本研究发现产量性状在 DH 和 IF<sub>2</sub> 群体中的遗传力分别为 74.68% 和 77.57%。2 个群体中产量性状的广义遗传力很接近,均表现为中等遗传力,验证了产量性状是受基因型和环境共同决定。



a: DH 群体, 三角形指示的是 EXPRESS 的产量, 箭头指示的是 SWU07 的产量; b: 永久 F<sub>2</sub> 群体。

GSY08: 2008 年种植于德国; SY10: 2010 年种植于中国; SY11: 2011 年种植于中国。下同

a: DH population, triangles and arrows indicate the yield of EXPRESS and SWU07, respectively, b: IF<sub>2</sub> population.

GSY08: grown in Germany in 2008, SY10: grown in China in 2010, SY11: grown in China in 2011. The same as below

图 2 DH 和 IF<sub>2</sub> 群体产量性状的频率分布图

Fig.2 Phenotype frequency distribution of yield trait in DH and IF<sub>2</sub> population

表 1 DH 群体和 IF<sub>2</sub> 群体产量性状方差分析

Table 1 ANOVA of phenotype for yield trait in DH and IF<sub>2</sub> populations

群体 Population	变异来源 Variation source	自由度 DF	方差 SS	均方 MS	F 值 F value	概率值 P value
DH	基因型	260	3557275	13681.83	3.89	<0.0001
	环境	2	5166773	2583387.00	734.31	<0.0001
	基因型 × 环境	475	3207795	6753.25	1.92	<0.0001
IF <sub>2</sub>	基因型	232	2880267	12414.94	1.83	<0.0001
	环境	1	1024344	1024344.00	151.33	<0.0001
	基因型 × 环境	172	1153912	6708.79	0.99	0.5230

### 2.3 产量性状的 QTL 定位

DH 群体和 IF<sub>2</sub> 群体在不同年份环境和生态环境下共检测到 33 个产量性状 QTL。其中, DH 群体在中国半冬性环境和德国冬性环境中共检测到 18 个产量 QTL, IF<sub>2</sub> 群体中在 2 个年份环境下共检测到 15 个产量 QTL (表 2)。这些 QTL 分布在甘蓝型油菜的 13 条连锁群上, 分别为 A1、A2、A3.1、A3.2、A7.1、A7.2、A9、C1、C3、C4、C5、C8 和 C9 连锁群, 揭示 2.27%~16.93% 的表型变异。其中, 贡献率大于 10% 的 QTL 有 5 个, 分别是 qSY-A02.3、qSY-A02.5、qSY-A07.3、qSY-C01.1 和 qSY-C09.1。33 个产量 QTL 中, qSY-A02.2、qSY-A02.3、qSY-A02.4、qSY-A02.5、qSY-A09.7 和 qSY-A09.8 在不同生态环境和不同群体中被重复检测到, qSY-A03.2、qSY-A03.3、qSY-C05.1 和 qSY-C05.2 在不同年份环境中被重复检测到, qSY-A07.1 和 qSY-A07.2 在不同群体中被重复检测到, qSY-A09.1、qSY-A09.2、

qSY-A09.3、qSY-A09.4、qSY-A09.5 和 qSY-A09.6 在不同年份环境、不同生态环境和不同群体中被重复检测到。这些可重复检测到的 QTL 涉及 6 个位点, 代表较为可信的产量性状连锁位点。

### 3 讨论

产量性状由微效多基因控制, 受诸多因素的影响, 开展多群体的产量性状 QTL 共定位可提高 QTL 鉴定的准确度。油菜中已有不少利用多群体开展 QTL 共定位的研究<sup>[20-24]</sup>。本研究采用了 DH 群体和由 DH 群体衍生获得的 IF<sub>2</sub> 群体进行产量性状的 QTL 定位。因 2 个群体都属于重构性的分离群体, 可开展多群体多环境多年份的田间试验, 一方面提高了 QTL 检测的分辨率, 另一方面降低了表型测量的误差。通过多群体多年多点的田间试验, 本研究在 2 个群体中共同定位到了影响甘蓝型油菜产量性状的若干位点。这些能在不同群体和不同年份

表 2 DH 和 IF<sub>2</sub> 群体中产量性状 QTL 检测Table 2 QTL of yield trait in DH and IF<sub>2</sub> populations

QTL	群体 Population	环境 Environment	连锁群 Linkage group	阈值 LOD	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	贡献率 (%) R <sup>2</sup>	置信区间 Confidence interval
qSY-A01.1	IF <sub>2</sub>	SY11	A1	2.73	18.18	10.31	2.83	12.70~15.60
qSY-A02.1	DH	GSY08	A2	2.03	15.14	0	3.73	19.40~30.90
qSY-A02.2 <sup>#</sup>	DH	GSY08	A2	3.08	16.63	0	4.86	31.00~37.30
qSY-A02.3 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY10	A2	3.69	-44.83	21.98	12.23	39.50~40.90
qSY-A02.4 <sup>#</sup>	DH	SY10	A2	3.38	-22.93	0	5.37	42.00~44.90
qSY-A02.5 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY10	A2	5.37	-52.98	41.65	16.93	43.10~47.00
qSY-A02.6	DH	GSY08	A2	2.39	-17.50	0	3.76	5.30~11.90
qSY-A03.1	IF <sub>2</sub>	SY11	A3.1	2.60	-17.78	-11.21	2.27	33.40~37.00
qSY-A03.2 <sup>#</sup>	DH	SY10	A3.1	2.32	-20.89	0	3.97	40.30~58.50
qSY-A03.3 <sup>#</sup>	DH	SY11	A3.1	2.10	-16.72	0	2.88	51.10~59.40
qSY-A03.4	IF <sub>2</sub>	SY11	A3.2	2.01	27.05	-47.03	4.10	0~12.70
qSY-A03.5	DH	SY10	A3.2	2.29	-18.62	0	3.46	35.30~46.10
qSY-A03.6	DH	SY11	A3.2	3.90	24.34	0	6.69	67.30~77.50
qSY-A07.1 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY11	A7.1	2.42	26.12	-30.77	4.24	0~5.30
qSY-A07.2 <sup>#</sup>	DH	SY11	A7.1	2.54	-20.91	0	3.46	0~7.30
qSY-A07.3	DH	GSY08	A7.2	6.79	-25.20	0	11.13	16.10~33.60
qSY-A07.4	DH	GSY08	A7.2	5.61	-22.20	0	9.28	7.00~15.80
qSY-A09.1 <sup>#</sup>	DH	GSY08	A9	2.09	-13.19	0	3.13	37.20~55.80
qSY-A09.2 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY11	A9	2.31	-31.90	5.22	7.37	49.30~60.50
qSY-A09.3 <sup>#</sup>	DH	SY11	A9	2.34	-14.71	0	3.12	47.40~51.90
qSY-A09.4 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY10	A9	2.27	-46.20	10.23	7.46	51.90~57.80
qSY-A09.5 <sup>#</sup>	DH	SY11	A9	4.67	-22.66	0	7.17	54.00~58.90
qSY-A09.6 <sup>#</sup>	DH	GSY08	A9	2.63	14.37	0	4.27	58.10~61.00
qSY-A09.7 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY11	A9	2.97	-31.15	15.32	7.37	61.10~69.70
qSY-A09.8 <sup>#</sup>	DH	GSY08	A9	4.18	17.53	0	6.66	63.80~72.00
qSY-C01.1	DH	SY11	C1	10.43	31.57	0	14.69	35.00~36.20
qSY-C03.1	IF <sub>2</sub>	SY11	C3	2.68	-23.02	32.78	4.04	15.80~24.80
qSY-C04.1	DH	SY10	C4	2.04	19.49	0	3.75	0~23.80
qSY-C05.1 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY11	C5	2.15	-33.99	-8.23	6.40	0~16.30
qSY-C05.2 <sup>#</sup>	IF <sub>2</sub>	SY10	C5	2.24	26.43	6.21	3.85	1.90~15.30
qSY-C08.1	IF <sub>2</sub>	SY11	C8	2.01	-26.11	25.46	4.60	4.90~22.90
qSY-C09.1	IF <sub>2</sub>	SY11	C9	3.62	-48.94	26.28	11.82	0~2.00
qSY-C09.2	IF <sub>2</sub>	SY11	C9	2.09	-35.93	30.78	6.59	3.00~8.50

<sup>#</sup>: 在不同环境或不同群体中重复检测到的 QTL<sup>#</sup>: QTLs detected in different environments or populations

环境中稳定表达的 QTL 位点将为下一步的 QTL 精细定位以及对应到 QTL 区间的基因克隆奠定基础。

产量性状是复杂的数量性状。本研究中,使籽粒产量增加的增效等位基因不均匀分布于两个亲本中,由冬性亲本 EXPRESS 产生增效作用的 QTL 有 11 个,由半冬性亲本 SWU07 产生增效作用的 QTL 有 22 个。这 11 个由冬性亲本 EXPRESS 产生增效作用的 QTL 中,有 4 个 QTL 是在德国冬性环境中被检测到,同样,22 个由半冬性亲本 SWU07 产生增效作用的 QTL 中,18 个 QTL 是在中国半冬性环境被检测到,这说明产量性状的遗传决定与环境因素具有紧密关系。此外,检测获得的 33 个 QTL 中,21 个 QTL 只在冬性环境或半冬性环境检测得到,即环境特异性 QTL,而同时在两个大环境检测到的产量 QTL 为 12 个,生态环境特异型 QTL 明显多于生态环境稳定型 QTL,再次证实了油菜产量性状的遗传决定对外界环境存在极大依赖性。而在两种生态环境中被重复检测到的 QTL 中,A2 和 A9 连锁群上在不同生态环境中重复检测到的 QTL 位点,在两种生态环境下的遗传效应方向相反,这个现象也说明了外界环境对产量性状最终表型有至关重要的作用,甚至可以从根本上转换等位基因之间的优劣关系,因而表现出两种生态环境下共定位的 QTL 遗传效应方向相反的情况。本研究中针对鉴定出的能同时在两个大环境中表达的 QTL,将可以成为以培育具有广泛适应性的品种为目的而开展分子标记辅助选育的对象。对于仅在单一环境中出现的环境特异性 QTL,则可以成为以培育具有特殊地区适应性的品种为目的而开展分子标记辅助选育的对象。

前人利用不同群体对油菜产量性状 QTL 开展了大量的定位研究,定位结果不尽一致<sup>[20,25-29]</sup>。本研究获得了油菜产量性状的 QTL 共 33 个,分布于油菜的 13 条连锁群上。与已报道的油菜产量性状 QTL 相比较,有 9 个 QTL 位点与前人定位的油菜产量性状 QTL 位点发生了重叠,包括:qSY-A01.1,侧翼标记锚定到 A01 的 8.06 Mb 物理位置,与 Shi 等<sup>[20]</sup>定位于 A01 的 8.06~9.06 Mb 物理位置重叠;qSY-A02.1,侧翼标记锚定到 A01 的 4.21~7.60 Mb 物理位置,与 Zhao 等<sup>[16]</sup>定位于 A02 的 7.14~8.14 Mb 物理位置重叠;qSY-A03.2,侧翼标记锚定到 A03 的 22.74~29.05 Mb 的物理位置,与 Quijada 等<sup>[27]</sup>定位于 A03 的 26.11~27.11 Mb 物理位置重叠;qSY-A03.3,侧翼标记锚定到 A03 的 15.08~15.86 Mb 的物理位置,与 Luo 等<sup>[29]</sup>定位于 A03 的 15.86~16.86 Mb 物

理位置重叠;qSY-A07.1,侧翼标记锚定到 A07 的 21.93~23.16 Mb 的物理位置,与 Luo 等<sup>[29]</sup>定位于 A07 的 22.05~23.05 Mb 物理位置重叠;qSY-A07.2,侧翼标记锚定到 A07 的 1.64~5.55 Mb 的物理位置,与 Basunanda 等<sup>[25]</sup>和 Radoev 等<sup>[26]</sup>定位于 A07 的 1.36~2.36 Mb 物理位置重叠;qSY-A09.7,侧翼标记锚定到 A09 的 25.33~27.13 Mb 物理位置,与 Shi 等<sup>[20]</sup>定位于 A09 的 25.27~26.27 Mb 物理位置重叠;qSY-A09.8,侧翼标记锚定到 A09 的 25.33~27.58 Mb 物理位置,与 Shi 等<sup>[20]</sup>定位于 A09 的 25.27~26.27 Mb 物理位置重叠;qSY-C03.1,侧翼标记锚定到 C03 的 10.03~15.61 Mb 物理位置,与 Basunanda 等<sup>[25]</sup>和 Radoev 等<sup>[26]</sup>定位于 C03 的 10.03~11.03 Mb 物理位置重叠。在不同研究中共定位的产量 QTL 可为油菜产量性状的遗传解析提供更可信的信息。

#### 参考文献

- [1] 傅廷栋. 中国油菜生产和品种改良的现状与前景. 安徽农学通报, 2000 ( 1 ): 2-9  
Fu T D. Present situation and prospect of rapeseed production and variety improvement in China. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2000 ( 1 ): 2-9
- [2] 俞琦英,刘凤兰,张冬青. 2000-2009 年中国冬油菜区试品种品质及产量性状的演变. 中国农学通报, 2010, 26 ( 16 ): 119-123  
Yu Q Y, Liu F L, Zhang D Q. The evolution analysis of quality and yield characters of new rapeseed lines tested in national winter rapeseed regional experiment in recent decade in China. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26 ( 16 ): 119-123
- [3] 傅廷栋. 油菜杂种优势研究利用的现状与思考. 中国油料作物学报, 2008, 30 ( S ): 1-5  
Fu T D. Present situation of the utilization of heterosis in rapeseed. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2008, 30 ( S ): 1-5
- [4] Yu S B, Li J X, Xu C G, Tan Y F, Gao Y J, Li X H, Zhang Q, Saghai Maroof M A. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997, 94 ( 17 ): 9226-9231
- [5] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, Sun X L, Yu S B, Zhang Q F. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance. Genetics, 2002, 162 ( 4 ): 1885-1895
- [6] Maccaferri M, Sanguineti M C, Corneti S, Ortega J L A, Salem M B, Bort J, DeAmbrogio E, Moral L F G, Demontis A, El-Ahmed A, Maalouf F, Machlab H, Martos V, Moragues M, Motawaj I, Nachit M, Nserallah N, Ouabbou H, Royo C, Slama A, Tuberosa R. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. Genetics, 2008, 178 ( 1 ): 489-511
- [7] Basunanda P, Radoev M, Ecke W, Friedt W, Becker H C, Snowdon R J. Comparative mapping of quantitative trait loci

- involved in heterosis for seedling and yield traits in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120(2): 271-281
- [ 8 ] Fan C, Cai G, Qin J, Li Q, Yang M, Wu J, Fu T, Liu K, Zhou Y. Mapping of quantitative trait loci and development of allele-specific markers for seed weight in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(7): 1289-1301
- [ 9 ] Cai G, Yang Q, Chen H, Yang Q, Zhang C, Fan C, Zhou Y. Genetic dissection of plant architecture and yield-related traits in *Brassica napus*. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 21625
- [ 10 ] Cai D, Xiao Y, Yang W, Ye W, Wang B, Younas M, Wu J, Liu K. Association mapping of six yield-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(1): 85-96
- [ 11 ] Wei C, Yan Z, Liu X, Chen B, Tu J, Fu T. Detection of QTL for six yield-related traits in oilseed rape (*Brassica napus*) using DH and immortalized F<sub>2</sub> populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(6): 849-858
- [ 12 ] Shi J, Li R, Qiu D, Jiang C, Long Y, Morgan C, Bancroft I, Zhao J, Meng J. Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci mapping in *Brassica napus*. *Genetics*, 2009, 182(3): 851-861
- [ 13 ] Raboanatahiry N, Chao H, Dalin H, Pu S, Yan W, Yu L, Wang B, Li M. QTL Alignment for seed yield and yield related traits in *Brassica napus*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1127
- [ 14 ] Shi T, Li R, Zhao Z, Ding G, Long Y, Meng J, Xu F, Shi L. QTL for yield traits and their association with functional genes in response to phosphorus deficiency in *Brassica napus*. *PLoS ONE*, 2013, 8(1): e54559
- [ 15 ] Li F, Ma C, Chen Q, Liu T, Shen J, Tu J, Xing Y, Fu T. Comparative mapping reveals similar linkage of functional genes to QTL of yield-related traits between *Brassica napus* and *Oryza sativa*. *Journal of Genetics*, 2012, 91(2): 163-170
- [ 16 ] Zhao W, Wang X, Hao W, Tian J, Li B, Chen L, Chao H, Long Y, Xiang J, Gan J, Liang W, Li M. Genome-wide identification of QTL for seed yield and yield-related traits and construction of a high-density consensus map for QTL comparison in *Brassica napus*. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 17
- [ 17 ] Fu Y, Lu K, Qian L, Mei J, Wei D, Peng X, Xu X, Li J, Frauen M, Dreyer F, Snowdon R J, Qian W. Development of genic cleavage markers in association with seed glucosinolate content in canola. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(6): 1029-1037
- [ 18 ] Zeng Z B. Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1993, 90(23): 10972-10976
- [ 19 ] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 1994, 138(3): 963-971
- [ 20 ] Shi J, Li R, Zou J, Long Y, Meng J. A dynamic and complex network regulates the heterosis of yield-correlated traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). *PLoS ONE*, 2011, 6(7): e21645
- [ 21 ] Zhao J, Huang J, Chen F, Ni X, Xu H, Wang Y, Jiang C, Wang H, Xu A, Huang R, Li D, Meng J. Molecular mapping of *Arabidopsis thaliana* lipid-related orthologous genes in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124(2): 407-421
- [ 22 ] Yang P, Shu C, Chen L, Xu J, Wu J, Liu K. Identification of a major QTL for silique length and seed weight in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(2): 285-296
- [ 23 ] Kaur S, Cogan N O I, Ye G, Baillie R C, Hand M L, Ling A E, McGearey A K, Kaur J, Hopkins C J, Todorovic M, Mountford H, Edwards D, Batley J, Burton W, Salisbury P, Gororo N, Marcroft S, Kearney G, Smith K F, Forster J W, Spangenberg G C. Genetic map construction and QTL mapping of resistance to blackleg (*Leptosphaeria maculans*) disease in Australian canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 120(1): 71-83
- [ 24 ] Lou P, Zhao J, Kim J S, Shen S, Del Carpio D P, Song X, Jin M, Vreugdenhil D, Wang X, Koornneef M, Bonnema G. Quantitative trait loci for flowering time and morphological traits in multiple populations of *Brassica rapa*. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(14): 4005-4016
- [ 25 ] Basunanda P, Radoev M, Ecke W, Friedt W, Becker H C, Snowdon R J. Comparative mapping of quantitative trait loci involved in heterosis for seedling and yield traits in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120: 271-281
- [ 26 ] 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. *Genetics*, 2008, 179: 1547-1558
- [ 27 ] Quijada P A, Udall J A, Lambert B, Osborn T C. 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. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 549-561
- [ 28 ] Udall J A, Quijada P A, Lambert B, Osborn T C. Quantitative trait analysis of seed yield and other complex traits in hybrid spring rapeseed (*Brassica napus* L.): 2. identification of alleles from unadapted germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 597-609
- [ 29 ] Luo Y X, Luo C Y, Du D Z, Fu Z, Yao Y M, Xu C C. Quantitative trait analysis of flowering time in spring rapeseed (*B. napus* L.). *Euphytica*, 2014, 200: 321-335