

干旱环境下油菜籽粒芥酸含量的 QTL 定位分析

党林学¹,董小云²,郑国强²,王莹²,王小霞²,巩永杰²,
魏家萍²,崔俊美²,武泽峰²,方彦²,赵彩霞³,刘自刚²

(1.庄浪县农技推广中心,甘肃平凉 744000; 2.省部共建旱生境作物学国家重点实验室/
甘肃农业大学农学院,甘肃兰州 730070; 3.西藏自治区农牧科学院农业研究所,西藏拉萨 850030)

摘要:为探讨干旱环境下冬油菜籽粒品质(脂肪酸含量和硫苷)分子遗传机理,以17NTS57(高芥酸)×CY12PXW-6-1(低芥酸)的衍生后代F₁、F₂、F_{2:3}等群体为材料,结合天水和定西试点籽粒品质表型,进行干旱环境下籽粒芥酸的遗传定位及选择标记开发。结果表明:利用F_{2:3}群体在两个试点共检测到油菜芥酸含量QTL位点7个,其中天水试点检测到4个,定西试点检测到3个。天水试点检测到2个主效QTL,即qEATC08.2、qEATC09,分别分布在C08、C09染色体,其表型贡献率在20%以上;qEATA10(天水)和qEADA10(定西)被定位到A10染色体相同区间,在两个试点的表型贡献分别为10.42%和12.70%;qEATC09和qEADC09被定位在C09染色体相同区间,两个试点的表型贡献率分别为20.00%和19.34%,为共定位主效QTL。3个QTL(qEATC08.1(天水)、qEATC08.2(天水)、qEADC07(定西))仅各在一个试点被检测到,其中2个微效修饰位点(qEATC08.1和qEADC07)具有正向加性效应。在A10和C09染色体上定位的qEA.A10和qEA.C09的主效QTL,这些标记可用于干旱条件下油菜籽粒芥酸含量改良的分子标记辅助选择。

关键词:冬油菜;干旱环境;芥酸;QTL定位

中图分类号:S565.4; S33 **文献标志码:**A

QTL mapping analysis of erucic acid content in rapeseed grains under drought conditions

DANG Linxue¹, DONG Xiaoyun², ZHENG Guoqiang², WANG Ying², WANG Xiaoxia², GONG Yongjie²,
WEI Jiaping², CUI Junmei², WU Zefeng², FANG Yan², ZHAO Caixia³, LIU Zigang²

(1. Promotion Center of Agricultural Technology in Zhuanglang County, Pingliang, Gansu 744000, China;

2. State Key Laboratory of Arid and Crop Science, College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

3. Agricultural Research Institute of Tibet Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Lasa, Xizang 850030, China)

Abstract: To explore molecular genetic mechanism of the erucic acid accumulation in winter rapeseed grains under drought conditions, F₁, F₂ and F_{2:3} populations derived from 17NTS57 (high erucic acid) × CY12PXW-6-1 (low erucic acid) were used as materials to analyze the genetic localization of erucic acid in this study. The results showed that a total of 7 QTLs for erucic acid content were detected using the F_{2:3} population in two conditions, including 4 QTLs for erucic acid content in Tianshui condition and 3 QTLs for erucic acid content in Dingxi condition. Two main QTLs were detected in the Tianshui condition, namely qEATC08.2 and qEATC09, distributed on chromosomes C08 and C09, with a phenotypic contribution rate of over 20%. qEATA10 (Tianshui) and qEADA10 (Dingxi) were in the same interval of A10 chromosome, and their phenotypic contributions in both environments were

收稿日期:2023-07-24

修回日期:2023-10-13

基金项目:甘肃省科技重大专项(22ZD6NA009);国家自然科学基金项目(32360520);甘肃省重点人才项目(GSRC-2023-1-2);甘肃省自然科学基金重点项目(23JRRA1408);省部共建旱生境作物学国家重点实验室主任基金(GSCS-2021-Z01);甘肃省教育厅产业支撑计划项目(2021CYZC-46);中央引导地方科技专项资金(ZCYD2020-2-3)

作者简介:党林学(1975-),男,甘肃庄浪人,高级农艺师,主要从事冬小麦冬油菜常规育种及农业技术推广研究。E-mail:920379810@qq.com

通信作者:赵彩霞(1987-),女,西藏拉萨人,副研究员,主要从事油菜遗传育种研究。E-mail:zhcx3694@163.com

刘自刚(1975-),男,甘肃兰州人,研究员,主要从事油菜遗传育种研究。E-mail:lzgworing@163.com

10.42% and 12.70%, respectively. *qEATC09* and *qEADC09* were located in the same interval of the C09 chromosome, with phenotypic contribution rates of 20.0% and 19.34% in the two conditions, respectively, making them the main QTLs for co-localization. Three QTLs (*qEATC08.1* (*Tianshui*), *qEATC08.2* (*Tianshui*), *qEADC07* (*Dingxi*)) were detected only in one condition, among which two minor modification sites (*qEATC08.1* and *qEADC07*) had a positive additive effect. The major QTLs of *qEA.A10* and *qEA.C09* mapping on chromosomes A10 and C09 can be used for molecular marker-assisted selection for the improvement of erucic acid content in rapeseed under drought conditions.

Keywords: winter rapeseed; arid environment; erucic acid; QTL mapping

油菜 (*Brassica napus* L.) 是我国第一大国产油料作物, 菜籽油可提供必需脂肪酸等多种人体健康所需的营养元素^[1]。甘蓝型冬油菜是我国油菜主要栽培类型^[2], 随着冬油菜抗寒育种不断突破^[3], 我国甘蓝型冬油菜种植区不断向北拓展, 栽植区气候更为干燥^[4]。天水-陇东年降水量 450~600 mm 的区域为冬油菜主产区, 年降水量不足 450 mm 的地区冬油菜很少种植, 冬油菜种植北界以北随着降水量进一步减少^[5]。冬油菜北移区气候地带性造成干旱、半干旱环境, 是我国北方强冬性冬油菜区生产的主要气候环境类型。

我国北方强冬性冬油菜区主栽的仍是高芥酸、高硫苷“双高”品种^[6-7], “双高”菜籽油中芥酸含量过高, 籽粒芥酸含量均在 30% 以上^[8]。芥酸链含有 22 个碳原子, 属长链脂肪酸, 由于碳链过长, 摄入后不易被人体完全消化吸收, 导致食用油营养价值大大降低^[9]; 同时, 芥酸凝固点高, 不宜用于食品加工; 降低籽粒芥酸含量是油菜品质育种和脂肪酸改良的首要目标^[10]。研究发现, 甘蓝型油菜芥酸含量受两对主基因控制, 表现加性-显性效应, 芥酸含量数量性状基因位点 (QTL, quantitative trait loci) 主要集中在 A08 和 C03 染色体上^[10-13]。Smooker 等^[13]利用 3 个不同环境下 DH 群体的芥酸含量表型数据, 在 A08 和 C03 连锁群检测到 2 个芥酸含量主位点, 检测到的主效位点对油菜籽粒其他脂肪酸含量表型变异具有一定贡献; 张洁夫等^[14]利用甘蓝型油菜低芥酸亲本 APL01 和高芥酸亲本 M083 组合衍生群体 BC₁F₁ 作为作图群体绘制连锁图谱, 通过 QTL 检测获得 2 个籽粒芥酸含量相关位点, 其中位于 N8 连锁群的 *qER8* 位点可解释芥酸表型变异的

16.74%, 位于 N13 连锁群的 *qER13* 位点表型贡献率为 31.32%。刘雪平等^[15]以低芥酸品种与人工合成的高芥酸甘蓝型油菜为亲本建立的 DH 群体为材料, 获得 1 个芥酸含量相关的 QTL, 位于 LG13 连锁群, 芥酸单个基因贡献率较大, 可能为质量性状。籽粒的特高芥酸含量受 2 对加显效应主基因控制, 同时受到多基因修饰, 并获得芥酸含量紧密连锁 SSR 标记 CB10364 和 BRMS-017, 能较好地检测出特高芥酸单株^[14]。

综上, 有关油菜芥酸含量相关的 QTL 定位分析, 主要是利用 SSR、AFLP、RFLP 等标记进行群体株系基因型分型和遗传图谱构建, 存在标记的多位点现象, 不利于不同定位结果的对比分析。本研究利用近年研发的油菜靶向测序技术, 分析获得多态性 SNP 等标记, 并整合 SSR 标记构建连锁遗传图谱, 以新育成可在北方早寒区稳定越冬的“高芥”甘蓝型冬油菜品系 17NTS57 和“低芥”材料 12CY 构建群体, 进行芥酸含量相关的 QTL 定位分析, 以期为我国早寒区冬油菜品质育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 参试材料

试验材料选用甘蓝型油菜高代自交系“双低”优质 CY12 与“双高”劣质 17NTS57 杂交获得的 F₁、F₂ 群体 (180 个单株), F₁、F₂ 群体主要用于籽粒油酸、芥酸、硫苷含量等品质主要性状的遗传分析和定位分析; F_{2:3} 群体 (F₂ 群体每个单株自交获得的后代群体) 播种于天水市秦州区中梁乡和定西市安定区凤翔镇试点 (表 1), 主要进行籽粒芥酸含量的 QTL 分析。

表 1 油菜各试点的主要气象因子
Table 1 Main meteorological factors of rape experimental sites

试点 Experimental site	生态因子 Ecological factor					
	降水量/mm Precipitation	年平均蒸发量/mm Annual evaporation	海拔高度/m Altitude	纬度 Latitude	年均温度/°C Annual average temperature	无霜期天数/d Free frost days
天水 TS	568.21	1236.53	1516	34°33'	10.3	195
定西 DX	415.43	1632.93	2048	35°58'	7.5	146

1.2 试验方法

1.2.1 群体构建 2012年甘肃农业大学油菜试验基地播种 17NTS57,田间常规管理;2013年春在甘肃农业大学播种 CY12,以花期 17NTS57 为母本, CY12 为父本,组配 NTS57×CY12 组合,获得 F_1 代; F_1 代自交获得 F_2 代, F_2 代自交获得 $F_{2:3}$ 群体。

1.2.2 材料种植 2021年8月将 F_1 、 F_2 、 $F_{2:3}$ 群体分别播种在干旱程度不同的天水 and 定西试点,全生育期不进行人工灌溉,苗期采集叶片提取 DNA,用于靶向测序进行株系基因型分型和构建遗传图谱;越冬期定西试点进行覆膜越冬;成熟期收获果籽粒,测定其品质,利用 GATK 软件定位分析干旱环境下影响甘蓝型冬油菜籽粒品质表型的位点。

1.3 品质测定分析

F_2 群体按单株收获籽粒,衍生后代群体随机选 5 株,分别收取种子并自然晾干,利用近红外分析仪 (NIRS-DS2500,丹麦) 测定种子油酸、芥酸、硫苷等品质相关性状。

1.4 遗传连锁图谱的构建

1.4.1 DNA 提取 油菜种子春化处理,生长一定时间选择油菜的嫩叶进行取样,采用改良的 CTAB 法提取 F_2 群体及双亲的全基因组 DNA。

1.4.2 靶向测序与多态性标记分析 提取株系幼苗 DNA,质量检测合格后进行文库构建和靶向测序,依据 GENOSEQ 公司提供方法进行分析,从测序分析得到的原始 reads 数据中滤去不清晰的 reads,使用 BWA 软件包中的 MEM 算法软件,将获得的清晰 reads 比对到参考基因组上 (ZS11-v20200127),并对比覆盖参数质量进行评估。使用 GATK 软件 (version 3.7) 检测比对到参考基因组上的 reads 的多态性,获得的 SNPs 和 InDels 用于构建连锁遗传图谱。

1.4.3 遗传连锁图谱构建和 QTL 定位 采用 QTL IciMapping 4.0 软件进行遗传连锁图谱的构建,按照软件的作图要求,对 F_2 群体分子标记基因型数据进行统计整理,LOD 阈值设为 3,进行各参数的设置,完成图谱构建。结合遗传连锁图谱,利用 QTL Ici-Mapping 4.0 软件中 ICIM 对 $F_{2:3}$ 群体芥酸进行 QTL 检测与基因效应分析。取 LOD = 3,最终得出相应 QTL 在图谱上的位置及相应的加性效应和表型变异。QTL 的命名按照“ q +性状+环境+连锁群”的方式,其中,性状以英文名称缩写表示。

1.5 数据分析

利用 Excel 2010 进行数据处理,QTL IciMapping 4.0 软件进行分析作图。

2 结果与分析

2.1 甘蓝型油菜双亲及群体芥酸含量的表型特征

构建甘蓝型油菜遗传分析群体的双亲芥酸含量存在显著差异,高芥酸亲本 NTS57 在水和定西芥酸含量分别为 32.54% 和 36.23%,低芥酸亲本 CY12 芥酸含量分别为 0.25% 和 0.46%,NTS57 的芥酸含量是 CY12 的 78.8 倍~130.2 倍。两个亲本组配 NTS57×CY12 组合,自交获得 F_1 、 F_2 群体,用于甘蓝型油菜芥酸含量的遗传分析, F_1 后代在水和定西芥酸含量均介于双亲之间,接近双亲芥酸中值; F_2 群体芥酸含量集中于 10%~30% 间,在水和定西的分布次数分别为 138 和 131,占比分别为 79.3% 和 78.7%,芥酸含量低于 10% 和高于 30% 的植株占比比较小,表明甘蓝型油菜芥酸含量受多对共显性基因位点控制。甘蓝型油菜芥酸含量遗传力为 0.615,属遗传能力较高的性状 (图 1、表 2~3)。

2.2 甘蓝型油菜群体的靶向测序和变异分析

靶向测序 Target-seq 技术可高效经济地对遗传材料进行基因分型分析。针对油菜全基因组设计 5 163 对引物,通过扩增测序检测双亲基因组目标区段,筛选出 1 034 条多态性标记,扫描包含 174 个株系的 F_2 群体和双亲材料,平均基因组覆盖度和测序深度分别为 0.08 和 108.29,从测序 raw reads 中过滤掉低质量 reads 后,共获得 30.86 万个 lean reads,通过比较双亲基因区段序列,共获得 1 034 个多态性位点,包含 946 个 SNPs (563 个 transitions 和 378 个 transversions) 和 88 个 InDels。在 InDels 标记中最多出现的是单碱基和双碱基缺失/插入突变。

2.3 甘蓝型油菜连锁遗传图谱构建

利用测序分析获得的 1 034 条多态性标记进行遗传图谱构建,其中 1 017 条标记分布在 19 条连锁

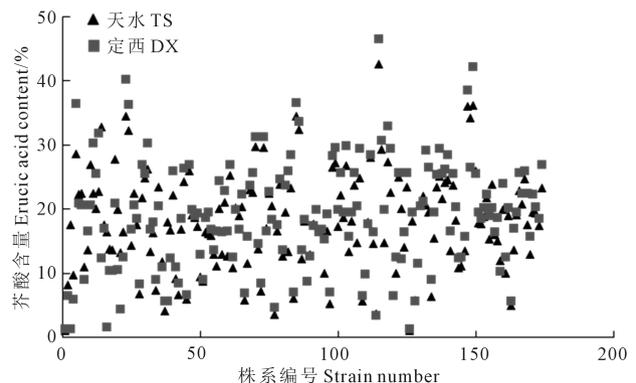


图 1 两个环境下 $F_{2:3}$ 群体芥酸含量及其分布

Fig.1 Distribution of erucic acid content and its frequency in $F_{2:3}$ population in two environments

群上;依据 F_2 群体重组交换分析,将区间内未发生交换的标记整合为 1 条 bin,整合后共 268 条 bins 用于连锁遗传图谱构建。图谱构建后发现在 A10 连锁群上仅分布两个 bins,用于遗传定位分析显得标记数过少,为此,选择前期在群体双亲基因型分析时筛选的多态性 SSR 标记 110 条,与靶向测序 268 bins 整合共 378 条标记,用于构建遗传图谱。378 条标记均匀分布在 19 条连锁群上,图谱总长度 5 889.88 cM, A03 连锁群最长 (586.22 cM), 包含 16 条标记, A07 连锁群最短 (47.96 cM), 包含 6 条标记 (表 4、图 2)。

2.4 甘蓝型油菜芥酸含量的 QTL 定位分析

在两个环境中共定位到甘蓝型油菜芥酸含量相关 QTL 位点 7 个 (表 5、图 3), 分布在 4 条染色体上, 其中天水试点检测到 4 个, 定西试点检测到 3 个。天水试点检测到 2 个主效 QTL, 即 $qEATC08$ 、 $qEATC09$, 分别分布在 C18、C19 染色体, 其表型贡献率在 20% 以上。 $qEATA10$ 和 $qEADA10$ 被定位到 A10 染色体相同区间, 为同一位点, 命名为 $qEA.A10$, 在两个试点表型贡献率分别为 10.42% 和 12.70%; $qEATC09$ 和 $qEADC09$ 被定位在 C09 染色体相同区间, 为同一位点, 命名为 $qEA.C09$, 两个试点表型贡献率分别为 20.0% 和 19.34%, 为共定位主效 QTL。3 个 QTL ($qEATC08.1$ 、 $qEATC08.2$ 、 $qEADC07$)

仅各在一个试点被检测到, 其中, 2 个微效修饰位点 ($qEATC08.1$ (天水) 和 $qEADC07$ (定西)) 具有正向加性效应, 很可能在甘蓝型油菜芥酸含量方面发挥修饰作用。

3 讨论

种植区域干旱程度与油菜籽粒芥酸、硫苷等主要品种性状存在显著相关关系, 干旱对油菜籽粒品质形成有重要影响^[15]。旱区日照时间长、昼夜温差大, 干旱环境下农作物常积累特殊代谢物质, 影响油菜脂肪酸合成积累与代谢转化, 是籽粒品质的重要影响因子^[16]。

本研究主要对天水 and 定西干旱环境中影响冬油菜脂肪酸品质的芥酸含量相关基因进行了 QTL 定位分析, 共检测到干旱环境下群体株系籽粒芥酸含量相关位点 7 个, 分布在 4 条连锁群上, 其中两个试点共定位主效位点 2 个, 分别位于 A10 和 C09 染色体。通常认为油菜籽粒芥酸含量主要由 A08 和 C03 染色体上的 2 个 QTL 位点调控^[10-13], 也受其他位点的影响。林兵^[17]在 A08 染色体上检测到 14 个芥酸含量相关 QTLs, 这些 QTLs 可被整合成同义的 2 个 QTL, 即 $qEA.A8.1$ 和 $qEA.A8.2$, $qEA.A8.2$ 是目前发现的对芥酸含量影响较大的 QTL。研究表明, 特高芥酸含量性状主要受 2 对主效基因控制, 基于此

表 2 两个环境中 $F_{2:3}$ 群体芥酸含量次数分布

Table 2 Distribution of erucic acid content and its frequency in $F_{2:3}$ population in two environments

芥酸含量 Erucic acid content/%	分布次数 Number of distributions	
	天水 TS	定西 DX
0~10	27	28
10~20	80	72
20~30	58	59
30~40	8	12
40~50	1	3

表 3 双亲及 F_1 、 F_2 后代群体芥酸含量的统计分析

Table 3 Statistical analysis of erucic acid content in parents and F_1 、 F_2 progeny populations

试点 Experimental site	亲本 Parents		F_1		F_2	
	17NTS57	CY12	均值± 标准差 Mean±SD	范围 Range	均值± 标准差 Mean±SD	
天水 TS	32.54±	0.25±	16.40.46±	0.95~	17.94±	
	3.02**	0.03	3.21	42.56	2.82	
定西 DX	36.23±	0.46±	18.53±	1.32~	19.04±	
	3.22**	0.04	3.08	46.52	2.21	

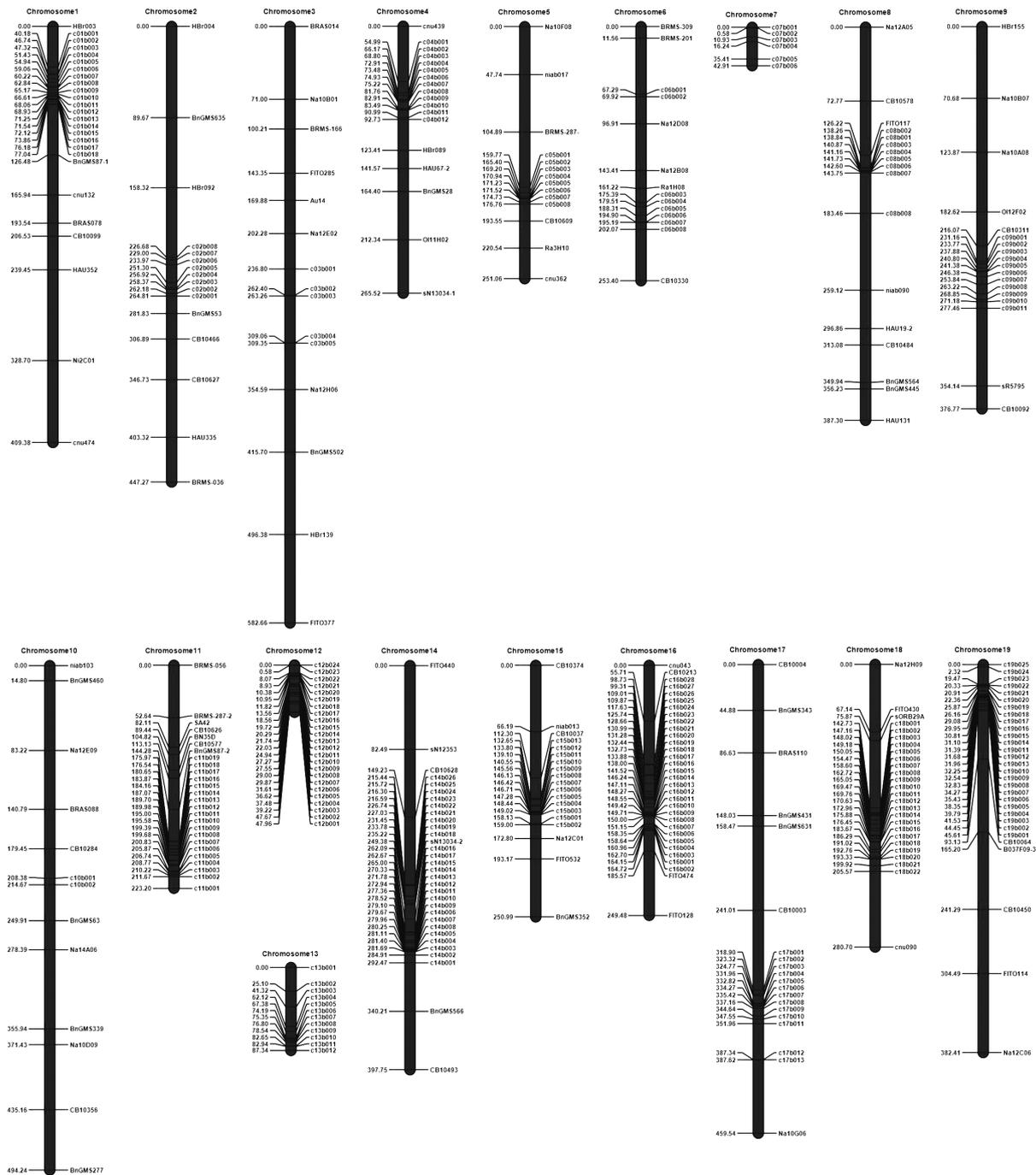
注: ** 代表 $P < 0.01$ 水平下差异显著。

Note: ** represents very significant difference at $P < 0.01$ level.

表 4 遗传连锁群及标记的分布

Table 4 Distribution of genetic linkage groups and markers

染色体 Chromosome	标记数量 Marker number	长度 Length/cM
1	26	409.38
2	16	447.27
3	15	582.66
4	18	265.52
5	14	251.06
6	14	253.40
7	6	42.91
8	17	387.30
9	18	376.77
10	13	494.24
11	26	223.20
12	24	47.96
13	12	87.34
14	32	397.75
15	19	250.99
16	32	249.48
17	20	459.54
18	26	280.70
19	30	382.41
全基因组 Whole genome	378	5889.88



注:染色体图示左侧为遗传距离,右侧为标记名称。下同。

Note: Left side of the chromosome diagram represents genetic distance, and the right side represents marker names. The same below.

图 2 甘蓝型油菜连锁遗传图谱

Fig.2 Linkage genetic map of *Brassica napus*

表 5 利用复核区间作图检测到的籽粒芥酸含量在两个试点的 QTL 位点

Table 5 QTL loci for grain erucic acid content in two environments detected by recheck interval mapping

试点 Experimental site	数量性状位点 Quantitative trait loci	染色体 Chromosome	位置 Position	左翼标记 Left marker	右翼标记 Right marker	LOD 值 LOD score	贡献率 Contribution rate/%	加性效益 Additive effect	显性效益 Dominant effect
天水 TS	<i>qEATA10</i>	10	258	BnGMS63	Na14A06	3.8935	10.4252	1.2102	5.4107
	<i>qEATC08.1</i>	18	161	c18b007	c18b008	3.9218	5.6237	0.9717	3.4460
	<i>qEATC08.2</i>	18	247	c18b022	cnu090	3.7529	34.5657	-2.4151	-8.1540
	<i>qEATC09</i>	19	379	FIT0114	Na12C06	3.7858	20.0049	1.2968	12.6945
定西 DX	<i>qEADA10</i>	10	257	BnGMS63	Na14A06	4.6740	12.6974	2.0546	6.7016
	<i>qEADC07</i>	17	345	c17b009	c17b010	3.7203	4.6699	1.6931	2.8568
	<i>qEADC09</i>	19	380	FIT0114	Na12C06	4.2442	19.3431	1.5472	15.9512

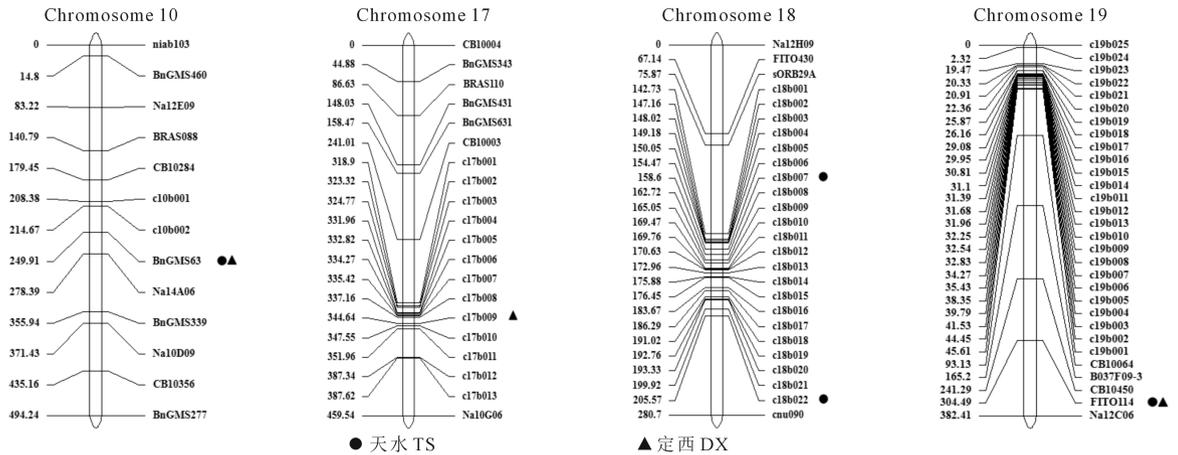


图 3 甘蓝型油菜籽粒芥酸含量在遗传图谱上的分布

Fig.3 Distribution of erucic acid content in rapeseed on genetic map

研发了用于选择的分子标记^[18]。本研究定位到 2 个籽粒芥酸含量主效 QTLs ($qEA.A10$ 和 $qEA.C09$), 分别分布在 A10 和 C09 染色体上, 与已报道的芥酸含量位点有所不同。可能是因为前人利用不同群体在多环境下获得油菜籽粒芥酸含量表型数据^[19-20], 进行籽粒芥酸含量相关的 QTL 分析, 这与我北方强冬性冬油菜区特别是北移区冬油菜籽粒形成与生长环境非常不同, 北方强冬性区气候干燥少雨, 干旱环境逆境不仅影响油菜高产形成, 还通过改变脂肪酸代谢与积累影响籽粒芥酸含量, $qEA.A10$ 和 $qEA.C09$ 可能与干旱环境下油菜籽粒芥酸含量调控相关。另外, 已报道的芥酸含量 QTLs 均来自以甘蓝型油菜群体为遗传分析材料获得的结果, 本研究中所用遗传群体源于 17NTS57 为母本的杂种衍生后代, 17NTS57 是强抗寒白菜型冬油菜和甘蓝型冬油菜通过种间远缘杂交方法新培育的强抗寒甘蓝型冬油菜品系, 比较基因组学分析结果表明, 17NTS57 基因组中携带大量白菜型冬油菜陇油 7 号染色体片段, 这些基因组的片段除赋予 17NTS57 优异抗寒性外, 可能还引入白菜型冬油菜芥酸含量相关新位点, 芥酸含量主效位点 $qEA.A10$ 和 $qEA.C09$ 是否来自白菜型冬油菜基因组, 需要进一步针对该主效位点进行精细定位与图位克隆, 以及基因序列的跨物种比对分析。

4 结 论

对天水 and 定西干旱环境中影响冬油菜脂肪酸品质的芥酸含量相关基因进行 QTL 定位分析, 共定位主效位点 2 个, 分别位于 A10 和 C09 染色体。2

个籽粒芥酸含量主效 QTLs ($qEA.A10$ 和 $qEA.C09$) 可用于不同遗传图谱之间 QTL 位点的准确分析比较, 为油菜籽粒芥酸含量定位分析奠定分子基础。

参 考 文 献:

- [1] 王汉中. 中国油料产业发展的现状、问题与对策[J]. 中国油料作物学报, 2005, (4): 100-105.
WANG H Z. The present situation, problems and countermeasures of China's oilseed industry development[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2005, (4): 100-105.
- [2] DONG X Y, LIU Z G, WEI J P, et al. The BrAFP1 promoter drives gene-specific expression in leaves and stems of winter rapeseed (*Brassica rapa* L.) under cold induction[J]. Plant Science, 2023, 331: 1-16.
- [3] LIU Z G, DONG X Y, CAO X D, et al. QTL mapping for cold tolerance and higher overwintering survival rate in winter rapeseed (*Brassica napus*) [J]. Journal of Plant Physiology, 2022, 275: 153735.
- [4] 曹小东, 刘自刚, 米文博, 等. 甘蓝型冬油菜北移种植的适应性分析[J]. 中国农业科学, 2020, 53(20): 4164-4176.
CAO X D, LIU Z G, MI W B, et al. Analysis on the adaptability of northward planting of *Brassica napus*[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(20): 4164-4176.
- [5] 刘自刚, 魏家萍, 崔俊美, 等. 我国冬油菜北移的现状、问题与对策[J]. 中国农业科学, 2023, 56(15): 2854-2862.
LIU Z G, WEI J P, CUI J M, et al. Status, existing problems and strategy discussion on northward expansion of winter rapeseed in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(15): 2854-2862.
- [6] 郑国强, 郭敏明, 魏家萍, 等. 强冬性区白菜型冬油菜品质和产量相关性状变异分析[J]. 种子, 2020, 39(10): 23-31.
ZHENG G Q, GUO M M, WEI J P, et al. Variation analysis of quality and yield-related characters of cabbage-type winter rapeseed (*brassica rape* L.) in strong winter region[J]. Seed, 2020, 39(10): 23-31.
- [7] 刘自刚, 孙万仓, 杨宁宁, 等. 不同生态条件下白菜型冬油菜性状差异分析[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(4): 49-58.
LIU Z G, SUN W C, YANG N N, et al. Difference analysis of winter rapeseed traits under different ecological conditions [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(4): 49-58.
- [8] 徐春梅, 邹娅, 刘自刚, 等. 白菜型冬油菜萌动种子低温春化的生

- 理生化特征[J]. 中国农业科学, 2020, 53(5): 929-941.
- XU C M, ZOU Y, LIU Z G, et al. Physiological and biochemical characteristics of low temperature vernalization of germinating seeds of *Brassica rapa* [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2020, 53(5): 929-941.
- [9] 熊秋芳, 张效明, 文静, 等. 菜籽油与不同食用植物油营养品质的比较——兼论油菜品质的遗传改良[J]. 中国粮油学报, 2014, 29(6): 122-128.
- XIONG Q F, ZHANG X M, WEN J, et al. Comparison of nutritional quality of rapeseed oil with different edible vegetable oils and genetic improvement of rapeseed quality[J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2014, 29(6): 122-128.
- [10] 刘列钊, 李加纳. 利用甘蓝型油菜高密度 SNP 遗传图谱定位油酸、亚麻酸及芥酸含量 QTL 位点[J]. 中国农业科学, 2014, 47(1): 24-32.
- LIU L Z, LI J N. QTL mapping of oleic acid, linolenic acid and erucic acid content in *Brassica napus* by using the high density SNP genetic map[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(1): 24-32.
- [11] QU C M, JIA L D, FU F Y, et al. Genome-wide association mapping and identification of candidate genes for fatty acid composition in *Brassica napus* L. using SNP markers[J]. BMC Genomics, 2017, 18(1): 232.
- [12] XU J F, LONG Y, WU J G, et al. QTL identification on two genetic systems for rapeseed glucosinolate and erucic acid contents over two seasons[J]. Euphytica, 2015, 205(3): 647-657.
- [13] SMOOKER A M, WELLS R, MORGAN C, et al. The identification and mapping of candidate genes and QTL involved in the fatty acid desaturation pathway in *Brassica napus* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(6): 1075-1090.
- [14] 张洁夫, 戚存扣, 浦惠明, 等. 甘蓝型油菜芥酸含量的遗传与 QTL 定位[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(1): 22-28.
- ZHANG J F, QI C K, PU H M, et al. Inheritance and QTL identification of erucic acid content in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2008, 24(1): 22-28.
- [15] 刘雪平, 涂金星, 刘志文, 等. 甘蓝型油菜遗传图谱的构建及芥酸含量的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2005, 31(3): 275-282.
- LIU X P, TU J X, LIU Z W, et al. Construction of a molecular marker linkage map and its use for QTL analysis of erucic acid content in *Brassica napus* L [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(3): 275-282.
- [16] 汤天泽. 工业专用特高芥酸甘蓝型油菜芥酸含量的遗传、杂种优势、分子标记及关键基因克隆分析[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- TANG T Z. Genetic, heterosis, molecular marker and key gene cloning analysis of erucic acid content in industrial high erucic acid *B.napus* [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2016.
- [17] 林兵. 甘蓝型油菜 A8 连锁群种子含油量 QTL 簇解析及连锁累赘分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- LIN B. QTL cluster analysis and linkage drag analysis of seed oil content in A8 linkage group of *B.napus*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2010.
- [18] JAVIDFAR F, CHENG B F. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis of erucic acid content and glucosinolate components in yellow mustard (*Sinapis alba* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2013, 13: 142.
- [19] QIU D, MORGAN C, SHI J, et al. A comparative linkage map of oilseed rape and its use for QTL analysis of seed oil and erucic acid content[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 114: 67-80.
- [20] LEI W, JIA Y L, WU G, et al. Molecular evidence for blocking erucic acid synthesis in rapeseed (*Brassica napus* L.) by a two-base-pair deletion in FAE1 (fatty acid elongase 1) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(7): 1251-1260.

(上接第 34 页)

- [19] AHMED A, DAWOOD M F A, EL FARASH A, et al. Genetic and morpho-physiological analyses of the tolerance and recovery mechanisms in seedling stage spring wheat under drought stress [J]. Frontiers in Genetics, 2022, 13: 1010272.
- [20] 田梦雨. 干旱胁迫对小麦苗期生长的影响及其生理机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- TIAN M Y. The effect of drought stress on the growth of wheat seedlings and its physiological mechanisms [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009.
- [21] 魏良迪, 李宁, 杨进文, 等. 山西省主推小麦品种芽期及苗期的抗旱性评价[J]. 生态学杂志, 2022, 41(5): 873-879.
- WEI L D, LI N, YANG J W, et al. Drought resistance of major wheat varieties in Shanxi Province at germination and seedling stages [J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(5): 873-879.
- [22] 陈贵菊, 靳义荣, 刘彩云, 等. 普通小麦根系建成相关性状的全基因组关联分析[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(4): 975-983.
- CHEN G J, JIN Y R, LIU C Y, et al. Genome-wide association study of root system architecture related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(4): 975-983.
- [23] 杨婉君. 小麦苗期抗旱性的 GWAS 分析及综合评价[D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
- YANG W J. GWAS analysis and comprehensive evaluation of drought resistance in wheat seedlings [D]. Tyan: Shandong Agricultural University, 2020.
- [24] 魏良迪. 小麦苗期抗旱品种资源的筛选与抗旱性全基因组关联分析[D]. 晋中: 山西农业大学, 2022.
- WEI L D. Screening of drought resistance variety resources in wheat seedling stage and genome wide association analysis of drought resistance [D]. Jinzhong: Shanxi Agricultural University, 2022.
- [25] 屈春艳. 水旱条件下小麦产量性状和抗旱性的全基因组关联分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- QU C Y. Genome wide association analysis of yield traits and drought resistance in wheat under water and drought conditions [D]. Tyan: Shandong Agricultural University, 2018.
- [26] 曲可佳, 时晓磊, 王兴州, 等. PEG 胁迫下春麦根部性状全基因组关联分析[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2): 396-407.
- QU K J, SHI X L, WANG X Z, et al. Genome-wide association analysis of spring wheat root traits under PEG stress treatments [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(2): 396-407.
- [27] 王巧玲. 小麦苗期抗旱相关性状关联分析及种质资源的筛选[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- WANG Q L. Correlation analysis of drought resistance in wheat seedling stage and screening of germplasm resources [D]. Tyan: Shandong Agricultural University, 2018.