

# 十字花科蔬菜抽薹开花性状的调控机理和分子育种研究进展

汪精磊, 李锡香, 邱杨, 张晓辉, 沈镒, 王海平, 孙玉燕, 段蒙蒙

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所/农业部蔬菜作物基因资源与种质创制北京科学观测实验站, 北京 100081)

**摘要:**十字花科植物抽薹开花是植株由营养生长向生殖生长转变的关键时期,其相关性状涉及作物繁殖和产品器官形成,它们大都是由多基因控制的数量性状,并受到环境信号和内源因素多路径的调控。本文从十字花科蔬菜作物抽薹开花性状的分子标记和分子调控机理两方面进行综述,并就研究中存在的问题和发展方向进行了探讨,以期全面阐明十字花科蔬菜抽薹开花机制提供综合信息和新线索,为蔬菜作物抽薹开花遗传改良和高产优质栽培提供理论依据。

**关键词:**十字花科;抽薹;开花;分子标记;调控机制

## Research Advances on Molecular Markers and Regulation Mechanism for the Bolting and Blooming Characteristics of Brassicaceae Vegetables

WANG Jing-lei, LI Xi-xiang, QIU Yang, ZHANG Xiao-hui,

SHEN Di, WANG Hai-ping, SUN Yu-yan, DUAN Meng-meng

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Beijing Research Station of Vegetable Crop Gene Resource & Germplasm Enhancement, Ministry of Agriculture, Beijing 100081)

**Abstract:** The course from bolting to blooming is the crucial period for plant to transform from vegetative growth to reproductive growth in *Brassicaceae*. As the results of interaction between environmental factors and endogenous gene networks, plant bolting and flowering characteristics, which are closely related to the formation of propagating and product organs, are mainly controlled by multiple genes. In order to provide comprehensive background information and possible new clues for further understanding and manipulating the molecular mechanism of bolting and flowering in *Brassicaceae* vegetables for their genetic improvement and the cultivation of high yield and good quality, we summarized the existing studies about the molecular markers and molecular mechanism of plant bolting and flowering traits in *Brassicaceae* vegetables and discussed the problems in present studies and related research development direction.

**Key words:** *Brassicaceae*; bolting; blooming; molecular makers; regulation mechanism

十字花科 (*Brassicaceae*) 是植物中最繁盛的科之一,共有 338 属,3709 多种<sup>[1]</sup>,多为草本植物。作为蔬菜食用的十字花科植物主要有芸薹属甘蓝类 (*Brassica oleracea*) 的结球甘蓝、花椰菜、青花菜、芥蓝、抱子甘蓝等,白菜类 (*Brassica rapa*) 的大白菜、普

通白菜 (小白菜)、乌塌菜、菜薹等,芥菜类 (*Brassica juncea*) 的根用芥、茎用芥、叶用芥、薹用芥菜等,和萝卜属 (*Raphanus* L.) 的萝卜、油萝卜和长茼萝卜等。

抽薹开花是十字花科植物从叶丛中抽出花薹并

收稿日期:2014-12-24 修回日期:2014-03-10 网络出版日期:2015-10-14

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20151014.1409.008.html>

基金项目:“863”项目 (2012AA021801);“十二五”科技支撑课题 (2013BAD01B04, 2012BAD02B01);中国农业科学院创新工程项目 (CAAS-ASTIP-2013-IVFCAAS);农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

第一作者研究方向为十字花科植物发育分子生物学。E-mail: syauwj@163.com

通信作者:李锡香,研究方向为蔬菜种质资源研究。E-mail: lixixiang@caas.cn

现蕾开花现象,是植株营养生长向生殖生长转化的关键时期。抽薹开花的早晚是植物为了繁衍后代,在长期的进化过程中形成的特性。十字花科植物抽薹开花具有物种和遗传多样性。鉴于十字花科蔬菜物种及其产品器官的多样性,对于食用花茎、花薹、角果的作物来说,适当促进抽薹开花有时是重要的;对于以变态根、茎、叶等营养器官为食用对象的作物来说,防止先期抽薹开花是保障作物高产稳产的前提。在生产中,由于品种选用不当,栽培时期或者栽培环境不适宜,会促进储存在植物营养器官中的物质向生殖器官转移,使之提早抽薹开花结实,降低产品产量和品质,造成经济损失。因此,十字花科作物的抽薹开花遗传和分子调控机制一直是国内外研究者关注的热点问题。本文对国内外十字花科蔬菜作物抽薹开花的研究进展进行了综述,以期为进一步开展相关研究、促进作物遗传改良和优质高效栽培提供参考。

## 1 十字花科蔬菜抽薹开花相关性状的分子标记的开发

十字花科蔬菜抽薹开花是植株由营养生长转变为生殖生长的复杂的生长发育过程,抽薹是开花的前提,但抽薹不等于开花,在遗传上也可能是不同的。其可以用若干不同的相关性状来描述,比如现蕾期、蕾期薹高、开花时间、薹高、抽薹时间、薹高差、抽薹速度、抽薹指数等<sup>[2]</sup>。这些性状大都为多基因控制的数量性状,呈现连续变异,易受环境影响。

早前,人们多将抽薹开花性状以质量性状进行分子标记。杜辉等<sup>[3]</sup>在甘蓝中用 91 个多态性 SRAP 标记进行分析,最终得到 2 个与抽薹时间连锁的标记,连锁距离分别为 27.5 cM 和 31.7 cM。曹维荣等<sup>[4]</sup>利用混合分离群体法(BSA),在甘蓝中得到了 1 个与晚抽薹基因连锁的 RAPD 标记 NI750,其连锁距离为 7.9 cM,并认为晚抽薹基因中可能存在 1 个类似于质量性状的主效基因;之后乌兰等<sup>[5]</sup>将该标记转成了更有效的 SCAR 标记。郭辉<sup>[6]</sup>利用多态性 SSR 和 SRAP 引物对结球甘蓝耐/易抽薹混合基因池进行筛选,获得 1 对与耐抽薹基因连锁的 SSR 标记(O111-E03),遗传距离为 4.4 cM。在白菜类蔬菜中,H. Ajisaka 等<sup>[7]</sup>使用 BSA 方法获得了 4 个与抽薹相关的 RAPDs。黄细松<sup>[8]</sup>对白菜 F<sub>2</sub> 极端早抽薹开花池和极端晚抽薹开花池进行 BSA-AFLP 分析,获得并转换了 2 个与早开花的 QTL 连锁的 SCAR 标记,遗传距离分别为 28.5 cM

和 21.3 cM。张波<sup>[9]</sup>通过对普通白菜 SSR 标记的筛选,得到了 1 个与晚抽薹基因紧密连锁的标记 LB,其遗传距离为 5.7 cM。在菜薹中,冒维维等<sup>[10]</sup>利用 BSA 法发现了 2 个 ISSR 标记和 2 个 SRAP 标记与早抽薹性连锁,其中 1 个 SRAP 标记与早抽薹基因遗传距离为 16.8 cM。高颖等<sup>[11]</sup>对大白菜抽薹开花的 SSR 和 Indel 标记的关联分析结果表明,13 个标记的 17 个位点与抽薹时间和开花时间相关,其中 15 个与抽薹时间相关,12 个与开花时间相关,10 个位点同时与 2 个性状相关联。张学铭等<sup>[12]</sup>根据 *BrFLC5* 基因上的一个变异位点,开发了 CAPs 标记,该标记与开花时间表型显著相关。目前,国内外在萝卜类蔬菜抽薹开花性状分子标记方面的研究较少,赵丽萍<sup>[13]</sup>采用 BSA 与 GRA 策略,获得可能与抽薹性紧密连锁的 6 个 RAPD 标记、1 个 ISSR 标记、1 个 SRAP 主效位点标记。徐文玲等<sup>[14]</sup>运用 AFLP 分子标记技术,结合 BSA 法,获得 2 个与萝卜耐抽薹基因连锁的 AFLP 标记,并将其中 1 个转化为 SCAR 标记,遗传距离为 7.5 cM,柳李旺<sup>[15]</sup>基于 *FLC* 基因设计了 2 对特异引物,用于萝卜种质材料抽薹特性的鉴定。

## 2 十字花科蔬菜抽薹开花相关性状的 QTL 定位的研究

QTL 定位技术在十字花科蔬菜抽薹开花性状研究中也得到了广泛的应用,目前的研究主要集中于白菜类和甘蓝类蔬菜,对芥菜类研究较少,萝卜抽薹开花性状的 QTL 定位还未曾见报道(表 1)。在白菜抽薹开花性状 QTL 定位研究中,以开花时间作为性状指标,将连锁群与公共连锁群对应的试验中,解释表型变异最大的 QTL 被定位于 2 号连锁群的试验有 7 项<sup>[16-22]</sup>,频次最高。以抽薹时间为性状指标,将连锁群与公共连锁群对应的试验中,解释表型变异最大的 QTL 被定位于 2 号连锁群的试验有 2 项<sup>[20,22]</sup>,频次最多。现有研究表明,控制白菜抽薹时间和开花时间性状的主要基因位于 2 号连锁群上。而且多项研究表明位于 2 号连锁群的 QTL 位点与 *BrFLC2* 基因紧密连锁<sup>[16-20,22]</sup>;此外,原玉香等<sup>[23]</sup>和 F. Li 等<sup>[17]</sup>表明定位在 10 号连锁群上的开花时间 QTL 位点与 *BrFLC1* 紧密连锁。在甘蓝开花时间的 QTL 定位研究中,分别有 5 项试验将其定位在 2 号和 9 号连锁群上,频次最多;其中,有 3 项试验显示定位在 9 号连锁群的 QTL 位点解释的表型变异最大<sup>[24-26]</sup>,有 2 项试验表明定位在 2 号连锁群

上的 QTL 解释的表型变异最大<sup>[27-28]</sup>。大多数研究将抽薹时间相关基因定位到 2 号、3 号、9 号和 10 号连锁群上;其中,各有 1 项试验显示定位在 2 号和 9

号连锁群的 QTL 位点解释的表型变异最大<sup>[26,28]</sup>。总体看,控制甘蓝抽薹开花的主要基因位于 2 号和 9 号连锁群上。

表 1 十字花科蔬菜抽薹开花 QTL 定位

Table 1 QTLs related to bolting and flowering in *Brassicaceae* vegetables

配组作物 Crop	群体类型 Group type	QTL 数 QTL number	LOD	贡献率 Explained variation( % )	性状指标 Traits	连锁群 Linkage	参考文献 Reference
白菜	DH(春化)	4	2.89 ~ 6.97	10.2 ~ 29.7	开花时间	2,3,5,8	[29]
白菜	DH(未春化)	3	2.77 ~ 7.92	9.5 ~ 34.1	开花时间	2,8	[29]
白菜	F <sub>2</sub>	1	24.3	76.90	抽薹时间	—	[7]
白菜	F <sub>2</sub>	24	5 ~ 5.7	21 ~ 23	开花时间	2,3,10	[25]
白菜	DH	10	2.0 ~ 34.5	2.6 ~ 69.6	抽薹时间	1,2,3,5,9,10	[30]
白菜	DH	8	2.35 ~ 3.50	13.5 ~ 25.2	抽薹时间	5,8,10	[31]
白菜	F <sub>2/3</sub> ;DH;BC <sub>1</sub>	8	2.17 ~ 9.66	9.3 ~ 59.3	开花时间	1,2,3,6,7,8,10	[16]
白菜	DH	13	2.27 ~ 16.04	3.1 ~ 28.3	抽薹时间	2,3,4,5,6,7,8,9,10	[23]
白菜	DH	11	2.7 ~ 11.2	2.7 ~ 12.9	开花时间	2,3,5,6,8,9,10	[23]
白菜	F <sub>2</sub>	3	6.0 ~ 11.5	14.0 ~ 27.1	抽薹时间	2,7,10	[17]
白菜	F <sub>2</sub>	2	10.6 ~ 12.7	21.7 ~ 27.9	现蕾期	2,10	[17]
白菜	F <sub>2</sub>	2	5.4 ~ 11.4	18.1 ~ 26.1	开花时间	2,10	[17]
白菜	DH	5	3.1 ~ 11.6	15 ~ 77.1	开花时间	2,8	[18]
白菜	F <sub>2</sub>	2	5.17 ~ 7.00	7 ~ 17	抽薹时间	3,5	[32]
白菜	F <sub>2</sub>	2	3.86 ~ 4.58	9 ~ 16	开花时间	3,5	[32]
白菜	RIL	3	—	7.30 ~ 12.49	开花时间	3,10	[33]
白菜	IRRI	6	2.6 ~ 5.2	7.6 ~ 15.5	开花时间	2,3,7,9,10	[19]
白菜	RIL	5	3.1 ~ 5.4	6.5 ~ 11.2	开花时间	2,5,7,8	[34]
白菜	DH	4	2.33 ~ 9.41	11.50 ~ 38.90	开花时间	2,3,9,10	[21]
白菜	RIL	3	4.02 ~ 51.17	5.26 ~ 26.39	抽薹时间	3,10	[35]
白菜	F <sub>2</sub> (春化)	3	10.5 ~ 38.8	8.6 ~ 46.0	抽薹时间	2,3,5	[20]
白菜	F <sub>2</sub> (未春化)	2	3.6 ~ 6.7	7.2 ~ 13.8	抽薹时间	3	[20]
白菜	F <sub>2</sub> (春化)	3	9.2 ~ 34.8	8.3 ~ 43.6	开花时间	2,3,5	[20]
白菜	F <sub>2</sub> (春化)	3	9.7 ~ 37.5	7.7 ~ 46.2	开花时叶数	2,3,5	[20]
白菜	F <sub>2</sub> (未春化)	4	4.5 ~ 7.0	9.2 ~ 25.6	开花时间	3,7,9	[20]
白菜	F <sub>2</sub> (未春化)	4	3.6 ~ 13.9	1.6 ~ 40.5	开花时叶数	1,2,9,10	[20]
白菜	F <sub>23</sub>	4	3.12 ~ 23.10	4.35 ~ 22.53	抽薹时间	2,6	[22]
白菜	F <sub>23</sub>	3	3.57 ~ 16.76	~ 1.12 ~ 22.54	开花时间	2	[22]
不结球白菜	DH	6	2.21 ~ 10.05	10.92 ~ 21.19	50% 抽薹时间	2,4,5	[36]
不结球白菜	DH	5	2.27 ~ 4.46	12.26 ~ 15.92	50% 现蕾时间	2,5	[36]
不结球白菜	DH	6	2.21 ~ 10.05	10.26 ~ 19.74	50% 开花时间	2,4,5,6	[36]
不结球白菜	DH	2	3.07 ~ 3.29	14.89 ~ 20.77	50% 抽薹指数	5	[36]
大白菜	DH	4	2.28 ~ 3.67	7.0 ~ 9.4	薹高	1,2,5,7	[37]
大白菜与京水菜	F <sub>2</sub>	—	—	—	抽薹时间	8,9	[38]
白菜 × 芜菁	DH	11	2.16 ~ 3.99	13.5 ~ 35.0	抽薹指数	5,8,9	[39]

表 1(续)

配组作物 Crop	群体类型 Group type	QTL 数 QTL number	LOD	贡献率 Explained variation(%)	性状指标 Traits	连锁群 Linkage	参考文献 Reference
白菜 × 芜菁	DH	3	2.03 ~ 2.84	10.4 ~ 16.0	抽薹时间	8、9、10	[39]
白菜 × 芜菁	DH	4	2.03 ~ 3.47	10.7 ~ 19.3	开花时间	8、9	[39]
甘蓝	F <sub>2</sub>	15	2.6 ~ 2.7	13	开花时间	2、3、9	[25]
甘蓝	F <sub>2</sub>	4	3.13 ~ 5.83	9.8 ~ 18.7	抽薹时间	2、10	[28]
甘蓝	F <sub>2</sub>	4	4.76 ~ 5.71	14.5 ~ 19.1	开花时间	2	[28]
甘蓝	F <sub>2</sub>	2	3.18 ~ 8.13	9.0 ~ 10.1	抽薹时间	3、9	[26]
甘蓝	F <sub>2</sub>	1	5.75	22.70	开花时间	9	[26]
甘蓝 × 青花菜	F <sub>2</sub>	6	2.6 ~ 20.0	3.9 ~ 36.8	开花时间	2、3、6、8、9	[27]
花椰菜 × 孢子甘蓝	DH	2	—	14.1 ~ 23.0	开花时间	7、8	[40]
芥蓝 × 青花菜	DH	6	—	58 ~ 93	开花时间	2、3、5、9	[24]
芥蓝 × 青花菜	CSSL	11	—	—	开花时间	1、2、3、5、9	[41]
芥菜	F <sub>2</sub>	22	2.4 ~ 5.2	14 ~ 36	开花时间	2、3、10、12、15、18	[25]
芥菜 × 甘蓝	F <sub>2</sub>	3	27.76 ~ 32.3	89.6 ~ 91	开花时间	1、2、3	[42]
芥菜 × 甘蓝	F <sub>2</sub>	3	22.11 ~ 22.66	82.8 ~ 85.3	抽薹时间	1、3、8	[42]

—:原文中未提及该数值 —:No data in the reference

### 3 十字花科蔬菜作物抽薹开花分子机理研究

研究发现,十字花科模式植物拟南芥主要通过 6 个途径组成了一个复杂的网络对抽薹开花进行调控,分别是光周期途径 (photoperiodism pathway) 及昼夜节律钟 (circadian clock)、春化途径 (vernalization pathway)、自主途径 (autonomous pathway)、赤霉素途径 (gibberellin pathway)、年龄途径 (aging pathway) 和外界温度途径 (ambient temperature pathway) [43]。

在芸薹属蔬菜作物中,大白菜和芜菁通常需要感受长时间低温才能通过春化作用而抽薹开花,油用型白菜和部分小白菜不经过春化作用也能较早抽薹开花 [23]。张学铭等 [12] 在 100 份白菜中筛选出 3 份春化敏感性和 8 份光周期敏感性材料,证明了其对温光反应的多样性。侯雷平等 [44] 研究了赤霉素处理对白菜开花的影响,结果表明赤霉素促进白菜开花。甘蓝是比较典型的两年生作物,也需要经过一定时间低温的春化作用才能抽薹开花,特别是结球甘蓝,只能以一定大小的绿体才能通过春化。戴忠良等 [45] 的研究表明,赤霉素对甘蓝抽薹开花均有促进作用。萝卜属的萝卜在种子萌芽时就能感受到

低温发生春化作用,提早抽薹开花;赤霉素也能促进萝卜抽薹开花 [46]。这些说明芸薹属和萝卜属蔬菜的抽薹开花均可能受到光周期途径、春化途径以及赤霉素途径的调控,是否存在其他途径尚不清楚。

目前,国内外学者对十字花科蔬菜抽薹开花遗传机理的研究结果表明,不同作物抽薹开花过程受到复杂机制的遗传控制。由于十字花科蔬菜 (白菜、甘蓝、芥菜、萝卜等) 在进化过程中基因组发生了三倍化,因此,与这些蔬菜祖先种相似的拟南芥中的一个基因在十字花科蔬菜种中就可能有多拷贝,而且拷贝之间的变异使得不同拷贝对表型的影响不一。这使得十字花科蔬菜的抽薹开花的变异更加丰富,分子机制也更加复杂。已经证实 *FLC* 基因在拟南芥中只有 1 个拷贝,但是在甘蓝基因组中有 5 个拷贝 (*BoFLC1*、*BoFLC2*、*BoFLC4*、*BoFLC3*、*BoFLC5*) [40, 47]; 在白菜基因组中有 5 个拷贝 (*BrFLC1*、*BrFLC2*、*BrFLC3*、*BrFLC3'* 和 *BrFLC5*) [48-50]; 在萝卜基因组中也发现有 4 个拷贝 [2]。

在白菜类蔬菜中,研究发现 3 个 *FLC* 同源基因 (*BrFLC1*、*BrFLC2*、*BrFLC5*) 与开花时间位点共分离,并且它们以加性效应延迟开花 [48]。M. E. Schranz 等 [48] 将 *BrFLC1* 映射到 T. Osborn 等 [29] 定位



的与春化相关的 QTL 位点,表明 *BrFLC1* 基因控制白菜的春化过程;*BrFLC2* 和 *BrFLC5* 则分别被映射到另外 2 个不同的位点,T. Osborn 等<sup>[29]</sup>认为这 2 个位点控制开花,但不与春化相关,但 M. Z. Schranz 等<sup>[48]</sup>则证明 *BrFLC2* 和 *BrFLC5* 确实与春化相关。尽管在这些基因是否与春化有关方面存在分歧,可以肯定的是 *BrFLC1*、*BrFLC2* 和 *BrFLC5* 可能在不同的程度上以不同的形式控制着白菜的抽薹开花。在不同群体和环境下的开花性状的 QTL 位点中,与 *BrFLC2* 紧密连锁的 QTL 位点效应值几乎占到开花时间总变异的一半<sup>[16,18,20]</sup>;D. Xiao 等<sup>[21]</sup>在白菜中定位的结果也支持 *BrFLC2* 是控制开花的主要基因。而原玉香等<sup>[23]</sup>在研究 *BrFLCs* 基因的序列变异与抽薹关系时,发现 *BrFLC1* 基因的 2 个变异位点 (Pi5 + 104 和 Pi6 + 1) 均与抽薹时间呈极显著相关,*BrFLC1* 第 6 个内含子中的 1 个变异 (Pi6 + 1) 与抽薹时间提前有关;其他 3 个基因 (*BrFLC2*、*BrFLC3* 和 *BrFLC5*) 的主要变异位点与材料的抽薹时间没有显著的相关关系;J. Wu 等<sup>[51]</sup>认为 *BrFLC2* 基因的突变导致了冬性白菜变为春性白菜,而 *BrFLC1* 的突变只能改变冬性白菜开花的早晚,其效应值没有 *BrFLC2* 基因大。同时发现 *BrFLC2* 基因的 Exon4 和 Intron4 缺失突变,引起了 *BrFLC2* 基因转录本的改变,导致终止密码子提前出现,从而使植株提前开花。N. Kitamoto 等<sup>[20]</sup>也认为 *BrFLC1* 的多态性引起的开花时间的变异不大,并且会被 *BrFLC2* 的多态性引起的开花时间的变异掩盖。F. Li 等<sup>[17]</sup>在白菜中定位的解释表型变异最大的 QTL 位点与 *BrFLC2* 紧密连锁,并在 *BrFLC2* 基因上启动子区域发现了 1 个 SNP,该变异可能导致开花时间发生变化。综合这些研究结果,可以看出白菜中 *FLC* 的 3 个同源基因对抽薹开花的作用机理和效应值不一,其中 *BrFLC2* 作用最大。K. Okazaki 等<sup>[27]</sup>使用结球甘蓝和花椰菜对开花性状进行 QTL 定位,只发现了 1 个 *FLC* 同源基因 (*BoFLC2*) 与开花时间位点共分离,并且在 *BoFLC2* 基因第 4 个外显子的突变使得该基因失去功能,植株不需经过春化就能抽薹开花。

前人在拟南芥的突变体中发现,*FRI* 基因功能的丧失会导致开花时间提前<sup>[52-53]</sup>。在十字花科作物的 A 基因组和 C 基因组中,找到了 *FRI* 的同源基因 *FRI. a* 和 *FRI. b*,研究表明这 2 个同源基因都有表达,但是在甘蓝型油菜中,只有 *FRI. a* 基因与抽薹开花 QTL 共定位。X. Wang 等<sup>[53]</sup>在白菜中已经确定 *FT* 同源基因存在 2 个拷贝。D. Xiao 等<sup>[54]</sup>利

用 DH 群体,应用 QTL 和 eQTL 技术发现在白菜中,*BrFLC2* 与 *FT* 是开花时间的主要调控因子。

## 4 问题与展望

近年来,随着分子标记技术的发展和广泛应用,基因标记或定位已成为作物遗传和分子标记辅助育种的重要组成部分<sup>[55]</sup>。尽管在十字花科蔬菜中已经找到了许多与抽薹开花性状连锁的分子标记或 QTL 位点,但早期的分子标记研究和应用存在问题:(1)所采用的标记通量低且多为显性标记,其稳定性和重复性也较差;(2)受研究技术策略和研究群体的限制,多针对多样性不高的典型材料和利用有限的分子标记数目开展标记或定位,获得的连锁标记数量有限且遗传距离较远,绝大多数尚不能有效地用于资源和育种材料的分子辅助鉴定筛选;(3)对不同标记的同质化问题以及不同物种标记的通用性和特殊性关注较少。然而,随着植物基因组研究的迅猛发展,基于基因组测序的第 3 代分子标记,如基于全基因组挖掘的 SNP 标记数量多、遗传稳定性高、具有共显性,近年来在玉米、水稻等农作物得到了有效应用<sup>[56-57]</sup>。相关技术策略在白菜中的研究应用也已初见成效<sup>[58]</sup>。随着十字花科蔬菜基因组研究的深入(拟南芥、白菜、甘蓝、芥菜、萝卜),有必要应用全基因组重测序、SNP 芯片或 LGC-KASP 高通量 SNP 检测等高效基因分型新技术,兼顾 CAPS、Indel 和 SSR 等有效标记技术,开展多样性核心大群体表型和基因型鉴定,结合典型材料的 QTL-Seq 基因定位和全基因组关联分析 (GWAS),鉴定与十字花科抽薹开花表型多样性有关的等位基因分子标记,通过比较基因组学分析厘清不同物种标记的通用性和特殊性,建立十字花科蔬菜相关性状的全基因组分子设计育种技术体系。

20 多年来,分子生物学家以及遗传学家利用模式植物拟南芥做了大量的开花转换调控机理研究,已基本弄清拟南芥抽薹开花调控网络。由于进化历程的不同导致十字花科物种及其抽薹开花特性的多样性和特殊性,其抽薹开花性状的遗传和分子机制也复杂多样。现有十字花科蔬菜作物抽薹开花的分子机理研究多以抽薹时间和开花时间为考量重点,着重于枢纽基因 (*FLC*、*FT* 等) 的研究,不同物种抽薹开花特殊性和多样性的调控途径和网络异同仍不十分明了。拟南芥、萝卜、白菜、甘蓝、芥菜等十字花科作物在基因组排列上具有很好的共线性,同时其同源基因的拷贝数和基因结构存在很大的变异。因

此,随着拟南芥、萝卜、白菜、甘蓝、芥菜等全基因组测序的完成,利用比较基因组学理论和方法,结合全基因组重测序和关联分析、QTL-Seq 基因定位、转录组分析和基因功能鉴定新技术应用,挖掘和比较不同物种或种内基因型与抽薹开花多样性有关的等位基因及其相互关系,可望全面阐述十字花科蔬菜作物抽薹开花分子机理和调控机制。

## 参考文献

- [1] Al-Shehbaz I, Beilstein M, Kellogg E. Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (Cruciferae): an overview [J]. *Plant Syst Evol*, 2006, 259(2-4): 89-120
- [2] 张素君. 萝卜种质资源耐抽薹性鉴定评价及相关基因的克隆分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013
- [3] 杜辉, 潘俊松, 何欢乐, 等. 甘蓝抽薹性状基因的分子标记定位[J]. *分子植物育种*, 2007, 5(5): 673-676
- [4] 曹维荣, 王超. 甘蓝迟抽薹基因的 RAPD 标记[J]. *生物技术通报*, 2007(5): 167-169
- [5] 乌兰, 王超. 结球甘蓝迟抽薹基因 RAPD 标记转 SCAR 标记[J]. *分子植物育种*, 2010, 8(2): 307-311
- [6] 郭辉. 结球甘蓝抽薹性状的遗传分析及分子标记研究[D]. 重庆: 西南大学, 2012
- [7] Ajisaka H, Kuginuki Y, Yui S, et al. Identification and mapping of a quantitative trait locus controlling extreme late bolting in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis* syn. *campestris* L.) using bulked segregant analysis[J]. *Euphytica*, 2001, 118, 1: 75-81
- [8] 黄细松. 白菜开花时间相关基因的分子标记及春化相关基因的克隆和表达分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2006
- [9] 张波. 不结球白菜晚抽薹分子标记及抽薹性遗传分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2007
- [10] 冒维维, 高红胜, 薄天岳, 等. 菜薹抽薹性状的 ISSR 和 SRAP 分析[J]. *江苏农业学报*, 2009, 25(4): 829-833
- [11] 高颖, 罗双霞, 王彦华, 等. 大白菜抽薹开花时间与 SSR 和 In-Del 标记的关联分析[J]. *园艺学报*, 2012, 39(6): 1081-1089
- [12] 张学铭, 刘博, 胡云艳, 等. 白菜类作物 *BrFLC5* 与开花时间相关的 dCAPs 标记开发[J]. *园艺学报*, 2014, 41(10): 2035-2042
- [13] 赵丽萍. 萝卜抽薹性遗传分析与春萝卜种质标记鉴定[D]. 南京: 南京农业大学, 2007
- [14] 徐文玲, 王淑芬, 牟晋华, 等. 萝卜抽薹基因连锁的 AFLP 和 SCAR 分子标记鉴定[J]. *分子植物育种*, 2009, 7(4): 743-749
- [15] 柳李旺. 一种基于 *FLC* 基因的萝卜抽薹特性鉴定方法: 中国, CN101597644[P], 2009-06-05
- [16] Lou P, Zhao J, Kim J S, et al. Quantitative trait loci for flowering time and morphological traits in multiple populations of *Brassica rapa* [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(14): 4005-4016
- [17] Li F, Kitashiba H, Inaba K, et al. A *Brassica rapa* linkage map of EST-based SNP markers for identification of candidate genes controlling flowering time and leaf morphological traits [J]. *DNA Res*, 2009, 16(6): 311-323
- [18] Zhao J, Kulkarni V, Liu N, et al. *BrFLC2* (*FLOWERING LOCUS C*) as a candidate gene for a vernalization response QTL in *Brassica rapa* [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(6): 1817-1825
- [19] Lou P, Xie Q, Xu X, et al. Genetic architecture of the circadian clock and flowering time in *Brassica rapa* [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 123(3): 397-409
- [20] Kitamoto N, Yui S, Nishikawa K, et al. A naturally occurring long insertion in the first intron in the *Brassica rapa FLC2* gene causes delayed bolting[J]. *Euphytica*, 2014, 196(2): 213-223
- [21] Xiao D, Wang H, Basnet R K, et al. Genetic dissection of leaf development in *Brassica Rapa* using a genetical genomics approach [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(3): 1309-1325
- [22] 张磊, 纪小红, 吕茜茜, 等. 白菜春化需要的 QTL 定位分析[J]. *分子植物育种*, 2014, 12(4): 726-732
- [23] 原玉香, 孙日飞. 白菜类作物抽薹开花的分子遗传分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008
- [24] Bohuon E, Ramsay L, Craft J, et al. The association of flowering time quantitative trait loci with duplicated regions and candidate loci in *Brassica oleracea* [J]. *Genetics*, 1998, 150(1): 393-401
- [25] Axelsson T, Shavorskaya O, Lagercrantz U. Multiple flowering time QTLs within several *Brassica* species could be the result of duplicated copies of one ancestral gene [J]. *Genome*, 2001, 44(5): 856-864
- [26] 朱洪运, 田多成, 颜建明, 等. 结球甘蓝抽薹开花时间性状的 QTL 定位及分析[J]. *华北农学报*, 2013, 28(5): 1-5
- [27] Okazaki K, Sakamoto K, Kikuchi R, et al. Mapping and characterization of *FLC* homologs and QTL analysis of flowering time in *Brassica oleracea* [J]. *Theor App Genet*, 2007, 114(4): 595-608
- [28] 李梅. 结球甘蓝抽薹开花性状的遗传, QTL 定位及生理研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009
- [29] Osborn T, Kole C, Parkin I, et al. Comparison of flowering time genes in *Brassica rapa*, *B. napus* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genetics*, 1997, 146(3): 1123-1129
- [30] Nishioka M, Tamura K, Hayashi M, et al. Mapping of QTLs for bolting time in *Brassica rapa* (syn. *campestris*) under different environmental conditions [J]. *Breeding Sci*, 2005, 55(2): 127-133
- [31] Yang X, Yu Y J, Zhang F L, et al. Linkage map construction and quantitative trait loci analysis for bolting based on a double haploid population of *Brassica rapa* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(5): 664-671
- [32] 郁有健. 大白菜抽薹开花相关基因 SNP 分析与晚抽薹开花性状 QTL 定位[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010
- [33] Edwards C, Weinig C. The quantitative-genetic and QTL architecture of trait integration and modularity in *Brassica rapa* across simulated seasonal settings [J]. *Heredity*, 2011, 106(4): 661-677
- [34] Bagheri H, El-Soda M, Van Oorschot I, et al. Genetic analysis of morphological traits in a new, versatile, rapid-cycling *Brassica rapa* recombinant inbred line population [J]. *Front Plant Sci*, 2012, 3(183): 1-12
- [35] Dechaine J M, Brock M T, Iniguez-Luy F L, et al. Quantitative trait loci x environment interactions for plant morphology vary over ontogeny in *Brassica rapa* [J]. *New Phytol*, 2014, 201(2): 657-669
- [36] 王倩. 不结球白菜遗传图谱的构建及重要农艺性状的定位[D]. 南京: 南京农业大学, 2011
- [37] Zhang X W, Jian W, Zhao J J, et al. Identification of QTLs related to bolting in *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* (syn. *Brassica campestris* ssp. *pekinensis*) [J]. *Agric Sci China*, 2006, 5(4): 265-271
- [38] Nozaki T, Kumazaki A, Koba T, et al. Linkage analysis among loci for RAPDs, isozymes and some agronomic traits in *Brassica campestris* L [J]. *Euphytica*, 1997, 95(1): 115-123
- [39] 杨旭. 白菜 (*Brassica campestris* L.) 耐抽薹性及其它农艺性状 QTL 定位的研究[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2006
- [40] Sebastian R, Kearsey M, King G J. Identification of quantitative trait loci controlling developmental characteristics of *Brassica oleracea* L. [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104(4): 601-609
- [41] Rae A, Howell E, Kearsey M. More QTL for flowering time revealed by substitution lines in *Brassica oleracea* [J]. *Heredity*, 1999, 83(5): 586-596
- [42] 陈书霞, 王晓武, 方智远, 等. 芥蓝 x 甘蓝的 F<sub>2</sub> 群体抽薹期性状 QTLs 的 RAPD 标记[J]. *园艺学报*, 2003, 30(4): 421-426
- [43] Fornara F, De Montaigu A, Coupland G. SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2010, 141(3): 550-550
- [44] 侯雷平, 王丽, 李梅兰. 赤霉素处理促进白菜开花的效应分析[J]. *中国农学通报*, 2009(6): 171-174

- [45] 戴忠良,潘跃平,肖燕,等. 不同浓度赤霉素处理对结球甘蓝抽薹和开花的影响[J]. 上海农业学报,2010,26(4):69-71
- [46] 王淑芬,徐文玲. 赤霉素对耐抽薹萝卜抽薹开花的影响[J]. 山东农业科学,2002(6):14-16
- [47] Razi H,Howell E,Newbury H,et al. Does sequence polymorphism of *FLC* paralogues underlie flowering time QTL in *Brassica oleracea* [J]. Theor Appl Genet,2008,116(2):179-192
- [48] Schranz M E, Quijada P, Sung S B, et al. Characterization and effects of the replicated flowering time gene *FLC* in *Brassica rapa* [J]. Genetics,2002,162(3):1457-1468
- [49] Yang T J, Kim J S, Kwon S J, et al. Sequence-level analysis of the diploidization process in the triplicated *FLOWERING LOCUS C* region of *Brassica rapa* [J]. Plant Cell Online,2006,18(6):1339-1347
- [50] Kim S Y, Park B S, Kwon S J, et al. Delayed flowering time in *Arabidopsis* and *Brassica rapa* by the overexpression of *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) homologs isolated from Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) [J]. Plant Cell Rep,2007,26(3):327-336
- [51] Wu J, Wei K, Cheng F, et al. A naturally occurring InDel variation in *BraA. FLC. b* (*BrFLC2*) associated with flowering time variation in *Brassica rapa* [J]. BMC Plant Biol,2012,12(1):151
- [52] Johanson U W J, Lister C, Michaels S, et al. Molecular analysis of *FRIGIDA*, a major determinant of natural variation in *Arabidopsis* flowering time [J]. Science,2000,290:344-347
- [53] Wang X, Wang H, Wang J, et al. The genome of the me-sopolyploid crop species *Brassica rapa* [J]. Nat Genet,2011,43(10):1035-1039
- [54] Xiao D, Zhao J J, Hou X L, et al. The *Brassica rapa FLC* homologue *FLC2* is a key regulator of flowering time, identified through transcriptional co-expression networks [J]. J Exp Bot,2013,64(14):4503-4516
- [55] Peters J L, Cnudde F, Gerats T. Forward genetics and map-based cloning approaches [J]. Trends Plant Sci,2003,8(10):484-491
- [56] 郝转芳,苏治军,李亮,等. 基于 SNP 标记的关联分析在玉米耐旱研究中的应用 [J]. 作物杂志,2009(6):1-7
- [57] 唐立群,肖层林,王伟平. SNP 分子标记的研究及其应用进展 [J]. 中国农学通报,2012,28(12):154-158
- [58] Paritosh K, Yadava S K, Gupta V, et al. RNA-seq based SNPs in some agronomically important oleiferous lines of *Brassica rapa* and their use for genome-wide linkage mapping and specific-region fine mapping [J]. BMC Genomics,2013,14(1):463

## 欢迎订阅 2016 年《上海农业学报》

《上海农业学报》是上海市农业委员会主管、上海市农业科学院和上海市农学会主办的综合性农业学术期刊。本刊为我国中文核心期刊、中国科技核心期刊和中国农业核心期刊,是 Agris、CAB 的文献源刊,全文编入我国“万方”、“同方”和“维普”三大数据库资源系统。

本刊主要刊登内容包括有现代温室与园艺、农业标准化、农业经济、作物遗传育种与栽培、土肥与植保、农业生物技术、畜牧与兽医、农业气象、农业环境保护、农产品加工与保鲜、科技与区(县)农业等。读者对象为相关专业的研究人员、技术人员和大专院校师生。

双月刊,每期定价 10 元,全年 60 元。国内邮发代号 4-523。漏订者可与编辑部联系订阅,每册 12 元(含邮寄费)。

地址:上海市奉贤区金齐路 1000 号,《上海农业学报》编辑部

邮编:201403

电话:(021)52235461/62202980

传真:(021)62206698

E-mail:xx6@saas.sh.cn

网址:www.nyxb.sh.cn