

中国油菜种质资源研究利用策略与进展

李利霞, 陈碧云, 闫贵欣, 高桂珍, 许 鲲, 谢 婷, 张付贵, 伍晓明

(中国农业科学院油料作物研究所 / 农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点实验室, 武汉 430062)

摘要: 油菜是我国第一大国产植物油来源, 种质资源在促进油菜育种和产业发展中发挥了关键作用, 通过不断收集引进和发掘利用各类优异种质资源, 培育高产优质高抗新品种, 我国油菜每公顷水平由 1949 年的 487.5 kg 提高到了 2017 年的 1995.2 kg, 品质由“高芥酸和高硫苷”改良为“低芥酸和低硫苷”, 油品质可与橄榄油媲美, 显著提升了我国食用植物油供给水平和质量。本文对我国在油菜种质资源收集编目、繁殖保存、评价挖掘、创新利用等方面的背景依据和研究进展进行了分析和评述, 总结了近 20 年来中国油菜种质资源研究利用策略与取得的突破性进展, 展望了今后我国油菜种质资源发展方向和重点任务。

关键词: 油菜; 种质资源; 收集保存; 评价鉴定; 种质创新

Proposed Strategies and Current Progress of Research and Utilization of Oilseed Rape Germplasm in China

LI Li-xia, CHEN Bi-yun, YAN Gui-xin, GAO Gui-zhen, XU Kun, XIE Ting, ZHANG Fu-gui, WU Xiao-ming

(Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430062)

Abstract: Oilseed rape (*Brassica napus*) provides the largest source of vegetable oil produced in China. Oilseed rape germplasm has played a key role on the enhancement of rape breeding, production and commercial industries. Taking advantage of exploration of elite germplasm resources, breeding and the practical use of high-yielding high-quality high-resistance new varieties, the average rapeseed yield in China increased from 487.5 kg/hm² in 1949 up to 1995.2 kg/hm² in 2017. The historic poor-quality varieties with high erucic acid and high glucosinolates have been replaced in cultivation by modern varieties showing low erucic acid and low glucosinolates. The oil quality from the domestic market has been largely improved as good as olive oil, which has greatly improved edible vegetable oil supply and nutrition in China. This paper has reviewed the background and research progress on the collection, reproduction, conservation, evaluation and identification, gene discovery, enhancement and utilization of oilseed rape germplasm, and summarized the strategies and breakthroughs of oilseed rape germplasm research in the past two decades, as well as proposed future development directions and priorities.

Key words: oilseed rape; germplasm resources; collection and conservation; evaluation and identification; germplasm enhancement

油菜是世界第三和中国第一大油料作物, 据联合国粮农组织统计, 2017 年世界油菜收获面积达 3474 万 hm², 总产量达 7624 万 t, 仅次于油棕、大豆。我国油菜常年播种面积 700 万 hm² 以上, 年

收稿日期: 2020-01-09 修回日期: 2020-01-12 网络出版日期: 2020-01-13

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200109005>

第一作者研究方向为油菜种质资源, E-mail: linen19880915@163.com; 陈碧云为共同第一作者

通信作者: 伍晓明, 研究方向为油菜种质资源, E-mail: wuxm@oilcrops.cn

基金项目: 农业农村部农作物种质资源保护与利用专项 (2019NWB033); 国家油料种质资源共享服务平台 (NICGR2019-014); 国家重点研发计划 (2016YFD0100202); 中国农业科学院科技创新工程 (CAAS-ASTIP-2016-OCRI)

Foundation project: Project of Crop Germplasm Resources Protection (2019NWB033), National Infrastructure for Crop Germplasm Resources (NICGR2019-014), The National Key Program for Research and Development (2016YFD0100202), The Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2016-OCRI)

产油 520 万 t, 占国产植物油总产量的 47%, 是第一国产食用植物油来源^[1]。此外, 油菜年产高蛋白菜籽饼约 800 万 t, 是我国第二大饲用蛋白源^[1]。我国油菜栽培利用历史十分悠久, 但产量水平较低, 品质较差, 通过有效利用国内外优异油菜资源, 不断培育高产抗病优质新品种, 单产水平由 1949 年的 487.5 kg/hm² 提高到了 2017 年的 1995.2 kg/hm², 品质由“高芥酸和高硫苷”改良为“低芥酸和低硫苷”, 营养品质可与橄榄油媲美, 营养和利用价值显著提升。优异种质的发掘利用对保障我国高品质食用油供给发挥了关键性作用。因此, 油菜种质资源是科学研究、品种改良和产业发展不可或缺的物质基础, 系统开展油菜种质资源收集保存、评价鉴定、深入研究和创新利用具有十分重要的战略意义。

1 油菜种质资源收集保存

油菜种质资源收集是其保护、研究、开发利用的前提和基础。由于自然环境、油菜生产、社会需求等都在迅速变化, 野生种、农家种、育成品种等种质资源都在加速流失, 世界各国也都在陆续制定新法规强化本国种质资源的保护。因此, 依据油菜种类、起源、分布规律和生产利用特点, 制定科学高效的种质资源收集保存策略, 系统开展全球油菜种质资源收集保存是一项十分紧迫的战略任务。

1.1 种类、起源与分布

油菜是由十字花科 (Cruciferae) 芸薹属 (*Brassica*) 植物的若干物种组成, 是以取籽榨油为主要种植目的的一年生或越年生草本植物的统称^[2-3]。芸薹属油菜有 6 个主要的栽培种, 包括白菜 (*Brassica rapa* L., 2n=20, AA)、甘蓝 (*Brassica oleracea* L., 2n=18, CC) 和黑芥 (*Brassica nigra* Koch., 2n=16, BB) 3 个二倍体基本种以及甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L., 2n=38, AACC)、芥菜型油菜 (*Brassica juncea* Czern.et Coss, 2n=36, AABB) 和埃塞俄比亚芥 (*Brassica carinata* Braun., 2n=34, BBCC) 3 个四倍体复合种。著名的“禹氏三角 (U's triangle) 系统阐述了这 6 个栽培种间的关系: 白菜、甘蓝和黑芥为 3 个基本种, 它们通过相互杂交和自然加倍而形成了 3 个异源四倍体复合种^[4]。

油菜分布十分广泛, 主要集中在东亚、南亚、欧洲、美洲和大洋洲。白菜型油菜可能是最早被驯化的二倍体物种, 其野生种被发现生长在从地中海西部穿过欧洲延伸至中亚甚至东亚一带^[5], 有学者认为中亚、阿富汗和印度次大陆西北部的毗邻地区是

其起源的独立中心之一^[6]。我国特有的蔬用芸薹由原始分布于我国的油用芸薹分化而来, 我国为独立于欧洲之外的芸薹原产地或白菜型油菜起源中心^[7]; 甘蓝是芸薹属植物中变异类型最为丰富的栽培种^[8], 其野生类型主要分布于地中海海边及西班牙北部、法国西部、英国南部和西南部^[9]; 黑芥主要分布于地中海周边温暖地带, 并延伸至中亚和中东地区, 黑芥与其祖先种差异不大, 被认为起源于欧洲中部和南部^[10]; 芥菜型油菜可能存在两条分别朝向油用和叶用发展的起源进化途径, 油用芥菜可能起源于中东和印度, 叶用芥菜可能起源于中国^[10]; 埃塞俄比亚芥具有很强的抗病性和抗逆性, 其主要分布在东非高原, 特别是埃塞俄比亚和非洲大陆东西海岸的部分地区, 有研究认为其起源于埃塞俄比亚高地与东非和地中海沿岸相连的地区, 因该地区生长有其祖先种黑芥^[8]; 甘蓝型油菜的起源目前还未有定论, 一般认为甘蓝型油菜应在起源于 2 个二倍体祖先种白菜和甘蓝重叠分布的地区。Sinskaia (1928) 和 Schiemann (1932) 认为西南欧的地中海区域为甘蓝型油菜的起源地, 因为这一地区既有野生甘蓝分布, 又有原始芜菁分布^[8]。文献记载显示, 甘蓝型油菜最早大约出现于公元 1600 年, 是驯化和栽培历史最短的油菜类型^[8]。

1.2 中国油菜栽培利用与品种演变历史

我国传统种植白菜型和芥菜型油菜, 其适应性广、早熟, 在我国传统栽培模式下能与水稻等作物完美轮作, 已有数千年栽培历史, 在 8000 年前甘肃大地湾遗址和 6800 年前陕西西安半坡遗址均发现炭化菜籽遗存^[3]。在不同生态环境和栽培制度下, 通过历代先民长期选育, 形成了极为丰富的农家种 (或地方种) 种质资源, 具有各类重要优异性状, 如上党油菜 (山西) 等具有较强的抗寒能力, 永寿油菜 (陕西) 耐旱、姜黄种和灯笼种 (浙江) 植株丛生型、株矮、抗寒、抗风, 小叶芥油菜 (甘肃) 和遵义蛮菜籽 (贵州) 秆硬抗倒, 雅安油菜 (四川) 和长秆油白菜 (浙江) 耐迟播迟栽。

我国原产白菜型和芥菜型油菜虽然种植历史悠久, 但产量水平低、综合抗性不强, 以 1949 年为例, 我国油菜单产水平仅为 487.5 kg/hm², 远低于 2017 年全国平均单产水平 1995.2 kg/hm²。为显著提升油菜产量, 20 世纪 30 年代起, 我国从欧洲和日本引进了产量高、抗性强的甘蓝型油菜, 1953 年开始在四川推广日本引进的甘蓝型油菜品种胜利油菜, 1955 年后在长江流域以及陕西等地大面积推

产^[11]。国外引进甘蓝型油菜虽然产量高,但生育期长,不适合我国作物轮作制度。因此,20世纪50年代末至70年代,早熟是油菜育种的主要目标,通过系选、辐射诱变、特别是与我国早熟白菜型油菜种间杂交,成功培育出一批早、中熟甘蓝型油菜,如胜利青梗、西南302、黔油23、九二油菜、甘油5号、华油8号、湘油5号、宁油7号等,这些品种产量高于传统白菜型油菜,熟期也适合栽培轮作要求,逐步取代白菜型油菜和胜利油菜。20世纪70-80年代,育种目标是进一步提升和协调高产、稳产、抗病和适应性。1987年,贺源辉研究员育成了甘蓝型油菜常规品种中油821^[12],该品种在长江流域油菜主产区普遍表现高产、稳产、耐菌核病强、抗逆性能强、适应范围广,成为我国甘蓝型油菜遗传改良的骨干亲本,并连续多年被作为区试对照品种。1972年,华中农业大学傅廷栋教授发现了甘蓝型油菜波里马细胞质雄性不育系^[13],大大加快了油菜杂种优势利用的步伐。1983年,李殿荣研究员育成了世界上第一个应用于生产的甘蓝型杂交油菜秦油2号^[14]。关键性优异品种资源的发现、选育和利用,使我国20世纪80年代油菜单产水平提高到1100 kg/hm²以上,较1949年提高1倍以上。20世纪70年代末,我国启动了油菜品质育种,利用由加拿大、澳大利亚、德国、法国和瑞典等国引进的奥罗(Oro)、托尔(Tower)、米达斯(Midas)、马努(Marnoo)、里金特(Regent)等低芥酸、低硫苷优质资源,结合杂种优势利用,成功突破品质与产量、品质与抗性之间的矛盾,成功培育出一批高产、多抗、双低品种,产量水平提升至2017年的1900 kg/hm²以上,也使油菜由单一的油料作物改良为油脂和蛋白质兼用的作物,经济效益成倍提高。

近70年来,通过各类高产、抗病、优质等种质资源的发掘和成功利用,我国油菜的产量、品质和抗性水平得到显著提升,选育出一大批具有各种优异性状、适合我国不同地区的栽培条件、独具中国特色的“半冬性”甘蓝型油菜,构成我国原创品种资源。

1.3 种质资源的收集策略

由于油菜种类多、分布广、栽培历史悠久、品种演变大,因此,应采用与其他作物不同的种质资源收集与保护策略。首先,应在全国范围内系统和抢救性收集我国丰富的白菜型和芥菜型油菜地方种资源,这批原产资源是我国数千年农业文明的结晶和珍贵遗产,其中蕴藏丰富的适应性基因,是不可再生的宝贵财富。其次,由于主栽种由原产的白菜型和芥菜型油菜转变为引进的欧洲起源的甘蓝型油菜。

为满足育种和生产需求,需要广泛收集保存全球甘蓝型油菜种质资源,最大限度地拓展我国甘蓝型油菜基础基因资源库,同时从头系统收集我国育种家“原创”的“半冬性”甘蓝型油菜品种资源,这批资源具有产量高、成熟期适宜、适应我国生态环境等优点,是最容易利用的育种亲本;第三,在全球范围内收集芸薹属油菜野生种资源和埃塞俄比亚芥、黑芥等同属物种资源,特别是甘蓝型油菜的二倍体祖先种资源;第四,广泛收集具有各种特殊性状的十字花科植物资源,同科的植物资源中蕴藏很多芸薹属油菜缺乏,但又极具开发利用潜力的重要资源,是创制各类突破性新种质的基因供体。如 *Moricandia arvensis* 具有 C3-4 中间体特性,可用于提高油菜光合效率^[15-16], 诸葛菜 (*Orychophragmus violaceus*) 具有双羟基特异脂肪酸,可提炼性能极佳的润滑油^[17]。

上述资源收集策略可用表1概述,通过4类种质资源收集,围绕主栽种甘蓝型油菜构建我国油菜四级基因库,一级基因库主要包含国内外育成的甘蓝型、白菜型和芥菜型油菜品种(系)和亲本;二级基因库主要包含白菜型油菜、甘蓝、芥菜型油菜、芜菁甘蓝等油用和蔬用地方种;三级基因库包括白菜型油菜、甘蓝、芥菜型油菜野生种和埃塞俄比亚芥、黑芥和萝卜等野生或近缘种;四级基因库主要包含芸薹属以外,具有各种潜在重要利用价值的十字花科植物资源(图1)。

1.4 种质资源繁殖与安全保存

科学繁殖与安全保存是确保油菜种质资源研究和可持续利用的第2个关键环节,采用科学的繁殖方法,可保持种质的遗传多样性和遗传完整性,确保携带的优异基因不会在繁殖或保存过程中丢失。油菜繁殖方式主要包括异交和常异交2种类型,依据不同类型油菜繁殖方式和遗传特点,分别研制了白菜型、芥菜型和甘蓝型油菜繁殖更新技术规程,明确规定了繁殖更新中11个关键操作步骤以及31个或32个关键技术要素(如群体大小、授粉方式、去杂时期等),确保优异种质的遗传结构和基因不会在繁殖过程中改变和丢失^[18]。建立了以种子长期保存和中期保存相结合的多层次油菜种质资源保存体系,以种子保存方式保护油菜种质资源。国家长期库(北京)和国家作物种质复份库(青海)承担油菜种质资源长期保存任务,国家油料作物种质中期库(武汉)承担油菜种质资源中期保存、收集编目、繁殖更新、评价鉴定和分发利用,中期库采用低种子含水量(<5%)和中低温(0~5℃)高效节能种质保存技术,该方法保存起始发芽95%的种质,能安全保存15~20年。

表 1 油菜种质资源搜集策略

Table 1 Strategies for collecting oilseed rape germplasm resources

种类 Species	基因组 Genome	染色体数 (2n) Chromosome number	主要起源地 Origin	分布或 富集区 Distribution	多样性 Diversity	主要用途 Utility	重要性 Significance	紧迫性 Urgency	搜集策略 Collecting strategies
甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> L.	AACC	38	欧洲	欧洲、中 国、加拿 大、澳大 利亚	低	油用、蔬 用、饲用、 花用、蜜 用、肥用	★★★★★	★★★★★	国内跟踪 搜集,国外 广泛收集
甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	CC	18	欧洲	栽培种 - 全球、 野生种 - 欧洲	极高	蔬用、饲 用	★★★★★	★★★★★	国外考察 收集、交换 引进
白菜型油菜 <i>Brassica rapa</i> L.	AA	20	中国、欧 洲、中亚、 阿富汗和 印度	中国、印 度	高	油用、蔬 用、饲用、 花用、蜜 用、肥用	★★★★	★★★★	国内补充 搜集,国外 广泛收集
黑芥 <i>Brassica nigra</i> Koch.	BB	16	地中海、中 亚、中东	地中海、 中亚、中 东	低	调料	★	★★	国外考察 收集、交换 引进
芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czem. et Cross	AABB	36	中国、中亚	中国、印 度	较高	油用、蔬 用、调料、 肥用	★★★	★★★	国内补充 搜集,国外 广泛收集
埃塞俄比亚芥 <i>Brassica carinata</i> Braun.	BBCC	34	非洲	非洲	低	油用、调 料、肥用	★★	★★	交换引进
其他十字花科植物 Other cruciferous plants	—	—	—	全球	高	—	★★★	★★★★	全球重点 物种搜集



图 1 中国油菜四级基因资源库构成

Fig.1 The composition of oilseed rape gene pools in China

1.5 国内外种质资源收集保存现状

作物种质资源属国家战略性资源, 20 世纪 50 年代以来, 世界各国对作物种质资源的收集越来越重视, 相继制定了有关种质资源保护利用的法规, 并成立了相关机构, 负责种质资源的搜集、保护、研究和管理。美国国家种质库现保存油菜资源 7403 份; 英国华威园艺国际研究中心现保存芥菜、甘蓝型油菜、甘蓝等油菜及其野生近缘种资源 6915 份; 德国植物遗传与栽培作物研究所保存油菜及其野生近缘种 4284 份; 印度国家植物遗传资源局保存芥菜、黑芥、白菜、甘蓝等芸薹属油菜及其野生近缘种资源 4530 份; 韩国芸薹属基因组资源库现保存芸薹属野生种、突变体及自交系资源 5507 份; 俄罗斯斯瓦维洛夫研究所现保存芸薹属油菜及其野生近缘种 3503 份^[19]。

截至 2019 年 10 月, 我国已搜集保存来自全球 62 个国家(地区) 11 个属 28 个种的资源 9681 份, 包括甘蓝型油菜 4176 份、白菜 2847 份、芥菜 1827 份以及野生近缘种 831 份, 这些种质资源已繁殖保存在国家长期库(北京)、国家作物种质复份库(青海)和国家油料作物种质中期库(武汉)中, 成为支撑我国油菜科研和产业可持续发展的本底种质资源库。这些资源包括来源于我国 29 个省 1076 个县(市、区)的原产或原创油菜种质资源 7536 份(表 2), 是唯一整套安全保存的我国珍稀本土资源, 有效防止了我国不可再生的油菜种质资源的流失。原产

油菜种质资源是指在我国起源、驯化或选育的野生种和地方种, 包括来自全国 28 个省(地区)的白菜型和芥菜型油菜地方种 4204 份, 是承载我国数千年农业文明和农民智慧的珍贵遗产, 以及在新疆、云南、西藏青海和神龙架等地考察搜集的油菜野生近缘种 344 份, 这些野生近缘种蕴藏了丰富的主栽品种相对缺乏的抗病、抗逆等关键基因, 具有很高的利用价值。原创油菜品种资源是指通过现代育种选育或创制的品种(系)和优异亲本材料, 已从头完整收集保存 20 世纪 50 年代以来选育的油菜品种(系)和亲本材料 2988 份, 其中大部分是我国独创的“半冬性”甘蓝型油菜, 这部分原创品种资源代表我国油菜现代育种历史和成就, 不仅是研究品种选育遗传学、分子生物学和基因组学基础的宝贵材料, 也是进一步品种创新的骨干亲本。此外, 已搜集引进和保存的 2145 份国外资源来源于全球 7 大洲 61 个国家(地区)(表 3), 其中包括 43 个国家的甘蓝型油菜种质资源 1188 份, 显著拓展了主栽种甘蓝型油菜的基础资源库, 首次引进具有重大育种价值的欧洲原始野生甘蓝 6 种 145 份, 其中蕴藏重要的抗菌核病和黑腐病等优异基因, 作为甘蓝型油菜的祖先种, 在进一步改良甘蓝型油菜中具有重大育种价值。地理来源广泛、遗传变异丰富、各类性状优异的国外种质资源已广泛用于育种和相关基础研究, 拓展和改良了我国油菜种质的遗传基础, 推进了油菜产量、品质和抗性的持续提升。

表 2 中国油菜种质资源分布情况

Table 2 Distribution of rapeseed germplasm resources in China

来源地 Origins	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> L.	芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czern. et Coss	白菜 <i>Brassica rapa</i> L.	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	黑芥 <i>Brassica nigra</i> Koch.	埃塞俄比亚芥 <i>Brassica carinata</i> Braun.	其他 Others
安徽 Anhui	171	11	273				
北京 Beijing			1				
福建 Fujian	6	2	47				
甘肃 Gansu	8	81	69				23
广东 Guangdong	2		22				
广西 Guangxi			5				
贵州 Guizhou	123	312	432				2
河北 Hebei			3				
河南 Henan	38	4	45				
黑龙江 Heilongjiang	13	1	4				
湖北 Hubei	931	66	312				3
湖南 Hunan	295	20	91				
江苏 Jiangsu	154	5	55				
江西 Jiangxi	69	9	135				
内蒙古 Inner Mongolia		34	3				2
宁夏 Ningxia		2					2

表 2(续)

来源地 Origins	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> L.	芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czern. et Coss	白菜 <i>Brassica rapa</i> L.	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	黑芥 <i>Brassica nigra</i> Koch.	埃塞俄比亚芥 <i>Brassica carinata</i> Braun.	其他 Others
青海 Qinghai	105	162	183				1
山东 Shandong		1	2				
山西 Shanxi	2	208	87				9
陕西 Shaanxi	343	52	222				9
上海 Shanghai	67						
四川 Sichuan	374	112	204				10
台湾 Taiwan	7		3	1			
西藏 Tibet	4	110	144				
香港 Hong Kong			3				
新疆 Xinjiang	1	210	9				225
云南 Yunnan	126	170	142				57
浙江 Zhejiang	66	1	85				
重庆 Chongqing	79	11					
其他 Others	4	6	33				

表 3 国外油菜种质资源分布情况

Table 3 Distribution of oilseed rape germplasm resources in abroad

来源地 Origins	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> L.	芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czern. et Coss	白菜 <i>Brassica rapa</i> L.	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	黑芥 <i>Brassica nigra</i> Koch.	埃塞俄比亚芥 <i>Brassica carinata</i> Braun.	其他 Others
阿尔巴尼亚 Albania			1				
阿尔及利亚 Algeria	1		4				3
阿富汗 Afghanistan	1	1	5				
埃及 Egypt			2	3			
埃塞俄比亚 Ethiopia	1	1				13	
澳大利亚 Australia	43	15	4	5			
巴基斯坦 Pakistan	8	4	13	1			2
巴西 Brazil	1		2	2			
白俄罗斯 Belarus	3						
保加利亚 Bulgaria				2			
比利时 Belgium				1			
波多黎各 Puerto Rico				1			
波兰 Poland	27	3	1				
不丹 Bhutan		1					
朝鲜 DPRK	4						
丹麦 Denmark	13		2	3			
德国 Germany	192	4	12	26	1		33
俄罗斯 Russia	30	11	8				4
法国 France	79	93	1	5			1
芬兰 Finland	13	1	19				
古巴 Cuba		1					
韩国 Korea	15						
荷兰 Netherlands	14		1	4			
吉吉拉特邦 Gujarat	1						
加拿大 Canada	50	10	15			1	
捷克斯洛伐克 Czechoslovakia	57		2	1		1	
肯尼亚 Kenya				1			

表 3(续)

来源地 Origins	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> L.	芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czern. et Coss	白菜 <i>Brassica rapa</i> L.	甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> L.	黑芥 <i>Brassica nigra</i> Koch.	埃塞俄比亚芥 <i>Brassica carinata</i> Braun.	其他 Others
拉脱维亚 Latvia	1						
美国 America	24	1	3	2	1	20	
孟加拉国 Bangladesh	1	1	4				
摩尔多瓦 Moldova			1				
墨西哥 Mexico	1						
南非 South Africa				2			
南斯拉夫 Yugoslavia				1			
尼泊尔 Nepal		1	3				
挪威 Norway	2			1			
欧洲 Europe	3						
葡萄牙 Portugal							1
日本 Japan	116	8	49	1			15
瑞典 Sweden	107	1	21	2			
瑞士 Switzerland	3			2			
塞拉利昂 sierra leone	1						
前苏联 Former Soviet Union	13	9		2			1
泰国 Thailand	1			1			
坦桑尼亚 Tanzania		1					
土耳其 Turkish		1	7	1			1
危地马拉 Guatemala			1				
乌克兰 Ukraine	14	3	2				
西班牙 Spain	2		1	200	4	54	6
希腊 Greece							2
新西兰 New Zealand	12						
匈牙利 Hungary	5	1		1			
叙利亚 Syria				1			
伊朗 Iran	1		3	2			2
以色列 Israel				3	2		1
意大利 Italy	1		1	5			4
印度 India	10	51	40	8	1	1	
印度尼西亚 Indonesia	3						
英国 Britain	22	1	1	11			
赞比亚 Zambia	1						
智利 Chile	1		1				
其他 Others	290	13	3	3	1	3	4

2 油菜种质资源评价鉴定与优异种质发掘利用

油菜种质资源评价鉴定是有效利用优异种质或基因的关键环节,随着种质资源研究理论与技术的快速发展,评价鉴定已由传统的表型单一鉴定,逐步向基因型鉴定和多环境多组学联合精准鉴定发展,准确性、系统性和鉴定效率显著提升,为优异种质高效利用奠定了基础。

2.1 种质资源重要性状表型评价鉴定

2.1.1 表型评价方法 油菜重要性状多为数量性状,受环境影响较大,准确鉴定困难。传统的表型调查方法多依赖人工肉眼观察或测量,不仅效率低,而且易受主观因素影响,鉴定结果误差较大,也不适合开展大规模种质资源评价鉴定。大规模表型精准鉴定成为限制优异种质发掘和新基因鉴定的最大障碍。近年来,随着鉴定技术和相关仪器设备的高速发展以及育种需求的不断改变,植物表型研究呈现

出自动化、智能化、多元化、标准化、规模化和系统化的发展趋势。

例如,千粒重测定早期主要依靠人工数粒和天平测重,效率极低,利用自动考种分析及千粒重分析系统,可在1~2 min内同时快速精准获得油菜千粒重、直径、粒长、粒宽等十余个数据。植物根系形态与植物养分吸收及抗旱性等密切相关,人工识别很难准确鉴定各种根系形态特征,利用根系分析仪,可快速准确获取根长、根体积、根面积、侧根数和根尖数等关键数据。利用表型成像系统,通过3-D建模可从株高、分枝数、分枝角度等方面全方位评估油菜株型,为理想株型研究提供关键数据。含油量、脂肪酸组成和蛋白质含量是评价油菜籽品质的重要指标。含油量检测早期依靠索氏抽提法,蛋白质含量分析早期采用凯氏定氮法,这些方法过程复杂、污染严重、耗时长、需要使用有毒易燃爆的化学试剂,难以满足大量样品无损检测的需求。利用近红外分析仪,通过精确建模,可快速、简单、无损地检测和鉴定油菜种子粗脂肪、蛋白质、芥酸、油酸和硫苷等含量,大大提高了油菜品质评价鉴定效率^[20]。近几年,光谱分析逐渐成为表型研究的重要手段。赵艳茹等^[21]提出利用共聚焦拉曼光谱技术开展油菜菌核病早期判别分析方法,实现了对病原菌早期感染的准确诊断。常涛等^[22]利用高光谱反射法建立了幼苗期预测种子含油量的方法,加快了高油育种进程。

为满足油菜生产绿色、安全、健康、环保和低耗的新需求,评价鉴定的性状及其鉴定方法正逐步向多元化方向发展。为发掘更具营养价值的优异种质,建立了类胡萝卜素的含量分析方法,该方法可有效测定油菜种子中类胡萝卜素含量^[23]。利用高效液相色谱法分析不同类型菜籽油中维生素E的组成与含量,发现甘蓝型油菜榨取的菜籽油中维生素E含量可高达123.11 mg/100g^[24]。为提升油菜产品的安全性,建立了甘蓝型油菜耐镉性评价方法^[25]。为发掘适合机械化生产的抗倒伏新种质,建立了基于BP神经网络和显微结构的抗倒性评价方法^[26]。利用YYD-1强度测定仪鉴定油菜茎秆强度和抗茎倒的方法^[27]。

建立评价鉴定标准或技术规程是确保评价鉴定数据准确性和可比性的关键,现已建立多个油菜农艺、品质、抗病性、耐逆性等重要性状的鉴定标准或技术规范。在抗病鉴定方面,2016年发布了《油菜品种菌核病抗性鉴定技术规程, NY/T 3068-2016》,该规程规定了油菜菌核病田间抗性鉴定的相关标

准。2018年制定了《油菜品种菌核病抗性离体鉴定技术规程, NY/T 3258-2018》,完善了油菜菌核病抗性鉴定方法。2010年和2012年分别发布了《油菜抗病毒病性田间鉴定技术规程, DB51/T 1036-2010》和《油菜根肿病抗性鉴定技术规程, DB53/T 442-2012》。在抗逆性鉴定方面,已建立《油菜抗旱性鉴定技术规程, NY/T 3058-2016》《油菜耐渍性鉴定技术规程, NY/T 3067-2016》和《油菜抗裂角性鉴定技术规程, NY/T 3066-2016》;在品质分析方面,建立了《油菜籽中芥酸、硫代葡萄糖苷的测定 近红外光谱法, NY/T 3295-2018》《油菜籽中总酚、生育酚的测定 近红外光谱法, NY/T 3297-2018》、《油菜籽中硫代葡萄糖苷的测定 液相色谱-串联质谱法, NY/T 3296-2018》《油菜饼粕中异硫氰酸酯的测定 硫脲比色法, NY/T 1596-2008》《油菜籽中叶绿素含量的测定 光度法, NY/T 1287-2007》和《油菜籽中油的芥酸的测定 气相色谱法, NY/T 91-1988》等一系列行业标准。为规范油菜种质资源鉴定方法和数据标准,2007年制定出版了《油菜种质资源描述规范和数据标准》^[28],确定了134个性状的描述规范和数据标准,提高了油菜种质资源评价鉴定准确性和鉴定数据的一致性和可比性。

随着组学(Omics)理论与技术的快速发展,规模化和系统化表型鉴定成为发掘利用各类优异种质或新基因的关键。无人机遥感技术和人工智能的发展使得大规模表型鉴定成为可能。开发了基于无人机遥感全约束混合像元分析预测油菜产量的方法^[29]。建立了基于模板匹配和k-均值聚类的油菜图像分割技术调查油菜花期的模型,能大大降低劳动力、提高数据的准确性^[30]。提出了基于机器视觉调查油菜长势的方法,利用航拍结合机器视觉评价油菜的生物量和长势,该方法能够适应农田的复杂环境,在规模化鉴定方面具有一定优势^[31]。

2.1.2 优异种质资源的发掘鉴定 利用建立的油菜评价鉴定技术和标准,中国农业科学院油料作物研究所组织全国相关科研单位,对我国收集保存的油菜种质资源开展了早熟和丰产、适合机械化、优质、抗病、抗逆、养分高效和产品安全等7大类性状的系统性评价鉴定,明确了不同类型油菜重要性状的表型变异规律(表4),通过系统评价鉴定,发掘出一大批满足不同育种需求的优异种质,包括早熟和丰产(大粒、多粒、多角)、适合机械化(抗倒伏、耐裂角、紧凑株型)、优质(高含油量、高油酸、低亚麻酸、低芥酸、高芥酸、低硫苷、高类胡萝卜素)、抗病(菌核

表 4 油菜不同性状统计

Table 4 Statistical of different traits in rapeseed

性状 Traits	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i> .					白菜型油菜 <i>Brassica rapa</i> L.					芥菜型油菜 <i>Brassica juncea</i> Czern. et Coss.					其他 Others			
	平均值 mean	标准差 SD	最小值 min.	最大值 max.		平均值 mean	标准差 SD	最小值 min.	最大值 max.		平均值 mean	标准差 SD	最小值 min.	最大值 max.		平均值 mean	标准差 SD	最小值 min.	最大值 max.
生育日数 (d) Growth days	206.9	30.40	74	293		178.5	44.49	59	289		133.1	48.57	56	256		131.2	54.19	51	263
株高 (cm) Plant height	151.6	28.65	53	284		122.8	26.06	29	241		151.3	38.43	33	273		123.9	38.44	56	250
分枝高度 (cm) Branch height	49.1	25.48	0	154		19.9	14.10	0	84		40.3	25.94	0	186		19.6	20.74	0	113
全株角果数 Silique number per plant	297.4	127.75	24	864		300.4	176.23	10	1835		479.8	301.04	23	2837		371.4	342.52	27	3325
一次分枝数 Primary branch number	7.5	2.12	1	21		6.8	2.37	1	20		7.1	2.39	2	28.5		7.8	4.77	3	41
每果粒数 Number of grains per fruit	18.1	4.48	2	32		17.7	3.90	3	30		13.7	3.02	3	30.7		12.3	6.78	1	38
千粒重 (g) 1000-grain weight	3.42	0.73	1.22	7.12		2.64	0.718	0.92	7.70		2.35	0.974	0.48	8.00		4.90	4.114	1.10	18.70
含油量 (%) Oil content	39.13	3.434	26.67	52.68		39.34	3.644	26.64	51.08		35.69	5.949	18.70	51.94		34.14	6.694	19.18	50.84
棕榈酸 (%) Palmitic acid	3.92	0.865	0.85	8.92		2.47	0.488	0.98	6.82		3.32	0.817	1.17	12.65		3.90	0.757	1.91	6.81
硬脂酸 (%) Stearic acid	1.13	0.568	0.01	5.44		1.09	0.539	0.10	11.40		1.28	0.466	0.05	5.48		1.23	0.783	0.01	7.22
油酸 (%) Oleic acid	37.38	19.134	8.65	79.97		17.88	7.286	1.37	62.05		18.10	8.398	2.86	58.68		25.13	8.999	7.88	54.53
亚油酸 (%) Linolic acid	17.01	3.608	8.17	32.69		14.41	2.568	8.90	42.16		21.04	4.626	8.45	53.33		19.50	5.444	8.49	38.45
亚麻酸 (%) Linolnic acid	8.98	1.876	0.52	19.88		9.25	1.621	3.67	24.41		12.74	2.359	1.79	23.70		11.42	2.726	3.81	41.41
花生烯酸 (%) Arachidonic acid	7.57	4.556	0.04	21.48		8.74	2.190	0.31	26.14		9.57	3.591	0.41	20.03		8.88	4.691	0.24	20.92
芥酸 (%) Erucic acid	23.79	18.557	0.00	56.37		45.58	9.104	0.53	59.97		33.15	13.231	0.06	57.24		27.96	11.974	0.31	52.82

病、根肿病、病毒病、霜霉病)、养分高效(氮高效、磷高效)、抗逆(耐寒、耐旱、耐热)和产品质量(低积累重金属镉、铅)的优异种质,这些优异种质在育种中广泛利用,全方位促进了油菜育种和产业的高质量发展。

部分优异种质关键性状或综合性状突出,如发现野生甘蓝“3YS013”和“3YS023”菌核病抗性极显著强于现有抗性品种,人工接种 48 h,野生甘蓝病斑面积为 0,而 107 份甘蓝型油菜微核种质病斑面积变幅为 1.25~11.02 cm²;发掘鉴定的甘蓝型油菜“28669”高抗菌核病和根肿病。强抗和兼抗种质的发现为攻克油菜主要病害难题提供了关键资源。

发掘出的白花、乳白花、杏黄花和桔红花等多彩油菜不仅为乡村旅游增添了新色彩,而且利用不同花色油菜为颜料描绘田园大地景观画,成功将思想、文化、艺术和科学元素和创意融入农业生产中,推动农村一二三产业融合,开拓了农业生产增值的新路。

2.2 重要性状基因型鉴定

2.2.1 分子标记与重要性状基因定位

20 世纪分子标记技术的开发和应用,极大地促进了重要性状功能基因定位的研究。1986 年, Coulson 首次提出根据目的基因在染色体上的位置进行基因克隆的方法,即图位克隆(map-based cloning)^[32]。Landry 等^[33] 1991 年发表了甘蓝型油菜第一张遗传连锁图谱,开启了甘蓝型油菜基因组学及功能基因组学等领域的研究。甘蓝型油菜基因组复杂,利用图位克隆在甘蓝型油菜中分离基因具有很大的挑战性。甘蓝型油菜中采用图位克隆方法分离的基因,初期主要是质量性状的相关基因,例如株高基因 *DELLA*^[34]、叶型基因 *BnA10.LMII*^[35] 以及一系列的育性基因,包括最早报道的油菜隐性核不育 *BnMsl*^[36] 基因,以及随后发表的 *BnMs3*^[37]、*Bnams4b*^[38]、*BnRfp*^[39]、*BnRfn*^[40] 和 *BnaC3.CCD4*^[41] 基因。然而,甘蓝型油菜许多重要性状多属于数量性状,通常由多个数量性状位点(QTLs)控制。孟金陵等利用冬性甘蓝型油菜 *Tapidor* 和半冬性甘蓝型油菜 *Ningyou7* 为亲本构建了 TN-DH 群体,并构建了一张高质量高密度遗传连锁图谱,在此基础上先后对该群体的含油量、芥酸含量、开花期等开展了 QTL 定位^[42]。尽管甘蓝型油菜数量性状的基因定位研究有很多,但大都处于初定位阶段,真正通过图位克隆的方法分离得到的甘蓝型油菜数量性状基因少之又少,仅包括角果长和千粒重基因 *ARF18*^[43]、每角粒数基因 *BnaC9.SMG7b*^[44] 和硼高效基因 *BnaA3.NIP5*^[45] 等。

2.2.2 基因组测序与基因组变异

随着新一代 DNA 测序技术的快速发展,主要经济作物相继完成了全基因组测序^[46-50],种质资源研究跨入“组学”(Omics)时代,种质资源基因型鉴定的广度、深度和精度也发生了革命性进步。白菜和甘蓝的参考基因组序列分别于 2011 年和 2014 年发表^[51-52],为甘蓝型油菜基因组的发表提供了强有力的基础。Chalhoub 等^[53] 公布了甘蓝型油菜 *Darmor-bzh* 的基因组,基因组测序结果显示在甘蓝型油菜中存在大量的染色体同源交换。随后, Sun 等^[54] 和 Bayer 等^[55] 分别发表了中国主栽品种中双 11 以及 *Tapidor* 的基因组信息,为进一步认识甘蓝型油菜基因组提供了新的信息。2016 年,中国科学家完成了芥菜和黑芥基因组测序与序列解析^[56-57]。利用 Illumina Solexa 测序技术对 488 份甘蓝型油菜、139 份白菜和 49 份甘蓝的叶绿体基因组开展了变异分析,揭示了 3 个种的亲缘关系^[58]。通过对 991 份来自世界各地的甘蓝型油菜重测序,发现了甘蓝型油菜基因组中存在 500 多万个 SNP 以及接近 200 万个 InDel 变异^[59],并通过利用甘蓝型油菜基因组的变异推演出了甘蓝型油菜的起源、进化和物种演变及驯化路线图;通过对来自全世界的 588 个甘蓝型油菜、199 个白菜型油菜以及 119 个甘蓝的基因组重测序,发现了甘蓝型油菜基因组中存在超过 500 万个 SNP 变异^[60],通过结合其双亲的基因组重测序数据,推算出甘蓝型油菜的 A 亚基因组可能起源于欧洲芜菁(European turnip),而 C 亚基因组起源较为复杂,可能来源于甘蓝的 4 个亚种。

2.2.3 全基因组关联分析与规模化基因型鉴定

油菜基因组信息的大量释放推动了利用全基因组关联分析(GWAS)解析甘蓝型油菜基因组变异以及重要性状的调控研究。Harper 等^[61] 利用转录组测序和 GWAS 分析鉴定到控制种子芥酸含量的 2 个基因 *BnaA.FAE1* 和 *BnaC.FAE1*,以及控制种子硫苷含量的 2 个基因 *BnaC.HAG1a* 和 *BnaA.HAG1c*。Li 等^[62-63] 精选了 472 份材料形成了一个具有全球代表性的核心群体,并利用甘蓝型油菜 60K 芯片对该群体种质进行了全基因组基因型鉴定,从中精选了 26841 个高质量 SNP 分子标记,创建了油菜全基因组关联分析平台,并率先解析了 472 份核心种质千粒重、含油量、芥酸、硫苷含量、株高和一次分枝数等 6 个性状的遗传基础,鉴定了与这些性状相关联的基因组区段和重要候选基因。随后, Wang 等^[64] 对其中 448 份甘蓝型油菜 4 个环境下的花期数据开

展了全基因组关联分析,显著关联到 40 个 QTLs 区段。同时,在全基因组水平选择了 117 个与甘蓝型油菜生长习性相关的育种受选择区域,关联到的 40 个 QTLs 中有 20 个分布于 24 个受选择区域,224 个开花相关基因位于 81 个受选择区域。这些结果将帮助育种家更好地理解植物开花时间变化与其生长习性之间的关系。利用该平台相继开展了甘蓝型油菜根肿病抗性^[65]、对重金属镉耐受性^[66]以及分枝角度^[67]和茎秆直径^[27]的关联分析,并成功预测了重要候选基因。

利用甘蓝型油菜 60K 芯片,对 2 个群体的菌核病茎秆抗性开展关联分析,结合转录组数据成功预测了甘蓝型油菜对菌核病抗性的候选基因^[68-69]。对 158 份欧洲冬性甘蓝型油菜的花期、株高和产量性状进行全基因组关联分析,分别鉴定到 101、69 和 36 个与花期、株高和籽粒产量显著关联的位点。在这些位点区间内,多个候选基因被鉴定到,包括 *Bna.CCA1*、*Bna.FT* 和 *Bna.FUL* 等^[70]。对 523 份甘蓝型油菜品种和自交系 8 个环境下的开花时间进行了关联分析,共检测到 41 个 SNP,其中 12 个 SNP 同时位于前人研究结果呈现的 QTL 区段,预测的 25 个候选基因与拟南芥中的开花基因同源^[71]。Qu 等^[72]对 520 份甘蓝型油菜构成的自然群体进行基因分型,并对其两个环境下的种子硫苷含量开展全基因组关联分析,共关联到 11 个 SNP 位点,预测了 3 个与硫苷生物合成和积累相关的基因。对 368 份甘蓝型油菜材料进行 4 个耐盐相关性状的表型鉴定,利用 60K SNP 芯片进行标记-性状间的关联分析,结果鉴定到 75 个显著关联的 SNP,同时预测了 38 个与油菜耐盐性相关的基因^[73]。大量的相关研究证明,通过全基因组关联分析可以在表型和基因型之间搭建桥梁,明确重要育种性状的基因型或遗传基础,使种质资源的评价鉴定由传统的表型鉴定整体跨越升级到基因型鉴定,为优异种质资源的有效利用提供了基础。

3 油菜种质创新与利用

由于甘蓝型油菜起源、驯化和引进时间短,其种内遗传多样性水平低,可利用的优异变异贫乏,需要通过不同方式创造或导入可用于油菜遗传改良的优良变异。利用远缘杂交、理化诱变和基因编辑等技术途径,我国在早熟、丰产、抗病、品质、黄籽和广适性等优异种质创新方面取得了重要进展。

3.1 利用祖先种白菜型油菜的种质创新

白菜型油菜(AA)是甘蓝型油菜(AACC)的祖先种之一,我国白菜型油菜遗传多样性丰富,具有早熟、广适、生长迅速等优良特性,是改良引进迟熟甘蓝型油菜的最佳优异基因供体亲本。此外,白菜型油菜与甘蓝型油菜种间杂交亲和性高且后代易稳定,因此,甘白杂交被广泛用于甘蓝型油菜种质创新,截至 1982 年,我国育成的 225 个甘蓝型油菜品种(系)中,99 个直接或间接利用了甘白杂交^[11]。贺源辉研究员利用优异白菜型油菜白油 1 号与多个甘蓝型油菜品种复合杂交,于 1987 年选育出了丰产、广适和抗病优异的常规品种中油 821^[12],该品种连续 10 年推广面积占全国油菜播种面积的三分之一,并成为后期育种的骨干亲本,先后育成了中双、华双和油研系列多个高产优质新品种^[74]。刘后利教授^[75]利用甘蓝型与黄籽白菜型种间杂交,育成黄籽甘蓝型油菜华黄一号,探索出通过培育黄籽甘蓝型油菜提升含油量和油品质的新路。通过根肿病高抗白菜品种康根 51 与甘蓝型油菜进行杂交,创制获得对云南特定根肿病生理小种具有抗性的种质^[76]。通过回交和分子标记辅助选择,将芜菁中的抗根肿病位点 *PbBa8.1* 转育到甘蓝型油菜常规品种华双 5 号中,成功培育出抗根肿菌 4 号生理小种的甘蓝型油菜新品系^[77]。

3.2 利用祖先种甘蓝的种质创新

甘蓝(CC)是甘蓝型油菜(AACC)的另一祖先种,由于甘蓝型油菜与甘蓝种间杂交极为困难,且甘蓝中可用种质资源多为蔬用的栽培种,鲜有成功用于种质创新的报道。国外文献显示,甘蓝种类和遗传多样性丰富,在其起源地欧洲地中海周边地区现在仍分布有野生种,具有抗病、抗虫和抗逆等栽培种缺乏的优异性状。利用白菜型油菜在甘蓝型油菜 A 亚基因组改良中取得的巨大成功,提示欧洲野生甘蓝在甘蓝型油菜种质创新中可能具有重要价值。2007 年以来,中国农科院油料所开展了欧洲原始野生甘蓝的收集引进工作,共引进 6 个种 145 份野生甘蓝,填补了我国野生甘蓝遗传资源空白。对引进的野生甘蓝开展菌核病抗性鉴定,结果表明野生甘蓝菌核病抗性显著强于甘蓝型油菜和栽培甘蓝^[78-79]。Wang 等^[80]通过对 472 份甘蓝型油菜核心种质的全基因组变异分析,发现甘蓝型油菜产量水平提升与基因组多样性水平提升是同步的,甘蓝型油菜 C 亚基因组较 A 亚基因组具有更多重要育种选择位点,近十余年我国油菜 C 亚基因组遗传多样性水平呈现下降趋势,很可能是单产提升放缓的

关键原因。依据该研究,中国农科院油料所提出利用野生甘蓝开展甘蓝型油菜C亚基因组改良是今后种质创新的方向和重点,依据这一新思路已利用野生甘蓝创制出高抗菌核病、大粒、高油等遗传背景全新的突破性新种质^[81]。

此外,利用埃芥(BBCC)的C亚基因组也是创制甘蓝型油菜新种质的有效途径。Zou等^[82]和Hu等^[83]将白菜与埃芥杂交获得了异源六倍体杂种,后通过轮回选择,创制了新的甘蓝型油菜种质,遗传变异检测证明上述新种质具有丰富的遗传多样性和基因组变异。

3.3 属间和族间远缘杂交与种质创新

胚胎挽救和体细胞融合技术的发展和运用,显著促进了属间或族间远缘杂交在种质创新中的应用。Pelletier等^[84]通过原生质体融合等方法成功解决了甘蓝型油菜*Ogura* CMS存在的缺绿、蜜腺发育不良等一系列农艺性状不佳的问题,获得了可用于商业制种的*Ogura-INRA*不育系和恢复系。Primard-Brisset等^[85]通过辐射诱变处理开花期植株,强化染色体重组,打破了异源萝卜染色体片段上恢复基因与高硫苷基因的不良遗传连锁累赘,成功获得双低甘蓝型油菜*Ogura-INRA*恢复系,并解决了结实率差等难题。

将荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)与甘蓝型油菜中油821杂交^[86],获得的族间杂种为母本与中油821连续回交两次,在经过连续多代自交和目标选择后获得了早熟、株型紧凑的高抗菌核病甘蓝型油菜新材料,其产量与区试对照相当且适合机械化^[74]。将诸葛菜(*Orychophragmus violaceus*)和菘蓝(*Isatis indigotica Fortune*)分别与芸薹属6个栽培种进行属间杂交,通过原生质体融合的方法获得了甘蓝型油菜和诸葛菜以及菘蓝的体细胞杂种和异源六倍体^[87-88],经过连续回交后鉴定出了分别附带诸葛菜和菘蓝染色体的多个不同附加系甘蓝型油菜,并已用于育种研究^[74]。通过利用甘蓝型油菜和诸葛菜的远缘杂交,在甘蓝型油菜中创建了自然界不存在的红花油菜新种质,进一步丰富了油菜花色的遗传变异^[89]。利用萝卜(*Raphanus sativus*)与甘蓝杂交人工合成了新物种萝卜甘蓝^[86,90],将萝卜甘蓝与甘蓝型油菜杂交及回交选育,获得了一批丰产和抗根肿病的新材料,同时还获得了一种新型的甘蓝型油菜细胞质雄性不育类型NRO4270A^[91]。此后,我国科学家将甘蓝型油菜和新疆野油菜、白芥以及菘蓝等杂交,通过体细胞融合和多代选育,培育出

了多个甘蓝型油菜细胞质不育系,如*Nsa* CMS^[92]、*SaNa-1A* CMS^[93-94]以及*inap* CMS^[95-96]。

3.4 诱变技术与种质创新

辐射和化学诱变是较为传统和有效的种质创新手段,对油菜成熟期、株高、产量、含油量、脂肪酸组成、除草剂抗性和育性等重要性状的遗传改良具有显著的效果。

国外辐射育种始于20世纪40年代初,利用射线处理小孢子结合诱导和病菌选择,获得了抗除草剂^[97]和抗菌核病^[98]的突变材料。德国学者Tokagi用 γ 射线照射Murasaki,获得了稳定的雄性不育系^[99]。瑞典育种家利用X射线处理春油菜品种Regina,选出了早熟、高油和丰产的突变系Sv44/101^[99]。我国油菜辐射育种在20世纪70年代以后发展较快,创造了一大批性状优良的突变体和突变品种。1970年通过采用⁶⁰Co- γ 射线处理胜利油菜干种子,经多代选择育成了高产抗逆新品种甘油5号^[100]。官春云等^[101]用 γ 射线处理湘油15号干种子,在对辐射后代经持续选择后获得了高油酸株系。截至1982年,我国育成的225个甘蓝型油菜品种(系)中,有10个直接或间接利用了辐射诱变技术^[11]。

继辐射诱变后,化学EMS(甲基磺酸乙酯)诱变逐渐成为了创造种质突变体的主流手段。利用EMS处理甘蓝型油菜小孢子再生的胚性培养物,分别获得了长角果^[102]和矮秆^[103]突变体。利用EMS诱变宁油7号,创建了油菜突变体库,为油菜育种及遗传研究提供了各种突变体材料^[104]。利用EMS诱变获得由一对隐性基因控制的甘蓝型油菜矮秆突变体^[105]。采用EMS诱变获得了2个油酸含量高于75%、亚油酸含量低于14%和亚麻酸含量低于5%的突变体^[106]。利用EMS处理浙油18的种子,获得了28份大粒(最大千粒重为7.32g)和9份高油(最高含油量为52.8%)材料^[107]。

3.5 基因编辑与种质创新

基因编辑是对生物基因组进行定点修饰的新技术。利用该技术,可以对目标性状的关键基因位点进行精确修饰(包括敲除、插入、替换等),实现作物重要性状的设计和定向遗传改良,利用这一技术创新种质的周期更短、效率更高、成本更低,是今后油菜种质创新的最重要手段之一。Braatz等^[108]利用基因编辑技术对甘蓝型油菜*Bn.ALC*基因定向编辑成功获得了角果抗裂性改变的后代株系。利用CRISPR/Cas9技术评估了甘蓝型油菜中*Bn.IND*和

Bn.ALC 基因的功能,同样获得了角果抗裂性改变的后代株系,并提出 *Bn.IND* 基因对油菜角果的破碎起着至关重要的作用,而 *Bn.ALC* 基因对油菜的抗破碎作用潜力有限^[109]。通过利用 CRISPR/Cas9 系统在甘蓝型油菜中对 *CLV3* 基因的定点编辑,在甘蓝型油菜中成功创制了只在白菜型油菜中存在的多室角果^[110]。利用 CRISPR/Cas9 技术对裂叶材料 HY 的 *BnA10.LMI1* 基因进行诱导突变,在后代中获得了无裂叶新材料^[35]。通过对甘蓝型油菜中的 *TT8* 基因的定点突变,在甘蓝型油菜中创建了黄籽新材料^[111]。通过 CRISPR/Cas9 系统敲除 2 个 *BnaMAX1* 同源基因成功获得了株型改善、产量提高的甘蓝型油菜新种质^[112]。基因编辑技术的研究与应用,丰富了油菜种质资源,为油菜种质创新提供了强有力的技术手段。

4 展望

4.1 我国油菜种质资源收集保护

我国在油菜种质资源收集保护方面已取得重要进展,已收集国内外油菜种质资源近万份,但在这一领域的任务仍十分艰巨和重要。首先,需加强国外甘蓝型油菜种质资源的收集引进,我国油菜主栽种甘蓝型从欧洲和日本引进仅 70 余年,整体遗传基础薄弱,需不断从世界各地引进甘蓝型油菜种质资源,特别是国外新育成、具有重要育种性状的新品种,充实油菜主栽种基础基因资源库。其次,需进一步调查、搜集和保存我国起源的油菜,我国油菜栽培利用历史十分悠久,地方种资源十分丰富,以往大规模抢救性收集保存了大部分地方种资源,但部分边远地区分布的油菜资源还有待进一步搜集,现存生产中利用的地方种资源往往具有独特的品质或抗性等特殊性状,是极具经济价值和不可再生的珍贵资源。第三,要系统收集新育成或新创制的油菜新品种(系)、优异亲本和遗传改良材料。随着油菜育种的发展,我国新培育的品种(系)和亲本的产量、品质和抗性水平都在逐步提升,由于具有适应我国生态条件和栽培制度的优势,这些种质资源将是未来油菜遗传改良必不可少的基础材料。由于油菜推广品种多为杂交种,建立有效的杂交种亲本确权 and 知识产权保护体系,是我国油菜品种资源保护与可持续利用的关键。第四,要启动国内外油菜十字花科同科植物遗传资源的系统性收集与保护。十字花科植物包含 338 个属和 3709 个种^[113],植物遗传资源及其遗传多样性十分丰富,很多同科植物具有油菜

栽培种缺少的重要性状或优异基因,是突破油菜产量、品质、抗性和用途瓶颈的关键基因资源。随着现代生物技术的快速发展,利用这些植物遗传资源的技术障碍正在逐步被克服,可以预计十字花科植物遗传资源将在未来油菜遗传改良中发挥重大作用。

4.2 种质资源评价鉴定与发掘利用

评价鉴定的性状: 围绕油菜生产绿色、高效、环保、资源和劳动力低耗、多功能利用等新要求,开展高光效、功能成分、抗病虫、水肥高效、抗倒伏、抗裂角、株型和根系结构等相关重要性状评价鉴定,特别是与解决油菜瓶颈性难题有关的性状,如:决定产量潜力的光合作用效率和群体光能利用效率、与水肥高效和抗逆性相关的根系性状、决定油脂价值的功能脂肪酸含量等。

评价鉴定技术和方法: 针对传统重要性状和新的育种目标性状,创建具有自动化、智能化、规模化、精细和无损识别、实时动态监测等特点的新技术和新方法。如基于各种固定或动态传感器的图像采集技术,可规模化同步、实时和动态采集油菜大群体全生育期与生长节律、形态特征、光能利用效率、营养状况、病虫害水平等相关的重要指标数据,结合图像识别等人工智能新技术,可以更精准、更系统、更深入地阐明各类重要性状特点及互作关系。

评价鉴定策略: 在油菜主要生态产区开展大群体的多环境、多年、多性状的全生育期规模化表型鉴定,获得多个环境下的表型组学大数据,并对大群体开展基因组重测序、转录组、表观组、蛋白组和代谢组分析,利用关联分析等手段,开展各类大数据的整合分析,揭示重要性状的关键遗传位点和基因协调表达调控机制。

4.3 优异种质的创新利用

鉴于甘蓝型油菜在油菜生产中的主导地位,主要围绕甘蓝型油菜开展种质创新。目标首先应针对油菜产业和育种关键限制性难题,如菌核病抗病种质匮乏、光能利用效率和收获指数低等;其次,针对绿色、高效、环保、资源和劳动力低耗、多功能利用等新需求,创制富含高价值功能脂肪酸和工业用特异脂肪酸、抗癌功效硫苷、抗病虫、抗倒伏和耐裂角、耐迟播、营养高效、抗除草剂、新颖花色等多元化新种质。

种质创新途径主要包括:第一,利用 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术对目标性状关键基因进行设计编辑,定向创制具有关键性状的新种质;第二,通过分子设计手段,将分散在不同种质资源中的优异

基因,集合在综合性状优良的底盘品种中,显著改良目标性状;第三,通过种间杂交,充分利用芸薹属其他物种优异种质,特别是甘蓝型油菜二倍体祖先种白菜和甘蓝的优异基因,在显著提升主栽种基因组遗传多样性水平的同时,导入甘蓝型油菜匮乏的关键性状优异基因;第四,十字花科植物资源具有很多芸薹属油菜没有的重要性状,通过远缘杂交可将控制这些性状的基因导入油菜栽培种,创造全新的突破性种质。

4.4 优异种质与数据信息共享

在规模化表型和基因型鉴定的基础上,创建油菜种质资源分子育种生物信息平台,将数据库系统由简单的资源和数据查询提升至具有表型和基因型整合分析和专家咨询功能的智能化大数据系统。在此基础上,建立油菜种质资源物联网共享平台,以大数据信息加速优异种质资源的有效利用,突破限制性难题,促进油菜产业科技发展。

参考文献

- [1] 刘成,冯中朝,肖唐华,马晓敏,周广生,黄凤洪,李加纳,王汉中. 我国油菜产业发展现状、潜力及对策. 中国油料作物学报, 2019, 41(4): 5
- Liu C, Feng Z C, Xiao T H, Ma X M, Zhou G S, Huang F H, Li J N, Wang H Z. Development, potential and adaptation of Chinese rapeseed industry. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2019, 41(4): 5
- [2] 钱秀珍. 我国油菜资源的研究与展望. 作物品种资源, 1984, 3(2): 9-11
- Qian X Z. Research and prospect of rapeseed resources in China. Crop Variety Resources, 1984, 3(2): 9-11
- [3] 刘后利. 几种芸薹属油菜的起源和进化. 作物学报, 1984, 10(1): 9-18
- Liu H L. Origin and evolution of rapeseeds. Acta Agronomica Sinica, 1984, 10(1): 9-18
- [4] Nagaharu U. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Japan Journal of Botany, 1935, 7: 389-452
- [5] Tsunoda S. Eco-physiology of wild and cultivated forms in *Brassica* and allied genera. Brassica Crops and Wild Allies, 1980
- [6] Vavilov N I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Soil Science, 1951, 72(6): 482
- [7] Li J W. The origins and evolution of vegetable crops in China. Scientia Agricultura Sinica, 1981(14): 90-95
- [8] Prakash S, Wu X M, Bhat S R. History, evolution, and domestication of *Brassica* Crops. Plant Breeding Reviews, 2012, 35: 66
- [9] Snogerup S. The wild forms of the *Brassica oleracea* group and their possible relations to the cultivated ones. Brassica Crops and Wild Allies, 1980: 121-132
- [10] Song K M, Osborn T C, Williams P H. *Brassica* taxonomy based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). Theoretical and Applied Genetics, 1988, 76(4): 593-600
- [11] 钱秀珍. 我国甘蓝型油菜品种(系)的系谱初析. 中国油料, 1985(2): 11-13
- Qian X Z. Pedigree analysis of Chinese *Brassica napus* varieties (lines). Oil Crops of China, 1985(2): 11-13
- [12] 贺源辉,陈秀芳. 多抗(耐)性油菜新品种中油 821 的推广应用和前景. 中国油料作物学报, 1989(3): 1-5
- He Y H, Chen X F. Application and prospect of Zhongyou 821. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1989(3): 1-5
- [13] 傅廷栋,杨小牛,杨光圣. 甘蓝型油菜波里马雄性不育系的选育与研究. 华中农业大学学报, 1989, 8(3): 201-207
- Fu T D, Yang X N, Yang G S. Development and studies on Polima CMS in *Brassica napus* L.. Journal of Huazhong Agricultural University, 1989, 8(3): 201-207
- [14] 李殿荣,田建华. 秦油 2 号的育成及其在我国杂交油菜科研和生产中的地位和作用. 中国油料作物学报, 2015, 37(6): 902-906
- Li D R, Tian J H. Role and function of Qinyou 2 in rapeseed hybrid breeding and production in China. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(6): 902-906
- [15] Takahata Y, Takeda T. Intergeneric (intersubtribe) hybridization between *Moricandia arvensis* and *Brassica* A and B genome species by ovary culture. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 80(1): 38-42
- [16] Bang S W, Ueno O, Wada Y, Hong S K, Kaneko Y, Matsuzawa Y. Production of *Raphanus sativus* (C3)-*Moricandia arvensis* (C3-C4 intermediate) monosomic and disomic addition lines with each parent cytoplasmic background and their photorespiratory characteristics. Plant Production Science, 2008, 12(1): 70-79
- [17] Li X J, Teitgen A M, Shirani A, Ling J, Busta L, Cahoon R E, Zhang W, Li Z, Chapman K D, Berman D, Zhang C Y, Minto R E, Cahoon E B. Discontinuous fatty acid elongation yields hydroxylated seed oil with improved function. Nature Plants, 2018, 4(9): 711-720
- [18] 王述民,卢新雄,李立会. 1 版. 作物种质资源繁殖更新技术规程. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2014: 135-145
- Wang S M, Lu X X, Li L H. 1st edn. Technical regulation for reproduction and renewal of Crop Germplasm Resources. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2014: 135-145
- [19] Knee E M, Rivero L, Crist D, Grotewold E, Scholl R. Germplasm and molecular resources. Genetics and Genomics of the Brassicae, 2011, DOI: 10.1007/978-1-4419-7118-0_16
- [20] Wiedermann S C C, Hansen W G, Snieder M, Wortel V A L. NIR calibration in practice. Analysis, 1998, 26: 38-42
- [21] 赵艳茹,李晓丽,余克强,程帆,刘吉强,何勇. 基于共聚焦拉曼光谱技术的油菜菌核病早期判别分析. 光谱学与光谱分析, 2017, 37(2): 467-471
- Zhao Y R, Li X L, Yu K Q, Cheng F, Liu J Q, He Y. Discriminate the rape sclerotinia at early stage based on confocal raman spectroscopy. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2017, 37(2): 467-471
- [22] 常涛,王悦,程潜,张振乾,官春云,王国槐. 高光谱反射法早期快速筛选高含油量油菜种质资源. 激光生物学报, 2018,

- 27(6): 34-39
Chang T, Wang Y, Cheng Q, Zhang Z Q, Guan C Y, Wang G K. Early screening of rapeseed germplasm for high oil content by hyperspectral reflectance method. *Acta Laser Biology Sinica*, 2018, 27(6): 34-39
- [23] 高桂珍, 伍晓明, 陆光远, 陈碧云, 许鲲, 李响枝. 油菜种子类胡萝卜素总量测定方法的研究. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(4): 414-417
Gao G Z, Wu X M, Lu G Y, Chen B Y, Xu K, Li X Z. Study on mensuration of total carotenoids content in rapeseeds. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2005, 6(4): 414-417
- [24] 吕培军, 薛蕾, 伍晓明, 高桂珍, 李丹, 陈碧云, 许鲲, 闫贵欣. HPLC 法分析油菜种子油中维生素 E 的组成与含量. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(4): 634-639, 645
Lv P J, Xue L, Wu X M, Gao G Z, Li D, Chen B Y, Xu K, Yan G X. Vitamin E component of oilseed rape by HPLC method. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12(4): 634-639, 645
- [25] 刘唐兴, 官春云, 雷冬阳, 付爱斌, 陶甲寅, 梁勇. 基于 BP 神经网络和显微结构的甘蓝型油菜抗倒性评价. *中国油料作物学报*, 2009, 31(3): 322-326
Liu T X, Guan C Y, Lei D Y, Fu A B, Tao J Y, Liang Y. Evaluation of lodging resistance on BP neural network and microstructure in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2009, 31(3): 322-326
- [26] 张付贵, 肖欣, 闫贵欣, 冯婷婷, 刘娟, 伍晓明. 甘蓝型油菜幼苗期耐镉性评价方法的研究. *中国油料作物学报*, 2017, 39(1): 47-54
Zhang F G, Xiao X, Yan G X, Feng T T, Liu J, Wu X M. Development of evaluation method for cadmium tolerance in *Brassica napus* seedlings. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2017, 39(1): 47-54
- [27] Li H G, Cheng X, Zhang L P, Hu J H, Zhang F G, Chen B Y, Xu K, Gao G Z, 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: 796
- [28] 伍晓明, 陈碧云, 陆光远. 油菜种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2007
Wu X M, Chen B Y, Lu G Y. Specification and data standard for the description of rape germplasm resources. Beijing: China Agriculture Press, 2007
- [29] 龚龔, 肖洁, 候金雨, 段博. 基于无人机遥感混合光谱分析的油菜估产模型. *测绘地理信息*, 2017, 42(6): 44-49
Gong Y, Xiao J, Hou J Y, Duan B. Rapeseed yields estimation research based on spectral analysis for UAV image. *Journal of Geomatics*, 2017, 42(6): 44-49
- [30] Shuai D, Liu C, Wu X, Li H, Zhang F. Image segmentation of field rape based on template matching and k-means clustering. *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 2018, 466: 012118
- [31] 宁川, 赵庆展, 韩峰. 基于机器视觉的无人机油菜长势调查研究. *农机化研究*, 2020(1): 265-268
Ning C, Zhao Q Z, Han F. Investigation on the growth of rapeseed based on machine vision. *Journal of Agricultural Mechanization Research*, 2020(1): 265-268
- [32] Coulson A, Sulston J, Brenner S, Karn J. Toward a physical map of the genome of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1986, 83(20): 7821-7825
- [33] Landry B S, Hubert N, Etoh T, Harada J J, Lincoln S E. A genetic map for *Brassica napus* based on restriction fragment length polymorphisms detected with expressed DNA sequences. *Genome*, 1991, 34(4): 543-552
- [34] Liu C, Wang J, Huang T, Wang F, Yuan F, Cheng X, Zhang Y, Shi S, Wu J, Liu K. A missense mutation in the VHYNP motif of a DELLA protein causes a semi-dwarf mutant phenotype in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(2): 249-258
- [35] Hu L, Zhang H, Yang Q, Meng Q, Han S, Nwafor C C, Khan M H U, Fan C, Zhou Y. Promoter variations in a homeobox gene, *BnA10.LM11*, determine lobed leaves in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(12): 2699-2708
- [36] Yi B, Zeng F, Lei S, Chen Y, Fu T. Two duplicate *CYP704B1*-homologous genes *BnMs1* and *BnMs2* are required for pollen exine formation and tapetal development in *Brassica napus*. *Plant Journal*, 2010, 63(6): 925-938
- [37] Dun X, Zhou Z, Xia S, Wen J, Fu T. BnaC.Tic40, a plastid inner membrane translocon originating from *Brassica oleracea*, is essential for tapetal function and microspore development in *Brassica napus*. *Plant Journal*, 2011, 68(3): 532-545
- [38] Xia S, Wang Z, Zhang H, Hu K, Zhang Z, Qin M, Dun X, Yi B, Wen J, Ma C. Altered transcription and neofunctionalization of duplicated genes rescue the harmful effects of a chimeric gene in *Brassica napus*. *Plant Cell*, 2016, 28(9): 2060-2078
- [39] Liu Z, Yang Z, Wang X, Li K, An H, Liu J, Yang G, Fu T, Yi B, Hong D. A mitochondria-targeted ppr protein restores pol cytoplasmic male sterility by reducing orf224 transcript levels in oilseed rape. *Molecular Plant Microbe Interact*, 2016, 9(7): 1082-1084
- [40] Liu Z, Dong F, Wang X, Wang T, Yang G. A pentatricopeptide repeat protein restores nap cytoplasmic male sterility in *Brassica napus*. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(15): 4115-4123
- [41] Zhang B, Liu C, Wang Y, Yao X, Liu K. Disruption of a CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 4 gene converts flower colour from white to yellow in Brassica species. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1513-1526
- [42] Qiu D, Morgan C, Shi J, Long Y, Liu J, Li R, Zhuang X, Wang Y, Tan X, Dietrich E, Weihmann T, Everett C, Vanstraelen S, Beckett P, Fraser F, Trick M, Barnes S., Wilmer J, Schmidt R, Li J, Li D, Meng J., Bancroft I. A comparative linkage map of oilseed rape and its use for QTL analysis of seed oil and erucic acid content. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114(1): 67-80
- [43] Liu J, Hua W, Hu Z, Yang H, Zhang L, Li R, Deng L, Sun X, Wang X, Wang H. Natural variation in *ARF18* gene simultaneously affects seed weight and silique length in polyploid rapeseed. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(37): 5123-5132
- [44] Li S, Chen L, Zhang L, Li X, Liu Y, Wu Z, Dong F, Wan L,

- Liu K, Hong D. *BnaC9.SMG7b* functions as a positive regulator of number of seeds per silique in rapeseed (*Brassica napus* L.) by regulating the formation of functional female gametophytes. *Plant Physiology*, 2015, 169 (4): 27-44
- [45] Hua Y, Zhang D, Zhou T, He M, Ding G, Shi L, Xu F. Transcriptomics-assisted quantitative trait locus fine mapping for the rapid identification of a nodulin 26-like intrinsic protein gene regulating boron efficiency in allotetraploid rapeseed. *Plant Cell and Environment*, 2016, 39 (7): 1601-1618
- [46] Schmutz J, Cannon S B, Schlueter J, Ma J, Mitros T, Nelson W, Hyten D L, Song Q, Thelen J J, Cheng J, Xu D, Hellsten U, May G D, Yu Y, Sakurai T, Umezawa T, Bhattacharyya M K, Sandhu D, Valliyodan B, Lindquist E, Peto M, Grant D, Shu S, Goodstein D, Barry K, Futrell-Griggs M, Abernathy B, Du J, Tian Z, Zhu L, Gill N, Joshi T, Libault M, Sethuraman A, Zhang X C, Shinozaki K, Nguyen H T, Wing R A, Cregan P, Specht J, Grimwood J, Rokhsar D, Stacey G, Shoemaker R C, Jackson S A. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, 2010, 463 (7278): 178-183
- [47] Sato S, Tabata S, Hirakawa H, Asamizu E, Shirasawa K, Isobe S, Kaneko T, Nakamura Y, Shibata D, Aoki K, Egholm M, Knight J, Bogden R, Li C, Shuang Y, Xu X, Pan S, Cheng S, Liu X, Ren Y, Wang J, Albiero A, Dal Pero F, Todesco S, Van Eck J, Buels R M, Bombarely A, Gosselin J R, Huang M, Leto J A, Menda N, Strickler S, Mao L, Gao S, Teclé I Y, York T, Zheng Y, Vrebalov J T, Lee J, Zhong S, Mueller L A, Stiekema W J, Ribeca P, Alioto T, Yang W, Huang S, Du Y, Zhang Z, Gao J, Guo Y, Wang X, Li Y, He J, Li C, Cheng Z, Zuo J, Ren J, Zhao J, Yan L, Jiang H, Wang B, Li H, Li Z, Fu F, Chen B, Feng Q, Fan D, Wang Y, Ling H, Xue Y, Ware D, McCombie W R, Lippman Z B, Chia J M, Jiang K, Pasternak S, Gelley L, Kramer M, Anderson L K, Chang S B, Royer S M, Shearer L A, Stack S M, Rose J K, Xu Y, Eannetta N, Matas A J, McQuinn R, Tanksley S D, Camara F, Guigó R, Rombauts S, Fawcett J, Van de Peer Y, Zamir D, Liang C, Spannagl M, Gundlach H, Bruggmann R, Mayer K, Jia Z, Zhang J, Ye Z, Bishop G J, Butcher S, Lopez-Cobollo R, Buchan D, Filippis I, Abbott J, Dixit R, Singh M, Singh A, Pal J K, Pandit A, Singh P K, Mahato A K, Gaikwad V D, Sharma R R, Mohapatra T, Singh N K, Causse M, Rothan C, Schiex T, Noirot C, Bellec A, Klopp C, Delalande C, Berges H, Mariette J, Frasse P, Vautrin S, Zouine M, Latché A, Rousseau C, Regad F, Pech J C, Philippot M, Bouzayen M, Pericard P, Osorio S, Fernandez del Carmen A, Monforte A, Granell A, Fernandez-Muñoz R, Conte M, Lichtenstein G, Carrari F, De Bellis G, Fuligni F, Peano C, Grandillo S, Termolino P, Pietrella M, Fantini E, Falcone G, Fiore A, Giuliano G, Lopez L, Facella P, Perotta G, Daddiego L, Bryan G, Orozco M, Pastor X, Torrents D, van Schriek M G, Feron R M, van Oeveren J, de Heer P, daPonte L, Jacobs-Oomen S, Cariaso M, Prins M, van Eijk M J, Janssen A, van Haaren M J, Jungeun Kim S H, Kwon S Y, Kim S, Koo D H, Lee S, Hur C G, Clouser C, Rico A, Hallab A, Gebhardt C, Klee K, Jöcker A, Warfsmann J, Göbel U, Kawamura S, Yano K, Sherman J D, Fukuoka H, Negoro S, Bhutty S, Chowdhury P, Chattopadhyay D, Datema E, Smit S, Schijlen E G, van de Belt J, van Haarst J C, Peters S A, van Staveren M A, Henkens M H, Mooyman P J, Hesselink T, van Ham R C, Jiang G, Droege M, Choi D, Kang B C, Kim B D, Park M, Kim S, Yeom S I, Lee Y H, Choi Y D, Li G, Gao J, Liu Y, Huang S, Fernandez-Pedrosa V, Collado C, Zuñiga S, Wang G, Cade R, Dietrich R A, Rogers J, Knapp S, Fei Z, White R A, Thannhauser T W, Giovannoni J J, Botella M A, Gilbert L, Gonzalez R, Goicoechea J L, Yu Y, Kudrna D, Collura K, Wissotski M, Wing R, Meyers B C, Gurazada A B, Green P J, Vyas S M, Solanke A U, Kumar R, Gupta V, Sharma A K, Khurana P, Khurana J P, Tyagi A K, Dalmay T, Mohorianu I, Walts B, Chamala S, Barbazuk W B, Li J, Guo H, Lee T H, Wang Y, Zhang D, Paterson A H, Wang X, Tang H, Barone A, Chiusano M L, Ercolano M R, D'Agostino N, Di Filippo M, Traini A, Sanseverino W, Frusciantè L, Seymour G B, Elharam M, Fu Y, Hua A, Kenton S, Lewis J, Lin S, Najaf F, Lai H, Qin B, Qu C, Shi R, White D, White J, Xing Y, Yang K, Yi J, Yao Z, Zhou L, Roe B A, Vezzi A, D'Angelo M, Zimbello R, Schiavon R, Caniato E, Rigobello C, Campagna D, Vitulo N, Valle G, Nelson D R, De Paoli E, Szinay D, de Jong H H, Bai Y, Visser R G, Klein R, Beasley H, McLaren K, Nicholson C, Riddle C, Gianese G. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 2012, 485 (7400): 635-641
- [48] Bolger A, Scossa F, Bolger M E, Lanz C, Maumus F, Tohge T, Quesneville H, Alseekh S, Sørensen I, Lichtenstein G, Fich E A, Conte M, Keller H, Schneeberger K, Schwacke R, Ofner I, Vrebalov J, Xu Y, Osorio S, Aflitos SA, Schijlen E, Jiménez-Gómez J M, Ryngajillo M, Kimura S, Kumar R, Koenig D, Headland L R, Maloof J N, Sinha N, van Ham R C, Lankhorst R K, Mao L, Vogel A, Arsova B, Panstruga R, Fei Z, Rose J K, Zamir D, Carrari F, Giovannoni J J, Weigel D, Usadel B, Fernie A R. The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*. *Nature Genetics*, 2014, 46 (9): 1034-1038
- [49] Moghe G D, Hufnagel D E, Tang H, Xiao Y, Dworkin I, Town C D, Conner J K, Shiu S H. Consequences of whole-Genome triplication as revealed by comparative genomic analyses of the wild *Radish Raphanus raphanistrum* and three other Brassicaceae species. *Plant Cell*, 2014, 26 (5): 1925-1937
- [50] Kitashiba H, Li F, Hirakawa H, Kawanabe T, Zou Z, Hasegawa Y, Tonosaki K, Shirasawa S, Fukushima A, Yokoi S, Takahata Y, Kakizaki T, Ishida M, Okamoto S, Sakamoto K, Shirasawa K, Tabata S, Nishio T. Draft sequences of the Radish (*Raphanus sativus* L.) genome. *DNA Research*, 2014, 21 (5): 481-490
- [51] Wang X, Wang H, Wang J, Sun R, Wu J, Liu S, Bai Y, Mun J H, Bancroft I, Cheng F, Huang S, Li X, Hua W, Wang J, Wang X, Freeling M, Pires J C, Paterson A H, Chalhoub B, Wang B, Hayward A, Sharpe A G, Park B S, Weisshaar B, Liu B, Li B, Liu B, Tong C, Song C, Duran C, Peng C, Geng C, Koh C, Lin C, Edwards D, Mu D, Shen D, Soumpourou E, Li F, Fraser F, Conant G, Lassalle G, King G J, Bonnema G, Tang H, Wang H, Belcram H, Zhou H, Hirakawa H, Abe H, Guo H, Wang H, Jin H, Parkin I A, Batley J, Kim J S, Just J, Li J, Xu J, Deng J, Kim J A, Li J, Yu J, Meng J, Wang J, Min J, Poulain J, Wang J, Hatakeyama K, Wu K, Wang L, Fang L, Trick M, Links M G, Zhao M, Jin M, Ramchiary N, Drou N, Berkman P J, Cai Q, Huang Q, Li R, Tabata S, Cheng S, Zhang S, Zhang

- S, Huang S, Sato S, Sun S, Kwon S J, Choi S R, Lee T H, Fan W, Zhao X, Tan X, Xu X, Wang Y, Qiu Y, Yin Y, Li Y, Du Y, Liao Y, Lim Y, Narusaka Y, Wang Y, Wang Z, Li Z, Wang Z, Xiong Z, Zhang Z. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, 2011, 43(10): 1035-1039
- [52] Gao F, Hirani A, Liu J, Liu Z, Fu G, Wu C, Mcvetty P B E, Li G. Mapping clubroot resistance genes in Chinese cabbage and turnips. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 2014, 36(2): 263-263
- [53] Chalhoub B, Denoeud F, Liu S, Parkin I A, Tang H, Wang X, Chiquet J, Belcram H, Tong C, Samans B, Corréa M, Da Silva C, Just J, Falentin C, Koh C S, Le Clainche I, Bernard M, Bento P, Noel B, Labadie K, Alberti A, Charles M, Arnaud D, Guo H, Daviaud C, Alamy S, Jabbari K, Zhao M, Edger P P, Chelaifa H, Tack D, Lassalle G, Mestiri I, Schnel N, Le Paslier M C, Fan G, Renault V, Bayer P E, Golicz A A, Manoli S, Lee T H, Thi V H, Chalabi S, Hu Q, Fan C, Tollenaere R, Lu Y, Battail C, Shen J, Sidebottom C H, Wang X, Canaguier A, Chauveau A, Bérard A, Deniot G, Guan M, Liu Z, Sun F, Lim Y P, Lyons E, Town C D, Bancroft I, Wang X, Meng J, Ma J, Pires J C, King G J, Brunel D, Delourme R, Renard M, Aury J M, Adams K L, Batley J, Snowdon R J, Tost J, Edwards D, Zhou Y, Hua W, Sharpe A G, Paterson A H, Guan C, Wincker P. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *Science*, 2014, 345(6199): 950-953
- [54] Sun F, Fan G, Hu Q, Zhou Y, Guan M, Tong C, Li J, Du D, Qi C, Jiang L, Liu W, Huang S, Chen W, Yu J, Mei D, Meng J, Zeng P, Shi J, Liu K, Wang X, Wang X, Long Y, Liang X, Hu Z, Huang G, Dong C, Zhang H, Li J, Zhang Y, Li L, Shi C, Wang J, Lee S M, Guan C, Xu X, Liu S, Liu X, Chalhoub B, Hua W, Wang H. The high-quality genome of *Brassica napus* cultivar 'ZS 11' reveals the introgression history in semi-winter morphotype. *Plant Journal*, 2017, 92(3): 452-468
- [55] Bayer P E, Hurgobin B, Golicz A A, Chan C K, Yuan Y, Lee H, Renton M, Meng J, Li R, Long Y, Zou J, Bancroft I, Chalhoub B, King G J, Batley J, Edwards D. Assembly and comparison of two closely related *Brassica napus* genomes. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(12): 1602-1610
- [56] Yang J, Liu D, Wang X, Ji C, Cheng F, Liu B, Hu Z, Chen S, Pental D, Ju Y, Yao P, Li X, Xie K, Zhang J, Wang J, Liu F, Ma W, Shopan J, Zheng H, Mackenzie S A, Zhang M. The genome sequence of allopolyploid *Brassica juncea* and analysis of differential homoeolog gene expression influencing selection. *Nature genetics*, 2016, 48(10): 1225-1232
- [57] Wang W, Guan R, Liu X, Zhang H, Song B, Xu Q, Fan G, Chen W, Wu X, Liu X, Wang J. Chromosome level comparative analysis of *Brassica* genomes. *Plant Molecular Biology*, 2019, 99(3): 237-249
- [58] Qiao J, Cai M, Yan G, Wang N, Li F, Chen B, Gao G, Xu K, Li J, Wu X. High-throughput multiplex cpDNA resequencing clarifies the genetic diversity and genetic relationships among *Brassica napus*, *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(1): 409-418
- [59] Wu D, Liang Z, Yan T, Xu Y, Xuan L, Tang J, Zhou G, Lohwasser U, Hua S, Wang H, Chen X, Wang Q, Zhu L, Maodzeka A, Hussain N, Li Z, Li X, Shamsi I H, Jilani G, Wu L, Zheng H, Zhang G, Chalhoub B, Shen L, Yu H, Jiang L. Whole-Genome resequencing of a worldwide collection of rapeseed accessions reveals the genetic basis of ecotype divergence. *Molecular Plant*, 2019, 12(1): 30-43
- [60] Lu K, Wei L, Li X, Wang Y, Wu J, Liu M, Zhang C, Chen Z, Xiao Z, Jian H, Cheng F, Zhang K, Du H, Cheng X, Qu C, Qian W, Liu L, Wang R, Zou Q, Ying J, Xu X, Mei J, Liang Y, Chai Y R, Tang Z, Wan H, Ni Y, He Y, Lin N, Fan Y, Sun W, Li N N, Zhou G, Zheng H, Wang X, Paterson A H, Li J. Whole-genome resequencing reveals *Brassica napus* origin and genetic loci involved in its improvement. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 1154
- [61] Harper A L, Trick M, Higgins J, Fraser F, Clissold L, Wells R, Hattori C, Werner P, Bancroft I. Associative transcriptomics of traits in the polyploid crop species *Brassica napus*. *Nature Biotechnology*, 2012, 30(8): 798-802
- [62] Li F, Chen B, Xu K, Wu J, Song W, Bancroft I, Harper A L, Trick M, Liu S, Gao G, Wang N, Yan G, Qiao J, Li J, Li H, Xiao X, Zhang T, Wu X. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of seed weight and seed quality in rapeseed (*Brassica napus* L.). *DNA Research*, 2014, 21(4): 355-367
- [63] Li F, Chen B, Xu K, Gao G, Yan G, Qiao J, Li J, Li H, Li L, Xiao X, Zhang T, Nishio T, Wu X. A genome-wide association study of plant height and primary branch number in rapeseed (*Brassica napus*). *Plant Science*, 2016, 242: 169-177
- [64] Wang N, Chen B, Xu K, Gao G, Li F, Qiao J, Yan G, Li J, Li H, Wu X. Association mapping of flowering time QTLs and insight into their contributions to rapeseed growth habits. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 338
- [65] Li L, Luo Y, Chen B, Xu K, Zhang F, Li H, Huang Q, Xiao X, Zhang T, Hu J, Li F, Wu X. A genome-wide association study reveals new loci for resistance to clubroot disease in *Brassica napus*. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1483
- [66] Zhang F, Xiao X, Yan G, Hu J, Cheng X, Li L, Li H, Wu X. Association mapping of cadmium-tolerant QTLs in *Brassica napus* L. and insight into their contributions to phytoremediation. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 155: 420-428
- [67] Li H, Zhang L, Hu J, Zhang F, Chen B, Xu K, Gao G, Li H, Zhang T, Li Z, Wu X. Genome-wide association mapping reveals the genetic control underlying branch angle in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1054
- [68] Wei L, Jian H, Lu K, Filardo F, Yin N, Liu L, Qu C, Li W, Du H, Li J. Genome-wide association analysis and differential expression analysis of resistance to *Sclerotinia* stem rot in *Brassica napus*. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 14(6): 1368-1380
- [69] Wu J, Zhao Q, Yang Q, Liu H, Li Q, Yi X, Cheng Y, Guo L, Fan C, Zhou Y. Comparative transcriptomic analysis uncovers the complex genetic network for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in *Brassica napus*. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19007
- [70] Schiessl S, Iniguez-Luy F, Qian W, Snowdon R J. Diverse regulatory factors associate with flowering time and yield responses in winter-type *Brassica napus*. *BMC genomics*,

- 2015, 16: 737
- [71] Xu L P, Hu K N, Zhang Z Q, Guan C Y, Chen S, Hua W, Li J N, Wen J, Yi B, Shen J X, Ma C Z, Tu J X, Fu T D. Genome-wide association study reveals the genetic architecture of flowering time in rapeseed (*Brassica napus* L.). *DNA Research*, 2016, 23 (1): 43-52
- [72] Qu C, Li S, Duan X, Fan J, Jia L, Zhao H, Lu K, Li J, Xu X, Wang R. Identification of candidate genes for seed glucosinolate content using association mapping in *Brassica napus* L.. *Genes*, 2015, 6: 1215-1229
- [73] Wan H, Chen L, Guo J, Li Q, Wen J, Yi B, Ma C, Tu J, Fu T, Shen J. Genome-wide association study reveals the genetic architecture underlying salt tolerance-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 593
- [74] 王爱凡, 康雷, 李鹏飞, 李再云. 我国甘蓝型油菜远缘杂交和种质创新研究进展. *中国油料作物学报*, 2016 (5): 691-698
Wang A F, Kang L, Li P F, Li Z Y. Review on new germplasm development in *Brassica napus* through wide hybridizations in China. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016 (5): 691-698
- [75] 刘后利. 甘蓝型黄籽油菜的遗传研究. *作物学报*, 1992, 18 (4): 241-249
Liu H L. Studies on the inheritance of yellow-seeded *Brassica napus* L.. *Acta Agronomica Sinica*, 1992, 18 (4): 241-249
- [76] 罗延青, 李劲峰, 俎峰, 李鹏, 王敬乔. 芸薹属作物根肿病抗性遗传研究进展. *安徽农业科学*, 2011 (31): 19162-19163
Luo T Q, Li J F, Zu F, Li P, Wang J Q. Advances in genetics of clubroot resistance in *Brassica* crops. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011 (31): 19162-19163
- [77] 战宗祥, 江莹芬, 朱紫媛, 张春沙, 杨庆勇, 李倩, 侯照科, 龚建芳, 程雨贵, 吴江生, 傅廷栋, 周永明, 朴钟云, 张椿雨. 与位点 *PbBa8.1* 紧密连锁分子标记的开发及甘蓝型油菜根肿病抗性育种. *中国油料作物学报*, 2015 (6): 766-771
Zhan Z X, Jiang Y F, Zhu Z Y, Zhang C S, Yang Q Y, Li Q, Hou Z K, Gong J F, Cheng Y G, Wu J S, Fu T D, Zhou Y M, Piao Z Y, Zhang C Y. Development of close linked marker to *PbBa8.1* conferring canola resistance to *Plasmodiophora brassicae*. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2015 (6): 766-771
- [78] 陈碧云, 伍晓明, 陆光远, 高桂珍, 许鲲. 欧洲野生甘蓝资源的菌核病抗性鉴定与评价. *中国作物学会油料作物专业委员会第六次代表大会暨学术年会论文集*, 2008: 393-396
Chen B Y, Wu X M, Lu G Y, Gao G Z, Xu K. Identification and evaluation of disease resistance of European wild cabbage resources to *Sclerotinia sclerotiorum*. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2008: 393-396
- [79] Mei J, Ding Y, Lu K, Wei D, Liu Y, Disi J O, Li J, Liu L, Liu S, McKay J. Identification of genomic regions involved in resistance against *Sclerotinia sclerotiorum* from wild *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126 (2): 549-556
- [80] Wang N, Li F, Chen B Y, Xu K, Yan G X, Qiao J W, Li J, Gao G Z, Bancroft I, Meng J L, King G J, Wu X M. Genome-wide investigation of genetic changes during modern breeding of *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127 (8): 1817-1829
- [81] Wu J F, Li F, Xu K, Gao G Z, Chen B Y, Yan G X, Wang N, Qiao J W, Li J, Li H, Zhang T Y, Song W L, Wu X M. Assessing and broadening genetic diversity of a rapeseed germplasm collection. *Breeding Science*, 2014, 64 (4): 321-330
- [82] Zou J, Hu D, Mason A S, Shen X, Wang X, Wang N, Grandke F, Wang M, Chang S, Snowdon R J, Meng J L. Genetic changes in a novel breeding population of *Brassica napus* synthesized from hundreds of crosses between *B. rapa* and *B. carinata*. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (2): 507-519
- [83] Hu D, Zhang W, Zhang Y, Chang S, Chen L, Chen Y, Shi Y, Shen J, Meng J, Zou J. Reconstituting the genome of a young allopolyploid crop, *Brassica napus*, with its related species. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17 (6): 1106-1118
- [84] Pelletier G, Primard C, Vedel F, Chetrit P, Remy R, Rousselle, Renard M. Intergeneric cytoplasmic hybridization in cruciferae by protoplast fusion. *Molecular and General Genetics*, 1983, 191 (2): 244-250
- [85] Primard-Brisset B C, Poupard J P, Horvais R, Eber F, Pelletier G, Renard M, Delourme R. A new recombined double low restorer line for the Ogu-INRA cms in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111 (4): 736-746
- [86] Chen H F, Wang H, Li Z Y. Production and genetic analysis of partial hybrids in intertribal crosses between *Brassica* species (*B. rapa*, *B. napus*) and *Capsella bursa-pastoris*. *Plant Cell Reports*, 2007, 26 (10): 1791-1800
- [87] Zhao Z G, Hu T T, Ge X H, Du X Z, Ding L, Li Z Y. Production and characterization of intergeneric somatic hybrids between *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus* and their backcrossing progenies. *Plant Cell Reports*, 2008, 27 (10): 1611-1621
- [88] Du X Z, Ge X H, Yao X C, Zhao Z G, Li Z Y. Production and cytogenetic characterization of intertribal somatic hybrids between *Brassica napus* and *Isatis indigotica* and backcross progenies. *Plant Cell Reports*, 2009, 28 (7): 1105-1113
- [89] Fu W Q, Chen D Z, Pan Q, Li F F, Zhao Z G, Ge X H, Li Z Y. Production of red-flowered oilseed rape via the ectopic expression of *Orychophragmus violaceus* *OvPAP2*. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (2): 367-380
- [90] Karpechenko G D. Hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L.. *Journal of Genetics*, 1924, 14 (3): 375-396
- [91] 舒畅, 刘超, 吴江生. 甘蓝型油菜新型细胞质雄性不育类型 NRO4270A 的鉴定. *西北植物学报*, 2015, 35 (5): 898-905
Shu C, Liu C, Wu J S. Identification of a new cytoplasmic male sterility type NR04270A in *Brassica napus*. *Acta Botanica Sinensis*, 2015, 35 (5): 898-905
- [92] 程计华, 李云昌, 胡琼, 梅德圣, 李英德, 徐育松, 王巍敏. 油菜野芥 NSa 细胞质雄性不育系的特异性分子鉴定. *作物学报*, 2008, 34 (11): 1946-1952
Cheng J H, Li Y C, Hu Q, Mei D S, Li Y D, Xu Y S, Wang W M. Molecular identification and distinctness of NSa male sterile cytoplasm in *Brassica napus*. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34 (11): 1946-1952
- [93] Wang Y P, Sonntag K, Rudloff E, Chen J M. Intergeneric somatic hybridization between *Brassica napus* L. and *Sinapis alba* L.. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47 (1): 84-91
- [94] Wang J, Gao Y N, Kong Y Q, Jiang J J, Li A M, Zhang Y T,

- Wang Y P. Abortive process of a novel rapeseed cytoplasmic male sterility line derived from somatic hybrids between *Brassica napus* and *Sinapis alba*. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(4): 741-748
- [95] Kang L, Du X Z, Zhou Y Y, Zhu B, Ge X H, Li Z Y. Development of a complete set of monosomic alien addition lines between *Brassica napus* and *Isatis indigotica* (Chinese woad). *Plant Cell Reports*, 2014, 33(8): 1355-1364
- [96] Gautam M, Dang Y W, Ge X H, Shao Y J, Li Z Y. Genetic and epigenetic changes in oilseed rape (*Brassica napus* L.) extracted from intergeneric allopolyploid and additions with *Orychophragmus*. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 438
- [97] Ahmad I, Day J P, Macdonald M V, Ingram S. Haploid culture and UV mutagenesis in rapid-cycling *Brassica napus* for the generation of resistance to Chlorsulfuron and *Alternaria brassicicola*. *Annals of Botany*, 1991, 67(6): 521-525
- [98] 刘勇, 刘红雨, 曾正宜. 利用小孢子培养技术筛选油菜抗菌核病材料. *西南农业学报*, 1997, 10(S1): 109-113
Liu Y, Liu H Y, Zeng Z Y. Germplasms of rapeseed resistant to *Sclerotinia sclerotiorum* screened out using the microspore culture technique. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 1997, 10(S1): 109-113
- [99] 陈光尧, 王国槐, 罗峰. 油菜辐射育种研究进展. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2007, 33: 162-165
Chen G Y, Wang G H, Luo F. Advances in induced mutation breeding by radiation for rapeseed. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences Edition*, 2007, 33: 162-165
- [100] 中国农业科学院油料研究所油菜育种组. 甘兰型油菜新品种_甘油5号. *农业科技通讯*, 1978(9): 1
The group of breeding for rapeseed in Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences. A new cultivar of *Brassica napus*: Ganyou 5. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 1978(9): 1
- [101] 官春云, 刘春林, 陈社员, 彭琦, 李梅, 官梅. 辐射育种获得油菜 (*Brassica napus*) 高油酸材料. *作物学报*, 2006, (11): 1625-1629
Guan C Y, Liu C L, Chen S Y, Peng Q, Li X, Guan M. High oleic acid content materials of rapeseed (*Brassica napus*) produced by radiation breeding. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(11): 1625-1629
- [102] 石淑稳, 吴江生. 离体诱发甘蓝型油菜长角果和矮秆突变体. *核农学报*, 1995, 9(4): 252-253
Shi S W, Wu J S. *In vitro* induction of long-silique and dwarf mutant in *Brassica napus* L.. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 1995, 9(4): 252-253
- [103] 王新发, 王汉中, 刘贵华. 现代生物技术在油菜育种中的应用及前景. *中国油料作物学报*, 2002, 24(3): 74-77
Wang X F, Wang H Z, Liu G H. Application and prospect of modern biotechnology in breeding of rapeseed. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2002, 24(3): 74-77
- [104] Wang N, Wang Y, Tian F, King G J, Zhang C, Long Y, Shi L, Meng J. A functional genomics resource for *Brassica napus*: development of an EMS mutagenized population and discovery of *FAE1* point mutations by TILLING. *New Phytologist*, 2008, 180(4): 751-765
- [105] Zeng X, Zhu L, Chen Y, Qi L, Pu Y, Wen J, Yi B, Shen J, Ma C, Tu J. Identification, fine mapping and characterisation of a dwarf mutant (*bnac.dwf*) in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(2): 421-428
- [106] Lee Y H, Kim K S, Jang Y S, Choi I H. EMS-induced mutagenesis for C18 unsaturated fatty acids in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Korean Journal of Crop Science*, 2014(59): 128-133
- [107] 陈碧云, 吕培军, 张天瑶, 许鲲, 伍晓明. EMS 诱变后甘蓝型油菜植株性状、种子粒重与含油量变异分析. *中国油料作物学报*, 2016, 38(6): 705-712
Chen B Y, Lv P J, Zhang T Y, Xu K, Wu X M. Phenotypic variation of plant, seed-weight and oil content in *Brassica napus* induced by EMS. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2016, 38(6): 705-712
- [108] Braatz J, Harloff H J, Mascher M, Stein N, Himmelbach A, Jung C. CRISPR-Cas9 targeted mutagenesis leads to simultaneous modification of different homoeologous gene copies in polyploid oilseed rape (*Brassica napus*). *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 935-942
- [109] Zhai Y, Cai S, Hu L, Yang Y, Amoo O, Fan C, Zhou Y. CRISPR/Cas9-mediated genome editing reveals differences in the contribution of *INDEHISCENT* homologues to pod shatter resistance in *Brassica napus* L.. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132: 2111-2123
- [110] Yang Y, Zhu K, Li H, Han S, Meng Q, Khan S U, Fan C, Xie K, Zhou Y. Precise editing of *CLAVATA* genes in *Brassica napus* L. regulates multilocular silique development. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(7): 1322-1335
- [111] Zhai Y, Yu K, Cai S, Hu L, Amoo O, Xu L, Yang Y, Ma B, Jiao Y, Zhang C. Targeted mutagenesis of *BnTT8* homologs controls yellow seed coat development for effective oil production in *Brassica napus* L.. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, DOI: 10.1111/pbi.13281
- [112] Zheng M, Zhang L, Tang M, Liu J, Liu H, Yang H, Fan S, Terzaghi W, Wang H, Hua W. Knockout of two *BnaMAX1* homologs by CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis improves plant architecture and increases yield in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Plant Biotechnology Journal*, 2019, DOI: 10.1111/pbi.13228
- [113] Warwick S I, Francis A, Al-Shehbaz I A. Brassicaceae: Species checklist and database on CD-Rom. *Plant Systematics and Evolution*, 2006, 259(2-4): 249-258