

甘蓝型油菜茎秆强度相关性状 QTL 分析

徐亮, 李开祥, 郭少敏, 杜德志

(青海大学农林科学院/青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室/国家油菜改良中心青海分中心/青海省春油菜遗传改良重点

实验室/青海省春油菜工程技术研究中心, 西宁 810016)

摘要: 倒伏影响作物产量和机械收获。茎秆强度是作物抗倒育种的重要目标。本研究以茎秆强度及其相关性状存在显著差异的两个甘蓝型油菜品种(系) G922和中双11号为亲本构建DH群体, 对该群体茎秆强度相关性状进行QTL分析, 结果表明: (1) 中双11号和G922的杂种F₁在茎直径、茎壁厚度和茎折断力上存在明显的正向中亲优势; 茎折断力与茎直径、茎壁厚度、茎壁木质部厚度、茎壁穿透力均呈极显著正相关, 茎壁穿透力与茎壁木质部厚度呈极显著正相关。(2) 构建了包含1984个SNP标记、总长度为2592.64 cM的甘蓝型油菜遗传连锁图谱, 在4个环境下共检测到90个茎秆强度及其相关性状QTL; 其中有17个QTL能在多环境下重复检测到, 包括6个茎直径QTL、5个茎秆强度QTL、2个茎壁厚度QTL和4个茎折断力QTL; 茎直径主效QTL *cqSD.C8-1*在4个环境下能重复检测到, 对表型变异的贡献率为14.67%; A2染色体上4个茎直径QTL、C6染色体上4个茎秆强度QTL分别组成QTL簇*cqSD.A2*、*cqSS.C6*。(3) 茎直径QTL簇*cqSD.A2*及其连锁的3个分子标记(Bn-A02-p7893901、Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400), QTL *cqSD.C8-1*及其连锁的2个分子标记(Bn-scaff_25981_1-p90999、Bn-scaff_16287_1-p366585)可用于分子标记辅助育种。本研究进一步丰富了甘蓝型油菜抗茎倒的遗传机理, 为茎直径性状精细定位及分子标记辅助育种奠定了基础。

关键词: 甘蓝型油菜; 茎秆强度; QTL 定位; SNP 芯片

QTL Mapping of Stalk Strength-Related Traits in Rapeseed (*Brassica napus* L.)

XU Liang, LI Kaixiang, Guo Shaomin, DU Dezhi

(Qinghai Research Branch of the National Rapeseed Genetic Improvement Center/Key Laboratory of Spring Rapeseed Genetic Improvement of Qinghai Province/Qinghai Engineering Technology Research Center for Spring Rapeseed/State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture/Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016)

Abstract: Lodging not only reduces the yield, but also is the most important factor affecting mechanized harvesting. Improving the strength of stalk is an important target for lodging-resistant breeding. In this study, a doubled haploid (DH) population (GZ-DH population) was developed via microspore culture from a cross F₁ between the G922 and Zhongshuang 11 (ZS11). Quantitative trait loci (QTL) mapping for stalk strength and its related traits were performed. The main results are as follows: 1. The F₁ progeny crossed by ZS11 and G922 had significant mid-parent heterosis in three traits, stalk diameter (SD), stalk rind thickness (SRT) and stalk bending strength (SBS). The correlation between

收稿日期: 2024-03-01

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为作物种质资源研究, E-mail: qhrapelab@126.com

通信作者: 杜德志, 研究方向为作物杂种优势利用, E-mail: qhurape@126.com

基金项目: 青海省科技项目(2022-NK-145); 国家现代农业产业技术体系(CARS-12); 国家重点研发计划(2018YFD0100500)

Foundation projects: Science and Technology Project of Qinghai Province (2022-NK-145); China Agriculture Research System (CARS-12); China National Key R&D Program (2018YFD0100500)

the SBS and four traits, SD, SRT, stalk xylem thickness (SXT), rind penetrometer resistance (RPR), as well as between the RPR and SXT, were all positive significantly. 2. A genetic linkage map was constructed with 1984 SNP markers, and the total length was 2592.64 cM. 90 QTLs for stalk strength and its related traits were detected in four environments, in which 17 QTLs were identified in more than two environments, including six QTLs for SD, five QTLs for stalk strength (SS), two QTLs for SRT and four QTLs for SBS. The major QTL of SD, *cqSD.C8-1* could be detected repeatedly in all four environments, and explained 14.67% of phenotypic variation. Two QTL clusters were found on chromosome A2 and C6, respectively, *cqSD.A2* consisting of four SD QTLs and *cqSS.C6* consisting of four SS QTLs. 3. Stem diameter QTL cluster *cqSD.A2* and its three linked molecular markers (Bn-A02-p7893901, Bn-A02-p10176749, Bn-A02-p10668400), QTL *cqSD.C8-1* and its two linked molecular markers (Bn_scaff_25981_1-p90999, Bn_scaff_16287_1-p366585) can be used for molecular marker assisted breeding. This study further enriches the genetic mechanism of stem lodging resistance in *Brassica napus*, laying the foundation for fine mapping of stem diameter traits and molecular marker assisted breeding.

Key words: *Brassica napus* L; stalk strength; QTL mapping; SNP array

倒伏不仅导致农作物减产，还会影响农产品品质和机械收获^[1-2]。作物倒伏可分为根倒和茎倒（茎秆折断）两种类型^[3]。影响作物茎倒的因素主要有两类，一是外部因素，包括水肥和栽培技术等^[2,4-7]，二是内部因素，主要由作物的遗传因子决定，包括茎秆强度、植株形态和地上部生物产量等。提高茎秆强度是提高作物抗倒性最重要的育种目标。研究表明^[8-11]，茎秆强度与作物品种抗倒性直接相关，茎秆穿刺强度、茎秆弯曲强度、茎秆抗折断力、茎秆机械强度、侧向拉折力可以用于评价茎秆强度。

影响茎秆强度的因素主要包括茎秆的解剖结构^[12]、形态结构^[8,13-14]和化学成分^[15-16]三个方面。前人对茎秆强度相关性状进行了遗传解析，定位到大量与茎秆强度及其相关性状相关的 QTL^[17-27]。Wei 等^[21]结合表型、基因型和基因表达数据，对甘蓝型冬油菜倒伏性状进行了研究，发现 92 个 SNP 和 50 个 SSR 位点与茎秆断裂力、茎秆断裂强度、倒伏系数、酸性洗涤木质素含量和 S/G 型木质素比等 5 个性状显著相关。Tian^[23]在冬油菜品种中双 11 号中挖掘到 4 个茎秆强度 QTL，分别分布在 A2、A6、A7 和 C3 染色体上，并对 A07 染色体上的主效 QTL qSR.A07 进行了精细定位和候选基因分析。Shen 等^[24]对 3 个茎秆相关性状进行 QTL 定位，获得 72 个一致性 QTL 和 49 个特异性 QTL，其中有 5 个茎直径一致性 QTL。Shao 等^[26]鉴定到 55 个与根、茎性状相关的一致性 QTL，其中 16 个 QTL 与茎秆强度相关。Li^[27]等采用全基因组关联分析鉴定到 67 个茎倒相关性状 QTLs 和 71 个相关基因，结合基因共表达网络分析，发现 3 个候选基因 *ESK1*、*CESA6*、*FR48* 与茎倒抗性相关。但在多种环境下稳定检测到的茎秆强度及其相关性状的 QTL 很少，而且大部分 QTL 对表型的贡献率都比较低，这也给主效 QTL 精细定位和基因克隆带来困难，目前只有个别基因位点被证明与茎秆强度相关^[23-24, 28]。

油菜是我国最重要的油料作物，每年可生产优质菜籽油约 520 万吨，占国产植物油的 47%，是我国第二大饲用蛋白源^[29]。因此，大力发展油菜生产对保障我国粮油安全具有重要意义。我国春油菜主要分布在西部高海拔地区和北部高纬度地区，种植面积约占全国油菜总面积的 1/10，其中，甘蓝型油菜单产和含油量高于全国平均水平，但抗倒性较弱^[30]。由于人工选择和自然选择压较小，春油菜品种资源的抗倒性不强、茎秆强度弱。研究表明，我国长江流域和黄淮区的冬油菜资源的茎秆强度要高于西北和国外引进的春油菜资源^[31]。为了挖掘冬油菜品种资源中茎秆强度相关基因位点，用于改良春油菜品种的抗倒性，本研究以一个茎秆强度小的春性油菜品系和一个茎秆强度大的半冬性油菜品系为亲本构建 DH 群体，在春油菜环境下对该群体茎秆强度及其相关性状进行多年多点表型鉴定，采用 60 K SNP 芯片对亲本和定位群体进行基因型分型，构建高密度遗传连锁图谱，并对茎秆强度及其相关性状进行 QTL 分析。

1 材料与方法

1.1 试验材料

半冬性甘蓝型油菜中双11号（ZS11）和春性甘蓝型油菜G922，其中中双11号来源于中国农业科学院油料作物研究所，G922为青海省农林科学院选育的自交系。本课题组前期采用小孢子培养技术纯化分别获得了中双11号和G922的DH株系ZS11-DH和G922-DH，再将ZS11-DH与G922-DH杂交，对F₁植株进行小孢子培养，获得了包含211个DH株系的GZ-DH群体，该群体用于基因定位。

1.2 性状调查

2017-2018 年连续 2 年在青海西宁和互助分别种植 GZ-DH 群体和双亲材料（ZS11-DH 和 G922-DH），共 4 个环境，分别为 2017 年西宁、2017 年互助、2018 年西宁、2018 年互助；2017-2018 年度云南南繁基地，ZS11-DH 与 G922-DH 正反交获得正反交 F₁ 种子，2018 年在西宁种植双亲与正反交 F₁ 种子。试验采用随机区组设计，3 次重复，每小区 3 行，行长 2 m，行距 0.30 m，株距 0.15 m。播种时采用人工条播方式，出苗后及时苗除草和定苗，肥水管理和病虫害防治统一按当地栽培技术进行。

田间表型性状调查：在主花序角果开始转黄时，田间收取子叶节以上 20~40 cm 茎段 6 根，挂好标签于阴凉处放置。样品当天带回实验室，用数字显示游标卡尺测量茎段近地端茎直径、茎壁厚度、木质部厚度，每根茎段测量两个部位，取平均。用茎秆强度测定仪（YYD-1，浙江托普仪器有限公司生产）测量茎折断力、茎壁穿透力。同时，采用单位茎秆横切面积折断力计算茎秆强度，公式为茎秆强度 $SS = SBS / (\pi \times SD^2 / 4)$ ，式中 SBS 为茎折断力，SD 为茎直径。

双亲茎秆石蜡切片观察：2019年春季，两个亲本材料均种植于青海大学农林科学院田间试验区，分别于蕾苔期（6月21日）取子叶节以上5 cm处的茎段，初花期（7月4日）取子叶节以上20 cm处的茎段，终花期（7月16日）取子叶节以上20 cm处的茎段，进行石蜡切片观察，石蜡切片操作方法按照Jia^[32]描述的方法

进行。

性状均值、极值、标准差和中亲优势用 Excel 2007 进行分析。性状的 T 检验、方差分析采用软件 DPS 12.5 进行分析。

1.3 遗传连锁图谱构建

2017 年, GZ-DH 群体和亲本种植于西宁田间试验区, 五叶期取幼嫩叶片 0.2 g 左右, 装入 2 mL 离心管中, 采用 CTAB 小量法提取 DNA。利用 Illumina 公司发展的甘蓝型油菜 60 K SNP 芯片对所有材料进行基因型检测, 该芯片包含 52157 个 SNP 位点, 芯片分析工作由北京怡美通德科技有限公司完成, 得到的数据用 Genome Studio 软件进行分析, 使用 GenTrain 2.0 聚类算法, 结合 Brassica60k_Cons_ParkinAAFC_11621646_A.bpm 解码文件, 得出分型结果。将在 GZ-DH 群体上有多态性的 SNP 标记划归一个 bin, 每个 bin 中挑选出 1 个 SNP 标记, 将 SNP 标记整理成 Joinmap 4.0 所要求的格式, 采用软件默认的参数, 对 SNP 标记进行分群, 在连锁图构建的过程中, 采用 Kosambi 作图函数将重组率转换为遗传图距单位(centimorgan, cM)^[33]。根据国际统一命名标准, 将构建的 19 个连锁群命名为 A1~A10 (白菜基因组)和 C1~C9 (甘蓝基因组)。

1.4 QTL 分析

采用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件^[34]进行遗传连锁图的绘制和 QTL 定位。在 QTL 分析时, 采用复合区间作图法(CIM, composite interval mapping), 以 1.0 cM 为步长, 在 $P=0.05$ 的水平下, 采用 1000 次排列测验, 来确定每个 QTL 的阈值^[35]。按照 Mccouch^[36]描述的方法对 QTL 进行命名: “ q +性状英文缩写+.+染色体号+QTL 位点编号”, 如: $qSD.A9-1$ 表示茎直径在 A09 染色体上第一个 QTL。不同环境的 QTL 置信区间重叠的作为相同的 QTL, 以相同名字命名。

利用 QTLNet work 2.0 软件^[37]进行 QTL 的上位性分析, 用 BioMercator 4.2 软件^[38]进行 QTL 的 Meta 分析, 以多环境下 QTL 表型贡献率的平均值作为整合后的 QTL 对表型的贡献率, 所有操作参考 Deng 等^[35]方法。不同环境下都能稳定表达的一致性 QTL 按“ cq +性状英文缩写+.+染色体号+QTL 位点编号”进行命名, 如: $cqSD.A2-1$ 表示茎直径在 A09 染色体上第一个一致性 QTL。

1.5 分子标记在育种中应用效果评价

为了明确本研究获得的主效 QTL 及其紧密连锁的分子标记是否能用于分子标记辅助育种, 以 130 份甘蓝型油菜品种资源为材料 (材料信息、田间种植方法、性状调查和基因型分析见文献^[31]), 用主效 QTL 连锁的 SNP 标记把所有材料分成两类, 采用 T 检验分析两类基因型材料之间茎秆强度及其相关性状的差异。

2 结果与分析

2.1 双亲及杂种茎秆强度相关性状比较

2018 年对双亲及正反交 F₁ 进行茎秆强度相关性状比较, 结果(表 1)表明, 双亲在茎直径、茎壁厚度、茎壁木质部厚度、茎壁穿透力、茎折断力和茎秆强度等性状上均存在显著差异。杂交种的茎直径、茎壁厚度、茎折断力存在显著的正向中亲优势, 茎秆强度存在显著的负向中亲优势, 茎壁穿透力中亲优势不明显。以中双 11 号为母本的杂交种茎壁木质部厚高于双亲的平均值, 中亲优势为 11.95%, 而以 G922 为母本的杂交种的茎壁木质部厚中亲优势为-1.89%, 根据该结果推测, 茎壁木质部厚度可能存在细胞质效应。

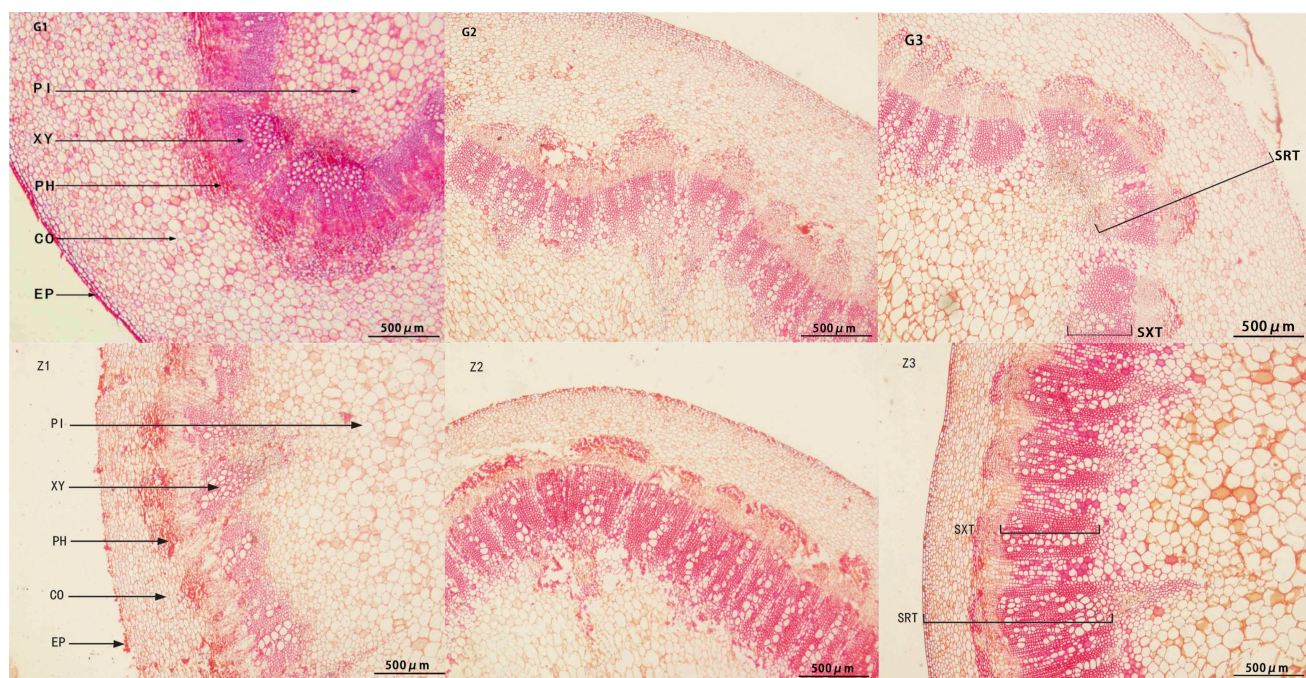
表 1 双亲及杂种茎秆强度及其相关性状比较(2018 年西宁)
Table1 Comparison of stalk strength-related traits from parental and hybrid traits (2018 Xining)

品种或组合 Variety or hybrid combination	茎直径		茎壁厚度		茎壁木质部厚度		茎壁穿透力		茎折断力		茎秆强度	
	SD		SRT		SXT		RPR		SBS		SS	
	均值	中亲优势	均值	中亲优势	均值	中亲优势(%)	均值(N)	中亲优势	均值(N)	中亲优势	均值	中亲优势(%)
	(mm)	(%)	(mm)	(%)	(mm)	Mid-parent	Mean	(%)	Mean	(%)	(N/mm	Mid-parent
	Mean	Mid-parent	Mean	Mid-parent	Mean	heterosis	value	Mid-parent	Mean	Mid-parent ²⁾	Mean	heterosis
	value	heterosis	value	heterosis	value	value	value	heterosis	value	heterosis	value	value
ZS11×G922	17.09a	13.93	1.82 a	10.30	0.89a	11.95	25.05 b	-0.08	72.45 ab	21.59	0.3160b	-11.09
G922×ZS11	16.54 ab	10.27	1.77 a	7.27	0.78bc	-1.89	23.99 b	-4.31	66.80 b	12.11	0.3111b	-12.48
G922	15.53 b		1.70 b		0.75bc		19.30 c		40.54 c		0.2141c	
ZS11	14.20 c		1.60 c		0.84ab		30.84 a		78.63 a		0.4968a	

ZS11: 中双 11 号; 小写字母表示在 0.05 水平显著差异; 下同
ZS11: Zhongshang No 11; Lowercase letters indicate significant difference($P < 0.05$) ; SD: Stalk diameter; SRT: Stalk rind thickness; SXT: Stalk xylem thickness; RPR: Rind penetrometer resistance; SBS: Stalk bending strength; SS: Stalk strength; The same as below

2.2 双亲茎秆组织结构石蜡切片观察

茎壁是茎秆的机械组织, 是影响茎秆强度的关键部位。因此, 对双亲蕾苔期、初花期、终花期的茎秆横切面进行了石蜡切片观察。结果见图 1, 亲本 G922 和中双 11 号在木质部厚度和分布形状方面存在明显的差异。中双 11 号维管束排列近圆形或椭圆形, 纤管束排列紧密, 而亲本 G922 维管束排列成不规则的圆形或椭圆形, 纤管束排列较疏松。双亲木质部的厚度在蕾苔期差异并不明显, 但到初花期时, 中双 11 号木质部厚度已经超过 G922, 到终花期时差异明显。木质部厚度和分布形状两个方面的差异可能是导致两个品种茎秆强度差异的主要原因。



G: G922; Z: 中双 11 号; EP: 表皮; CO: 皮层; PH: 韧皮部; XY: 木质部; PI: 髓腔; SXT: 茎秆木质部厚度; SRT: 茎壁厚度; 1: 蕾苔期 (6 月 21 日) 子叶节以上 5 cm 茎段; 2: 初花期 (7 月 4 日) 子叶节以上 20 cm 茎段; 3: 终花期 (7 月 16 日) 子叶节以上 20 cm 茎段
G :G922; Z:ZS11; EP Epidermis; CO: Cortex; PH: Phloem; XY: Xylem; PI: Pith; SXT :Stalk xylem thickness; SRT :Stalk rind thickness; 1:Stalk segment at 5 cm above the cotyledon node on the bolting date (sampling on June 21); 2:Stalk segment at 20 cm above the cotyledon node in the initial flowering stage (sampling on July 4); 3:Stalk segment at 20 cm above the cotyledon node in the final flowering stage (sampling on July 16)

图 1 双亲茎秆横切面石蜡切片图

Fig.1 Paraffin section images of stalks from the parents

2.3 茎秆强度相关性状的相关性分析

2017 年对茎壁穿透力和茎壁木质部厚度进行 QTL 分析时, 未检测到可重复的主效 QTL, 表明这两个性状受环境影响大, 很难定位到贡献率大的可靠 QTL, 因此 2018 年两个环境未测定茎壁穿透力和茎壁木质部厚度。对 GZ-DH 群体两年共 4 个环境的茎秆强度相关性状进行相关分析, 结果见表 2。4 个环境下, 茎折断力与茎直径、茎壁厚度、茎壁木质部厚度、茎壁穿透力均呈极显著正相关。2017 年 2 个环境下, 茎壁穿透力与茎壁木质部厚度呈极显著正相关; 茎壁穿透力与茎直径呈负相关, 但不同环境下相关性显著程度不同; 茎壁穿透力与茎壁厚度呈正相关, 但不同环境下相关性显著程度不同, 2017 年互助环境下相关性达到极显著水平, 而 2017 年西宁环境下相关性不显著。

表 2 茎秆强度相关性状相关性分析

Table 2 Correlation analysis of SS-related traits

环境	性状	茎壁厚度	茎直径	茎壁木质部厚度	茎壁穿透力
Environment	Traits	SRT	SD	SXT	RPR
2017 互助	茎折断力	0.5314**	0.4599**	0.3322**	0.3709**

2017HZ	茎壁穿透力	0.2802**	-0.0494	0.3804**	1.0000**
2017 西宁	茎折断力	0.4260**	0.6289**	0.1858**	0.3243**
2017XN	茎壁穿透力	0.0503	-0.2165**	0.2531**	1.0000**
2018 互助 2018HZ	茎折断力	0.5123**	0.5957**	-	-
2018 西宁 2018XN	茎折断力	0.5142**	0.6673**	-	-

*, **分别表示在 0.05、0.01 水平上显著相关; -: 无数据

*,** indicate significant correlation at 0.05, 0.01 level, respectively;HZ:Huzhu;XN:Xining;The same as below; -:No data

2.4 茎秆强度及其相关性状 QTL 分析

基因型检测共检测到 52157 个 SNP 标记, 过滤掉无多态性、检出率低于 95%和杂合基因型超过 5%的 SNP 标记, 同时 GenTrain Score (SNP cluster quality) >0.6, 最终获得 32501 个 SNP 标记。用 Joinmap 4.0 作图软件构建遗传连锁群, 共获得 19 个连锁群, 包含 1984 个 SNP 的 Bin 集, 遗传图谱总长度为 2592.64 cM, 单个标记平均图距 1.42 cM。

利用构建的遗传连锁图谱, 对两年 4 个环境下 GZ-DH 群体的茎秆强度及其相关性状进行 QTL 检测, 共获得 90 个 QTL, 其中, 茎秆强度 QTL 26 个、茎直径 QTL 16 个、茎壁厚度 QTL 14 个、茎壁木质部厚度 QTL 3 个、茎壁穿透力 QTL 10 个、茎折断力 QTL 21 个。对于多个环境重复检测到的 QTL 进行了 Meta 分析, 整合得到 17 个一致性 QTL (表 3)。其中, 茎直径一致性 QTL 6 个, 分布在 A2、C3 和 C8 染色体上, *cqSD.C8-1* 在 4 个环境下都能检测到, 对表型变异的贡献率为 14.67%, 是 1 个主效 QTL; A2 染色体上的 4 个 QTL 组成了 1 个 QTL 簇 (*cqSD.A2*), 位于 84.91~107.10 cM 的区间内, 单位点可解释表型变异的 7.41%~10.35%。茎秆强度一致性 QTL 5 个, 其中 4 个位于 C6 染色体上, 这 4 个 QTL 对表型变异的贡献率均超过了 10%, 组成了 1 个 QTL 簇 (*cqSS.C6*), 位于 C6 染色体 59.01~82.69 cM 区间内。茎折断力一致性 QTL 4 个, 分别分布于 A3、C1 和 C8 染色体上, 所有位点都能在 2 个环境下重复检测到, 对表型变异的贡献率较低, 范围为 5.25%~7.21%。茎壁厚度一致性 QTL 2 个, 分别分布在 A3 和 C5 染色体上, 这两个位点都能在 2 个环境下检测到, 对表型变异的贡献率较低, 范围为 5.82%~6.20%。

表 3 Meta 分析获得的一致性 QTL

Table 3 Consensus QTLs for SS-related traits in multiple environments by Meta analysis

名称	峰值位置 (cM)	置信区间(cM)	表型变异率(%)	环境
Name	Peak position	Confidence interval	Phenotypic variation percentage	Environments
<i>cqSD.A2-1</i>	86.33	84.91~87.75	7.41	2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSD.A2-2</i>	91.97	90.78~93.16	7.51	2017XN/2018HZ

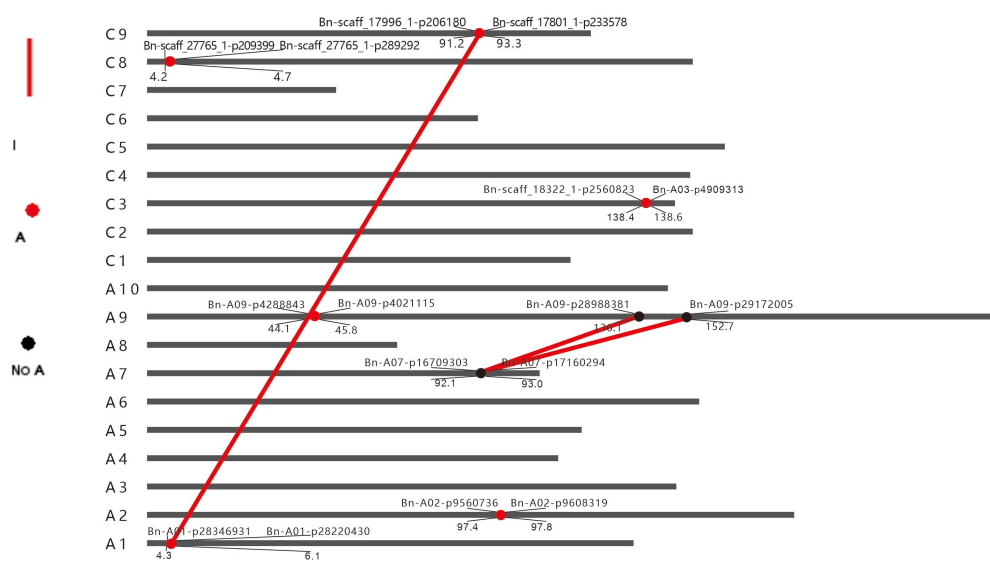
<i>cqSD.A2-3</i>	97.41	95.09~99.73	10.35	2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSD.A2-4</i>	106.12	105.14~107.10	9.99	2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSD.C3-3</i>	140.89	139.69~142.84	5.82	2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSD.C8-1</i>	4.31	4.12~5.21	14.67	2017HZ/2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSS.C1-1</i>	80.11	79.75~80.93	8.89	2017XN/2018HZ
<i>cqSS.C6-1</i>	62.01	59.01~65.62	13.61	2017XN/2017HZ
<i>cqSS.C6-2</i>	70.18	66.88~71.56	10.38	2017HZ/2017XN
<i>cqSS.C6-3</i>	75.87	73.66~76.28	10.44	2017HZ/2017XN/2018HZ/2018XN
<i>cqSS.C6-4</i>	82.11	81.17~82.69	10.54	2017HZ/2017XN/2018HZ
<i>cqSRT.A3-3</i>	131.30	130.6~134.34	6.20	2017XN/2018HZ
<i>cqSRT.C5-1</i>	57.11	56.25~57.44	5.85	2017HZ/2018XN
<i>cqSBS.A3-1</i>	120.01	118.86~123.62	5.89	2017HZ/2017XN
<i>cqSBS.A3-2</i>	128.61	125.56~131.24	7.21	2017HZ/2017XN
<i>cqSBS.C1-1</i>	80.21	79.9~81.2	5.25	2017HZ/2018XN
<i>cqSBS.C8-2</i>	9.02	7.35~17.58	5.92	2017XN/2018HZ

表型变异率: QTL 在多个环境下表型变异率的平均值

Phenotypic variation percentage: The average of the phenotypic variation rate of a QTL in multiple environments.

2.5 QTL 上位性分析

对茎秆强度及其相关性状进行 QTL 上位性分析, 结果表明, 只在茎直径性状上检测到 6 个具有加性效应的 QTL, 3 对上位性互作效应的 QTL 对 (图 2), 其中 A2、C3 和 C8 染色体上的茎直径 QTL 只存在加性效应, 不存在基因之间的互作效应, 可以用于茎直径的遗传改良。



图左边的字母及数字指的是染色体号；红点为加性效应的 QTL，黑点表示没有加性效应的 QTL；红线表示 QTL 之间存在上位效应；染色体上方是标记名称，下方数字为标记在遗传图谱上的位置，单位为 cM

Letters and digits refer to the code of chromosomes on the left of the figure; The red dots refer to QTLs with additive effects, the black dots indicate QTLs without additive effects. The red lines indicate epistatic effects between QTLs; The words above the chromosome are the marker name, the numbers below the chromosome are the positions of the markers on the genetic map, and the units are cM

图 2 茎直径 QTL 上位性效应图

Fig.2 Epistasis effect of the QTLs for stalk diameter

2.6 分子标记在育种中应用的有效性分析

检测到的 QTL 中，只有茎直径和茎秆强度 QTL 在 3~4 个环境下重复检测到，且对表型的贡献率较大，有可能用于分子标记辅助育种。为了评估茎直径、茎秆强度一致性 QTL 及其连锁的分子标记在育种中的应用价值，本研究用与主效 QTL 连锁的分子标记对 130 份自然资源群体进行鉴定，把群体分成两种基因型，考察两种基因型之间表型是否存在差异。

茎直径 QTL 连锁的分子标记在自然资源的有效性分析 在自然资源群体中，利用 A2 染色体上与 QTL 簇 *qSD.A2* 连锁的 3 个分子标记（Bn-A02-p7893901、Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400）、C8 染色体上与 QTL *qSD.C8-1* 连锁的 2 个分子标记（Bn-scaff_25981_1-p90999、Bn-scaff_16287_1-p366585）分别把 130 份自然资源分成两种基因型，结果表明（表 4），A2 染色体上有 2 个标记（Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400）可单独将所有资源分成两种基因型材料，且两种基因型材料间茎直径存在显著或极显著差异；3 个标记（Bn-A02-p7893901、Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400）联合将所有资源分成的两种基因型材料间的茎直径也存在显著差异。C8 染色体上 QTL *qSD.C8-1* 连锁的 2 个分子标记（Bn-scaff_25981_1-p90999、Bn-scaff_16287_1-p366585），利用单个标记将所有资源分成的两种基因型材料间茎直径都没有显著差异，但联合两个标记共同划分成的两种基因型材料间茎直径存在显著差异。以上实验证明：A2 染色体上 QTL 簇 *qSD.A2* 及其连锁的 3 个分子标记，C8 染色体上 QTL *qSD.C8-1* 及其连锁的 2 分子标记可用于茎直径的分子标记辅助育种。标记信息详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240301003>，附表 1。

茎秆强度 QTL 连锁的分子标记在品种改良中的应用效果 在 130 份自然资源中，利用与 C6 染色体上茎秆强度 QTL 簇 *qSS.C6* 连锁的 4 个分子标记（Bn-scaff_15763_1-p234548、Bn-scaff_15818_1-p202214、Bn-A07-p16095589、Bn-A07-p15758978）进行鉴定，发现单独使用 4 个标记区分的两种基因型材料之间的茎秆强度均没有达到显著差异；而用 4 个标记联合对所有材料进行基因型分类，两类基因型材料之间茎秆强度也没有达到显著差异（表 5）。这一结果表明 C6 染色体上茎秆强度 QTL 簇 *qSS.C6* 及其连锁的 4 个分子标记，用于茎秆强度的分子标记辅助育种效果不明显。

表 4 茎直径 QTL 在自然群体中分子标记辅助选择效果

Table 4 Marker-assisted selection effects of linked markers for the stalk diameter trait in the germplasm accessions

标记名称 Marker name	染色体 Chr.	基因型 Genotype	资源数 Germplasm number	茎直径(mm) SD	P 值 P value
Bn-A02-p7893901 (<i>qSD.A2-2</i>)	A2	AA	48	14.51±1.56	0.2087
		BB	62	14.02±1.61	
Bn-A02-p10176749 (<i>qSD.A2-3</i>)	A2	AA	67	14.68±1.59	0.0097
		BB	41	13.88±1.48	
Bn-A02-p10668400 (<i>qSD.A2-4</i>)	A2	AA	76	14.60±1.60	0.0138
		BB	42	13.87±1.48	
Bn-A02-p7893901、Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400	A2	AA	29	14.91±1.55	0.0129
		BB	18	13.74±1.47	
Bn-scaff_25981_1-p90999 (<i>qSD.C8-1</i>)	C8	AA	50	14.67±1.64	0.0882
		BB	70	14.17±1.51	
Bn-scaff_16287_1-p366585 (<i>qSD.C8-1</i>)	C8	AA	104	14.49±1.85	0.0674
		BB	19	13.78±1.48	
Bn-scaff_25981_1-p90999、Bn-scaff_16287_1-p366585	C8	AA	47	14.55±1.76	0.0337
		BB	18	13.62±1.46	

AA: G922 基因型; BB: ZS11 基因型; 括号内为标记连锁的 QTL; 下同

AA: Genotype of G922; BB: Genotype of ZS11; The contents in parentheses are the QTLs linked to the marker; The same as below

表 5 茎秆强度 QTL 在自然群体中分子标记辅助选择效果

Table 5 Marker-assisted selection effects of linked markers for stalk strength in the germplasm accessions

标记名称 Marker name	染色体 Chr.	基因型 Genotype	资源数 Germplasm number	茎秆强度 (N/mm ²) SS	P 值 P value
Bn-scaff_15763_1-p234548 (<i>qSS.C6-1</i>)	C6	AA	67	0.319±0.071	0.8450
		BB	52	0.315±0.071	
Bn-scaff_15818_1-p2022143 (<i>qSS.C6-2</i>)	C6	AA	69	0.317±0.072	0.6829
		BB	47	0.314±0.071	
Bn-A07-p16095589 (<i>qSS.C6-3</i>)	C6	AA	23	0.322±0.077	0.1672
		BB	90	0.303±0.060	
Bn-A07-p15758978 (<i>qSS.C6-4</i>)	C6	AA	37	0.313±0.071	0.6436
		BB	72	0.319±0.069	
Bn-scaff_15763_1-p234548、Bn-scaff_15818_1-p202214、 Bn-A07-p16095589、Bn-A07-p15758978	C6	AA	32	0.319±0.077	0.7715
		BB	23	0.316±0.070	

3 讨论

作物倒伏分为根倒和茎倒（茎秆折断）两种类型，茎秆与地面的夹角小于 60°称为根倒，茎段发生弯曲或折断称为茎倒^[3]。影响根倒的主要因素有根系发达程度、株型、土壤、栽培技术和气候条件，影响茎倒的因素除了上述因素外，还受茎秆强度影响，因此茎秆强度对作物抗茎倒具有重要意义。黄文辉等^[39]研究认为，评价品种的抗茎倒能力，茎秆抗折强度（茎秆抗折力/茎秆横截面积）比茎秆抗折力更准确和科学。由

于油菜茎秆直径与茎秆抗折断力极显著相关，茎秆直径越大，茎秆的抗折断力就越强，因此，本研究采用单位茎秆横切面积的抗折断力来估算茎秆强度。

高密度遗传图谱是提高 QTL 检测准确性的三个重要因素^[40]。本研究利用十字花科芸薹属 60 k SNP 芯片构建了一个甘蓝型油菜的高密度遗传连锁图谱，总长度为 2592.64 cM，标记间平均遗传距离为 1.42 cM，该图谱有助于提高 QTL 检测的可靠性和效率。虽然利用 SNP 芯片构建的遗传图谱的标记密度高于基于 PCR 分子标记构建的遗传图谱，但遗传图谱中仍存在一些没有标记的大区段（遗传图距大于 15 cM），这些大区段的存在一定程度上影响了 QTL 检测的效率。此外，还发现这些没有标记的大区段在 C 基因组中的数量比在 A 基因组中多，这种现象在之前的研究中也报道过^[41]。导致这种现象的主要原因可能是 A 基因组中的变异比 C 基因组更丰富。

本研究在 A2 和 C6 染色体上鉴定到茎直径和茎秆强度性状相关的 QTL 簇各 1 个，在许多作物 QTL 定位研究中都发现了 QTL 簇的存在^[17,24,42-45]。然而，本研究发现，茎直径 QTL 簇 *qSD.A2* 中，存在单个 QTL 的两种基因型之间的表型差异与多个 QTL 同时存在的两种基因型之间的表型差异相同，而利用 QTLNet work 2.0 软件进行 QTL 的上位性分析时发现，在 QTL 簇 *qSD.A2* 的区间中只鉴定出 1 个 QTL，这说明在这个区段内可能只存在 1 个 QTL。本研究在中双 11 号中鉴定到的 5 个茎秆强度一致性 QTL 分布在 C1 和 C6 染色体上，其中 QTL 簇 *qSS.C6* 与 Shao 等^[26]鉴定到的折断强度 QTL（*cqF.C06-1*、*cqF.C06-2*）所在位置大致相同，但与 Tian^[23]在中双 11 号中挖掘到的 4 个茎秆强度 QTL（A2、A6、A7 和 C3）位于不同染色体，是在中双 11 号中鉴定到的新位点，对改良春油菜茎秆强度具有重要意义。本研究鉴定到的茎直径一致性 QTL 分布在 A2、C3 和 C8 染色体上，Li 等^[27]在 C8 染色体上也鉴定到 3 个与茎直径相关的基因，Shen 等^[24]在 A2 染色体上也鉴定到 1 个与茎直径相关的 QTL，说明 A2 与 C8 染色体上可能存在控制茎直径相关的基因位点。

在水稻育种中，增加茎粗可以提高抗倒伏性，多个茎直径 QTL 的聚合可以产生更粗的茎和更强的抗倒性^[25]。本研究发现 A2、C3 染色体上能重复检测到的茎直径 QTL 具有正向加性效应，并在自然群体中证明可用于甘蓝型油菜茎秆遗传改良，对于提高茎直径、茎秆抗倒性和增加饲用油菜的生物产量具有重要意义。虽然 C6 染色体上茎秆强度 QTL 簇 *qSS.C6* 在多个环境能重复检测到，并且在 GZ-DH 定位群体中两种基因型之间表型值存在显著差异，但在 130 份自然资源的两种基因型之间均没有显著差异，说明茎秆强度这类复杂性状的 QTL 及其连锁的分子标记用于辅助育种还是比较困难。茎秆强度 QTL 簇 *qSS.C6* 及其连锁的分子标记不能用于分子标记辅助育种，推测有以下三个方面的原因：一是 130 份自然资源中有许多油菜的茎秆不是有规则的圆柱体，茎秆横切面积公式不能准确反映该资源茎秆的真实茎秆横切面积，导致计算的茎秆强度值偏离真实值；二是自然资源虽然经过多代自交，表型基本纯合，但仍存在许多基因位点是杂合的，

基因位点杂合性和互作效应可能会影响茎秆强度值；三是 QTL 对表型的贡献率较小，受环境影响较大，对表型选择的效率较低。

参考文献

- [1] Flint-Garcia S A, Jampatong C, Darrah L L, McMullen M D. Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations. *Crop Science*, 2003, 43: 13-22
- [2] 李金才, 尹钧, 魏凤珍. 播种密度对冬小麦茎秆形态特征和抗倒指数的影响. *作物学报*, 2005, 31 (5): 662-666
Li J C, Yin J, Wei F Z. Effects of planting density on characters of culm and culm lodging resistant index in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31 (5): 662-666
- [3] Paul C, Roxana S, Barry C P. Sustainable food production//Berry P M. Lodging Resistance in Cereals. New York: Springer New York, 2013: 1096-1110
- [4] Luo Y L, Ni J, Pang D W, Jin M, Wang Z L. Regulation of lignin composition by nitrogen rate and density and its relationship with stem mechanical strength of wheat. *Field Crops Research*, 2019, 241: 107572
- [5] Gou L, Huang J, Zhang B, Li T, Sun R, Zhao M. Effects of population density on stalk lodging resistant mechanism and agronomic characteristics of maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 40: 199-204
- [6] Kuai J, Li X Y, Ji J L, Li Z, Xie Y, Wang B, Zhou G S. The physiological and proteomic characteristics of oilseed rape stem affect seed yield and lodging resistance under different planting densities and row spacing. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2021, 207(5): 840-856
- [7] Hu Y, Hassan J H, Du Y L, Lian Q W, Ye W, Zhou J, Peng X, Muhammad A, Ali R, Wu Y C. Improving lignin metabolism, lodging resistance, and yield of rapeseed (*Brassica napus* L.) by applying Straw-Fermented fertilizer. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2023, 23(2): 2832-2848
- [8] Sekhon R S, Joyner C N, Ackerman A J, McMahan C S, Cook D D, Robertson D J. Stalk bending strength is strongly associated with maize stalk lodging incidence across multiple environments. *Field Crops Research*, 2020, 249:107737
- [9] Kamran M, Cui W W, Ahmad I, Meng X P, Zhang X D, Su W N, Chen J Z, Ahmad S, Fahad S, Han Q F, Liu T N. Effect of paclobutrazol, a potential growth regulator on stalk mechanical strength, lignin accumulation and its relation with lodging resistance of maize. *Plant Growth Regulation*, 2018, 84: 317-332
- [10] Colbert T R, Darrah L L, Zuber M S. Effect of recurrent selection for stalk crushing strength of agronomic characteristics and soluble stalk solids in maize. *Crop Science*. 1984, 24: 473-478
- [11] 刘唐兴, 官养云, 雷冬阳. 作物抗倒伏的评价方法研究进展. *中国农学通报*, 2007, 23(5): 203-206
Liu T X, Guang C Y, Lei D Y. The research progress on evaluation methods of lodging resistance in crops. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(5): 203-206
- [12] 穆春华, 张发军, 李文才, 孙琦, 孟昭东. 玉米自交系茎秆显微结构及其与茎节抗折强度的相关与通径分析. *玉米科学*, 2012, 20(5): 71-75
Mu C H, Zhang F J, Li W C, Sun Q, Meng Z D. Correlation and path analysis between node snap strength (NSS) and stalk microstructure of maize inbred line. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(5): 71-75
- [13] Zuber U, Winzeler H, Messmer M, Keller M, Keller B, Schmid J, Stamp P. Morphological traits associated with lodging resistance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 1999, 182(1): 17-24
- [14] Robertson, D J, Julias M, Lee S Y, Cook D D. Maize stalk lodging: Morphological determinants of stalk strength. *Crop Science*, 2017, 57: 926-934
- [15] Hu D, Liu X B, She H Z, Gao Z, Ruan R Z, Wu D Q, Yi Z L. The lignin synthesis related genes and lodging resistance of *Fagopyrum esculentum*. *Biologia Plantarum*, 2017, 61: 1-9
- [16] Kong E, Liu D, Guo X L, Yang W L, Sunday J Z, Li X, Zhan K H, Cuisine D Q, Line J X, Zhang A M. Anatomical and chemical characteristics associated with lodging resistance in wheat. *Crop Journal*, 2013, 1: 43-49
- [17] Zhang Y L, Liang T H, Chen M, Zhang, Y C, Wang T, Lin H J, Rong T Z, Zou C Y, Liu P, Lee M, Pan G T, Shen Y O, Lübberstedt T. Genetic dissection of stalk lodging-related traits using an IBM Syn10 DH population in maize across three environments (*Zea mays* L.). *Molecular Genetics and Genomics*, 2019, 294: 1277-1288

- [18] Yadav S, Singh U M, Naik S M, Challa V, Ramayya P J, Anitha R K, Nitika S, Arvind K. Molecular mapping of QTLs associated with lodging resistance in dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1431
- [19] Sameri M, Nakamura S, Nair S K, Takeda K, Komatsuda T. A quantitative trait locus for reduced culm internode length in barley segregates as a mendelian gene. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118(4): 643-652
- [20] 范冬梅, 杨振, 马占洲, 曾庆力, 杜翔宇, 蒋洪蔚, 刘春燕, 韩冬伟, 栾怀海, 裴宇峰, 陈庆山, 胡国华. 多环境条件下大豆倒伏性相关形态性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2012, 45(15): 3029-3039
- Fan D M, Yan Z, Ma Z Z, Zeng Q L, Du X Y, Jiang H W, Liu C Y, Han D W, Luan H H, Pei Y F, Chen Q S, Hu G H. QTL analysis of lodging-resistance related traits in soybean in different environments. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(15): 3029-3039
- [21] Wei L J, Jian H J, Lu K, Yin N W, Wang J, Duan X J, Li W, Liu L Z, Xu X F, Wang R, Paterson A H, Li J N. Genetic and transcriptomic analyses of lignin and lodging-related traits in *Brassica napus*. *Theoretical Applied Genetics*, 2017, 130: 1961-1973
- [22] 陈雪萍, 荆凌云, 王嘉, 荐红举, 梅家琴, 徐新福, 李加纳, 刘列钊. 甘蓝型油菜茎秆菌核病抗性与木质素含量及其单体 G/S 的相关性分析及 QTL 定位. *作物学报*, 2017, 43(9): 1280-1289
- Chen X P, Jing L Y, Wang J, Jian H J, Mei J Q, Xu X F, Li J N, Liu L Z. Correlation analysis of sclerotinia-resistance with lignin content and monomer G/S and its QTL mapping in *Brassica napus* L. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(9): 1280-1289
- [23] Tian Z S, Wang X F, Dun X L, Zhao K Q, Wang H Z, Ren L J. An integrated QTL mapping and transcriptome sequencing provides further molecular insights and candidate genes for stem strength in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(2): 38-38
- [24] Shen Y S, Xiang Y, Xu E S, Ge X H, Li Z Y. Major co-localized QTL for plant height, branch initiation height, stem diameter, and flowering time in an Alien introgression derived *Brassica napus* DH population. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 390
- [25] Kashiwagi T, Togawa E, Hirotsu N, Ishimaru K. Improvement of lodging resistance with QTLs for stem diameter in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 117: 749-757
- [26] Shao Y J, Shen Y S, He F F, Li Z Y. QTL identification for stem fiber, strength and rot resistance in a DH population from an Alien introgression of *Brassica napus*. *Plants*, 2022, 11, 373
- [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] Zhang Z H, Zhang X, Lin Z L, Wang J, Liu H Q, Zhou L N, Zhong S Y, Li Y, Zhu C, Lai J S, Li X R, Yu J M, Lin Z W. A target transposon insertion in the *tfl1* promoter increases stalk strength in maize. *The Plant Cell*, 2020, 32: 152-165
- [29] 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): 485-489
- 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): 485-489
- [30] 杜德志, 肖麓, 赵志, 柳海东, 姚艳梅, 星晓蓉, 徐亮, 李开祥, 王瑞生, 李钧, 付忠, 赵志刚, 唐国永. 我国春油菜遗传育种研究进展. *中国油料作物学报*, 2018, 40(5): 633-639
- Du D Z, Xiao L, Zhao Z, Liu H D, Yao Y M, Xing X R, Xu L, Li K X, Wang R S, Li J, Fu Z, Zhao Z Z, Tang G Y. Advances in genetic breeding of spring rapeseed in china. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(5): 633-639
- [31] 徐亮, 林建荣, 杜德志. 通过表型和基因型鉴定筛选适合春油菜区的优异种质. *中国油料作物学报*, 2022, 44(2): 280-288
- Xu L, Lin J R, Du D Z. Identification and screening of elite germplasm for spring rapeseed area by genotyping and phenotyping. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2022, 44(2): 280-288
- [32] Jia Y P, Li K X, Liu H D, Zan L X, Du D Z. Characterization of the BnA10. *tfl1* gene controls determinate inflorescence trait in *Brassica napus* L. *Agronomy*, 2019, 9(11):722
- [33] Kosambi D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen*, 1994, 12: 172-175
- [34] Wang S, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC, 2012. <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>

- [35] Deng C R, Liu H D, Yao Y M, Guo S M, Xiao L, Fu Z, Du D Z. QTL analysis of four yield-related traits for *Brassica napus* L. in multiple environments. *Molecular Breeding*, 2019, 39: 166
- [36] Mccouch S, Cho Y, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13
- [37] Yang J, Hu C C, Hu H, Yu R D, Xia Z, Ye X Z, Zhu J. QTLNetwork: Mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics*, 2008, 24: 721-723
- [38] Sosnowski O, Charcosset A, Joets J. BioMercator V3: an upgrade of genetic map compilation and quantitative trait loci meta-analysis algorithms. *Bioinformatics*, 2012, 28: 2082-2083
- [39] 黄文辉, 王会, 蔡鑫, 汪文祥, 付丽, 胡琼, 成洪涛, 梅德圣. 甘蓝型油菜 DH 群体抗倒伏相关性状遗传分析. *中国油料作物学报*, 2018, 40(1): 18-24
Huang W H, Wang H, Cai X, Wang W X, Fu L, Hu Q, Cheng H T, Mei D S. Genetic analysis of lodging resistance related traits of *Brassica napus* DH population. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(1): 18-24
- [40] Jiang C, Zeng Z B. Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, 1995, 140 (3):1111-1127
- [41] Wang H, Yan M, Xiong M, Wang P F, Liu Y, Xin Q, Wan L L, Yang G S, Hong D F. Genetic dissection of thousand-seed weight and fine mapping of cqSW. A03-2 via linkage and association analysis in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133: 1321-1335
- [42] Mallard Stephanie, Cantet Melissa, Massire A, Alexandre Bachellez. A key QTL cluster is conserved among accessions and exhibits broad-spectrum resistance to *Phytophthora capsici*: A valuable locus for pepper breeding. *Molecular Breeding*, 2013, 32(2): 349-364
- [43] Onishi K, Horiuchi Y, Ishigoh-Oka N, Takagi K, Sano Y. A QTL cluster for plant architecture and its ecological significance in Asian wild rice. *Breeding Science*, 2007, 57(1): 7-16
- [44] Jiang D L, Gu X H, Li B J, Zhu Z X, Qin H, Meng Z N, Lin H R, Xia J H. Identifying a long QTL cluster across chrLG18 associated with salt tolerance in *Tilapia* using GWAS and QTL-seq. *Marine Biotechnology*, 2019, 21(2): 250-261
- [45] Liu T M, Yu T, Xing Y Z. Identification and validation of a yield-enhancing QTL cluster in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2013, 192(1): 145-153

附表 1 与茎直径和茎秆强度连锁的标记 SNP 芯片探针和位置上下游序列信息

Supplementary Table 1 SNP chip probes and upstream and downstream sequence information of SNP markers linked to SD and SS

标记名称 Marker name	所在链	变异核苷酸	物理位置 (bp)	位点探针序列 AlleleA_ProbeSeq	基因组位置 (bp)	基因组链条	基因组上下游序列
	条						
	Ilmn	SNP	Address A_ID		Genome build	Source Strand	
	strand						
Bn-A02-p7893901	TOP	[A/G]	38668307	AATCAACATGGAATTGATGAAACAA ATCAAAATGTCACTTGATAAAATAT	3192012	BOT	TTGAAGAAAAATAAAGTCAACTATGCTCTTAGA TMATATCAAAACACTATTTATGGCCAG[T/C]AT ATTTTATCAAGTGACATTTTGATTGTTTCATCA ATTCCATGTTGATTCTCCATCACA
Bn-A02-p10176749	BOT	[T/C]	66766414	GCTTTCGAATAAAAATTTCGGATAA TTTCAAGTATTTTAAATAAAAAGTA	3192012	TOP	TCAAAWAATGTAAAAATACTATTTATAAATTG AATTATTCAACAAAYTGAATTACTCTA[A/G]TAC TTTTTATTTAAAAATACTTGAAATTATCCGAAATT TTTATTCGAAAGCCSCACCTTCA
Bn-A02-p10668400	BOT	[T/G]	55668300	TATCTATTAACCGGCCTAATGGTGAC ACAACGGCGTCAGTAATACAAACT	3192012	BOT	ACATGCAATTTATCTATTAACCGGCCTAATGGT GACACAACGGCGTCAGTAATACAAACT[T/G]GT ATGTTATGATAATTTAACGGGTCTAKTTTAAAG AGGTAGTTTGGTTCAGATTAAAGGA
Bn-scaff_25981_1-p90999	BOT	[T/C]	64625455	AAACGACGCCTCTGATCTAGTCACC AAACCAGTCGGTGAGATAGAAAAAA	3192012	BOT	ACCACAACACAAACGACGCCTCTGATCTAGTCA CCAAACCAGTCGGTGAGATAGAAAAAA[T/C]GT GAGTGAAAAACAACATATGAATGAAAAAAAAT AGAAGGGAAGCTTCTTATTGCACAGT
Bn-scaff_16287_1-p366585	TOP	[A/G]	23682375	GCCGAATCAGTCAATCATTGCCTATT ATTAAGTATCAGCCCACTAAAATC	3192012	BOT	TTCACTAATGTGACCAAAATCGAGAGAAAAAAA TGAACAAAATTTTATCCTCTCGAATCTT[T/C]GA TTTTAGTGGGCTGATACTTAATAATAGGCAATG ATTGACTGATTGCGCCTCTTTTAAT

Bn-scaff_15763_1-p234548	TOP	[A/G]	25669346	TTCTATAAGTTATATCGCAACTTGAT TATATACACATCTCACTCGCAGGG	4022012	TOP	TTTTCCGATGTGAATGTTCTATAAGTTATATCG CAACTTGATTATATACACATCTCACTCGCAGGG[A/G]GAGAGAGAGAGAGGGAGGATGACAAATA
Bn-scaff_15818_1-p2022143	TOP	[A/C]	11661379	AACTACAACGTGCACACCTCATCGT CCTATGTAAATCTTGTTGGGTAA	3192012	BOT	TCATTGATTTCGCGTGATCTTTGGAACGAGT GTAGTTTTATAAACTCTTTTTTTTTTC[T/G]TTAA CCCAACAAGATTTTACATAGGACGATGAGGTGT GCACGTTGTAGTTGGAACATACC
Bn-A07-p16095589	BOT	[T/C]	53749475	AATTTTAAATAAGGCAATTAAAATA ATACTTCACTAGGTGATAATCCGCG	4022012	TOP	AAATAAATACAGCTTCCGAATGATTGTTATATT TTAAAAGAATTAAATCTAAAAAATCCAACCTA AAATCAAATCGATGTCCACACTAAACAAATCTA ATATTTTCTTATCTTATAAATATTTAAATTAATA ATTTTATTCCACGCAAG[A/G]CGCGGATTATCAC CTAGTGAAGTATTATTTAATTGCCTTATTTAAA ATTATGTTGCGAGTTACATCTCAGTTATCCTGAT TTTAAAGAGGTCGATGAAGCCGCTACAGAGAA AAAGATCAGCGACACACTGAAATTATGGATGG ACCTA
Bn-A07-p15758978	BOT	[T/G]	52698406	AAATCTGGTATTTTGGGGTTCATTGA AGTTGGCCGTAGAAATAAATTGTT	3192012	BOT	AAGTTACAAAAAATCTGGTATTTTGGGGTTCAT TGAAGTTGGCCGTAGAAATAAATTGTT[T/G]CA GATTTTAAAAATCCGAGATTAAAGTTTCGAGTA TTGAAATAATTATGTAGTGTGTAA
