# 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号为亲本构建的DH群体为材料,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F<sub>1</sub>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

(Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University/State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University/Qinghai Research Branch of the National Rapeseed Genetic Improvement Center/Key Laboratory of Spring Rapeseed Genetic Improvement of Oinghai Province/Oinghai Engineering Technology Research Center for Spring Rapeseed, 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) developed via microspore culture from a cross  $F_1$  between the G922 and Zhongshuang 11 (ZS11) was used as material, quantitative trait loci (QTL) mapping for stalk strength and its related traits were performed. The main results are as follows: (1) The  $F_1$  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 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 positively significant correlation. (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,

收稿日期: 2024-03-01 网络出版日期: 2024-10-15

URL: https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240301003

第一作者研究方向为作物种质资源,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(2023-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 (2023-NK-145); China Agriculture Research System(CARS-12); China National Key R&D Program(2018YFD0100500)

in which 17 QTLs were identified in more than two environments, including 6 QTLs for SD, 5 QTLs for stalk strength (SS), 2 QTLs for SRT and 4 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<sup>[1-2]</sup>。作物倒伏可分为根倒和茎倒(茎 秆折断)两种类型<sup>[3]</sup>。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<sup>[2,47]</sup>, 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<sup>[8+11]</sup>,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<sup>[17-27]</sup>。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位点与茎断裂力、茎断裂强度、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等<sup>[23]</sup>在半冬油菜品种中双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A7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OTL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<sup>[26]</sup>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 等[27]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、FRA8 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<sup>[29]</sup>,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<sup>[30]</sup>。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60K 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 纯化亲本中双11号和G922,分别获得了DH株系 ZS11-DH和G922-DH,再将ZS11-DH与G922-DH 杂交,对F<sub>1</sub>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年在云南南繁基地,ZS11-DH与G922-DH正反交获得正反交F<sub>1</sub>种子,2018年在西宁种植双亲与正反交F<sub>1</sub>种子。试验采用随机区组设计,3次重复,每小区3行,行长2m,行距0.30m,株距0.15m。播种时采用人工条播方式,出苗后及时间苗、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) 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/(π×SD<sup>2</sup>/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 等<sup>[32]</sup>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 0.2g左右,装入2mL离心管中,采用CTAB小量法提取DNA。利用Illumina公司开发的甘蓝型油菜 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群体中没有遗传交换的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(cM)<sup>[33]</sup>。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<sup>[34]</sup>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 mappig),以1.0 cM 为步长,在 P=0.05 的水平下,采 用 1000 次排布测验来确定每个 QTL 的阀值<sup>[35]</sup>。按 照 Mccouch 等<sup>[36]</sup>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 A9 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<sup>[37]</sup>进行QTL的上位 性分析,用BioMercator 4.2软件<sup>[38]</sup>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<sup>[35]</sup>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A9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F<sub>1</sub>进行茎秆强度相关 性状比较(表1),结果表明,双亲在茎直径、茎壁厚 度、茎壁穿透力、茎折断力和茎秆强度等性状均存 在显著差异。杂交种的茎直径、茎壁厚度、茎折断 力均存在明显的正向中亲优势,茎秆强度存在明显 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度高于双 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度中亲优势为-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。

2034
------

表1	双亲及杂种茎杆强度及具相天性状比较(2018年西宁)	
----	----------------------------	--

 Table 1
 Comparison of stalk strength-related traits from parental and hybrid traits (2018 Xining)

	Ż	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	
品种或组合		SD	SRT		SXT			RPR		SBS		SS	
Variety or hybrid	均值 (mm)	中亲优势 (%)	均值 (mm)	中亲优势 (%)	均值 (mm)	中亲优势 (%)	均值(N) Mean	中亲优势 (%)	均值 (N)	中亲优势 (%)	均值 (N/mm <sup>2</sup> )	中亲优势 (%)	
combination	Mean	Mid-parent	Mean	Mid-parent	Mean	Mid-parent	value	Mid-parent	Mean	Mid-parent	Mean	Mid-parent	
_	value	heterosis	value	heterosis	value	heterosis	value	heterosis	value	heterosis	value	heterosis	
ZS11×G922	17.09a	13.93	1.82a	10.30	0.89a	11.95	25.05 b	-0.08	72.45ab	21.59	0.3160b	-11.09	
G922×ZS11	16.54ab	10.27	1.77a	7.27	0.78bc	-1.89	23.99 b	-4.31	66.80b	12.11	0.3111b	-12.48	
G922	15.53b		1.70b		0.75bc		19.30 c		40.54c		0.2141c		
ZS11	14.20c		1.60c		0.84ab		30.84 a		78.63a		0.4968a		

ZS11:中双11号;小写字母表示在P<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号在茎壁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。 双亲茎壁木质部厚度在蕾苔期差异并不明显,但到 初花期时,中双11号茎壁木质部厚度已经超过 G922,到终花期时差异明显。茎壁木质部厚度和分 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:茎壁木质部厚度;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)

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、茎壁厚度均呈极显 著正相关。2017年2个环境下,茎折断力与茎壁木 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,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均呈正相关,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 2017HZ	茎折断力	0.5314**	0.4599**	0.3322**	0.3709**
	茎壁穿透力	0.2802**	-0.0494	0.3804**	1.0000**
2017西宁 2017XN	茎折断力	0.4260**	0.6289**	0.1858**	0.3243**
	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P<0.05、P<0.01水平上显著相关;-:无数据

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

#### 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,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QTL26个、茎 直径QTL16个、茎壁厚度QTL14个、茎壁木质部厚 度QTL3个、茎壁穿透力QTL10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分析获得的茎秆强度相关性状一致性QTL

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

	-	U	e e e e e e e e e e e e e e e e e e e	
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
cqSD.A2-1	86.33	84.91~87.75	7.41	2017XN/2018HZ/2018XN
cqSD.A2-2	91.97	90.78~93.16	7.51	2017XN/2018HZ
cqSD.A2-3	97.41	95.09~99.73	10.35	2017XN/2018HZ/2018XN
cqSD.A2-4	106.12	105.14~107.10	9.99	2017XN/2018HZ/2018XN
cqSD.C3-3	140.89	139.69~142.84	5.82	2017XN/2018HZ/2018XN

ま3(	(
1231	ション

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
cqSD.C8-1	4.31	4.12~5.21	14.67	2017HZ/2017XN/2018HZ/2018XN
cqSS.C1-1	80.11	79.75~80.93	8.89	2017XN/2018HZ
cqSS.C6-1	62.01	59.01~65.62	13.61	2017XN/2017HZ
cqSS.C6-2	70.18	66.88~71.56	10.38	2017HZ/2017XN
cqSS.C6-3	75.87	73.66~76.28	10.44	2017HZ/2017XN/2018HZ/2018XN
cqSS.C6-4	82.11	81.17~82.69	10.54	2017HZ/2017XN/2018HZ
cqSRT.A3-3	131.30	130.6~134.34	6.20	2017XN/2018HZ
cqSRT.C5-1	57.11	56.25~57.44	5.85	2017HZ/2018XN
cqSBS.A3-1	120.01	118.86~123.62	5.89	2017HZ/2017XN
cqSBS.A3-2	128.61	125.56~131.24	7.21	2017HZ/2017XN
cqSBS.C1-1	80.21	79.9~81.2	5.25	2017HZ/2018XN
cqSBS.C8-2	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。

#### 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-A02p10668400)、C8染色体上与QTL qSD.C8-1连锁 的2个分子标记(Bn-scaff\_25981\_1-p90999、Bnscaff\_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;联合3个标记(Bn-A02-p7893901、Bn-A02-p10176749、Bn-A02-p10668400)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染色体上与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,但联合两个标记划分的两种基因型材料间茎直径存在显著差异。以上结果证明,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*gSD.C8-1*及其连锁的2个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连锁的分子标记在自然资源群体中的有效性分析 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;而联合4个标记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。



图左边的字母及数字指的是染色体号;红点为有加性效应的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

#### 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 QTLs 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(qSD.C8-1)	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;括号内为与标记连锁的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 N	Aarker-assisted s	selection effects of	of linked marker	s for stalk strength	1 QTLs i	n 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 <sup>2</sup> ) SS	<i>P</i> 值 <i>P</i> value
Bn-scaff_15763_1-p234548(qSS.C6-1)	C6	AA	67	0.319±0.071	0.8450
		BB	52	0.315±0.071	
Bn-scaff_15818_1-p2022143(qSS.C6-2)	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	$0.303 \pm 0.060$	
Bn-A07-p15758978(qSS.C6-4)	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	C6	AA	32	0.319±0.077	0.7715
Bn-A07-p16095589 Bn-A07-p15758978		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<sup>[3]</sup>。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<sup>[39]</sup>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 检测准确性的重要因素<sup>[40]</sup>。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<sup>[41]</sup>。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OTL簇的存在<sup>[17,24,42-45]</sup>。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 上位性分析时发 现,在QTL簇 qSD.A2的区间中只鉴定出1个QTL, 这说明在该区段内可能只存在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 cqSS. C6 与 Shao 等<sup>[26]</sup> 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<sup>[23]</sup>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<sup>[25]</sup>。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 定位群体的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。

#### 参考文章

- 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] 勾玲,黄建军,张宾,李涛,孙锐,赵明. 群体密度对玉米茎秆抗 倒力学和农艺性状的影响. 作物学报,2007,33(10):1688-1695
   Gou L, Huang J 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, 33(10):1688-1695
- [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,官券云,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 mathods 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, LiuP, 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 sclerotiniaresistance 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
- [24] Shen Y S, Xiang Y, Xu E S, Ge X H, Li Z Y. Major colocalized 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 larget transposon insertion in the stiff1 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://brcwebportal. cos 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 Genetics Newsletter, 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 S, Cantet M, Massire A, Bachellez A, Ewert S, Lefebvre V. 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 QTLseq. 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

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

Bn-scaff_15763_1-p234548	ТОР	[A/G]	25669346	TTCTATAAGTTATATCGCAACTTGAT	4022012	ТОР	TTTTTCCGATGTGAATGTTCTATAAGTTATATCG
				TATATACACATCTCACTCGCAGGG			CAACTTGATTATATACACATCTCACTCGCAGGG[
							A/G]GAGAGAGAGAGAGGGAGGATGACAAATA
Bn-scaff_15818_1-p2022143	ТОР	[A/C]	11661379	AACTACAACGTGCACACCTCATCGT	3192012	BOT	TCATTGATTTCGCGTGATCTTTGGAACTCGAGT
				CCTATGTAAAATCTTGTTGGGTTAA			GTAGTTTTATAAACTCTTTTTTTTTC[T/G]TTAA
							CCCAACAAGATTTTACATAGGACGATGAGGTGT
							GCACGTTGTAGTTGGAACATACC
Bn-A07-p16095589	BOT	[T/C]	53749475	AATTTTAAATAAGGCAATTAAAATA	4022012	ТОР	AAATAAATACAGCTTCCGAATGATTGTTATATT
				ATACTTCACTAGGTGATAATCCGCG			ТТААААGAATTAAATCTAAAAAAATCCAACCTA
							AAATCAAATCGATGTCCACACTAAACAAATCTA
							ΑΤΑΤΤΤΤΤΤΤΤΑΤΑΤΑΤΑΑΑΤΑΤΤΑΑΑΑΤΤΑΑΤΑ
							ATTTTATTCCACGCAAG[A/G]CGCGGATTATCAC
							CTAGTGAAGTATTATTTTAATTGCCTTATTTAAA
							ATTATGTTGCGAGTTACATCTCAGTTATCCTGAT
							TTTAAAGAGGTCGATGAAGCCGCTACAGAGAA
							AAAGATCAGCGACACACTGAAATTATGGATGG
							ACCTA
Bn-A07-p15758978	BOT	[T/G]	52698406	AAATCTGGTATTTTGGGGTTCATTGA	3192012	BOT	AAGTTACAAAAAATCTGGTATTTTGGGGGTTCAT
				AGTTGGCCGTAGAAATAAATTGTT			TGAAGTTGGCCGTAGAAATAAATTGTT[T/G]CA
							GATTTTAAAAATCCGAGATTAAAGTTTCGAGTA
							TTGAAATAATTATGTAGTGTTGTAA