

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2010.00271

# 甘蓝型油菜遗传图谱的构建及单株产量构成因素的 QTL 分析

王峰, 官春云

湖南农业大学油料作物研究所, 国家油料改良中心湖南分中心, 长沙 410128

**摘要:** 采用常规品系 04-1139 与高产多角果品系 05-1054 构建的 $F_2$ 代群体为作图群体, 运用 SSR(Simple sequence repeat)和 SRAP(Sequence-related amplified polymorphism)构建分子标记遗传图谱并对甘蓝型油菜单株产量构成因素进行 QTL 分析。遗传图谱包含 200 个分子标记, 分布于 19 个连锁群上, 总长度 1 700.23 cM, 标记间的平均距离 8.50 cM。采用复合区间作图法(Composite interval mapping, CIM)对单株产量构成因素(单株有效角果数、每果粒数和千粒重)进行 QTL 分析, 共检测到 12 个 QTL: 其中单株有效角果数 4 个 QTL, 分别解释表型变异为 35.64%、12.96%、28.71%和 34.02%; 每果粒数获得 5 个 QTL, 分别解释表型变异为 8.41%、7.87%、24.37%、8.57%和 14.31%; 千粒重获得 3 个 QTL, 分别解释表型变异为 2.33%、1.81%和 1.86%。结果表明: 同一性状的等位基因增效作用可以同时来自高值亲本和低值亲本; 文章中与主效 QTL 连锁的标记可用于油菜产量性状的分子标记辅助选择和聚合育种。

**关键词:** 甘蓝型油菜;  $F_{2:3}$ 家系; 分子标记遗传图谱; 产量构成因素; 数量性状位点(QTL)

## Molecular mapping and identification of quantitative trait loci for yield components in rapeseed (*Brassica napus* L.)

WANG Feng, GUAN Chun-Yun

Oilseed Crops Institute/National Oilseed Crops Improvement Center in Hunan, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

**Abstract:** A  $F_2$  segregating population for genetic map construction and identification of QTL for seed yield in rapeseed (*Brassica napus* L.), was developed via crossing a conventional rapeseed line 04-1139 with a high yielding multiple silique rapeseed line 05-1054. A genetic map including 19 linkage groups was constructed with 200 SSR (Simple sequence repeat) and SRAP (Sequence-related amplified polymorphism) markers. This map covers a total length of 1 700.23 cM with an average distance between two adjacent makers of 8.50 cM. Using this map, QTL for the components of yield per plant, such as number of silique per plant (SNP), number of seeds per silique (SS) were analyzed. A total of 12 putative QTL for the traits were detected. Four of them were associated with SNP, which explained 35.64%, 12.96%, 28.71%, and 34.02% of the variation, respectively. Five QTL, which explained 8.41%, 7.87%, 24.37%, 8.57%, and 14.31% of the variation, were responsible for SS. Three QTL for 1 000-seed weight explained 1.81%~2.33% of the variation. The additional effects of the alleles for a trait may originate from both parents. The markers associated with the main QTL can be a good tool for marker

收稿日期: 2009-08-13; 修回日期: 2009-11-05

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(编号: 2006AA100106)资助

作者简介: 王峰(1981-), 男, 博士研究生, 研究方向: 作物遗传与品质改良。E-mail: wangfenghifi@126.com; Tel: 13786125676

通讯作者: 官春云(1938-), 男, 教授, 博士生导师, 中国工程院院士, 研究方向: 油菜遗传育种。E-mail: guancy2000@yahoo.com.cn

致谢: 刘忠松和肖刚在本实验过程中给予了大量的指导和帮助, 在此一并表示感谢。

associated selection and pyramiding breeding.

**Keywords:** *Brassica napus* L;  $F_{2:3}$  family; molecular linkage map; yield components traits; QTL (quantitative trait loci)

自Botstein等<sup>[1]</sup>于1980年首次提出利用RFLP标记构建遗传图谱以来,采用分子标记技术构建遗传图谱得到了广泛应用。第一张甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)遗传图谱由Landry等<sup>[2]</sup>于1991年完成,他们用120个RFLP标记构建了19个连锁群,覆盖甘蓝型油菜基因组1413 cM。由于甘蓝型油菜具有重要的经济价值,迄今为止,各实验室已经构建了至少20份甘蓝型油菜的遗传图谱<sup>[3]</sup>,芥酸<sup>[4,5]</sup>、硫苷<sup>[6,7]</sup>、含油量<sup>[6-8]</sup>、抗菌核病基因<sup>[9]</sup>等众多基因被定位,并由此获得一些重要基因。因此,分子标记遗传图谱对于改良作物性状具有重要意义。

高产是作物育种的主要目标。由于产量性状是由微效多基因控制的数量性状,表现为连续变异,受环境的影响较大,单独依靠传统的育种方法和技术在现有基础上很难有大的突破。近年来,数量遗传学和现代生物技术的发展为作物育种带来新的活力,借助DNA分子标记和QTL作图,复杂的质量性状可被剖分为若干离散的孟德尔因子所决定的组分,进而确定其在染色体上的位置及其与其他基因的关系。

油菜的单株产量及其构成因素(全株有效角果数、每角粒数和千粒重)是复杂的质量性状。目前,有关油菜产量及其组分的QTL作图较少。其中易斌等<sup>[10]</sup>检测到与产量及其相关性状有关的17个QTL,其中包括与单株产量有关的3个分别位于第3、第4和第15连锁群的QTL,共解释了26.60%的表型变异,得出一因多效或者相关的QTL之间紧密连锁是性状相关的遗传基础;张书芬等<sup>[11]</sup>对单株产量及其构成因素进行了QTL定位和上位性分析,共检测到16个QTL,分布在9个连锁群上,其中第6和第13连锁群最多,均有3个;该研究发现,产量构成性状存在主效QTL,共检测到26对影响产量构成性状的上位性互作QTL,因此认为上位性是甘蓝型油菜产量性状杂种优势的重要遗传基础。Li等<sup>[12]</sup>利用构建的遗传图谱对12个与产量相关的性状进行了定位研究,共获得了133个QTL,多数QTL汇集成簇,尤其在

N2、N7连锁群上;获得了4个在不同地点表现稳定的QTL,控制单株产量的10个QTL有8个与角果粒数、单株角果数和千粒重相关。

本文对甘蓝型油菜产量构成因素进行QTL定位,旨在获得一些新的产量性状相关的QTL位点,同时为产量性状的分子标记辅助选择和聚合育种提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

甘蓝型油菜品系04-1139及05-1054,均为国家油料改良中心湖南分中心选育和提供。04-1139为湘油15的后代,05-1054为甘芥杂交后代选育出的材料,两个材料均为高代自交材料,性状表现稳定。04-1139平均株高126.33 cm,有效角果数286.36个/株,千粒重3.75 g,油酸含量66.35%,含油量41.12%;05-1054平均株高148.25 cm,有效角果数426.25个/株,千粒重2.96 g,油酸含量49.06%,含油量29.51%。两亲本杂交 $F_1$ 代自交获得 $F_2$ 群体的221个单株, $F_2$ 套袋自交获得221个 $F_{2:3}$ 家系。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 田间试验

试验在湖南长沙湖南农业大学试验基地进行, $F_2$ 代群体于2006年9月播种,采用条播法,行距40 cm,株距20 cm; $F_{2:3}$ 家系于2007年9月播种,采用随机区组设计,3次重复,小区面积4 m<sup>2</sup>,行距40 cm,株距20 cm,收获后考种。田间管理按照常规管理进行。

#### 1.2.2 性状调查

于油菜成熟期对 $F_2$ 群体每个单株考种作为2007年性状值, $F_{2:3}$ 家系连续取样10株进行考种,以平均值作为 $F_{2:3}$ 家系重复内性状值,以重复间的平均值作为2008年性状值。采用两年的性状平均值进行QTL分析。同时计算 $F_2$ 群体和 $F_{2:3}$ 家系的中亲优势。单株

有效角果数指在单株油菜上包含一粒以上饱满种子或半饱满种子的角果数;每果粒数在主花序和一、二次分枝上各连续取 10 个角果统计平均值。

### 1.2.3 油菜基因组 DNA 的提取

采用改进的CTAB法<sup>[13]</sup>提取基因组DNA。用 Beckman DU640 紫外分光光度计测定样品的消光值  $OD_{260}$  和  $OD_{280}$ , 估计样品质量、浓度, 并将DNA稀释到 60 ng/ $\mu$ L, -20 °C 保存备用。

### 1.2.4 SSR 标记

SSR引物序列主要来自Piquemal等<sup>[14]</sup>和Lowe等<sup>[15]</sup>的报道, 并由南京金斯特生物工程技术服务有限公司合成。PCR扩增参照陆光远等<sup>[16]</sup>的方法, 采用 10  $\mu$ L 反应体系进行。PCR扩增反应在MJ PTL200 PCR仪上进行, 采用Touch-Down的策略, 基本程序为: 94 °C 变性 2 min; 94 °C 变性 1 min, 60 °C 复性 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 此后每个循环复性温度降低 0.5 °C, 共计 10 个循环; 94 °C 变性 1 min, 55 °C 复性 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 30 个循环; 72 °C 延伸 5 min, 4 °C 保存。6%变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测PCR产物, 电泳结束后取下凝胶进行银染, 银染法显带参考文献<sup>[17]</sup>的方法。标记名直接以引物名命名, 当一对引物同时检测到多个位点时, 依据从大到小原则, 在引物后加小写字母“a、b、c”等以示区别。

### 1.2.5 SRAP 标记

参照Li等<sup>[18]</sup>提出的引物设计原则和方法, 设计了 10 条(ME1~ME10)锚定外显子区域的引物和 17 条(EM1~EM17)锚定非翻译区的引物。总共得到 170 对引物组合, PCR反应含 1 $\times$ PCR缓冲液、200  $\mu$ mol/L dNTPs、1.5 mmol/L  $MgCl_2$ 、1 U *Taq* DNA 聚合酶、60 ng DNA模板、引物各 30 ng, 加ddH<sub>2</sub>O至 20  $\mu$ L。PCR扩增在MJ PTL200 PCR仪上进行, 程序为 95 °C 预变性 5 min; 94 °C 变性 1 min, 35 °C 复性 1 min, 72 °C 延伸 1 min, 5 个循环; 94 °C 变性 1 min, 50 °C 复性 1 min, 72 °C 延伸 1 min, 35 个循环; 72 °C 延伸 10 min; 4 °C 保存。PCR产物 95 °C 变性 5 min, 立即放在冰上冷却, 采用 6%变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测, 电泳结束后取下凝胶进行银染, 银染方法与标记命名同上。

### 1.2.6 连锁图谱构建与 QTL 检测

利用 Jionmap4.0 分析实验结果, 计算交换值, 利

用 Kosambi 函数将交换值转化为遗传距离, 并建立遗传图谱; 采用 QTL 分析软件 Windows QTL Cartographer 2.5, 选用复合区间作图方法(Composite interval mapping, CIM), 进行甘蓝型油菜产量构成相关性状的 QTL 定位和效应检测。CIM 分析时, 采用 1.0 cM 的步长, 选取参数为 1 000 次回归, 显著水平为 0.01, *LOD* 值取 2.4。

## 2 结果与分析

### 2.1 性状的表型与变异

调查了亲本及F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、F<sub>2:3</sub>家系的单株产量构成因素, 结果见表 1。F<sub>2</sub>和F<sub>2:3</sub>家系各因素表现出广泛的变异, 且呈连续分布, 说明各性状是受多基因控制的性状, 群体符合QTL定位的要求。

### 2.2 遗传图谱构建

对 86 对 SSR 引物、170 对 SRAP 引物在亲本间进行多态性筛选, 共 103 对引物表现出多态性, 包括 37 对 SSR 引物和 66 对 SRAP 引物。其中 37 对 SSR 引物扩增出 41 条稳定的多态性条带, 其中共显性条带 29 条, 显性条带 12 条; 66 对 SRAP 引物扩增出 178 条稳定的多态性条带, 38 条为共显性条带, 其余为显性条带。卡方检测表明, 有 32 个位点偏离了 3:1 的期望分离比例, 包括 11 个 SSR 标记和 21 个 SRAP 标记。

利用 Jionmap4.0 对获得的 219 个多态性分子标记进行遗传连锁分析, 在 *LOD*  $\geq$  3.0 情况下, 共有 200 个标记进入连锁群, 含 35 个 SSR 标记和 165 个 SRAP 标记; 19 个标记没有进入任何连锁群, 含 6 个 SSR 标记和 13 个 SRAP 标记。最终得到一张包含 19 个连锁群的甘蓝型油菜遗传分子遗传图谱。该图谱总长度为 1 700.23 cM, 标记间的平均距离为 8.50 cM。

综合利用Piquemal等<sup>[14]</sup>、Lowe等<sup>[15]</sup>和BBSRC<sup>[19]</sup>网站提供的图谱中的SSR标记信息, 将本研究所构建遗传图谱与国际公认的图谱进行了初步对应, 连锁群也根据标准图谱命名为N1~N19。(图 1, 表 2)。

### 2.3 单株产量构成因素的 QTL 分析

利用软件 Windows QTL Cartographer V2.5 的复合区间作图法对单株有效角果数、每果粒数和千粒

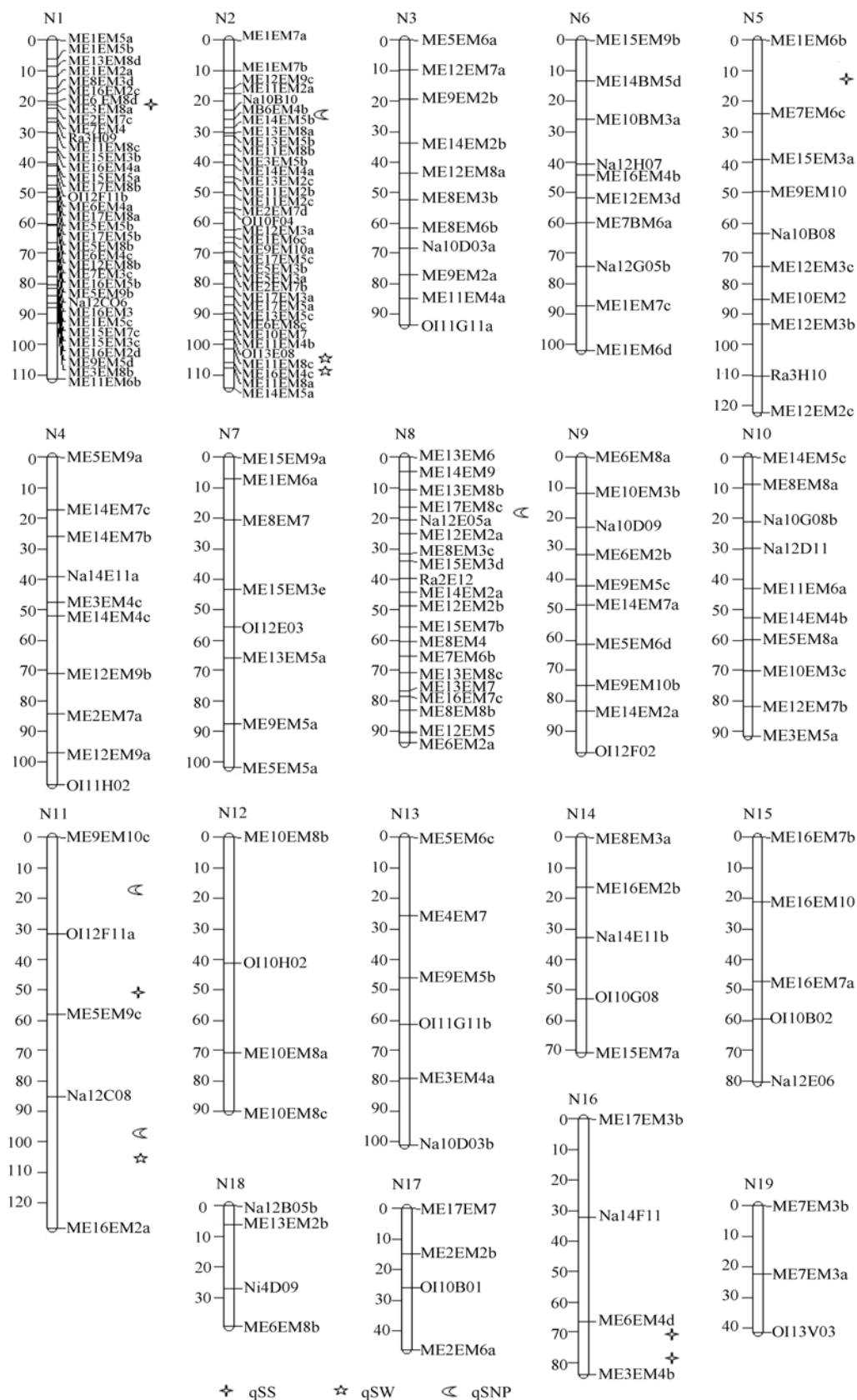


图 1 区间作图法检出的 QTL 在连锁图上的位置

表 1 F<sub>2:3</sub>家系的产量构成因素

项目	04-1139	05-1054	中亲值	F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub> 优势(%)	F <sub>2:3</sub>	范围	标准误	F <sub>2:3</sub> 优势(%)
角果数	286.36	426.25	356.31	396.5	11.28	265.67	95-613	6.87	-25.44
每角粒数	23.50	18.30	20.90	22.30	6.70	22.32	13-32	0.83	6.79
千粒重(g)	3.75	2.96	3.36	3.62	7.74	3.79	2.03-3.52	0.03	12.80
单株产量(g)	25.24	23.09	25.02	32.01	27.92	22.47	23.8-63.52	0.00	-10.18

表 2 本研究所用 SSR 标记在其他图谱中的分布

连锁群	锚定 SSR 标记总数	在其他图谱中的分布		
		Lowe等 <sup>[14]</sup>	Piquemal等 <sup>[15]</sup>	BBSRC <sup>[19]</sup>
N1	3	Ol12F11, Na12C06	Ol12F11, Na12C06, Ra3H09	Ol12F11
N2	3		Ol13E08	Ol13E08, Ol10F04, Na10B10
N3	2	Na10D03a		Ol11G11a
N4	2	Ol11H02	Na14E11a	Ol11H02
N5	2	Ra3H10		Na10B08
N6	2		Na12H07	Na12G05, Na12H07
N7	1	Ol12E03	Ol12E03	
N8	2	Na12B05a		Na12B05a, Ra2E12
N9	2	Ol12F02	Na10D09, Ol12F02	Ol12F02
N10	2		Na10G08b	Na12D11
N11	2	Na12C08	Ol12F11a	Na12C08
N12	1	Ol10H02	Ol10H02	Ol10H02
N13	2		Na10D03b, Ol11G11b	
N14	2	Na14E11b, Ol10G08		
N15	2			Na12E06, Ol10B02
N16	1	Na14F11		
N17	1	Ol10B01		
N18	2		Ni4D09	Na12B05b
N19	1	Ol13C03		
总共	35	15	15	18

表 3 复合区间作图法检测产量相关性状 QTL

性状	位点QTL	连锁群	标记区间	LOD值	加性效应	显性效应	贡献率(%)
单株角果数 (SNP)	<i>qSNP2</i>	2	ME6EM4b-ME14EM5b	2.45	171.89	-8.33	35.64
	<i>qSNP8</i>	8	ME17EM8c-Na12B05a	2.65	-8.18	3.24	12.96
	<i>qSNP11a</i>	11	Me9EM10c-Ol12F11a	2.76	159.25	-32.36	28.71
	<i>qSNP11b</i>	11	Na12C08 -ME16EM2a	2.58	141.05	-11.23	34.02
每果粒数(SS)	<i>qSS1</i>	1	ME6EM8d-ME3EM8a	2.93	-3.6	2.66	8.41
	<i>qSS5</i>	5	ME1EM6b-ME7EM6c	2.41	-5.38	2.38	7.87
	<i>qSS11</i>	11	Ol12F11a -ME5EM9c	2.98	-5.51	3.22	24.37
	<i>qSS16a</i>	16	ME6EM4d- ME3EM4b	2.60	-5.85	4.23	8.57
	<i>qSS16b</i>	16	ME6EM4d- ME3EM4b	3.65	-6.15	1.22	14.31
	<i>qSW2a</i>	2	Ol13E08-ME11EM8c	2.43	2.05	-0.28	2.33
	<i>qSW2b</i>	2	ME11EM8c-ME16EM4c	2.49	1.90	0.11	1.81
千粒重(SW)	<i>qSW11</i>	11	Na12C08-ME16EM2a	3.09	-0.25	1.86	2.86

重性状进行 QTL 分析, 取  $LOD$  临界值 2.4, 3 个性状共检测出 12 个 QTL, 单个 QTL 解释表型变异值在 1.81%~34.02% 之间, 每个性状的所获得的 QTL 数目不同。同一性状的等位基因增效作用可以同时来自高值亲本和低值亲本。12 个 QTL 位点在 N11 连锁群上分布最多, 为 4 个, 其次为 LG2 连锁群, 其上分布 3 个 QTL, 其余分布在 LG1、LG8、LG5 和 LG16 连锁群(图 1, 表 3)。

### 2.3.1 单株角果数

共获得 4 个 QTL,  $qSNP2$ 、 $qSNP8$ 、 $qSNP11a$  和  $qSNP11b$  分别位于 2、8 和 11 连锁群上, 解释表型变异为 35.64%、12.96%、28.71% 和 34.02%, 其中  $qSNP2$ 、 $qSNP11a$  和  $qSNP11b$  增效等位基因来自父本, 而  $qSNP8$  的增效等位基因则来自母本, 均表现为不完全显性。

### 2.3.2 每果粒数

共获得 5 个 QTL,  $qSS1$ 、 $qSS5$ 、 $qSS11$ 、 $qSS16a$  和  $qSS16b$ , 分别位于 1、5、11 和 16 连锁群, 解释表型变异为 8.41%、7.87%、24.37%、8.57% 和 14.31%。所获得的所有 QTL 均由来自母本的等位基因起增效作用, 且表现不完全显性作用。

### 2.3.3 千粒重

共获得  $qSW2a$ 、 $qSW2b$  和  $qSW11$  共 3 个 QTL, 位于第 2 和 11 连锁群, 分别解释表型变异为 2.33%、1.81% 和 1.86%。 $qSW2a$ 、 $qSW2b$  为来自母本的等位基因起增效作用,  $qSW11$  为来自父本的等位基因起增效作用。

## 3 讨论

自 1991 年 Landry 等<sup>[2]</sup>采用 RFLP 标记技术完成了第一张甘蓝型油菜分子遗传图谱以来, 使复杂数量性状的定位成为可能, 但以前的遗传图谱一般采用 RAPD、RFLP 等分子标记, 该类分子标记存在多态性与稳定性较差的情况, 不易构建密度高, 覆盖范围大的图谱。本研究采用 SSR 以及 SRAP 两种新型标记技术。SSR 标记具有共显性遗传, 多态性好, 操作简便, 重复性好、在基因组中大量存在并分布较平均等优点, 近年来被广泛用于遗传图谱构建、种质资源鉴定等研究领域<sup>[20]</sup>。SRAP 是 Li 等<sup>[18]</sup>开发的新型分子标记, 它通过独特设计的引物对 ORFs (Open read-

ing frames) 进行扩增, 并且其上下游引物可随意组合而大大降低了引物成本, 具有经济、简便、稳定、多态性好的特点。由于 SRAP 标记对基因分布较少的着丝粒附近及端粒附近扩增较少, 因此, 在主要采用 SRAP 标记构建的遗传图谱中, 会出现覆盖范围偏小的问题。Foisset 等<sup>[21]</sup>估计油菜的遗传图谱长度为 2 486 cM, 本研究所构建图谱仅为 1 700 cM, 差距较大, 究其原因, 可能是图谱构建主要采用 SRAP 标记有关, 我们目前正进行重组自交系的构建, 在今后的研究中可以不断增加 SSR、AFLP 等其他标记, 以增加此图谱覆盖范围和标记密度。

遗传过程的偏分离是生物界存在的普遍现象, 也被认为是生物进化的动力之一<sup>[22]</sup>。对进入连锁群的 200 个分子标记的特异条带进行统计分析, 其中有 26 个标记的偏分离达到显著水平, 占总标记数的 13%, 这些标记大多分布于 LG2 和 LG10; 另外, 还有一些偏分离较高的标记未能进入连锁群。偏分离的产生, 前人已有研究, 认为主要是由于配子或孢子体选择以及表现型与基因型不符所造成的<sup>[23]</sup>, 另外与形态建成、致死位点等相连锁的标记也容易发生偏分离。再者作图群体的纯度不佳将直接导致偏分离的产生, 本研究由于作图亲本之一为甘芥远源杂交的后代, 虽经过近 10 代的自交纯和, 但由于巨大的遗传背景差异, 导致部分基因不能完全纯和, 在后代中便产生分离, 这样便使得与其连锁的标记发生偏分离现象。因此, 在群体构建过程中采用多种分子标记对亲本及  $F_1$  单株检测纯度, 并严格套袋自交, 才能有效保证群体质量。

采用复合区间作图法对甘蓝型油菜单株产量构成因素进行 QTL 分析, 单株有效角果数性状获得 4 个 QTL, 表型变异贡献值均较大, 且表现为不完全显性, 进一步说明角果数性状是由多基因控制。每果粒数所获得的 5 个 QTL, 其中  $qSS11$  有较大的效应值, 其余 QTL 效应值较小, 这在一定程度上说明每果粒数性状为一个主效位点和多个修饰位点控制; 而千粒重所获得的 QTL 贡献率均不大, 这与前人研究结果不尽相同, 张书芬等<sup>[11]</sup>获得 4 个与千粒重相关的 QTL, 贡献率均较大, 曹利勇等<sup>[24]</sup>在水稻上研究认为粒重受环境影响较小, 获得的 QTL 贡献率均较大。这可能是由于图谱覆盖范围不够, 主要的 QTL 没有检出的结果, 扩大群体, 增加标记数目预计将



出现更多的QTL。

### 参考文献(References):

- [1] Botstein D, White RL, Skolnick M, Davis RW. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am J Hum Genet*, 1980, 32(3): 314–331.
- [2] Landry BS, Hubert N, Etoh T, Harada JJ, Lincoln SE. A genetic map for *Brassica napus* based on restriction fragment length polymorphism detected with expressed DNA sequences. *Genome*, 1991, 34(4): 543–552.
- [3] Lombard V, Delourme R. A consensus linkage map for rapeseed (*Brassica napus* L.): Construction and integration of three individual maps from DH populations. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(4): 491–507. [\[DOI\]](#)
- [4] Ecke W, Uzunova M, Weißleder K. Mapping the genome of rapeseed (*Brassica napus* L.). II. Localization of genes controlling erucic acid synthesis and seed oil content. *Theor Appl Genet*, 1995, 91(6): 972–977.
- [5] Thormann CE, Romero J, Mantet J, Osborn TC. Mapping loci controlling the concentration of erucic and linolenic acids in seed oil of *Brassica napus* L. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(1): 282–286. [\[DOI\]](#)
- [6] Toreser D, Thormann CE, Osborn TC, Mithen R. RFLP mapping of quantitative trait loci controlling seed aliphatic-glucosinolate content in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theor Appl Genet*, 1995, 91(5): 802–808.
- [7] Howell PM, Sharpe AG, Lydiate DJ. Homoeologous loci control the accumulation of seed glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus*). *Genome*, 2003, 46(3): 454–460. [\[DOI\]](#)
- [8] Zhao J, Becker HC, Zhang D, Zhang Y, Ecke W. Conditional QTL mapping of oil content in rapeseed with respect to protein content and traits related to plant development and grain yield. *Theor Appl Genet*, 2006, 113(1): 33–38. [\[DOI\]](#)
- [9] Zhao J, Meng J. Genetic analysis of loci associated with partial resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theor Appl Genet*, 2003, 106(4): 759–764.
- [10] 易斌, 陈伟, 马朝芝, 傅廷栋, 涂金星. 甘蓝型油菜产量及相关性状的QTL分析. 作物学报, 2006, 32(5): 676–682.
- [11] 张书芬, 傅廷栋, 朱家成, 王建平, 文雁成, 马朝芝. 甘蓝型油菜产量及其构成因素的QTL定位与分析. 作物学报, 2006, 32(8): 1135–1114.
- [12] Li Y, Shen J, Wang T, Chen Q, Zhang X, Fu TD. QTL analysis of yield-related traits and their association with functional markers in *Brassica napus* L. *Aus J Agric Res*, 2007, 58(8): 759–766. [\[DOI\]](#)
- [13] Murray MG, Thompson WF. Rapid isolation of weight DNA. *Nucleic Acids Res*, 1980, 8(19): 4321–4326. [\[DOI\]](#)
- [14] Piquemal J, Cinquin E, Couton F, Rondeau C, Seignoret E, doucet I, Perret D, Villegier MJ, Vincourt P, Blanchard P. Construction of an oilseed rape (*Brassica napus* L.) genetic map with SSR Markers. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(8): 1514–1523. [\[DOI\]](#)
- [15] Lowe AJ, Moule C, Trick M, Edwards KJ. Efficient large-scale development of microsatellites for marker and mapping applications in *Brassica* crop species. *Theor Appl Genet*, 2004, 108(6): 1103–1112. [\[DOI\]](#)
- [16] 陆光远, 杨光圣, 傅廷栋. 一个简便的适合于分析油菜中 SSR 位点的检测体系. 中国油料作物学报, 2003, 25(3): 79 - 81.
- [17] 陆光远, 杨光圣, 傅廷栋. 应用于油菜研究的简便银染 AFLP 标记技术的构建. 华中农业大学学报, 2001, 20(5): 413–415.
- [18] Li G, Quiros CF. Sequence related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica*. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(2): 455–461. [\[DOI\]](#)
- [19] BBSRC. <http://brassica.bbsrc.ac.uk/IMSORB/>.
- [20] Bell CJ, Ecker JR. Assignment of 30 microsatellite loci to the linkage map of *Arabidopsis*. *Genomics*, 1994, 19(1): 137–144. [\[DOI\]](#)
- [21] Foisset N, Delourme R, Barret P, Hubert N, Landry BS, Renard M. Molecular mapping analysis of *Brassica napus* using isozyme, RAPD and RFLP markers on doubled haploid progeny. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(7): 1017–1025. [\[DOI\]](#)
- [22] Konishi T, Abe K, Matsuura S, Yano Y. Distorted segregation of the esterase isozyme genotypes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Jpn J Genet*, 1990, 65(6): 411–416. [\[DOI\]](#)
- [23] Lyttle TW. Segregation distorters. *Annu Rev Genet*, 1991, 25(2): 511–557. [\[DOI\]](#)
- [24] 曹立勇, 占小登, 庄杰云, 郑康乐, 程式华. 水稻产量性状的 QTL 定位与上位性分析. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1241 - 1247.