

结球甘蓝主要农艺性状基因定位的研究进展

朱晓炜, 薄天岳*, 陈锦秀, 邵翔, 任云英

(上海市农业科学院园艺研究所, 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201403)

摘要: 综述了运用正向遗传学方法对结球甘蓝叶球、叶片、抽薹开花相关性状及抗病性等基因定位的研究进展, 为今后利用分子标记辅助育种以及分子设计育种改良结球甘蓝主要农艺性状提供参考。

关键词: 结球甘蓝; 农艺性状; 基因定位

中图分类号: S 635.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 09-1729-09

Research Progress on Mapping of Genes Associated with Main Agronomic Traits of Cabbage

ZHU Xiaowei, BO Tianyue*, CHEN Jinxiu, TAI Xiang, and REN Yunying

(Horticulture Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai Key Lab of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201403, China)

Abstract: This review summarizes gene mapping of head, leaf, bolting and flowering related traits, and disease resistance of cabbage using forward genetics method. The aim is to provide references for improving main agronomic traits of cabbage using marker-assisted selection and molecular design breeding.

Keywords: cabbage; agronomic traits; gene mapping

传统育种中对作物农艺性状的改良主要依赖于育种家们利用其多年积累的经验对杂交亲本及后代进行田间表型选择, 选择精确度及效率较低。而分子标记辅助选择 (Marker-assisted selection, MAS) 通过借助分子标记筛选实现了直接对目标性状基因型的选择, 极大地提高了选择的精确度及育种效率, 加快了育种进程。对控制主要农艺性状基因定位的研究可以为分子标记辅助选择提供更多有价值的分子标记。对近年来结球甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) 主要农艺性状基因定位的相关研究进行归类综述, 以期对结球甘蓝分子育种工作提供参考。

1 叶球相关性状基因定位

结球甘蓝叶球颜色及形状等性状均表现为数量遗传, 由多基因共同控制。目前关于结球甘蓝叶球相关性状 QTL 定位研究已有很多报道。早期主要利用 RAPD 及 AFLP 标记进行 QTL 定位。胡学军和邹国林 (2004) 利用 F₂ 群体结合 RAPD 标记检测得到 3 个总贡献率达 62.5% 的叶球紧实度相关

收稿日期: 2017-07-31; **修回日期:** 2017-09-12

基金项目: ‘十三五’ 国家科技重点研发计划项目 (2016YFD0101702); 上海市科技兴农攻关项目 [沪农科攻字 (2015) 第 6-1-7 号]; 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: tybo@saas.sh.cn)

QTL 位点及 4 个总贡献率达 59.1% 的中心柱长相关 QTL 位点, 其中叶球紧实度相关位点 *qLHC3* 的效应值最大, 可解释 32.3% 的表型变异。缪体云 (2007) 则通过 DH 群体及 AFLP 标记, 鉴定出与叶球形状、叶球高、叶球内颜色、叶球质地及外短缩茎长相关 QTL 位点各 1 个, 单个位点贡献率 8.4% ~ 11.9%。随着甘蓝全基因组测序项目的实施及序列公布, 基于 SSR、InDel 及 SNP 标记的甘蓝高密度连锁图谱被构建, 加速了对叶球相关性状 QTL 定位进程。王万兴 (2013) 利用 DH 群体构建了基于 SSR 与 SNP 标记的高密度遗传连锁图谱, 并对叶球质量、叶球纵茎、叶球颜色、中心柱长及外短缩茎长 5 个叶球性状进行 QTL 定位, 共得到分布于 6 个连锁群的 17 个 QTL 位点, 单个 QTL 贡献率 7.6% ~ 18.3%。但上述研究都仅对叶球相关性状进行了 1 年的表型调查, 无法分析 QTL 位点在不同年份间的稳定性。

Lü 等 (2014b) 利用含 196 个家系的 DH 群体结合 InDel 及 SSR 标记检测获得叶球成熟期、叶球质量、叶球纵茎、中心柱高及中心柱高占叶球纵茎比例 5 个性状相关 13 个稳定 QTL 位点, 其中效应最大的 3 个位点 *Hm3.1*, *Cl3.1* 及 *Cl/Hvd3.1* 在 3 个季节均被检测到, 控制叶球成熟期的主效 QTL 位点 *Hm3.1* 的最大贡献率达到 40.4%。此外, 还发现 6 个 QTL 成簇分布区段, 其中 1 个区段位于 3 号染色体 scaffold39782 与 Indel84 之间, 其内含有与 5 个叶球性状全部相关的 5 个 QTL 位点。另外, Lü 等 (2016) 利用上述 (Lü et al., 2014b) 同一 DH 群体, 对叶球颜色、叶球紧实度、球形指数、叶球横径、中心柱粗、中心柱粗与叶球纵茎之间的比例、干物质及粗纤维含量进行 QTL 定位, 共获得 55 个 QTL 位点, 单个位点可以解释 6.0% ~ 28.5% 的表型变异, 其中 1 个叶球横径相关主效 QTL 位点 *Htd3.2* 对表型变异的贡献率达到 28.5%, 且不止在 1 个季节被检测到。Zhang 等 (2016) 同样利用 DH 群体及 InDel 和 SSR 标记两年重复鉴定得到叶球横茎相关主效 QTL 位点 *Htd3.1* 和 *Htd8.1*, 各解释 19.16% ~ 24.56% 和 11.24% ~ 21.55% 的表型变异, 获得球形指数相关主效 QTL 位点 *His7.1* 和 *His7.2*, 各解释 22.30% ~ 24.93% 和 14.85% ~ 16.79% 的表型变异。苏彦宾 (2015) 和 Su 等 (2015) 分别利用 4 个结球甘蓝自交系杂交获得的 2 个 DH 群体构建了 2 张基于 InDel 和 SSR 及 1 张基于 SNP 的高密度遗传连锁图谱, 并对球色、球高、球宽、球形指数及耐裂球 5 个性状进行 QTL 定位, 两年重复获得球色、球高、球宽及球形指数相关主效位点各 2 个, 耐裂球性状相关主效位点 3 个, 单个 QTL 位点解释 5.26% ~ 48.40% 的表型变异。

结球甘蓝叶球的开裂直接影响其品质。除苏彦宾 (2015) 和 Su 等 (2015) 的研究报道外, Pang 等 (2015) 利用作图群体鉴定得到位于 2、4、6 号染色体的 6 个控制耐裂球性状的 QTL 位点, 其中 2 个 QTL 位点 *SPL-2-1* 与 *SPL-4-1* 在两年的试验中均被检测到, 各解释表型变异的 10.47% ~ 14.95% 和 7.84% ~ 8.93%。另外, 其利用 BSA (Bulked segregant analysis) 法筛选得到位于 *SPL-2-1* 位点区域内 2 个与耐裂球性状紧密连锁的 SSR 标记 BRPGM0676 与 BRMS137。

除利用遗传分离群体进行传统的 QTL 定位外, 关联分析也被用于结球甘蓝叶球性状基因的定位。孙朋朋 (2014) 将 100 份结球甘蓝自交系构成自然群体, 利用 40 个 EST-SSR 标记对叶球宽、叶球高、中心柱长、单球质量、叶球紧实度和中心柱长/球高共 6 个性状进行关联分析, 运用 GLM (general linear model) 和 MLM (mixed linear model) 模型同时检测到与叶球宽相关联的 3 个标记的 3 个位点, 分别与叶球高、中心柱长及叶球紧实度相关联的各 3 个标记的 4 个位点, 与单球质量相关联的 1 个标记的 1 个位点以及与中心柱长/叶球高相关联的 1 个标记的 2 个位点。另外, 孙朋朋 (2014) 还利用甘蓝高代自交系杂交构建的遗传分离群体对此 6 个叶球相关性状进行 QTL 定位, 经过两年试验共检测到 76 个 QTL 位点。结合关联分析结果发现, 其中 1 个 QTL 位点 *Hs6.1* 与叶球紧实度显著关联标记 BoE691 在 9 号染色体上的物理位置有所重叠, 另外 2 个 QTL 位点 *Cl2.2* 及 *Cl/Hh2.2*

与中心柱长显著关联标记 BoE974 在 8 号染色体上的物理位置有所重叠。

2 叶片相关性状基因定位

2.1 外叶相关数量性状

结球甘蓝外叶相关性状多为数量遗传。迄今为止, 已经被初步定位的外叶相关 QTL 位点有 82 个, 在结球甘蓝的 9 条染色体上都有分布。缪体云 (2007) 利用 DH 群体及 AFLP 标记, 鉴定得到最大外叶长、外叶形状、最大外叶柄长及外叶叶脉相关 QTL 位点各 1 个, 对表型的贡献率为 8.6%~9.9%。王万兴 (2013) 利用 DH 群体及 SSR 和 SNP 标记获得控制外叶数、外叶长、外叶宽及外叶颜色相关 QTL 位点 14 个, 单个 QTL 贡献率 8.1%~18.0%。但上述研究只进行了 1 年的田间调查, 无法评估 QTL 位点在不同年份间的稳定性且没有获得主效 QTL 位点。Lu 等 (2016) 对结球甘蓝外叶的颜色、叶面蜡粉、外叶数、外叶长、外叶宽、叶柄长、叶柄宽、叶缘、叶面、裂刻等 10 个性状进行 QTL 定位, 共检测到 64 个 QTL 位点, 单个位点解释 6.0%~31.7% 的表型变异, 其中外叶长相关主效 QTL 位点 *Ll 3.2* 对表型变异的最大贡献率达到 31.7%, 且不止在 1 个季节被检测到。

2.2 叶片突变体

近年来分离得到一些外叶及外层球叶不具蜡粉, 并且叶片亮绿的无蜡粉突变体。早期对控制无蜡粉突变体性状基因的定位研究仅限于与其紧密连锁的分子标记的开发。牟香丽 (2013) 将无蜡粉亮叶突变体 98-1030 与其野生型配制杂交组合构建 F₂ 分离群体, 筛选到与无蜡粉基因 *wl* 紧密连锁的 3 个 AFLP 分子标记 E40M74-D、E55M33-B 和 E66M47-F, 其与 *wl* 基因的遗传距离分别为 10.6、18.3 和 5.8 cM。刘东明等 (2014) 利用无蜡粉亮绿突变体 *LD10* 与普通结球甘蓝杂交构建分离群体, 筛选得到 1 个与控制突变表型 *cgl-4* 基因紧密连锁的 SSR 分子标记 LT-SSR16, 遗传距离为 4.7 cM。迄今为止, 只有 3 个无蜡粉突变体的突变基因被精细定位且均被定位于 C08 染色体末端(唐俊, 2015; Liu et al, 2017a, 2017b)。唐俊 (2015) 利用亮绿突变体 *cgl-2* 分别与芥蓝及普通结球甘蓝杂交构建的作图群体, 将控制 *cgl-2* 突变体表型的亮绿基因 *BoGL-2* 精细定位于 C08 染色体末端与 C08-gSSR98 分子标记之间 33.5 kb 的物理距离内。李景涛 (2012) 将无蜡粉亮绿突变体 10Q-961 与普通结球甘蓝杂交构建 F₂ 群体, 并利用 BSA 法获得 1 个与突变基因 *gwl* 紧密连锁的分子标记 Scaffold2324, 遗传距离为 6.5 cM。Liu 等 (2017b) 进一步扩大李景涛 (2012) 研究中所用的 F₂ 群体, 同时将突变体 10Q-961 与芥蓝杂交构建 F₂ 群体, 将控制突变体表型的 *Cgll* 基因 (此时引文中突变基因名称由 *gwl* 改为 *Cgll*) 精细定位于 C08 染色体末端与分子标记 C08SSR61 之间 188.7 kb 的物理距离内, 并发现该区域内 *Bol018504* 基因的第 1 个内含子由于存在一段 2 722 bp 的插入序列, 从而导致该基因 RNA 剪接发生改变, 使 10Q-961 突变体的脂肪醛脱羧酶活性丧失而呈现叶片亮绿的表型。Liu 等 (2017a) 将分离得到的无蜡粉亮绿突变体 10Q-974gl 与芥蓝杂交构建分离群体, 并将控制其表型的基因 *BoGL1* 精细定位于 C08 染色体末端与分子标记 SSRC08-76 之间, 该区段内与拟南芥 *CER1* 基因同源的 2 个基因 *Bol018503* 及 *Bol018504* 可能为 *BoGL1* 的候选基因。

此外, 杨冲 (2014) 还发现 1 个结球甘蓝叶片黄化突变体 *YL-1*, 该突变体从子叶期至成熟期均表现出叶片黄化, 利用其与芥蓝杂交构建的遗传分离群体将控制突变表型的基因 *yl-1* 定位于 C01 染色体 InDel 标记 BCYM560 与 BCYM898 之间, 遗传距离分别为 1.22 和 0.49 cM。Liu 等 (2016) 又将 *YL-1* 突变体与普通结球甘蓝杂交构建分离群体, 进一步将突变基因 *yg1-1* (此时引文中突变基因

名称由 *yl-1* 改为 *ygl-1*) 精细定位于 InDel 标记 ID2 与 M8 之间, 遗传距离分别为 0.4 和 0.35 cM, 两标记间物理距离为 167 kb。

3 抽薹开花相关性状基因定位

3.1 抽薹开花时间

Camargo 和 Osborn (1996) 利用结球甘蓝与青花菜自交系杂交构建的分离群体以及 RFLP 标记, 鉴定得到与甘蓝开花时间指数相关的 3 个 QTL 位点, 可以解释 54.1% 的表型变异。Okazaki 等 (2007) 利用结球甘蓝与青花菜 DH 系杂交后的 F_2 群体及 RFLP 标记获得 6 个控制开花时间的 QTL 位点, 其中效应值最大的 1 个位点位于 O2 连锁群分子标记 BRMS215 和 F2-R4b 之间, 该处含有拟南芥抑制开花基因 *FLC* 的同源基因 *BoFLC2*。陈书霞等 (2003) 利用结球甘蓝与芥蓝杂交构建的 F_2 群体及 RAPD 标记鉴定得到抽薹时间及开花时间 QTL 位点各 3 个, 共解释表型变异的 86.5% 及 91.1%, 其中有 2 个位点与抽薹及开花时间都相关。但由于结球甘蓝与青花菜及芥蓝生长发育周期不同, 故得到的上述 QTL 位点在实际育种应用中可能会受到一定的限制。

近年来逐渐出现利用结球甘蓝自交系间杂交构建遗传群体对抽薹开花时间进行基因定位的研究报道。李梅 (2009) 利用抽薹开花时间不同的两份结球甘蓝自交系杂交后的 F_2 群体对抽薹时间和开花时间两个性状进行 QTL 定位, 各鉴定得到 4 个相关 QTL 位点, 共解释表型变异的 56.2% 和 66.2%。朱洪运等 (2013) 利用同样的 F_2 群体, 鉴定得到分布于 LG3 与 LG9 两个连锁群上抽薹时间相关 2 个 QTL 位点及开花时间相关 1 个 QTL 位点, 共解释表型变异的 17.5% 和 22.1%。

3.2 雄性不育

近年来对结球甘蓝显性细胞核不育基因 *Ms-cdl* 的定位研究报道较多。方智远等 (1997) 发现的结球甘蓝显性细胞核雄性不育源 79-399-3 不育性由突变基因 *Ms-cdl* 控制。利用 BSA 法, 王晓武等 (1998) 鉴定得到 1 个与 *Ms-cdl* 连锁距离为 8.0 cM 的 RAPD 标记, 并进一步将该标记转化为 ERPAD (Extended Random Primer Amplified DNA) 标记 (王晓武 等, 1999) 及 SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) 标记 (王晓武 等, 2000)。同样利用 BSA 法, 刘玉梅 (2003) 筛选得到与 *Ms-cdl* 连锁的 RFLP 标记及 SSR 标记各 1 个。Wang 等 (2005) 运用 AFLP 技术结合 BSA 法筛选得到 12 个与 *Ms-cdl* 连锁的 AFLP 标记, 并综合王晓武等 (2000) SCAR 标记的结果进行验证分析, 将 *Ms-cdl* 间接定位于甘蓝 O9 连锁群 (Wang et al., 2005)。Zhang 等 (2011) 则利用含有 *Ms-cdl* 雄性不育基因的青花菜为供体亲本并以芥蓝为轮回亲本回交构建的 BC_4 群体, 结合 BSA 技术对 *Ms-cdl* 进行精细定位, 获得与该基因紧密连锁的 14 个 SRAP 标记和 1 个 SSR 标记, 并将其中 3 个 SRAP 标记转化为 SCAR 标记, 与 *Ms-cdl* 的遗传距离分别为 0.18、0.39 和 4.23 cM。在 Zhang 等 (2011) 研究结果的基础上, Liang 等 (2017) 将其获得的 3 个 SRAP 标记与已经公布的结球甘蓝基因组信息进行比对并结合 BSA 全基因组测序技术将 *Ms-cdl* 定位于 C09 染色体, 并将作图亲本回交至 BC_9 代, 利用更多的群体单株将 *Ms-cdl* 定位于 2 个 InDel 分子标记之间 39.4 kb 区域内, 并通过表达模式分析最终确定 1 个候选基因 *Bol0357N3*。

对隐性细胞核雄性不育基因定位的研究很少。近期, Ji 等 (2017) 通过转录组测序的方法分离得到控制结球甘蓝隐性细胞核雄性不育源 83121A 不育性的候选基因 *BoCYP704B1*, 该基因在第 1 外显子处 5 424 bp 的长末端重复逆转座子插入片段, 使不育源花粉外壁缺陷, 从而导致雄性不育。

4 抗病基因定位

4.1 对枯萎病的抗性

结球甘蓝枯萎病是由尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* 所引发的可造成甘蓝严重减产的破坏性真菌病害。研究发现, 结球甘蓝对枯萎病的抗性多为显性单基因遗传。目前已有 1 个抗枯萎病基因被初步定位, 另外 2 个被精细定位。朱洪运 (2013) 利用对枯萎病抗性不同的结球甘蓝自交系杂交后的分离群体将结球甘蓝的抗枯萎病基因 *FOC-1* 初步定位于 LG1 连锁群两个 SSR 标记 KBR003010N1F/R 和 A10a/b 之间, 遗传距离分别为 1.0 和 1.2 cM。利用 1 份抗枯萎病的结球甘蓝 DH 系与 1 份易感枯萎病的青花菜 DH 系进行杂交构建的分离群体, Pu 等 (2012) 与 Shimizu 等 (2015) 将控制甘蓝抗 A 型枯萎病的 *FocBo1* 基因精细定位于 C7 连锁群分子标记 BoInd2 和 BoInd11 之间遗传距离为 1.00 cM 的区间内, 其中 1 个候选基因与大白菜抗枯萎病基因 *Bra012688* 同源。利用枯萎病抗性不同的两个结球甘蓝自交系杂交构建的 DH 群体, 将抗枯萎病基因 *FOC1* 精细定位于甘蓝 C06 染色体 InDel 标记 V17 和 S9 之间 84 kb 区域内, 并鉴定得到 1 个候选基因 *re-Bol037156* (Lü et al., 2013, 2014a)。

4.2 对黑腐病的抗性

结球甘蓝黑腐病是由野油菜黄单孢杆菌 *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Xcc) 引起的病害。利用抗黑腐病结球甘蓝与易感黑腐病青花菜杂交得到的分离群体及各类分子标记, 共得到 14 个黑腐病抗性相关的 QTL 位点。比如, Camargo 等 (1995) 鉴定得到位于 1 号和 9 号连锁群的 2 个基因组区段与幼苗及成株抗黑腐病都相关, 另外发现位于 2 号连锁群的 2 个 QTL 位点只与幼苗抗黑腐病相关。Doullah 等 (2011) 获得分别位于 2 号和 9 号连锁群的 2 个主效 QTL 位点及分别位于 3 号和 7 号连锁群的 2 个微效 QTL 位点。Kifuji 等 (2013) 鉴定得到分别位于 C2、C4 及 C5 连锁群的 3 个 QTL, 其中 1 个主效位点 QTL-1 可以最高解释 15.05% 的表型变异。Tonu 等 (2013) 获得位于 5 号、8 号和 9 号连锁群的 3 个 QTL 位点, 其中效应最大的 QTL 位点 XccBo (Reiho) 2 位于 8 号连锁群, 与分子标记 BoGMS0971 紧密连锁, 可以解释 34% 的表型变异。对两个黑腐病抗性不同的结球甘蓝自交系进行全基因组重测序发掘 SNP 位点, 进而开发 dCAPS 标记, 并利用其杂交构建的遗传分离群体对黑腐病抗性进行 QTL 定位, 共鉴定得到 4 个 QTL 位点, 其中效应最大的 BRQTL-C1_2 位点在 3 年试验中均被检测到, 可解释 15.1% ~ 27.3% 的表型变异 (Lee et al., 2015)。

4.3 对根肿病的抗性

根肿病是由芸薹根肿菌 *Plasmodiophora brassicae* 引发的十字花科作物病害。对甘蓝根肿病的研究较少, 目前仅有少数 QTL 定位被报道。Nagaoka 等 (2010) 利用 1 份抗根肿病的结球甘蓝 DH 系与 1 份易感根肿病的青花菜 DH 系进行杂交得到的分离群体进行 QTL 定位, 找到分布于 4 个连锁群的 5 个 QTL 位点, 发现其中 1 个主效位点 *pb-Bo(Anju)1* 可以解释 47% 的表型变异, 与分子标记 KBrH059L13R 紧密连锁。通过对 2 份根肿病抗性不同的结球甘蓝高代自交系及其杂交构建的 F₂ 群体的 78 个单株, 利用二代测序技术进行基因分型, 并结合 F_{2:3} 群体各单株的根肿病抗性数据进行 QTL 定位, 得到抗根肿病菌 2 号小种的 1 个主效 QTL 位点和抗 9 号小种的 2 个主效 QTL 位点, 其中效应最大的 1 个 QTL 位点 CRQTL-YC 可以解释 47.1% 的表型变异 (Lee et al., 2016)。

5 其他农艺性状基因定位

目前对结球甘蓝其他农艺性状基因的定位还包括对复杂数量性状, 如株形、株幅、开展度及抗小菜蛾相关 QTL 的初步定位(缪体云, 2007; 王万兴, 2013; Ramchiary et al., 2015; Lü et al., 2016)。另外, 还包括对质量性状, 如花瓣颜色基因 *cpc-1* 以及控制杂种致死的两个显性互补基因 *BoHL1* 和 *BoHL2* 的精细定位等(Han et al., 2015; Hu et al., 2016; Xiao et al., 2017)。

6 结语

结球甘蓝的主要农艺性状大部分为数量性状, 目前基因定位还主要集中在 QTL 初定位阶段, 基因精细定位则主要集中于质量性状, 如控制叶片无蜡粉亮绿突变体基因、雄性不育基因及抗枯萎病基因等, 而尚未见有关对定位得到的候选基因功能验证的报道。随着甘蓝基因组测序的完成, 利用二代测序技术开发更多的 SSR、InDel 及 SNP 标记成为可能, 使高密度遗传连锁图谱的构建变得更加便捷。而 Cheng 等(2016)通过对白菜及甘蓝类蔬菜不同形态特征的代表性材料进行重测序, 挖掘出白菜与甘蓝叶球形成与茎膨大相关基因, 为结球甘蓝农艺性状基因的定位研究提供了新的思路。同时利用关联分析技术实现对作物重要性状基因的定位克隆变得越来越普遍。因此, 应利用新技术新方法加速对控制结球甘蓝主要农艺性状基因的精细定位、克隆及生物学功能阐释, 为分子设计育种提供理论依据与基因资源, 辅助快速选育农艺性状优良的结球甘蓝新品种。

References

- Camargo L E A, Williams P H, Osborn T C. 1995. Mapping of quantitative trait loci controlling resistance of a *Brassica oleracea* to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in the field and greenhouse. *Phytopathology*, 85 (10): 1296 - 1300.
- Camargo L E A, Osborn T C. 1996. Mapping loci controlling flowering time in *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 610 - 616.
- Chen Shuxia, Wang Xiaowu, Fang Zhiyuan, Cheng Zhihui, Sun Peitian. 2003. RAPD-based analysis for the QTLs related to bolting time traits of F_2 population from *Brassica oleracea* var. *capitata* \times *B. oleracea* var. *alboglabra*. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (4): 421 - 426. (in Chinese)
- 陈书霞, 王晓武, 方智远, 程智慧, 孙培田. 2003. 芥蓝 \times 甘蓝的 F_2 群体抽薹期性状 QTLs 的 RAPD 标记. *园艺学报*, 30 (4): 421 - 426.
- Cheng F, Sun R, Hou X, Zheng H, Zhang F, Zhang Y, Liu B, Liang J, Zhuang M, Liu Y, Liu D, Wang X, Li P, Liu Y, Lin K, Bucher J, Zhang N, Wang Y, Wang H, Deng J, Liao Y, Wei K, Zhang X, Fu L, Hu Y, Liu J, Cai C, Zhang S, Zhang S, Li F, Zhang H, Zhang J, Guo N, Liu Z, Liu J, Sun C, Ma Y, Zhang H, Cui Y, Freeling M R, Borm T, Bonnema G, Wu J, Wang X. 2016. Subgenome parallel selection is associated with morphotype diversification and convergent crop domestication in *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. *Nature Genetics*, 48 (10): 1218 - 1224.
- Doullah M, Mohsin G, Ishikawa K, Hori H, Okazaki K. 2011. Construction of a linkage map and QTL analysis for black rot resistance in *Brassica oleracea* L. *International Journal of Natural Sciences*, 1 (1): 1 - 6.
- Fang Zhiyuan, Sun Peitian, Liu Yumei, Yang Limei, Wang Xiaowu. 1997. Development of dominant male sterile lines and hybrid seed production in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Acta Horticulturae Sinica*, 24 (3): 249 - 254. (in Chinese)
- 方智远, 孙培田, 刘玉梅, 杨丽梅, 王晓武. 1997. 甘蓝显性雄性不育系的选育及利用. *园艺学报*, 24 (3): 249 - 254.
- Han F, Yang C, Fang Z, Yang L, Zhuang M, Lü H, Liu Y, Li Z, Liu B, Yu H, Liu X, Zhang Y. 2015. Inheritance and InDel markers closely linked to petal color gene (*cpc-1*) in *Brassica oleracea*. *Molecular Breeding*, 35: 160.
- Hu Xuejun, Zou Guolin. 2004. Construction of a high-density molecular linkage map of cabbage and QTLs mapping of several quality traits. *Journal*

- of Wuhan Botanical Research, 22 (6): 482 – 485. (in Chinese)
- 胡学军, 邹国林. 2004. 甘蓝分子连锁图的构建与品质性状的 QTL 定位. 武汉植物学研究, 22 (6): 482 – 485.
- Hu Y, Xue Y, Liu J, Fang Z, Yang L, Zhang Y, Lü H, Liu Y, Li Z, Zhuang M. 2016. Hybrid lethality caused by two complementary dominant genes in cabbage (*Brassica oleracea* L.). Molecular Breeding, 36: 73.
- Ji J, Yang L, Fang Z, Zhuang M, Zhang Y, Lü H, Liu Y, Li Z. 2017. Recessive male sterility in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) caused by loss of function of *BoCYP704B1* due to the insertion of a LTR-retrotransposon. Theoretical and Applied Genetics, 130: 1441 – 1451.
- Kifuji Y, Hanzawa H, Terasawa Y, Ashutosh, Nishio T. 2013. QTL analysis of black rot resistance in cabbage using newly developed EST-SNP markers. Euphytica, 190: 289 – 295.
- Lee J, Izzah N K, Choi B S, Joh H J, Lee S C, Perumal S, Seo J, Ahn K, Jo E J, Choi G J, Nou III S, Yu Y, Yang T J. 2016. Genotyping-by-sequencing map permits identification of clubroot resistance QTLs and revision of the reference genome assembly in cabbage (*Brassica oleracea* L.). DNA Research, 23 (1): 29 – 41.
- Lee J, Izzah N K, Jayakodi M, Perumal S, Joh H J, Lee H J, Lee S C, Park J Y, Yang K W, Nou II S, Seo J, Yoo J, Suh Y, Ahn K, Lee J H, Choi G J, Yu Y, Kim H, Yang T J. 2015. Genome-wide SNP identification and QTL mapping for black rot resistance in cabbage. BMC Plant Biology, 15: 32.
- Li Jingtao. 2012. Genetic analysis and molecular marker on glossy waxless character in cabbage[M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 李景涛. 2012. 结球甘蓝无蜡粉亮绿性状遗传分析及分子标记研究[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Li Mei. 2009. Inheritance and mapping QTL and physiology research on bolting and flowering characters in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 李 梅. 2009. 结球甘蓝抽薹开花性状的遗传、QTL 定位及生理研究[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Liang J, Ma Y, Wu J, Cheng F, Liu B, Wang X. 2017. Map-based cloning of the dominant genic male sterile *Ms-cd1* gene in cabbage (*Brassica oleracea*). Theoretical and Applied Genetics, 130: 71 – 79.
- Liu D, Tang J, Liu Z, Dong X, Zhuang M, Zhang Y, Lv H, Sun P, Liu Y, Li Z, Ye Z, Fang Z, Yang L. 2017a. Fine mapping of *BoGL1*, a gene controlling the glossy green trait in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). Molecular Breeding, 37: 69.
- Liu Dongming, Yang Limei, Tang Jun, Liu Zezhou, Fang Zhiyuan, Liu Yumei, Zhuang Mu, Zhang Yangyong, Sun Peitian, Li Jingtao. 2014. Studies on inheritance and molecular marker in cabbage glossy wax-less mutant LD10. China Vegetables, (12): 21 – 26. (in Chinese)
- 刘东明, 杨丽梅, 唐 俊, 刘泽洲, 方智远, 刘玉梅, 庄 木, 张扬勇, 孙培田, 李景涛. 2014. 甘蓝无蜡粉亮绿突变体材料 LD10 遗传规律及分子标记研究. 中国蔬菜, (12): 21 – 26.
- Liu X, Yang C, Han F, Fang Z, Yang L, Zhuang M, Lv H, Liu Y, Li Z, Zhang Y. 2016. Genetics and fine mapping of a yellow-green leaf gene (*ygl-1*) in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). Molecular Breeding, 36: 82.
- Liu Yumei. 2003. Cytological features, biochemical basis and molecular marker of dominant genic male sterility in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 刘玉梅. 2003. 甘蓝显性细胞核雄性不育的细胞学特征、生化基础及其分子标记的研究[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Liu Z, Fang Z, Zhuang M, Zhang Y, Lv H, Liu Y, Li Z, Sun P, Tang J, Liu D, Zhang Z, Yang L. 2017b. Fine-mapping and analysis of *Cg11*, a gene conferring glossy trait in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). Frontiers in Plant Science, 8: 239.
- Lü H, Yang L, Kang J, Wang Q, Wang X, Fang Z, Liu Y, Zhuang M, Zhang Y, Lin Y, Yang Y, Xie B, Liu B, Liu J. 2013. Development of InDel markers linked to Fusarium wilt resistance in cabbage. Molecular Breeding, 32: 961 – 967.
- Lü H, Fang Z, Yang L, Zhang Y, Wang Q, Liu Y, Zhuang M, Yang Y, Xie B, Liu B, Liu J, Kang J, Wang X. 2014a. Mapping and analysis of a novel candidate Fusarium wilt resistance gene *FOCI* in *Brassica oleracea*. BMC Genomics, 15: 1094.
- Lü H, Wang Q, Liu X, Han F, Fang Z, Yang L, Zhuang M, Liu Y, Li Z, Zhang Y. 2016. Whole-genome mapping reveals novel QTL clusters associated with main agronomic traits of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). Frontiers in Plant Science, 7: 989.
- Lü H, Wang Q, Zhang Y, Yang L, Fang Z, Wang X, Liu Y, Zhuang M, Lin Y, Yu H, Liu B. 2014b. Linkage map construction using InDel and SSR markers and QTL analysis of heading traits in *Brassica oleracea* var. *capitata* L. Molecular Breeding, 34: 87 – 98.

- Miao Tiyun. 2007. Construction of a molecular genetic map and mapping of QTL related to main agronomic traits in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) [M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 缪体云. 2007. 结球甘蓝遗传图谱的构建及主要农艺性状的 QTL 定位[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Mu Xiangli. 2013. Traits analysis of the "Glossy Wax-less Mutant" in cabbage [M. D. Dissertation]. Harbin: Northeast Agricultural University. (in Chinese)
- 牟香丽. 2013. 结球甘蓝“无蜡粉亮叶”突变体性状分析[硕士论文]. 哈尔滨: 东北农业大学.
- Nagaoka T, Doullah M A, Matsumoto S, Kawasaki S, Ishikawa T, Hori H, Okazaki K. 2010. Identification of QTLs that control clubroot resistance in *Brassica oleracea* and comparative analysis of clubroot resistance genes between *B. rapa* and *B. oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 120: 1335 - 1346.
- Okazaki K, Sakamoto K, Kikuchi R, Saito A, Togashi E, Kuginuki Y, Matsumoto S, Hirai M. 2007. Mapping and characterization of *FLC* homologs and QTL analysis of flowering time in *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 114: 595 - 608.
- Pang W, Li X, Choi S R, Nguyen V D, Dhandapani V, Kim Y, Ramchiary N, Kim J G, Edwards D, Batley J, Na J, Kim H R, Lim Y P. 2015. Mapping QTLs of resistance to head splitting in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.). *Molecular Breeding*, 35: 126.
- Pu Z, Shimizu M, Zhang Y, Nagaoka T, Hayashi T, Hori H, Matsumoto S, Fujimoto R, Okazaki K. 2012. Genetic mapping of a *Fusarium* wilt resistance gene in *Brassica oleracea*. *Molecular Breeding*, 30: 809 - 818.
- Ramchiary N, Pang W, Nguyen V D, Li X, Choi S R, Kumar A, Kwon M, Song H Y, Begum S, Kehie M, Yoon M, Na J, Kim H R, Lim Y P. 2015. Quantitative trait loci mapping of partial resistance to Diamondback moth in cabbage (*Brassica oleracea* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 128: 1209 - 1218.
- Shimizu M, Pu Z, Kawanabe T, Kitashiba H, Matsumoto S, Ebe Y, Sano M, Funaki T, Fukai E, Fujimoto R, Okazaki K. 2015. Map-based cloning of a candidate gene conferring *Fusarium* yellows resistance in *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 128: 119 - 130.
- Su Y, Liu Y, Li Z, Fang Z, Yang L, Zhuang M, Zhang Y. 2015. QTL analysis of head splitting resistance in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) using SSR and InDel markers based on whole-genome re-sequencing. *PLoS ONE*, 10: e0138073.
- Su Yanbin. 2015. Construction of the high-density genetic linkage map and mapping of splitting resistance, color and shape of the head in cabbage [Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 苏彦宾. 2015. 结球甘蓝高密度遗传图谱构建及耐裂球、球色、球形基因定位[博士学位论文]. 北京: 中国农业大学.
- Sun Pengpeng. 2014. Inheritance, association analysis and QTL mapping of main head traits in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 孙朋朋. 2014. 甘蓝主要叶球性状遗传效应与关联分析及 QTL 定位[硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Tang Jun. 2015. Inheritance and fine mapping of the glossy gene in cabbage [M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 唐俊. 2015. 结球甘蓝亮绿性状遗传与基因的精细定位[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Tonu N N, Doullah M, Shimizu M, Karim M, Kawanabe T, Fujimoto R, Okazaki. 2013. Comparison of positions of QTLs conferring resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica oleracea*. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 11 - 20.
- Wang Wanxing. 2013. Construction of the high-density genetic linkage map and QTL analysis for main agronomic traits in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 王万兴. 2013. 结球甘蓝高密度遗传连锁图谱的构建与主要农艺性状的 QTL 定位[博士学位论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Wang Xiaowu, Fang Zhiyuan, Sun Peitian, Liu Yumei, Yang Limei. 1998. Identification of a RAPD marker linked to a dominant male sterile gene in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 25 (2): 197 - 198. (in Chinese)
- 王晓武, 方智远, 孙培田, 刘玉梅, 杨丽梅. 1998. 一个与甘蓝显性雄性不育基因连锁的 RAPD 标记. *园艺学报*, 25 (2): 197 - 198.
- Wang Xiaowu, Fang Zhiyuan, Sun Peitian, Liu Yumei, Yang Limei. 1999. An extended random primer amplified DNA (ERPAD) marker linked to a dominant male sterile gene in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 26 (1): 23 - 27. (in Chinese)
- 王晓武, 方智远, 孙培田, 刘玉梅, 杨丽梅. 1999. 甘蓝显性雄性不育基因的延长随机引物扩增 DNA (ERPAD) 标记. *园艺学报*, 26 (1): 23 - 27.

- Wang Xiao-wu, Fang Zhi-yuan, Sun Pei-tian, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Zhuang Mu. 2000. A SCAR marker applicable in marker assisted selection of a dominant male sterility gene in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 27 (2): 143 - 144. (in Chinese)
- 王晓武, 方智远, 孙培田, 刘玉梅, 杨丽梅, 庄 木. 2000. 一个用于甘蓝显性雄性不育基因转育辅助选择的 SCAR 标记. *园艺学报*, 27 (2): 143 - 144.
- Wang X, Lou P, Bonnema G, Yang B, He H, Zhang Y, Fang Z. 2005. Linkage mapping of a dominant male sterility gene *Ms-cd1* in *Brassica oleracea*. *Genome*, 48: 848 - 854.
- Xiao Z, Hu Y, Zhang X, Xue Y, Fang Z, Yang L, Zhang Y, Liu Y, Li Z, Liu X, Liu Z, Lü H, Zhuang M. 2017. Fine mapping and transcriptome analysis reveal candidate genes associated with hybrid lethality in cabbage (*Brassica oleracea*). *Genes*, 8: 147.
- Yang Chong. 2014. Morphology, physiology, heredity and molecular markers of yellow leaf mutant YL-1 in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) [M. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 杨 冲. 2014. 甘蓝叶色黄化突变体 YL-1 的形态、生理、遗传和分子标记的研究[硕士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Zhang X, Su Y, Liu Y, Fang Z, Yang L, Zhuang M, Zhang Y, Li Z, Lü H. 2016. Genetic analysis and QTL mapping of traits related to head shape in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Scientia Horticulturae*, 207: 82 - 88.
- Zhang X, Wu J, Zhang H, Ma Y, Guo A, Wang X. 2011. Fine mapping of a male sterility gene *MS-cd1* in *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 123: 231 - 238.
- Zhu Hongyun. 2013. Constuction of a molecular gentic map and mapping of QTLs related to main agronomic traits in cabbage(*Brassica oleracea* var. *capitata*) [M. D. Dissertation]. Lanzhou: Gansu Agricultural University. (in Chinese)
- 朱洪运. 2013. 结球甘蓝遗传图谱的构建及主要农艺性状的 QTL 定位[硕士论文]. 兰州: 甘肃农业大学.
- Zhu Hongyun, Tian Duocheng, Xie Jianming, Jian Yuancai, Kang Jungun. 2013. QTL mapping and analysis on bolting and flowering time in cabbage. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 28 (5): 1 - 5. (in Chinese)
- 朱洪运, 田多成, 颀建明, 简元才, 康俊根. 2013. 结球甘蓝抽薹开花时间性状的 QTL 定位及分析. *华北农学报*, 28 (5): 1 - 5.

征 稿

《Horticultural Plant Journal》

(《园艺学报》英文版) 征稿

《园艺学报》英文版《Horticultural Plant Journal》由中国科学技术协会主管, 中国园艺学会、中国农业科学院蔬菜花卉研究所和中国农业科学技术出版社共同主办, 于 2015 年 7 月创刊, 国内统一连续出版物编号 CN10-1305/S, 国际标准连续出版物编号 ISSN 2095-9885, Online ISSN 2468-0141, 双月刊, 大 16 开, 与国际出版商 Elsevier 合作, 在 ScienceDirect 网络出版平台实现全文开放存取(主页网址 <http://www.journals.elsevier.com/horticultural-plant-journal/>)。

办刊宗旨: 准确、全面、及时地报道园艺学科领域重大研究成果和科研进展, 反映学科研究水平和发展动向, 为学术交流服务, 为促进学科发展作贡献。

刊载范围: 有关园艺作物种质资源、遗传育种、栽培技术、生理生化、生态、基因组学、生物技术、植物保护、采后处理与利用等原创性研究论文、研究简报及综述等。

欢迎投稿: 投稿网址 https://www.evis.com/evis/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL_ACR=HPJ。同时请将纸质稿件(连同作者授权协议)挂号信寄至: 北京中关村南大街 12 号, 中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部(邮编 100081)。联系电话: 010-82109523; 010-62192388。