中国农业科学 2008,41(7):2055-2062
Scientia Agricultura Sinica doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2008.07.024

芸薹属作物分子遗传连锁图谱应用研究进展

轩淑欣，王彦华，李晓峰，赵建军，张成合，申书兴

（河北农业大学园艺学院，河北保定 071001）

摘要：从芸薹属作物分子遗传连锁图谱的研究现状出发，综述了分子遗传连锁图谱在芸薹属作物重要农艺性状基因定位和辅助育种、比较作图、基因组结构和起源进化等方面的最新应用进展，对今后的研究方向提出了建议。

关键词：芸薹属作物；分子遗传连锁图谱；基因定位；比较作图；基因组结构；起源与进化

Advances in Application of Genetic Linkage Maps in *Brassica* Crops

XUAN Shu-xin, WANG Yan-hua, LI Xiao-feng, ZHAO Jian-jun, ZHANG Cheng-he, SHEN Shu-xing

(*College of Horticulture, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, Hebei*)

Abstract: According to the state of molecular genetic linkage map, the recent application advances of the map in *Brassica* crops research were summarized from the following aspects: gene mapping of important agronomic characters and marker assistant selection, comparative mapping, genome structures and origin and evolution. Suggestions on the forthcoming studies were also made in the present paper.

Key words: *Brassica* crops; Genetic linkage map; Gene mapping; Comparative mapping; Genome structure; Origin and evolution

0 引言

分子遗传连锁图谱（molecular genetic linkage map）是指以染色体重组交换率为相对长度单位，以各种分子标记为主体构成的染色体线状连锁图谱，其单位是厘摩（centi-Morgan，cM）。一个高密度和高分辨率的分子遗传图谱，是进行数量性状基因定位（quantitative trait loci mapping，QTL mappping）、分子标记辅助选择育种（marker assistant selection，MAS）、功能基因克隆及基因组比较研究的技术平台，在遗传学理论、功能基因组学以及遗传育种等领域具有十分重要的作用。

芸薹属（*Brassica*）属于十字花科（Cruciferae），主要包括甘蓝（*B. oleracea*，2n=2x=18，CC）、芸薹（*B. campestris*，syn. *B. rapa*，2n=2x=20，AA）、黑芥（*B. nigra*，2n=2x=16，BB）3 个二倍体基本种和甘蓝型油菜（*B. napus*，2n=4x=38，AACC）、埃塞俄比亚芥（*B. carrinata*，2n=4x=32，BBCC）、芥菜（*B. juncea*，2n=4x=36，AABB）3 个双二倍体复合种，具有广泛的形态变异和丰富的遗传信息，是研究遗传学的理想材料。分子标记技术的发展，促进了芸薹属作物分子标记遗传连锁图谱的构建。自 1990 年，Slocum 等[1]首次利用 RFLP 标记构建甘蓝的第一张分子遗传图谱以来，至今已有包括芸薹、甘蓝、黑芥、芥菜、甘蓝型油菜等 5 个种的 40 多份分子图谱[2]发表，在 RAPD、RFLP 标记和 F_2 作图分离群体构建的基础上，多态性水平高、检测位点数量大的 AFLP、SSR 标记及遗传分离偏小的 DH 和 RILs 等永久性群体日益得到重视，越来越多的用于分子遗传连锁图谱的构建。在芸薹属作物研究中，分子遗传连锁图谱的应用在 3 个方面发挥了重要作用，一是重要农艺性状的分子标记基因定位、辅助选择育种研究；二是芸薹属作物种间及与模式植物拟南芥的比较作图研究；三是芸薹属作物的基因组结构、起源进化研究。

收稿日期：2007-04-10；接受日期：2008-02-05
基金项目：国家自然科学基金资助项目（30471182）
作者简介：轩淑欣（1977-），女，助理研究员，研究方向为分子细胞遗传及其在育种上的应用。Tel：0312-7528323；E-mail：xsx_2003@eyou.com。通讯作者申书兴（1964 -），男，河北唐山人，教授，研究方向为生物技术与蔬菜遗传育种。Tel：0312-7521286；E-mail：shensx@hebau.edu.cn

1 芸薹属作物农艺性状基因标记分析

在芸薹属作物农艺性状基因的分子标记分析中，近等基因系分析法（near isogenic lines，NILs）和分离群体分组分析法（bulked segregant analysis，BSA）发展成为质量性状快速定位的有效方法，为利用分子标记进行辅助选择育种工作提供了有力的帮助；在数量性状方面，QTL 分析已广泛应用到该作物的数量遗传学研究。

1.1 与抗病性相关的基因标记

在芸薹属作物上开展相关基因标记分析的主要病害有根肿病、黑胫病、白锈病、病毒病等。

芸薹属作物根肿病是由芸薹根肿菌（*Plasmodiophora brassicae* Woron）侵染引起的一种世界性病害，由于其危害性十分严重，国外很早就开展了对根肿病抗性的遗传分析[3]。芸薹属作物与抗病性相关的基因标记也首先开始于对根肿病抗性标记的定位分析，如 Landry 等、Voorrips 等和 Moriguchi 等在用不同的作图群体构建甘蓝连锁图谱的基础上，将与甘蓝根肿病抗性基因连锁的多个标记定位在了不同的连锁群上[2]。芸薹种作物中，最初的研究主要集中在抗肿病（clubroot resistance，CR 或 Crr）基因位点 *CRa*[4]、*Crr1* 和 *Crr2*[5]及 *CRb*[6]的分子标记方面。近年来，Suwabe 等[7]和 Saito 等[8]在白菜中分别进一步鉴定出了 3 个（*Crr1*、*Crr2*、*Crr4*）和 1 个（*Crr3*）根肿病抗性的 QTLs，其中 *Crr1* 和 *Crr2* 都位于拟南芥第 4 染色体的一个区段内，而拟南芥中的该区域则包含抗病基因簇 MRCs，因此推测白菜根肿病抗性基因可能与拟南芥中的 MRCs 基因家族起源相同；*Crr3* 位于拟南芥第 3 染色体一个臂的端部。值得一提的是，在中国起源的白菜中还没有发现抗根肿病的材料，具有根肿病抗性的大白菜栽培种多是以欧洲芜菁作为抗源材料选育的[9]。

黑胫病是由 *Leptosphaeria maculans* 引起的一种对甘蓝型油菜危害十分严重的病害。研究发现芸薹属包含 B 基因组的物种如黑芥（BB）、芥菜（AABB）和埃塞俄比亚芥（BBCC）中均含有黑胫病的抗源[10]。因此，为将 B 基因组中的黑胫病抗性转入甘蓝型油菜，近 30 年来人们进行了大量杂交转育工作，有关黑胫病抗性基因的分子标记研究也主要集中在甘蓝型油菜上。通过种间杂交途径在甘蓝型油菜中获得了对黑胫病的抗性，发现了与芸薹属 B 染色体组黑胫病抗性基因连锁的 4 个 RFLP 标记和 3 个 AFLP 标记，并获得了对黑胫病防御反应的 STS[11,12]。Yu 等[13]找到了抗黑胫病的两个位点 *LepR1* 和 *LepR2*，分别定位于甘蓝型油菜 2 号（N2）和 10 号（N10）连锁群上，其中 *LepR1* 对致病群（pathogenicity groups，PGs）PG2、PG3 和 PG4 的抗性为显性单基因，而 *LepR2* 对 PG2 和 PG3 的抗性为不完全显性。Mayerhofer 等[14]发现在两个群体中抗性位点都位于同一连锁群的同一区域，并且该区域与拟南芥第 1 染色体末端存在同源区段。

在白锈病抗性基因的分子标记研究中，利用 RAPD 技术 Maria 等将抗白锈病的基因定位在甘蓝型油菜的两个连锁群上，这两个位点也同时抗黑胫病[15]。利用芥菜 DH 群体构建遗传图谱，Cheung 发现了一个控制转化白锈病生理小种抗性基因的位点（*Acr*）和一个共分离的标记（X140a）[16]。白菜抗白锈病 QTL 区域与拟南芥比较作图发现，该区域可能与拟南芥第 5 染色体的顶端或末端的抗病基因簇区段同源[17]。Varshney 等[18]利用 BSA 方法找到了一个与白锈病抗性基因更加紧密连锁的 AFLP 标记，并将一个 RAPD 标记转化成了 CAPS 标记，大大提高了分子标记辅助育种的选择效率。

对于病毒病抗性基因的标记研究主要集中在芜菁花叶病毒（TuMV）方面。研究表明，甘蓝型油菜抗 TuMV 基因 *TuRB01* 位于 6 号连锁群（N6）上；另一个对该病毒免疫的基因 *TuRB02* 则定位在 14 号连锁群（N14）上[19]。曹必好等[20]利用抗病基因结构的保守性从结球甘蓝中克隆了与 TuMV 抗性共分离的 *TuBR2* 基因，并且证实甘蓝抗 TuMV 为显性单基因。在大白菜上，韩和平等[21]、张俊华等[22]利用 BSA 法分别从大白菜中筛选到 2 个与 TuMV 感病基因紧密连锁的 AFLP 标记和 EST-PCR-RFLP 标记，为大白菜分子辅助育种、抗病基因克隆等奠定了基础。

芸薹属抗病基因的分子标记研究取得了很大进展，但是大部分标记尚不能有效的应用到育种选择中。部分分子标记还没有定位在特异的连锁群或染色体上，给遗传信息的交流和整合带来困难。此外，针对中国大白菜生产上存在的重要病害开展的相应研究比较匮乏。将来，对已经获得的标记尽快转化成容易操作的标记类型，会促进分子标记辅助选择在芸薹属作物上的应用；遗传图谱和物理图谱的深入研究将有利于抗性基因位点的比较和互作研究；利用自然群体或野生资源，期望发现新型的抗性基因资源。

1.2 与春化要求和抽薹开花时间相关的基因标记

抽薹开花时间在芸薹属各作物间存在广泛的自然

变异，是芸薹属重要的农艺性状之一，近年来关于其 QTL 定位的研究较多。Ferreira 等[23]利用 RFLP 图谱确定了甘蓝型油菜有关春化要求的基因和 7 个位点连锁。Nozaki 等[24]证实了白菜类作物开花时间在后代分离群体的连续分布倾向于早花亲本类型，且至少有 2 个连锁基因与开花时间有关。Kole 等[25]在白菜中鉴定出两个与开花时间有关的 QTL 位点 *VRF1* 和 *VRF2*，进一步研究发现包含 *VRF2* 的区域与甘蓝型油菜中控制同样性状的一个染色体区域及拟南芥 5 号染色体中包含几个开花相关基因的区域同源，而且与拟南芥中开花时间的控制机制相似。相似的研究在其它芸薹属作物中也获得了验证。抽薹开花时间是由复杂的多基因控制，其中 *FLC*（*flowering locus C*）是通过春化途径控制开花时间的。Schranz 等[26]从油用白菜、Yang 等[27]从大白菜中分别克隆了 4 个与开花相关的同源序列（*BrFLC*），并进一步使用 RFLP 遗传作图和荧光原位杂交技术对其进行了定位分析，其中 *BrFLC2* 和 *BrFLC3* 分别被定位于 2 号连锁群（R02）的顶端和 3 号连锁群（R03）的底部。Lou 和 Zhao 等[28]利用多个白菜群体检测出了 8 个与开花时间相关的 QTL 位点，发现其主要的 QTL（*FLQTL*-2）和定位在 2 号连锁群上的特异标记 *BrFLC2* 共分离。利用自然群体，应用新型基因定位方法-关联作图（association mapping）来研究白菜类作物开花时间的自然变异也获得了初步进展[29]。但是，与开花时间有关的其它相关基因如 *CO*、*FY* 等研究不多，不同开花基因间或同源序列间的互作研究相对不足。

1.3　与脂肪酸成分相关的基因标记

脂肪酸成分是芸薹属作物品质性状的主要研究内容。关于脂肪酸成分的基因定位主要集中在油酸、亚麻酸、芥酸和棕榈酸等。Jourdren 等[30,31]在甘蓝型油菜中发现 2 个连锁群共 17 个 RAPD 标记与决定芥酸含量的基因位点 E1、E2 有关，并定位了 2 个与亚麻酸含量有关的 QTL。在油用白菜中也先后发现了与油酸、棕榈酸和亚麻酸含量相关的 QTL 位点[32,33]。芥菜型油菜脂肪酸成分 QTL 定位研究也获得了一定进展[34,35]。近年来，Hu 等[36]利用甘蓝型油菜 DH 群体将控制高油酸含量的主效基因 *fad2* 定位在了 5 号连锁群（N5），控制低亚麻酸含量的主效基因 *fad3c* 和 *fad3a* 分别定位在了 14 号（N14）和 4 号（N4）连锁群上。综合考虑，芸薹属作物脂肪酸成分的 QTL 研究还不系统，针对每一种脂肪酸成分的不同代谢组分的相应研究不多。随着遗传图谱的完善和特异基因的利用，相关基因位点与 QTL 的对应关系将会更加明确。随着代谢组学的发展，对脂肪酸的生物合成途径研究也将日益受到重视。

1.4　与其它重要农艺性状相关的基因标记

Nozaki 等[24]在白菜中找到了两个与自交不亲和相关的 RAPD 标记，并将决定有毛、无毛的单基因定位在连锁群上。刘忠松等[37]将甘蓝型油菜无蜡粉的显性基因定位于 A 组染色体上。于拴仓等[38]采用复合区间作图的方法在大白菜 3 个连锁群上定位了 5 个耐热性 QTL。Zhang 等[39]通过 F_2 群体连锁分析，发现了 7 个 RAPD 标记与大白菜小孢子培养胚产量有关，3 个 RAPD 标记与白菜型油菜的小孢子胚形成能力相关。Muangprom 等[40]报道白菜类作物矮化基因 *dwf2* 表现为不完全显性，被定位于第 6 遗传连锁图的末端，与拟南芥 2 号染色体顶端区域同源。Ramchiary 等[41]利用芥菜的 DH 群体对影响其产量的 QTL 进行了作图分析，发现主要的 QTL 位点集中于少数几个连锁群上，尤其是 A 基因组的 7 号连锁群（J7）和 10 号连锁群（J10）。此外，近年来对芸薹属作物形态性状（如叶形、叶色、株高等）的 QTL 分析也有了许多报道[42,28,29]，但主要集中在白菜类作物上。

总之，芸薹属作物一些重要性状的基因定位研究在最近几年取得了很大进展，数量性状的 QTL 分析在芸薹属作物中的广泛应用为揭示其复杂的遗传基础提供了重要信息，并且这为利用分子标记开展辅助育种研究奠定了基础。但是，由于目前芸薹属作物构建图谱的群体多是非育种材料的组合，从而导致绘制图谱进行基因定位和辅助育种两个过程相分离，因此使得数量性状的 QTL 分析仍多数停留在标记和构建群体的理论研究方面，应用于实践而育出品种的很少；而且由于多数图谱来源于不同的实验室，缺乏共同的群体或标记信息，很难开展同一性状基因定位的比较研究；许多形态生理性状 QTL 研究不能和相关特异基因标记相对应，基因间的互作研究较少。另外，芸薹属作物农艺性状的基因定位还主要是采用常规的分离群体进行的比较粗放的定位，而利用新型的特殊群体如近等基因系、回交自交系群体、导入系群体或单片段代换系群体等进行精确基因定位的研究报道较少，在表达水平上的 QTL（eQTL）研究相对滞后，各位点的遗传效应有待深入，还不能直接应用于育种实践。

2　芸薹属作物的比较作图研究

芸薹属不同物种分子遗传图谱的建成，为开展种

间及其与拟南芥之间的比较作图研究奠定了基础。目前，芸薹属各个种的比较遗传作图研究已比较深入[43]，十分有助于分析基因组遗传片段的重排、重复、缺失、插入和移位。

大量研究表明，芸薹属种间存在着保守区段，具有部分同源性。在对黑芥、甘蓝、芸薹 3 个基本种 RFLP 图谱的比较研究中发现，A、B、C 这 3 个染色体组具有明显不同的染色体重排，但不同片段之间又具有非常明显的共线性关系，且 3 个物种的基因含量极为保守[44]。Plieske 和 Struss [12]在研究黑胫病抗性的 STS 标记时发现，该基因在黑芥和甘蓝型油菜中存在保守区域。Kole 等[45]研究甘蓝型油菜和白菜型油菜的耐冻性 QTL 时发现，甘蓝型油菜和白菜型油菜中存在共线性区域。Kianian 等[46]的研究结果揭示了甘蓝型油菜和芥菜有 10 个连锁群同源，可能与 A 基因组的 10 个染色体同源性较高。甘蓝和甘蓝型油菜的比较作图表明，甘蓝的 9 条染色体中 8 条染色体有甘蓝型油菜的同源片段，而且甘蓝连锁图中的有些区段在甘蓝型油菜中的一个以上的连锁群中出现，该研究结果从分子水平上揭示了甘蓝是甘蓝型油菜 C 基因组的供体[47,48]。基于芥菜品种与人工合成的芥菜（芸薹×黑芥）杂交产生的 F_2 群体和两个芥菜品种杂交产生的分离群体建立的两个 RFLP 连锁图比较分析表明，两个图谱高度线性保守，不但 B 染色体组同源，芸薹与黑芥的染色体组也高度同源[49]。上述研究结果为芸薹属不同物种染色体组的来源提供了线索，同时染色体数目的变化也揭示了芸薹属基因组在进化过程中可能伴随着诸如染色体的融合或裂变及染色体片段的易位和倒位等事件的发生。

模式植物拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）与芸薹属同属十字花科，二者约有 80%～90%的外显子序列和 70%的内含子序列存在着保守性[50]。由于拟南芥的基因组研究已相当深入，因此芸薹属物种与拟南芥的比较研究非常令人关注。Robert 等[51]报道，芸薹属 A、B、C 这 3 个基因组的大小分别表现为拟南芥基因组 3 倍的复合体，复合体的每一个组成部分不仅在基因组大小上和拟南芥相似，且 RFLP 分子标记的排列也相当接近。之后的大量研究进一步证实了在芸薹属物种的染色体区域上存在拟南芥遗传信息的重复或复合[52~54]，拟南芥的多数基因在芸薹属二倍体种中存在 3 个及以上拷贝。拟南芥与甘蓝型油菜的 RFLP 图谱 QTL 位点也有同源区域，Parkin 等[55]利用含有 1 000 个 RFLP 标记的甘蓝型油菜图谱与拟南芥相应序列电子定位信息进行了比较作图，在拟南芥中共检测到 21 个保守区域，这些保守区域的重复和重排产生了现在的甘蓝型油菜基因组 A（连锁群 1～10 号，N1～N10）和 C（连锁群 11～19 号，N11～N19）。王丽侠等[56]在定位了控制甘蓝型油菜重要经济性状基因的基础上，通过对相关标记的测序和序列比较，把这些与经济性状有关的从甘蓝型油菜中克隆的同源序列定位在拟南芥遗传图谱上，初步结果表明 2 种基因组目标区段内分子标记亦呈共线性排列。

芸薹属种间存在基因组的线性保守区域，为研究者进行物种间遗传信息的交流提供了参考依据，而且相对简单的基本二倍体种的遗传信息也将有利于揭示相关复合种的遗传基础。种间基因组的比较是建立在遗传图谱的构建基础上的，高密度遗传图谱的缺乏和物理图谱的比较研究不够深入则限制了芸薹属种间基因组比较研究的深入开展；基于分子标记水平上的共线性，反映的是基因组片段排列的趋势，并不能据此来推测其基因结构的相似程度。拟南芥和芸薹属物种具有明显的线性同源关系，意味着在某种程度上拟南芥基因可以在芸薹属作物中直接使用。但是相对于拟南芥，芸薹属物种具有多基因拷贝数的特点，研究起来相对复杂。随着大白菜基因组测序计划的实施以及芯片等分子生物学技术的应用，结合拟南芥全基因组序列数据，有希望建立详细的“模式植物-芸薹属作物”的线性比较关系，对明确芸薹属作物 A、B、C 基因组的关系，促进功能基因组的深入开展有重要作用。

3 芸薹属作物的基因组结构和起源进化研究

芸薹属作物的比较作图研究，使得人们可以通过比较基因组分析，研究该作物基因组的结构特点，为 A、B 和 C 基因组的起源和进化提供线索。

在过去的十几年中，通过比较图谱分析对 3 个基本种基因组的基因结构已有了比较深入的了解。对于 B 和 C 基因组的同线图以及 A、B 和 C 基因组的连锁图的分析，显示出广泛的序列复制。3 个基本种基因组中超过 50%的位点复制，对芸薹属二倍体物种是次级多倍体的假说提供了有力的支持。同样，高水平的序列复制也存在于复合二倍体中，这种复制往往分布于一个以上的染色体上。连锁重排是基因组进化过程中伴随复制经常发生的一种现象，拟南芥与芸薹属比较基因组间的共线性关系的研究，所表现的拟南芥某

些基因型在芸薹属基因组中发生了重复的现象，也反映出芸薹属植物在其演化过程中发生了大量的染色体重排事件。除了复制和连锁重排，丢失也是芸薹属基因组进化的另一种重要推动力。例如，Town 等[57]对与拟南芥某一区域具有同源关系的 3 个甘蓝基因组片段进行了测序，比较发现 35%的基因在芸薹属三倍化的过程中丢失，但丢失基因的类型不存在偏好性。Yang 等[27]在白菜中也进行过类似的研究，发现白菜基因组在倍性化的过程中也发生了基因缺失的现象。此外，Lagercrantz 等[58]对 A、B、C 基因组的分析表明芸薹属进化过程中除发生了缺失外，还有大片段染色体的易位和倒位，A、B 基因组染色体数目的变化不是由于整个染色体的复制或缺失，而是由于部分染色体的缺失和融合导致。芸薹属不同物种存在着高水平的基因组复制，这种高复制性对于染色体的结构改变具有重要的意义，由特定条件下复制产生的部分同源区域，将会促进基因组内和基因组间的重组，从而导致芸薹属基因组结构的不稳定性。

芸薹属作物基因组内广泛位点复制的作图结果，支持芸薹属起源于多倍体祖先的假设。但关于芸薹属的原始染色体基数目前尚无定论。基于十字花科 *Lepidieae* 族中有染色体基数为 4 的物种，因此一般认为芸薹属祖先的染色体基数最小可能是 4。虽然仅是假设，但可被作为一种框架来阐述芸薹属染色体关系以及其起源的机制。如，Lagercrantz 等[44]在对 3 个基本种的比较研究中发现，由 RFLP 探针检测到的 22%～35%的位点都存在 3 次重复，基因组 DNA 的含量大约是拟南芥基因组的 3 倍，因此认为芸薹属 3 个基本种祖先的基因组可能是 n=4 的六倍体。Lan 等[59]、Babula 等[60]和 Lukens 等[53]的研究结果也对这一假说提供了支持。但芸薹属基因组包含很大比例的重复 DNA，而且甘蓝和拟南芥之间虽存在广泛的共线性关系，但共线性区域的重复次数却从 1～7 不等[61]，这与上述假说不同。此外，假定芸薹属祖先基因组 x=4，那么这个假说缺少 B 基因组（n=8）在多倍化过程中染色体丢失的证据。

20 世纪 40 年代，Sikka 提出了一个假说，认为杂交和染色体结构变化是使一个 n= 5 的祖先基因组演化为芸薹属基因组的两个主要动力。芸薹属的自然种间杂交通过自然双二倍体物种的存在可以获得证明，染色体数目变化的容量通过构建异附加系而得到证明。按照 Sikka 的观点，A、B 和 C 二倍体基因组实际上是由杂交产生的部分双二倍体。现代分子遗传学研究表明，尽管染色体数目和结构发生了变化，但它们的 DNA 含量却是相对恒定的，芸薹为 507～516 Mbp，黑芥为 468 Mbp，甘蓝为 599～662 Mbp，这样相似数量的遗传信息分布在不同数目染色体的基因组中。因为它们共同的祖先，这 3 个基因组具有保守的染色体片段和广泛的复制。

4　展望

自 1990 年第 1 张甘蓝分子遗传连锁图谱发表以来，芸薹属作物图谱构建工作取得了长足进展，但由于基因组大，重复序列多，导致图谱完善性较差，饱和度较低，还不能满足育种工作者的要求，在很大程度上制约了分子标记辅助选择（MAS）在育种中的应用。对芸薹属作物农艺性状的基因标记分析表明，目前有关质量性状的 MAS 在理论上已趋于成熟，技术上也已达到可以应用的水平，并已取得许多成功的实例，但在数量性状的应用方面还不成熟，目前仍是国内外研究的热点和难点。分子标记及其遗传图谱在应用上要取得突破，首先必须构建高密度遗传图谱；其次是对相关性状 QTL 进行精确定位，在表达水平研究 QTL 定位，明确基因间的互作模式。要实现这些目标，一方面是扩大群体规模特别是选用永久性的作图群体（如 DH、NILs 群体），另一方面是采用更多的可比性的分子标记以有利于不同实验室之间的研究交流。另外，利用自然群体，探讨关联作图在芸薹属作物上的应用将有利于目标性状的定位和新基因资源的发掘。标记技术的简易化、标准化、低成本化也是 MAS 技术得以应用的重要前提。

在遗传图谱构建的基础上，基于芸薹属作物比较作图的比较基因组学研究和芸薹属作物的起源进化研究也取得了较大进展。但与禾本科基因组的相对保守进化过程不同，芸薹属基因组表现为特有的进化特性，值得进一步探索。今后芸薹属作物比较基因组学的研究方向是在高密度的遗传图谱和物理图谱构建的基础上，从研究染色体或连锁群的宏观同线性向研究具体控制某一农艺性状的基因或 QTL 的微观共线性方向发展，以了解不同基因组中直向同源基因的内部结构和组织，从而为掌握这类重要基因的演化模式和功能控制程序提供帮助；利用芸薹属作物与模式植物拟南芥之间普遍存在的共线性关系，充分发掘拟南芥数据库中的有利信息，开展控制相同性状的基因表达数据以及 QTL 或基因的比较研究，以探求芸薹属不同作物重要性状发育与形成的遗传学基础。此外，随着甘

蓝和白菜全基因组测序工作的全面启动和完成，对深入认识芸薹属作物的起源和进化问题，克隆和应用芸薹属重要农艺性状基因等都有推动作用。

References

[1] Slocum M K, Figdore S S, Kennard W C, Suzuki J Y, Osborn T C. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism loci in *Brassica oleoraceae*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 80: 57-64.

[2] 齐晓花, 张明方. 芸薹属作物分子连锁图及 QTL 研究进展. 分子植物育种, 2004, 2(5): 704-712.
Qi X H, Zhang M F. The research progress on molecular linkage map and QTL mapping in *Brassica* Crops. *Molecular Plant Breeding*, 2004, 2(5): 704-712. (in Chinese)

[3] 司 军, 李成琼, 任雪松, 肖崇刚. 十字花科植物根肿病及抗根肿病育种研究进展. 西南农业学报, 2002, 15(2): 69-72.
Si J, Li C Q, Ren X S, Xiao C G. Research progress on clubroot disease and breeding for clubroot resistance of crucifer. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2002, 15(2): 69-72. (in Chinese)

[4] Matsumoto E, Yasui C, Ohi M, Tsukada M. Linkage analysis of RFLP markers for clubroot resistance and pigmentation in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Euphytica*, 1998, 104: 79-86.

[5] Suwabe K, Tsukada H, Iketani H, Hatakeyama K, Fujimura M, Nunome T, Fukuoka H, Matsumoto S, Hirai M. Identification of two loci for resistance to clubroot (*Plasmodiophora brassicae* Wornin) in *Brassica rapa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 997-1002.

[6] Piao Z Y, Deng Y Q, Choi S R, Park Y J, Lim Y P. SCAR and CAPS mapping of *CRb*, a gene conferring resistance to *Plasmodiophora brassicae* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1458-1465.

[7] Suwabe K, Tsukada H, Iketani H, Hatakeyama K, Kondo M, Fujimura M, Nunome T, Fukuoka H, Hirai M, Matsumoto S. Simple sequence repeat-based comparative genomics between *Brassica rapa* and *Arabidopsis thaliana*: the genetic origin of clubroot resistance. *Genetics*, 2006, 173: 309-319.

[8] Saito M, Kubo N, Matsumoto S, Suwabe K, Tsukada M, Hirai M. Fine mapping of the clubroot resistance gene, *Crr3*, in *Brassica rapa*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 114: 81-91.

[9] Hirai M. Genetic analysis of clubroot resistance in *Brassica* crops. *Breeding Science*, 2006, 56: 223-229.

[10] Christianson J A, Rimmer S R, Good A G, Lydiate D J. Mapping genes for resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica juncea*. *Genome*, 2006, 49: 30-41.

[11] Plieske J, Struss D, Robbenlen G. Inheritance of resistance derived from the B-genome of *Brassica* against *Phoma lingam* in rapeseed and the development of molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 929-936.

[12] Plieske J, Struss D. STS markers linked to *Phoma* resistance genes of the *Brassica* B-genome revealed sequence homology between *Brassica nigra* and *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 483-488.

[13] Yu F, Lydiate D J, Rimmer S R. Identification of two novel genes for *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110: 969-979.

[14] Mayerhofer R, Wilde K, Mayerhofer M, Lydiate D, Bansal V, Good A, Parkin I. Complexities of chromosome landing in a highly duplicated genome: toward map-based cloning of a gene controlling blackleg resistance in *Brassica napus*. *Genetics*, 2005, 171: 1977-1988.

[15] Maria C A, Karla A A. Genetic mapping of isozyme, RAPD and SSR loci in *Brassica napus*. Abstracts for the Plant & Animal Genome V Conference, 1997, January 12-16, San Diego, California.

[16] Cheung W Y, Friesen L, Rakow G F W, Séguin-Swartz G, Landry B S. A RFLP-based linkage map of mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern. and Coss.]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 94: 841-851.

[17] Kole C, Williams P H, Rimmer S R, Osborn T C. Linkage mapping of genes controlling resistance to white rust (*Albugo candida*) in *Bassica rapa* (syn. *campestris*) and comparative mapping to *Brassica napus* and *Arabidopsis thaliana*. *Genome*, 2002, 45: 22-27.

[18] Varshney A, Mohapatra T, Sharma R P. Development and validation of CAPS and AFLP markers for white rust resistance gene in *Brassica juncea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 153-159.

[19] Walsh J A, Sharpe A G, Jenner C E, Lydiate D J. Characterization of resistance to *Turnip mosaic virus* in oilseed rape (*Brassica napus*) and genetic mapping of *TuRB01*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 99: 1149-1154.

[20] 曹必好, 宋洪元, 雷建军, 宋 明, 杨朝辉. 结球甘蓝抗 TuMV 相关基因的克隆. 遗传学报, 2002, 29(7): 565-570.
Cao B H, Song H Y, Lei J J, Song M, Yang Z H. Cloning a gene related to resistance to TuMV in cabbage. *Acta Genetica Sinica*, 2002, 29(7): 565-570. (in Chinese)

[21] 韩和平, 孙日飞, 张淑江, 李 菲, 章世蕃, 钮心恪. 大白菜中与芜菁花叶病毒（TuMV）感病基因连锁的 AFLP 标记. 中国农业科学, 2004, 37(4): 539-544.
Han H P, Sun R F, Zhang S J, Li F, Zhang S F, Niu X K. AFLP

markers linked to TuMV-resistance gene in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(4): 539-544. (in Chinese)

[22] 张俊华, 潘春清, 张耀伟, 崔崇士. 大白菜抗芜菁花叶病毒基因 EST-PCR-RFLP 分子标记的研究. 植物病理学报, 2006, 36(6): 523-527.
Zhang J H, Pan C Q, Zhang Y W, Cui C S. EST-PCR RFLP markers linked to *Turnip mosaic virus* (TuMV) resistance gene in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Acta Phytopathologica Sinica*, 2006, 36(6): 523-527. (in Chinese)

[23] Ferreira M E, Satagopan J, Yandell B S, Williams P H, Osborn T C. Mapping loci controlling vernalization requirement and flowering time in *Brassica napus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90: 727-732.

[24] Nozaki T, Kumazak A, Koba T, Ishikawa K, Ikehashi H. Linkage analysis among loci for RAPDs, isozymes and some agronomic traits in *Brassica campestris* L. *Euphytica*, 1997, 95: 115-123.

[25] Kole C, Quijada P, Michaels S D, Amasino R M, Osborn T C. Evidence for homology of flowering-time genes *VFR2* from *Brassica rapa* and *FLC* from *Arabidopsis thaliana*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 425-430.

[26] Schranz M E, Quijada P, Sung S, Lukens L, Amasino R, Osborn T. Characterization and effects of the replicated flowering time gene *FLC* in *Brassica rapa*. *Genetics*, 2002, 162: 1457-1468.

[27] Yang T J, Kim J S, Kwon S J, Lim K B, Choi B S, Kim J A, Jin M, Park J Y, Lim M H, Kim H, Lim Y P, Kang J J, Hong J H，Kim C B, Bhak J, Bancroft I, Park B S. Sequence-level analysis of the diploidization process in the triplicated flowering locus *C* region of *Brassica rapa*. *Plant Cell*, 2006, 18: 1339-1347.

[28] Lou P, Zhao J J, Kim J S, Shen S X, Carpio D P D, Song X F, Jin M, Vreugdenhil D, Wang X W, Koornneef M, Bonnema G. Quantitative trait loci for flowering time and morphological traits in multiple populations of *Brassica rapa*. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 4005-16.

[29] Zhao J J, Paulo M J, Lou P, Eeuwijk F, Bonnema G, Vreugdenhil D, Koornneef M. Association mapping of leaf traits, flowering time and phytate content in *Brassica rapa*. *Genome*, 2007, 50: 963-973.

[30] Jourdren C, Barret P, Horvais R, Foisset N, Delourme R, Renard M. Identification of RAPD markers linked to the loci controlling erucic acid leveling rapeseed. *Molecular Breeding*, 1996, 2: 61-67.

[31] Jourdren C, Barret P, Horvais R, Delourme R, Renard M. Identification of RAPD markers linked to linolenic acid genes in rapeseed. *Euphytica*, 1996, 90: 351-357.

[32] Tanhuanpää P K, Vikki J P, Villki H J. Mapping of a QTL for oleic acid concentration in spring turnip rapa (*B. rapa* ssp. *oleifera*). *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 952-956.

[33] Tanhuanpää P K, Schulman A. Mapping of genes affecting linolenic acid content in *Brassica rapa* ssp. *oleifera*. *Molecular Breeding*, 2002, 10: 51-62.

[34] Sharma R, Aggarwal R A K, Kumar R, Mohapatra T, Sharma R P. Construction of an RAPD linkage map and localization of QTLs for oleic acid level using recombinant inbreds in mustard (*Brassica juncea*). *Genome*, 2002, 45: 467-472.

[35] Lionneton E, Ravera S, Sanchez L, Aubert G, Delourme R, Ochatt S. Development of an AFLP-based linkage map and localization of QTLs for seed fatty acid content in condiment mustard (*Brassica juncea*). *Genome*, 2002, 45: 1203-1215.

[36] Hu X Y, Sullivan-Gilbert M, Gupta M, Thompson S A. Mapping of the loci controlling oleic and linolenic acid contents and development of *fad2* and *fad3* allele-specific markers in canola (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 497-507.

[37] 刘忠松, 官春云, 陈社员, 莫鉴国, Tom Osborn. 甘蓝型油菜显性无蜡粉基因的染色体组定位. 湖南农业大学学报, 2000, 26(3): 183-184.
Liu Z S, Guan C Y, Chen S Y, Mo J G, Osborn T. Genomic location of the dominant gene for Waxlessness in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Journal of Hunan Agricultural University*, 2000, 26(3): 183-184. (in Chinese)

[38] 于拴仓, 王永健, 郑晓鹰. 大白菜耐热性 QTL 定位与分析. 园艺学报, 2003, 30(4): 417-420.
Yu S C, Wang Y J, Zheng X Y. Mapping and analysis QTL controlling heat tolerance in Brassica campestris L. ssp. pekinensis. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(4): 417-420. (in Chinese)

[39] Zhang F L, Aoki S, Takahata Y. RAPD markers linked to microspore embryogenic ability in *Brassica* crops. *Euphytica*, 2003, 131: 207-213.

[40] Muangprom A, Osborn T C. Characterization of a dwarf gene in *Brassica rapa* including the identification of a candidate gene. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1378-1384.

[41] Ramchiary N, Padmaja K L, Sharma S, Gupta V, Sodhi Y S, Mukhopadhyay A, Arumugam N, Pental D, Pradhan A K. Mapping of yield infuencing QTL in *Brassica juncea*: implications for breeding of a major oilseed crop of dryland areas. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115:807-817.

[42] 卢 钢, 曹家树, 陈 杭, 向 珣. 白菜几个重要园艺性状的 QTLs 分析. 中国农业科学, 2002, 35(8): 969-974.

Lu G, Cao J S, Chen H, Xiang X. QTLs mapping of some horticultural traits of Chinese cabbage. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(8): 969-974. (in Chinese)

[43] 轩淑欣, 申书兴, 张成合, 陈雪平. 比较基因组学及其在芸薹属作物上的研究进展. 华北农学报, 2005, 20(增刊): 331-336.
Xuan S X, Shen S X, Zhang C H, Chen X P. Comparative genomics and its progress *in Brassicaceae* crops. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2005, 20(*Suppl*): 331-336. (in Chinese)

[44] Lagercrantz U, Lydiate D J. Comparative genome mapping in *Brassica*. *Genetics*, 1996, 144: 1903-1910.

[45] Kole C, Thormann C E, Karlsson B H, Palta J P, Gaffney P, Yandell B, Osborn T C. Comparative mapping of loci controlling winter survival and related traits in oilseed *Brassica rapa* and *B. napus*. *Molecular Breeding*, 2002, 9: 201-210.

[46] Kianian S F, Quiros C F. Generation of a *Brassica oleracea* composite RFLP map: linkage arrangements among various populations and evolutionary implications. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 84: 544-555.

[47] Ferreira M E, Williams P H, Osborn T C. RFLP mapping of *Brassica napus* using doubled haploid lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 89: 615-621.

[48] Cheung W Y, Champagne G, Hubert N, Landry B S. Comparison of the genetic maps of *Brassica napus* and *Brassica oleracea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 94: 569-582.

[49] Axelsson T, Bowman C M, Sharpe A G, Lydiate D J, Lagercrantz U. Amphidiploid *Brassica juncea* contains conserved progenitor genomes. *Genome*, 2000, 43: 679-688.

[50] Town C D, Suh B, Haas B, Pertea G, Umayam L, Feldblyum T, Utterback T, Tallon L, White O, Fraser C. *Brassica* genome sequencing: its application to gene discovery and annotation in *Arabidopsis*. Thirteenth Crucifer Genetics Workshop, 2002.

[51] Robert L S, Robson F, Sharpe A, Lydiate D, Coupland G. Conserved structure and function of the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS* in *Brassica napus*. *Plant Molecular Biology*, 1998, 37: 763-772.

[52] Sadowski J, Quiros C F. Organization of an *Arabidopsis thaliana* gene cluster on chromosome 4 including the *RPS2* gene, in the *Brassica nigra* genome. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 468-474.

[53] Lukens L, Zou F, Lydiate D, Parkin I, Osborn T. Comparison of a *Brassica oleracea* genetic map with the genome of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2003, 164: 359-372.

[54] Conner J A, Conner P, Nasrallah M E, Nasrallah J B. Comparative mapping of the *Brassica* S locus region and its homolog in *Arabidopsis*: implication for the evolution of mating systems in the *Brassicaceae*. *The Plant Cell*, 1998, 10: 801-812.

[55] Parkin I A P, Gulden S M, Sharpe A G, Lukens L, Trick M, Osborn T C, Lydiate D J. Segmental structure of the *Brassica napus* genome based on comparative analysis with *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2005, 171: 765-781.

[56] 王丽侠, 赵建伟, 徐芳森, 刘仁虎, 孟金陵. 与甘蓝型油菜重要经济性状有关的 DNA 克隆在拟南芥遗传图谱中的整合. 遗传学报, 2002, 29(8): 741-746.
Wang L X, Zhao J W, Xu F S, Liu R H, Meng J L. Integration of DNA clones related to important economic traits of *Brassica napus* onto *Arabidopsis* genetic map. *Acta Genetica Sinica*, 2002, 29(8): 741-746. (in Chinese)

[57] Town C D, Cheung F, Maiti R, Crabtree J, Haas B J, Wortman J R, Hine E E, Althoff R, Arbogast T S, Tallon L J, Vigouroux M, Trick M, Bancroft I. Comparative genomics of *Brassica oleracea* and *Arabidopsis thaliana* reveal gene loss, fragmentation, and dispersal after polyploidy. *Plant Cell*, 2006, 18: 1348-1359.

[58] Lagercrantz U. Comparative mapping between *Arabidopsis thaliana* and *Brassica nigra* indicates that *Brassica* genomes have evolved through extensive genome replication accompanied by chromosome fusions and frequent rearrangements. *Genetics*, 1998, 150: 1217-1228.

[59] Lan T H, Delmonte T A, Reischmann K P, Hyman J, Owalski S P, Mcferson J, Kresovich S, Paterson A H. An EST-enriched comparative map of *Brassica oleracea* and *Arabidopsis thaliana*. *Genome Research*, 2000, 10: 776-788.

[60] Babula D, Kaczmarek M, Barakat A, Delseny M, Quiros C F, Sadowski J. Chromosomal mapping of *Brassica oleracea* based on ESTs from *Arabidopsis thaliana*: complexity of the comparative map. *Molecular Genetics and Genomics*, 2003, 268: 656-665.

[61] Li G, Gao M, Yang B, Quiros C F. Gene for gene alignment between the *Brassica* and *Arabidopsis* genomes by direct transcriptome mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 168-180.

（责任编辑 曲来娥）