

doi:10.11937/bfyy.20171000

## 番茄裂果性状及 QTL 定位分析

张冬野, 李会佳, 杨欢欢, 李景富, 许向阳

(东北农业大学 园艺园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

**摘 要:**以耐裂果的加工番茄‘14803’和易裂果的栽培番茄‘14633’为试材,将二者杂交得到  $F_1$  代,  $F_1$  自交得到  $F_2$ , 研究了  $F_2$  子代的裂果相关性及 QTL 定位, 以期为进一步培育耐裂果、品质优良的新品种提供参考依据。结果表明:番茄果实抗裂指数与果实纵径、果形指数、果肩果皮韧度、果腹果皮韧度 4 个指标呈显著正相关。通过利用 SSR 和 AFLP 分子标记对  $F_2$  群体进行 QTL 定位及遗传连锁图谱的构建, 找到了 27 个与番茄果质量、果形指数、果皮韧度等相关的 QTLs, 5 个抗裂指数相关的 QTLs。

**关键词:**番茄; 裂果; 相关性分析; QTL 分析

**中图分类号:**S 641.201 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)17-0044-08

番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.) 凭借酸甜多汁的独特口感以及丰富的营养价值, 成为人们生活中不可或缺的一种食物。但无论是加工番茄还是鲜食番茄, 在生产中均会出现裂果的现象, 严重影响了番茄的产量和品质及贮运, 会直接损害生产者的经济效益。因此, 培育含有耐裂果基因的番茄新品种是育种的重要任务。

裂果是番茄种植过程中是一种常见的生理病害, 极易发生在果实成熟期, 严重影响番茄果实的贮藏和品质<sup>[1]</sup>, 有些易裂品种甚至在青熟期便出现裂痕。长时间高温干旱后, 土壤水分突然大量增加, 使植株根压增加, 增强果实膨胀, 易导致番茄裂果。气候的变化、不合理施肥、生长调节剂浓度过大、土壤缺少微量元素、畸形花花柱开裂、病毒病等也会导致裂果<sup>[2]</sup>。而主要的原因还是遗传因素, 不同的番茄品种在同一环境中种植, 裂果与

否的对比十分明显。因此, 选育耐裂的番茄新品种是目前最经济、高效的方法。

该试验选用耐裂果性状不同的 2 个亲本  $P_1$  (‘14803’) 和  $P_2$  (‘14633’), 利用 SPSS 17.0 软件对番茄耐裂相关性状进行分析, 同时结合 SSR 和 AFLP 2 种标记, 对  $F_2$  群体的裂痕性状进行遗传图谱的构建和 QTL 位点检测, 以期为进一步培育耐裂果的番茄新品种奠定基础。

### 1 材料与方法

#### 1.1 试验材料

供试易裂果番茄栽培品种‘14633’和耐裂果的加工番茄‘14803’, 均来源于东北农业大学园艺园林学院番茄课题组。 $F_1$  代于东北农业大学哈尔滨香坊农场经人工授粉获得, 同年于海南基地收取  $F_2$  代, 随后将  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$  及  $F_2$  播种于东北农业大学园艺站内, 最终移至大田进行统一管理。

#### 1.2 试验方法

##### 1.2.1 田间性状统计

目前只有番茄射裂的分级, 而该试验涉及环裂与射裂 2 种性状, 因此引用苏彦宾等<sup>[3]</sup>对甘蓝裂球分级的公式, 结合 PRASHAR 等<sup>[4]</sup>对射裂抗裂指数的界定, 按照以下标准对番茄裂果程度进

**第一作者简介:**张冬野(1992-), 女, 博士研究生, 研究方向为番茄遗传育种。E-mail:15045662371@163.com.

**责任作者:**许向阳(1969-), 男, 博士, 研究员, 博士生导师, 研究方向为番茄遗传育种。E-mail:xxy709@126.com.

**基金项目:**国家现代农业产业技术体系专项资金资助项目(CARS-25-A-15); 黑龙江省大宗蔬菜新品种选育资助项目(GA15B103)。

**收稿日期:**2017-04-01

行分级:0 级,果实完好,无横纵裂痕;1 级, $0 < C < 0.6$ ;2 级, $0.6 \leq C < 2$ ,或 1 级裂痕深度  $> 3$  mm;3 级, $2 \leq C < 4$ ,或 2 级裂痕深度  $> 5$  mm;4 级, $4 \leq C < 8$ ,或 3 级裂痕深度  $> 7$  mm;5 级, $8 \leq C < 11$ ;6 级, $C \geq 11$ 。其中  $C(\%) = C_1/C_2 \times 100$ 。 $C_1$  = 最大裂痕长  $\times$  最大裂痕宽, $C_2$  = 果实横径  $\times$  果实纵径。5、6 级裂痕主要体现在裂痕长宽方面,裂痕深度忽略不计。抗裂指数:裂果等级 0 级,抗裂指数为 100;1 级抗裂指数为 84;2 级抗裂指数为 68;3 级抗裂指数为 52;4 级抗裂指数为 36;5 级抗裂指数为 20;6 级抗裂指数为 4。

在番茄果实成熟期,用电子游标卡尺测量番茄裂果的最大裂痕长度、宽度、深度和果实横纵径(mm)。果皮韧度分为果顶端韧度、果实中部韧度、果实肩部韧度。使用 GY-1 型果实硬度计,从内部果肉插入至果皮处,均匀用力至果皮破裂,以硬度压强指数( $\times 10^5$  Pa 或  $0.1 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$ )作为表皮韧度。每个部位取 4 个点计算平均值。果肉厚度采用电子游标卡尺测量,可溶性固形物含量采用手持糖度计测量,心室数目测,果实质量采用便携式电子称测量。

### 1.2.2 基因组 DNA 的提取

采用 CTAB 法并加以改良<sup>[5]</sup>。并用 1% 琼脂糖对 DNA 进行质量检测,超微量分光光度计检测浓度和纯度。

### 1.2.3 SSR 反应

SSR 反应体系:1  $\mu\text{L}$  DNA 模板,上、下游引物各 1  $\mu\text{L}$ , $2 \times \text{Taq}$  Master Mix 7  $\mu\text{L}$ ,ddH<sub>2</sub>O 至 20  $\mu\text{L}$ 。PCR 程序为 94  $^{\circ}\text{C}$  5 min;94  $^{\circ}\text{C}$  30 s,55  $^{\circ}\text{C}$  30 s,72  $^{\circ}\text{C}$  1 min,35 个循环;72  $^{\circ}\text{C}$  10 min,4  $^{\circ}\text{C}$  终止反应。用 6% 的变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离反应产物,AgNO<sub>3</sub> 染板显色,照相并记录条带。

### 1.2.4 AFLP 反应

AFLP 分子标记参考 VOS 等<sup>[6]</sup>的方法,酶切连接体系:DNA 模板(100~500 ng)3.0  $\mu\text{L}$ ,EcoR I adapter (5 pmol  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 1.0  $\mu\text{L}$ ,Mse I adapter (50 pmol  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 1.0  $\mu\text{L}$ ,ATP(10 mmol  $\cdot \text{L}^{-1}$ ) 1.0  $\mu\text{L}$ ,10  $\times$  Buffer 6.0  $\mu\text{L}$ ,EcoR I(10 U  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 0.5  $\mu\text{L}$ ,Mse I(10 U  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 0.5  $\mu\text{L}$ ,T<sub>4</sub> DNA Ligase(5 U  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 0.6  $\mu\text{L}$ ,ddH<sub>2</sub>O 至 50  $\mu\text{L}$ 。反应程序:37  $^{\circ}\text{C}$  酶切与连接 6~8 h。预扩增体

系:DNA(酶切连接后产物)6.0  $\mu\text{L}$ ,EcoR I-primer 0.6  $\mu\text{L}$ ,Mse I-primer 0.6  $\mu\text{L}$ , $2 \times \text{Taq}$  Master Mix 8.0  $\mu\text{L}$ ,ddH<sub>2</sub>O 至 2  $\mu\text{L}$ 。反应程序为 94  $^{\circ}\text{C}$  3 min;94  $^{\circ}\text{C}$  30 s,56  $^{\circ}\text{C}$  30 s,72  $^{\circ}\text{C}$  1 min,24 个循环;72  $^{\circ}\text{C}$  10 min,4  $^{\circ}\text{C}$  终止反应。选择性扩增体系:DNA(预扩增产物稀释 40 倍)5.0  $\mu\text{L}$ ,Exx (10 ng  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 1.0  $\mu\text{L}$ ,Mxx (10 ng  $\cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 1.0  $\mu\text{L}$ , $2 \times \text{Taq}$  Master Mix 8.0  $\mu\text{L}$ ,ddH<sub>2</sub>O 至 25  $\mu\text{L}$ 。反应程序为 94  $^{\circ}\text{C}$  3 min;94  $^{\circ}\text{C}$  30 s,65  $^{\circ}\text{C}$  30 s(每个循环降低 0.7  $^{\circ}\text{C}$ ),72  $^{\circ}\text{C}$  1 min,12 个循环;94  $^{\circ}\text{C}$  30 s,56  $^{\circ}\text{C}$  30 s,2  $^{\circ}\text{C}$  1 min(每个循环增加 1 s),25 个循环;72  $^{\circ}\text{C}$  10 min;4  $^{\circ}\text{C}$  终止反应。选用 6% 的变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,分离选择性扩增产物,银染法显色,记录条带并照相保存。

### 1.2.5 SSR 与 AFLP 分子标记条带数据记录

SSR 标记<sup>[7]</sup>:带型与父本 P<sub>1</sub> 相同记为 2,与母本 P<sub>2</sub> 相同记为 0,与 F<sub>1</sub> 相同记为 1,缺失记为 -1。AFLP 标记:若父本 P<sub>1</sub> 无条带,P<sub>2</sub> 和 F<sub>1</sub> 有条带,则 F<sub>2</sub> 群体中有条带记为 10,无条带记为 2;当 P<sub>2</sub> 无条带,P<sub>1</sub> 和 F<sub>1</sub> 有条带,则 F<sub>2</sub> 群体中有条带记为 12,无条带记为 0。

### 1.2.6 遗传图谱的构建及 QTL 分析

结合软件 QTL IciMapping 3.2,构建番茄裂果性状的遗传连锁图谱<sup>[8]</sup>。QTL 的检测阈值 LOD  $\geq 2.5$ ,采用数量性状基因完备区间作图法(ICIM),以 1.0 cM 为步长进行扫描,检测可能存在的 QTLs。

## 1.3 数据分析

采用 SPSS 17.0 软件对裂果指数进行次数分布,用于遗传分析,并对 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>2</sub> 3 个群体的果皮韧度、果皮、果肉厚度、果实硬度、可溶性固形物含量和心室数进行相关性分析。采用 Excel 软件进行相关图表的制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 F<sub>2</sub> 代群体的相关性状分析

整体检验 F<sub>2</sub> 群体的相关性状,由表 1 可知,各相关指标的偏度、峰度均小于 1,且均呈正态分布(图 1),符合数量性状遗传的典型特征,可用于 QTL 的定位分析。对 F<sub>2</sub> 群体进行裂果性状相关

指标的关联分析发现(表2),在0.01水平上,抗裂指数与果实纵径、果形指数、果肩果皮韧度、果腹果皮韧度均呈极显著正相关,相关系数分别为0.322、0.302、0.292和0.225,说明果实纵径越长,果形指数越大,抗裂指数越大,即长果型番茄具有较高的抗裂指数。果肩和果腹的果皮韧度越

大,越不易裂果。抗裂指数与果肉厚度在0.05水平上呈显著负相关,相关系数为-0.138,表明果肉越厚越容易发生裂果。抗裂指数与果实质量、果实横径、心室数、可溶性固形物含量和果实顶端果皮韧度的相关性并不显著。

表1

F<sub>2</sub> 群体各性状的正态检验

Table 1

Test of normality about all traits of F<sub>2</sub> generation

性状 Trait	平均值 Average	标准差 Std Dev.	方差 Var.	最小值 Min.	最大值 Max.	偏度 Skew	峰度 Kurt
FW	124.312	38.284	1465.637	49.400	247.100	0.705	0.483
FLD	65.283	7.538	56.814	46.640	84.083	0.292	-0.217
FTD	58.498	8.059	64.944	40.060	78.970	0.456	0.125
FSI	1.132	0.164	0.027	0.744	1.578	0.259	0.260
VN	3.190	1.035	1.072	2.000	6.000	0.698	-0.088
FF	8.125	1.245	1.550	5.000	11.090	-0.004	-0.156
SS	4.290	0.640	0.410	3.000	5.800	-0.090	-0.669
TPS	4.109	1.012	1.024	2.375	7.600	0.846	0.738
TPF	3.804	0.681	0.464	2.500	5.175	-0.015	-0.903
TPT	4.222	0.925	0.855	2.450	6.750	0.389	-0.259
CRI	65.534	26.571	706.020	4.000	100.000	-0.633	-0.337

注:FW,果实质量;FLD,果实纵径;FTD,果实横径;FSI,果形指数;VN,心室数;FF,果肉厚;SS,可溶性固形物含量;TPS,果肩果皮韧度;TPM,果腹果皮韧度;TPT,果顶果皮韧度;CRI,抗裂指数。下同。

Note:FW, Fruit weight;FLD, Fruit longitudinal diameter;FTD, Fruit transverse diameter;FSI, Fruit shape index;VN, Ventricular number;FF, Fruit thickness;SS, Soluble solids content;TPS, The toughness of the peel on the fruit shoulder;TPM, The toughness of the peel in the middle of the fruit;TPT, The toughness of the peel at the top of the fruit;CRI, Crack resistance index. The same below.

表2

F<sub>2</sub> 群体裂果性状的相关性分析

Table 2

Correlations among fruit cracking in the F<sub>2</sub> generation

	FW	FLD	FTD	FSI	VN	FF	SS	TPS	TPM	TPT	CRI
FW	1.000										
FLD	0.535**	1.000									
FTD	0.920**	0.298**	1.000								
FSI	-0.402**	0.498**	-0.665**	1.000							
VN	0.456**	-0.218**	0.601**	-0.678**	1.000						
FF	0.427**	0.498**	0.397**	0.016	-0.098	1.000					
SS	0.052	0.166*	-0.020	0.156*	-0.259**	0.170**	1.000				
TPS	0.085	0.155*	0.004	0.097	-0.067	0.238**	0.057	1.000			
TPM	0.145*	0.162*	0.084	0.037	-0.043	0.267**	0.165*	0.702**	1.000		
TPT	0.109	0.066	0.100	-0.059	-0.029	0.246**	0.140*	0.443**	0.570**	1.000	
CRI	-0.060	0.322**	-0.083	0.302**	-0.015	-0.138*	0.020	0.292**	0.225**	0.010	1.000

注:\*,\*\*表示在0.05、0.01显著水平的差异。

Note:\*,\*\* indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

## 2.2 DNA 提取结果

提取的父母本、F<sub>1</sub>及F<sub>2</sub>群体的DNA质量采用1%的琼脂糖凝胶电泳检测,由图2可知,所提取的DNA条带清晰明亮、整齐、无拖尾现象,说明DNA结构完整,质量较好。用超微量紫外分

光光度计SMA3000检测所提DNA浓度,OD<sub>260</sub>/OD<sub>280</sub>均介于1.8~2.1,可用于后续试验。DNA浓度( $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ )=OD<sub>260</sub>×50×稀释倍数。

## 2.3 SSR和AFLP分子标记筛选及扩增结果

利用300对SSR引物,对父母本进行初筛

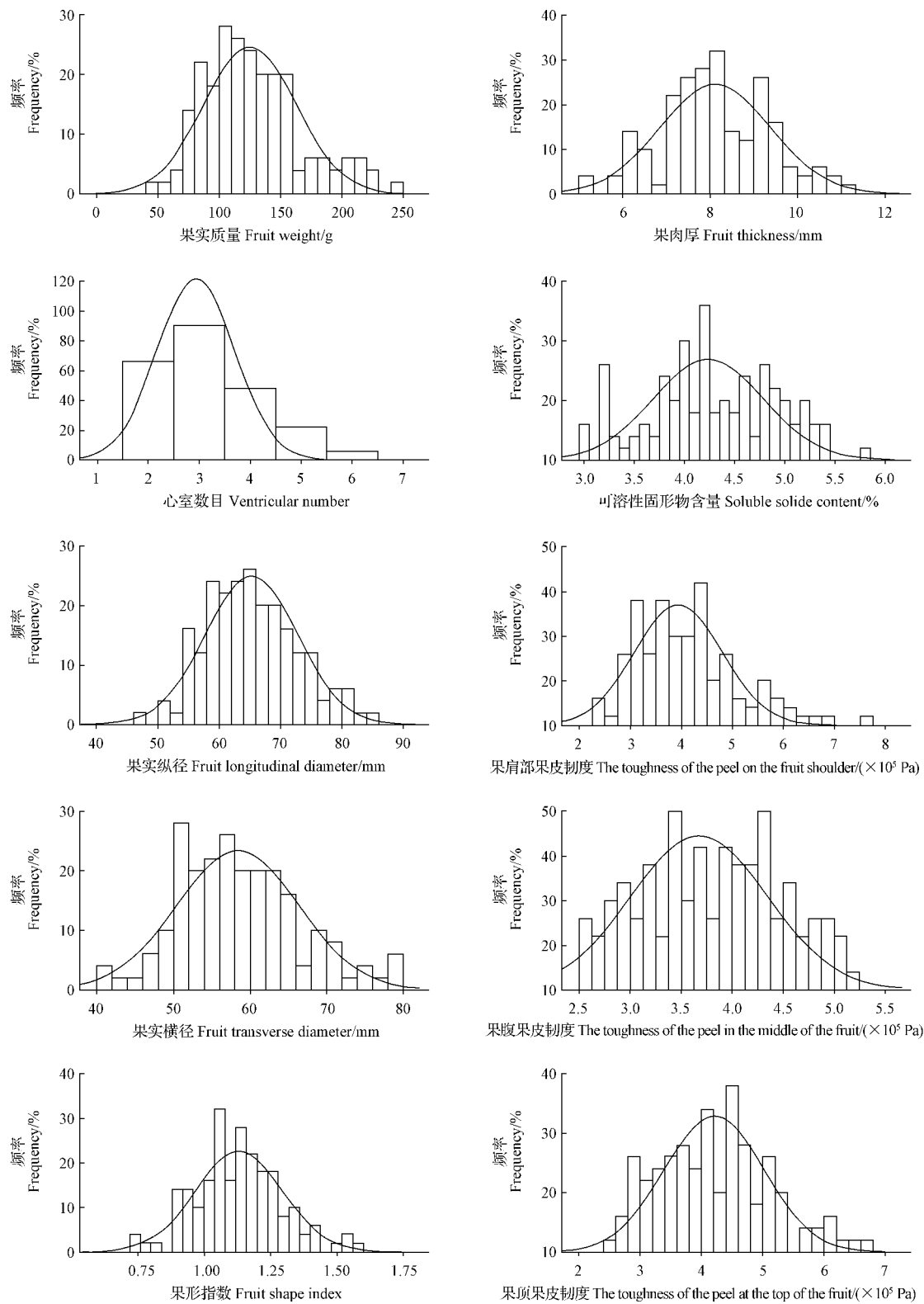


图 1  $F_2$  群体番茄裂果性状频率分布

Fig. 1 Frequency distribution for tomato cracking fruit for  $F_2$  generation

选,得到 42 对多态性较好的 SSR 引物,再利用  $F_1$  与亲本共同进行复筛,得到 5 对多态性引物,并对  $F_2$  代群体进行检测。利用 256 对 AFLP 引物筛选,共获得 21 对多态性较好引物(图 3~4)。

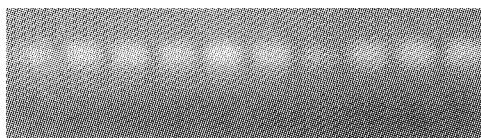


图 2 DNA 琼脂糖凝胶电泳  
Fig. 2 DNA agarose gel electrophoresis

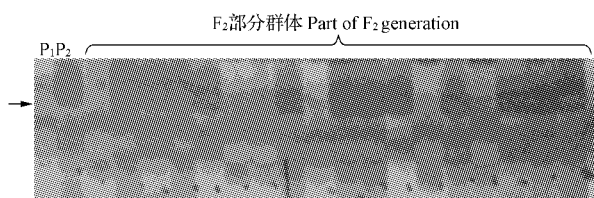


图 3 SSR383 在部分  $F_2$  代群体的扩增结果  
Fig. 3 Amplification results in the part of  $F_2$  generation with SSR383



图 4 E15M03 在部分  $F_2$  群体中的扩增结果  
Fig. 4 Amplification results in the part of  $F_2$  generation with E15M03

## 2.4 遗传连锁图谱的构建

凭借筛选出的 5 对 SSR 引物和 21 对 AFLP 引物及带型,通过 IciMapping 软件绘制遗传图谱,得到一张总长度为 259.23 cM 的连锁图谱。由图 5 可知,共有 3 个连锁群,包含 24 个标记位点,位点间平均图距为 12.30 cM。其中第 2 连锁群含有 10 个标记位点,最小图距为 3.3 cM,第 3 个连锁群上包含位点最少,仅有 5 个,总长度为 51.24 cM。

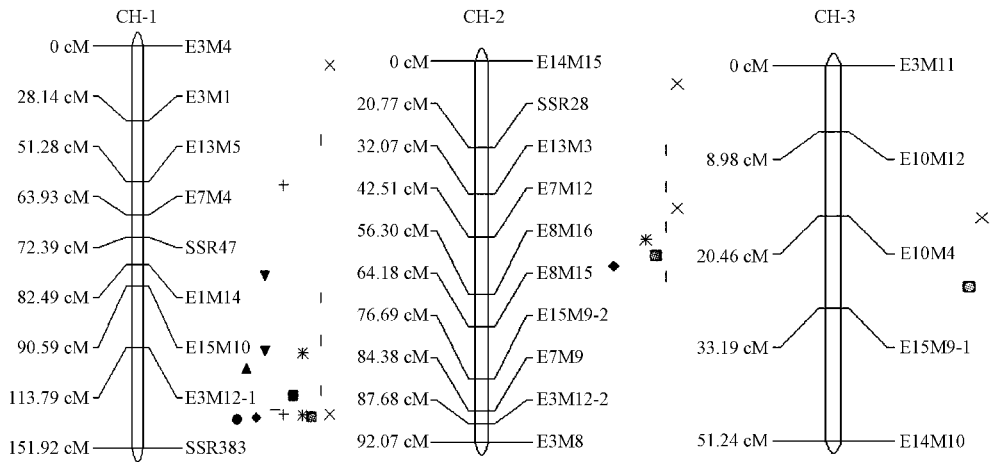
## 2.5 QTL 结果分析

检测出 27 个与各个性状相关的 QTLs(表 3、图 5),其中直接检测出 5 个与番茄抗裂指数相关

的 QTLs。检测出 1 个控制平均单果质量的 QTL,位于第 1 号染色体 E3M12-1~SSR383, LOD 值为 2.94,加性效应为 0.32,说明此位点可能来自于耐裂父本,但距离 2 个标记距离较远。检测到 1 个控制果实纵径的 QTL,位于 1 号染色体 E15M10~E3M12-1,贡献率为 16.36%,LOD 值为 3.66,加性效应为负值。果实横径性状定位到 2 个 QTLs,FTD-1 在 E3M12-1~SSR383,位于第 1 号染色体上,LOD 值为 3.14,贡献率为 17.26%。FTD-2 位于第 2 号染色体上,在 E8M16~E8M15,与 E8M16 的距离为 2.7 cM,LOD 值为 4.47,贡献率为 20.06%。2 个位点的贡献率均大于 15%,说明为主效 QTLs,且加性效应均为正值,说明这 2 个位点可能来自于易裂母本。

在第 1 号染色体上检测出 2 个控制果形指数的 QTLs,贡献率均超过 30%,加性效应均为负值,FSI-1 位于标记 SSR47~E1M14,距离 SSR47 的遗传距离为 2.61 cM,FSI-2 位于标记 E15M10~E3M12-1,距离 E15M10 的遗传距离为 3.41 cM。控制心室数的 QTLs 共检测到 1 个,位于第 1 号染色体上的 E3M12-1~SSR383,贡献率较高,达到 49.63%,但距两端标记的距离较远,加性效应为-0.01,说明此位点可能来自于易裂母本。在第 1 号染色体上还检测到 2 个控制果肉厚度的 QTLs,分别位于 E13M5~E7M4 和 E3M12-1~SSR383,贡献率较高,且加性效应均为负值,表明位点来自于易裂母本。检测到的控制可溶性固形物含量的位点也只有 1 个,位于第 1 号染色体的 E3M12-1~SSR383。

控制果肩果皮韧度的 QTLs 共检测到 2 个,TPS-1 位于第 1 号染色体上,位于 E3M12-1~SSR383。TPS-2 位于第 2 号染色体上的 E8M16~E8M15,距两端标记的距离分别为 1.70、6.18 cM,LOD 值为 4.53,贡献率为 36.24%,加性效应为正值,说明此位点为主效 QTL,可能来自于耐裂父本。检测到 3 个控制果腹果皮韧度的 QTLs,有 2 个位于第 1 号染色体(TPF-1 和 TPF-2),加性效应均为负值,表明这 2 个位点是对番茄果腹果皮韧度起到减弱的主效位点。第 3 个位点 TPF-3 位于第 2 号染色体上,LOD 值为 4.13,贡献率为 31.97%,加性效应为负值,距两侧标记的



注:●. 果实质量;▲. 果实纵径;◆. 果实横径;▼. 果形指数;+. 果肉厚度;■. 可溶性固形物含量;—. 心室数;米. 果肩果皮韧度;■. 果腹果皮韧度;|. 果顶果皮韧度;×. 抗裂指数。  
Note:●. Fruit weight;▲. Fruit longitudinal diameter;◆. Fruit transverse diameter;▼. Fruit shape index;+. Fruit thickness;■. Soluble solids content;—. Ventricular number;米. The toughness of the peel on the fruit shoulder;■. The toughness of the peel in the middle of the fruit;|. The toughness of the peel at the top of the fruit;×. Crack resistance index.

图 5 SSR 和 AFLP 分子遗传连锁图及 QTLs 位点  
Fig. 5 SSR and AFLP molecular genetic linkage map and location of QTLs

表 3 F<sub>2</sub> 群体裂果性状 QTL 检测结果  
Table 3 QTLs test result for cracking traits in F<sub>2</sub> generation

性状 Trait	QTL	染色体 Chromosome	位置 Position/cM	标记区间 Marker interval	阈值 LOD	贡献率 PVE/%	加性效应 Add
果实质量 Fruit quality	FW	1	133	E3M12-1~SSR383	2. 94	12. 91	0. 32
果实纵径 Fruit vertical diameter	FLD-1	1	102	E15M10~E3M12-1	3. 66	16. 36	—0. 62
果实横径 Fruit transect diameter	FTD-1	1	132	E3M12-1~SSR383	3. 14	17. 26	0. 51
	FTD-2	2	63	E8M16~E8M15	4. 47	20. 06	2. 34
果形指数 Fruit shape index	FSI-1	1	75	SSR47~E1M14	2. 65	34. 91	—0. 02
	FSI-2	1	94	E15M10~E3M12-1	3. 71	39. 13	—0. 03
心室数 Ventricle number	VN	1	125	E3M12-1~SSR383	2. 85	49. 63	—0. 01
果肉厚度 Fruit thickness	FF-1	1	62	E13M5~E7M4	2. 72	19. 10	—0. 16
	FF-2	1	129	E3M12-1~SSR383	2. 86	8. 54	—0. 12
可溶性固形物含量 Soluble solid content	SS	1	143	E3M12-1~SSR383	2. 69	13. 33	0. 34
果肩果皮韧度	TPS-1	1	130	E3M12-1~SSR383	3. 04	6. 25	—0. 27
The toughness of the peel on the fruit shoulder	TPS-2	2	58	E8M16~E8M15	4. 53	36. 24	0. 05
果腹果皮韧度	TPF-1	1	93	E15M10~E3M12-1	3. 30	9. 98	—0. 02
The toughness of the peel in the middle of the fruit	TPF-2	1	131	E3M12-1~SSR383	2. 77	4. 32	—0. 16
	TPF-3	2	58	E8M16~E8M15	4. 13	31. 97	—0. 06
	TPT-1	1	50	E3M1~E13M5	4. 41	41. 28	—0. 26
	TPT-2	1	83	E1M14~E15M10	5. 26	38. 10	—0. 10
果顶果皮韧度	TPT-3	1	112	E15M10~E3M12-1	3. 96	37. 79	—0. 09
The toughness of the peel at the top of the fruit	TPT-4	2	33	E13M3~E7M12	3. 83	29. 18	0. 07
	TPT-5	2	42	E13M3~E7M12	3. 81	28. 49	0. 04
	TPT-6	2	55	E7M12~E8M16	3. 85	33. 06	—0. 08
	TPT-7	2	65	E8M15~E15M9-2	3. 83	29. 34	0. 01
抗裂指数 Crack resistance index	CRI-1	1	13	E3M4~E3M1	2. 65	3. 68	—1. 39
	CRI-2	1	129	E3M12-1~SSR383	4. 90	14. 90	—1. 80
	CRI-3	2	11	E14M15~SSR28	2. 61	15. 37	0. 51
	CRI-4	2	49	E7M12~E8M16	2. 54	10. 07	0. 13
	CRI-5	3	16	E10M12~E10M4	4. 36	13. 97	0. 04

遗传距离分别为 1.70、6.18 cM,连锁较紧密。这 3 个位点共同对果腹果皮韧度起到减弱作用。

共检测到 7 个控制果顶端果皮韧度的 QTLs,其中 3 个位于第 1 号染色体(TPT-1、TPT-2、TPT-3),贡献率均在 38%左右,加性效应均为负值,说明这 3 个位点均为主效位点,对番茄果顶端韧度起着降低的作用。且 3 个位点与相邻标记的遗传距离均较为接近,TPT-1 距标记 E13M5 的距离为 1.28 cM, TPT-2 距标记 E1M14 的距离为 0.51 cM, TPT-3 距标记 E3M12-1 的距离为 1.79 cM。另外 4 个 QTLs 位于第 2 号染色体(TPT-4、TPT-5、TPT-6、TPT-7),其贡献率也较高,均在 29%左右,除 TPT-6 外,其余 3 个位点的加性效应均为正值。

而与抗裂指数相关的 QTLs 检测到 5 个, CRI-1 和 CRI-2 在第 1 号染色体上, LOD 值分别为 2.65 和 4.90,贡献率为 3.68%和 14.90%,加性效应均为负值,说明这 2 个位点来自于易裂母本,对番茄裂果起到促进作用。CRI-3 和 CRI-4 分别位于第 2 号染色体的 E14M15~SSR28 和 E7M12~E8M16 标记, LOD 值均大于 2.5,贡献率大于 10%,加性效应为正值,说明这 2 个位点可能对番茄裂果起到抑制作用。CRI-5 位于第 3 号染色体的 E10M12~E10M4, LOD 值为 4.36,贡献率为 13.97%,距两侧标记的距离分别为 7.00、4.46 cM,加性效应为 7.04,说明此位点来自于耐裂父本,对番茄裂果起到抑制作用。

另外,在标记 E3M12-1~SSR383 共同检测到与果肉厚度、果肩果皮韧度、果腹果皮韧度和抗裂指数相关的 QTLs,加性效应均为负值,说明这些位点可能共同控制着裂果,此标记也可进一步用于番茄裂果性状的研究。

### 3 讨论与结论

裂果产生的直接原因是内部果肉生长速度过快,超过果皮的抗张能力<sup>[9]</sup>。刘仲奇等<sup>[10]</sup>发现耐裂基因型番茄果皮细胞层数较多、果皮厚,抵抗果肉细胞迅速膨胀所造成的膨压的能力强。BARGEL 等<sup>[11]</sup>认为,当果肉膨胀压较小时,关键的角色是角质层的张力;若在较大的膨胀压下,皮下细胞层的张力开始扮演主要角色。REYNARD<sup>[12]</sup>、

YOUNG<sup>[13]</sup>、CORTÉS 等<sup>[14]</sup>发现,番茄裂果中的射裂,属于数量性状且同时受 2 对基因控制,并在相关性分析指出,裂果与遗传的相关性超过与环境之间的相关性。江海坤等<sup>[15]</sup>认为在不同环境下,西瓜的果实裂应度遗传由 2 个以上 QTLs 控制,且在不同环境下,位点具有不同的遗传效应。文雁成等<sup>[16]</sup>发现抗裂角指数与角果密度呈显著负相关,与角皮厚度、角果长度、角果宽度、角喙长度、角粒数呈显著正相关,但相关系数都不大。李丹<sup>[17]</sup>指出石榴的果形指数越大,果皮越薄,百粒质量越大,果实可溶性糖、维生素 C 含量越高,总酸含量越低,核硬度越软。杨丽等<sup>[18]</sup>发现鲜食杏裂果与果实大小、发育时间和可溶性固形物含量等性状无明显相关性。

该试验对果质量、果形指数、果肉厚度等 10 个指标与抗裂指数进行相关性分析,发现抗裂指数与果实纵径、果形指数、果顶果皮和果腹果皮韧度均呈显著正相关,与前人研究结果相符。该研究还发现果皮厚度与抗裂指数呈显著负相关,即耐裂番茄果肉较薄,可能是由于试验测定时期刚好是红熟期,根系吸收水分和养分的能力正强,易裂番茄果肉细胞膨胀速度较快,因此易发生裂果。此外,裂果指数与果质量、心室数目(此二者负相关)、可溶性固形物含量和果顶果皮韧度(二者正相关)4 种指标相关性并不显著。可能是裂果的发生主要在遗传方面,其次果皮韧度是决定因素,而裂痕多发生于果肩附近,所有与果顶果皮韧度无显著相关,与果实质量、心室数目、可溶性固形物含量的相关系数也较小。

对果实裂果性状进行 QTL 定位的研究并不多见,苏彦宾等<sup>[19]</sup>利用 DH 群体对甘蓝裂球性状进行 QTL 定位,检测到 7 个 QTLs,其中 4 个贡献率大于 10%,而在番茄的裂果研究中尚未发现对其的 QTL 研究。该试验利用包含 3 个 SSR 和 21 个 AFLP 标记的 F<sub>2</sub> 代群体遗传连锁图谱,在标记 E3M12-1 和 SSR383 之间共同检测到控制果肉厚度、果顶果皮韧度、果肩果皮韧度和抗裂指数的 QTLs,加性效应均为负值,与相关分析的结果较为一致。推测标记 E13M3 的附近是控制番茄裂果的关键区域,且加性效应均为负值,说明 3 个位点同时控制着番茄耐裂果,第 2 号染色体可能存在控制番茄裂果性状的主基因。可用于进一

步番茄耐裂果性状的研究。该研究找到了 5 个与抗裂指数相关的 QTLs, 分布于 3 条染色体上, LOD 值均大于 2.5, 贡献率除 CRI-1 外均大于 10%, 加性效应有正有负, 表明番茄裂果受多基因控制, 与相关分析中抗裂指数与果肉厚度等指标显著相关的结果相一致。从不同的加性效应和贡献率可以看出, 番茄裂果与双亲性状密切相关, 易受 2 个亲本联合调控。该试验结果可为培育耐裂果番茄新品种奠定基础。

### 参考文献

- [1] 郑玲. 番茄裂果的原因及防治对策[J]. 北京农业, 2012(21):93-94.
- [2] 王广印, 陈碧华, 沈军, 等. 大棚秋番茄裂果原因分析与综合防治对策[J]. 中国园艺文摘, 2014(7):162-165.
- [3] 苏彦宾, 刘玉梅, 方智远, 等. 结球甘蓝耐裂球性状遗传分析[J]. 园艺学报, 2012(8):1482-1490.
- [4] PRASHAR D P, LAMBETH V N. Inheritance of radial fruit cracking in tomatoes[J]. Proceedings American Society for Horticultural Science, 1960, 76:530-537.
- [5] 谷婧玥. 番茄果实可溶性糖含量的 QTL 定位及种质资源筛选[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [6] VOS P, HOGERS R, BLEEKER M. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting[J]. Nucleic Acids Research, 1995(23):4407-4414.
- [7] 彭艳. 番茄早熟性相关性分析及 QTL 定位[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015.
- [8] 陈丽静. 番茄 AFLP 分子遗传连锁图谱的构建及抗病基因 Multi-caps 标记识别体系建立[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2006.
- [9] 汝学娟, 潘光辉, 汝学玲, 等. 番茄裂果机理及防治措施[J]. 北方园艺, 2011(15):225-227.
- [10] 刘仲齐, 薛俊, 金凤媚, 等. 番茄裂果与果皮结构的关系及其杂种优势表现[J]. 华北农学报, 2007(3):141-147.
- [11] BARGEL H, NEINHUIS C. Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit growth and ripening as related to the biomechanical properties of fruit skin and isolated cuticle[J]. J Experimental Botany, 2005, 56(413):1049-1060.
- [12] REYNARD G B. Inherited resistance to radial cracks in tomato fruits[J]. Proc Amer Soc Hort Sci, 1951, 58:231-244.
- [13] YOUNG H W. Inheritance of radial fruit cracking in a tomato cross[J]. Florida State Horticultural Society, 1959, 72:207-210.
- [14] CORTÉS C, AYUSO M C, PALOMARES G, et al. Relationship between radial and concentric cracking of tomato fruit[J]. Scientia Horticulturae, 1983, 21(4):323-328.
- [15] 江海坤, 许晓婷, 王明霞, 等. 西瓜裂果性状 QTL 相关性分析[C]//中国园艺学会 2014 年学术年会论文摘要集. 中国园艺学会, 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 2014.
- [16] 文雁成, 傅廷栋, 涂金星, 等. 甘蓝型油菜抗裂角品种(系)的筛选与分析[J]. 作物学报, 2008(1):163-166.
- [17] 李丹. 石榴优良品系筛选及遗传多样性分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [18] 杨丽, 孙浩元, 张俊环, 等. 鲜食杏裂果与果实部分性状的相关性研究[J]. 河南农业科学, 2010(4):83-85.
- [19] 苏彦宾, 刘玉梅, 李占省, 等. 结球甘蓝遗传图谱构建及耐裂球 QTL 定位[C]//中国园艺学会 2014 年学术年会论文摘要集. 中国园艺学会, 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 2014.

## Fruit Cracking and QTL Mapping of Tomato

ZHANG Dongye, LI Huijia, YANG Huanhuan, LI Jingfu, XU Xiangyang

(College of Horticulture and Landscape Architecture, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030)

**Abstract:** Resistant crack tomato ‘14803’ and easily crack tomato ‘14633’ were used as test materials, the  $F_1$  generation was obtained by hybridization of ‘14803’ and ‘14633’, the resulting  $F_1$  plants were self-crossed to obtain  $F_2$ . Correlations among fruit cracking and QTL of the  $F_2$  generation were investigated in this study, in order to provide a theoretical basis for further cultivating new varieties with crack resistance and good quality. The results showed that there were significant positive correlations between the crack resistance index and fruit longitudinal diameter, fruit shape index, the toughness of the peel on the fruit shoulder and the toughness of the peel in the middle of the fruit. The SSR and AFLP techniques were used to construct the genetic linkage map and QTL mapping. A total of 27 QTLs related to fruit weight, fruit shape index and fruit toughness were detected by  $F_2$  generation, among them there were 5 QTLs related with crack resistance index.

**Keywords:** *Lycopersicon esculentum* Mill.; cracking; correlation analysis; QTL mapping