

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2010.01077

番茄可溶性固形物的动态QTL及相关性状

贾俊忠¹, 田丽萍², 薛琳³, 魏亦农⁴

1. 石河子大学生命科学学院, 新疆石河子 832003;
2. 石河子大学药学院, 新疆石河子 832003;
3. 石河子蔬菜研究所, 新疆石河子 832003;
4. 新疆生产建设兵团绿洲生态重点实验室, 新疆石河子 832003

摘要: 利用 TD22×HT-1-1-1-1 组合产生的 206 个 $F_{2:3}$ 家系进行番茄可溶性固形物及相关性状的动态 QTL 定位, 并对 3 个时期的可溶性固形物与果重、果型指数、可溶性糖、VC 及有机酸进行相关性分析。结果表明在番茄果实发育的 3 个时期可溶性固形物的 QTL 位点存在差异, 绿熟期和红熟期分别检测到 4 个、8 个 QTL 位点, 呈现动态变化, 两个时期同时检测到 *LEaat006* 和 *Tomato|TC162363* 两个标记, 对辅助选择育种有重要意义。研究发现 3 个时期可溶性固形物存在极显著差异, 不同时期可溶性固形物的主要相关性状不同。绿熟期与可溶性糖呈显著正相关, 与果重呈显著负相关; 黄熟期与可溶性糖和有机酸呈显著正相关; 红熟期与可溶性糖和有机酸呈显著正相关, 与果重呈显著负相关。在各性状相关性分析的基础上建立线性回归模型, 利用非参品种进行检验, 拟合度达到 95% 以上。

关键词: 番茄; 数量性状基因座(QTL); 可溶性固形物; 相关性状; 线性回归模型

Dynamic QTL and correlated characters of tomato soluble solid content

JIA Jun-Zhong¹, TIAN Li-Ping², XUE Lin³, WEI Yi-Nong⁴

1. College of Life Science, Shihezi University, Shihezi 832003, China;
2. School of Pharmacy, Shihezi University, Shihezi 832003, China;
3. Vegetable Research Institute of Shihezi, Shihezi 832003, China;
4. The key Oasis Eco-agriculture Laboratory of Xinjiang Production and Construction Group, Shihezi 832003, China

Abstract: Two hundred and six $F_{2:3}$ families from the cross between TD22 and HT-1-1-1-1 were used for dynamic QTL research of tomato soluble solid content and correlative traits, and correlation analysis of soluble solid content (SSC) with fruit weight (FW), fruit shape index (FSI), soluble sugar, vitamin C (VC), and organic acid at three different development stages. The results showed that there were differences in QTL loci for soluble solid content during the three stages of tomato fruit development. Four and eight QTLs were detected in green ripe stage and red ripe stage, respectively. These QTLs showed dynamic changes, and two markers *LEaat006* and *Tomato|TC162363* were detected in two stages, which might be useful in molecular-marker assisted selection (MAS). The result also showed that there was extremely significant difference in SSC at the three different stages, and its main correlative traits were different at different stages. Soluble solid content was positively correlated with soluble sugar, but negatively correlated with FW at green ripe stage; SSC was positively

收稿日期: 2009-12-31; 修回日期: 2010-04-30

基金项目: 十一五国家计划项目(编号: 2006BAB01A7-3-09)资助

作者简介: 贾俊忠(1983-), 男, 硕士, 专业方向: 分子育种。Tel: 15661172591; E-mail: jiajunzhong123@sina.com

通讯作者: 薛琳(1964-), 男, 研究员, 研究方向: 蔬菜育种。Tel: 13909936871; E-mail: xuelin1806@163.com

correlated with soluble sugar and organic acid at yellow ripe stage; SSC was positively correlated with soluble sugar and organic acid, but negatively correlated with fruit weight at red ripe stage. Based on correlation analysis of these traits, linear regression model was constructed. Non-tested varieties were used to test the fitness, and the result showed that it is well fitted, and the fitness is above 95%.

Keywords: tomato; quantitative traits loci (QTL); soluble solid content (SSC); correlative traits; linear regression model

番茄(*Lycopersicon esculentum* M.)是世界范围内广泛种植的蔬菜之一,在世界农业经济和农业市场中占有重要的地位。我国西北及华北地区具有明显种植加工番茄的自然资源优势,其中新疆是我国番茄重要的生产基地,番茄制品已成为新疆重要的“红色产业”。可溶性固形物(Soluble solid content, SSC)作为番茄的一个重要性状^[1-3],不仅决定番茄的风味而且决定着番茄的加工品质^[4]。番茄中高SSC不仅可以增加加工产量,减少加工过程能量的消耗,而且可以增加鲜食番茄的口味^[5]。对于加工番茄来说,可溶性固形物每增加1%就相当于增加25%的总产量^[6]。

SSC是一个复杂数量性状,随着果实发育时期的不同呈现动态变化,属核遗传,由多个基因控制,以加性效应为主^[7]。SSC与低产量、小果实等许多不良性状连锁^[8]。这种不利因素通过传统的育种手段很难克服,而采用分子标记辅助选择等现代生物技术与传统育种相结合的办法,就可以在很大程度上缩短育种年限,提高育种效率。前提是必须先对该数量性状进行精细定位,提高对该数量性状的操控能力^[9-11]。

国内对番茄品质的研究多集中在外观品质上,但从分子水平包括遗传连锁图谱的构建和QTL定位等方面对番茄风味品质SSC的研究相对较少。徐和金等^[12]对加工番茄的SSC进行了初步的遗传研究。国外对番茄SSC含量及遗传特性有所研究,研究人员利用RFLP标记从近等基因系(Near isogenic lines, NIL)中获得了关于番茄SSC的QTL,多以野生种和半野生种为试材。

综上,针对国内外对番茄SSC含量变化多集中在静态描述的模型即给定时间点的遗传作用^[13-19],本研究利用SSR分子标记(Simple sequence repeats, SSR)^[20],拟从动态模型的角度分析其遗传变化机制,确保目标性状QTL的稳定性和有效性。通过分析SSC

这一动态性状的表型值随时间因素变化的函数模型,来检测影响动态性状变化过程的主基因^[21-25]。本文研究了番茄果实发育的3个特定时期SSC的QTL,分析QTL的动态表达和稳定性,旨在为番茄的辅助选择育种提供理论依据,同时随着番茄基因组测序的不断完成成为以后番茄的精细定位和图位克隆提供一定帮助。

1 材料和方法

1.1 材料

研究材料由新疆石河子蔬菜研究所提供。2007年番茄亲本 TD22×HT-1-1-1-1 杂交收获 F₁,同年南繁通过单粒传自交获得 F₂单株组成的群体,2008年种植 206 个 F₂单株收获得 F_{2:3} 家系,2009年种植 F_{2:3} 家系并测定 206 个 F_{2:3} 家系的生理性状。番茄品种 TD22 和 HT-1-1-1-1 SSC 相差显著,遗传背景差异较大,适用于遗传连锁图谱的构建和 QTL 分析。

1.2 方法

1.2.1 生理性状的测定

取各时期(绿熟期、黄熟期、红熟期)F_{2:3} 家系 3 个果实(选 3 株分别取 1 个)两次,生理性状同时重复测定两次。单果重(Fruit weight, FW)的测定:称重求平均值;果形指数(Fruit shape index, FSI)的测定:果型指数是果实的纵径和横径的比值,用游标卡尺测定 F_{2:3} 家系 3 个果实,求平均值;SSC(Soluble solid content, SSC)的测定:取 F_{2:3} 家系 3 个番茄果实放入组织捣碎机中打成匀浆,称取 2 g 于 10 mL 离心管中,4 000 r/min 离心 5 min,然后吸取 200 μL 上清液,用阿贝尔折光仪进行测定(实验前用蒸馏水进行校准);可溶性糖(Soluble sugar)的测定:利用苯酚法测定可溶性糖:糖在浓硫酸作用下,脱水生成的糖醛能与苯酚缩合成一种橙红色化合物,在 485 nm 波长下有

最大吸收峰; 有机酸(Organic acid)的测定: 利用酸碱滴定的方法进行测定; 维生素C(Vitamin C, VC)的测定: 利用 2, 6-二氯酚靛酚(DCPIP)法, DCPIP可将还原性的VC氧化^[26]。

用 SPSS 13.0 软件对番茄果实发育的 3 个时期进行生理性状相关性分析并对 SSC 与其相关性状进行逐步线性回归分析, 剔除无关变量建立线性回归模型并检测 3 个时期 SSC 含量是否符合正态分布。

1.2.2 SSR 分子标记

2008 年在苗期采集 TD22×HT-1-1-1-1 组合的 206 个 F₂ 单株及亲本的幼嫩叶片, 采用改进的CTAB法提取DNA^[27,28], 待完全溶解用核酸测定仪进行DNA含量和质量的测定。改进的DNA提取方法只需带玻璃钻头的电钻直接在 1.5 mL 的离心管中研磨, 不仅提高了效率而且节省了成本; 在用氯仿: 异戊醇抽提完以后加入醋酸铜, 有效防止DNA的褐化。

SSR引物来源两部分: (1) 番茄SSR引物数据库 http://www.tigr.org/tdb/potato/SSR/query_tomato.shtml^[29]; (2) 根据NCBI中提交的大批量ESTs序列设计SSR引物: 先用SSRHunter软件搜索已下载ESTs序列中的简单重复序列^[30], 再用Primer 5.0 软件设计引物, 并用Oligo 6.0 软件进行分析检验, 引物由上海捷瑞合成。

1.2.3 遗传连锁图谱及 SSC 的 QTL 定位

本研究利用复合区间作图(Composite interval mapping, CIM) 对番茄 SSC 的 QTL 进行检测, 其线性模型如下: $y_i = b_0 + b^*x_j^* + \sum_{K \neq i, j+1} b_K x_{jK} + \varepsilon_i$ 。其中 b_0 是群体均值; b^* 是潜在的 QTL 效应; x_j^* 是指示变量, 取值是 1 或者 0; b_K 表示表型 y 对第 K 个标记的偏回归系数; x_{jK} 表示个体 j 的对第 K 个标记基因型, 取值

是 1 或者 0; ε 是剩余残差。

对 F₂ 群体检测得到的稳定的分子标记位点进行 χ^2 适合性检验, 检测是否符合孟德尔分离比例, 即共显性标记是 1:2:1、显性标记是 3:1。利用 JoinMap 3.0 软件构建连锁图谱, 并用 MAPQTL 5.0 进行 QTL 分析。确定 SSC 的数目及在连锁群上的位置, 软件运行的结果同时给出 QTL 的加性效应和对相关性状的表型贡献率。

2 结果与分析

2.1 生理性状的分析

对番茄绿熟期、黄熟期和红熟期的 SSC 含量进行正态分布检验, 3 个时期偏度分别为 0.057、0.971 和 0.065, 绝对值都小于 1, 符合正态分布, 且从柱形图(图 1)上来看, 也表现出数量性状连续性分布的遗传特征, 适合于 QTL 定位研究。

各生理指标随时期递进变化呈现明显上升趋势, 说明不同时期各生理指标的动态变化。绿熟期和黄熟期以及黄熟期和红熟期果重、果型指数和可溶性固形物都存在极显著差异, 说明这 3 个生理指标是一个不断积累的过程; 绿熟期和黄熟期 VC、可溶性糖、有机酸存在显著性差异, 黄熟期与红熟期差异不明显, 说明这 3 个生理指标只是在一定时期积累, 过渡到一定时期不再发生变化可能是由于生理性状的化学组分存在一定相互转化(图 2)。

经相关性分析 3 个时期的 SSC 含量呈极显著正相关(表 1); 绿熟期 SSC 与果重呈显著负相关, 而与可溶性糖呈显著正相关, 相关系数分别为 -0.247 和 0.197(表 2); 黄熟期 SSC 与有机酸和可溶性糖呈显著正相关, 相关系数分别为 0.250 和 0.367(表 3); 红

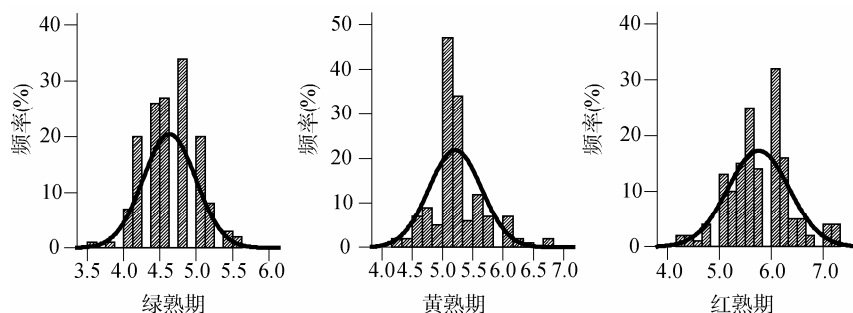


图 1 番茄 3 个时期 F_{2:3} SSC 直方图

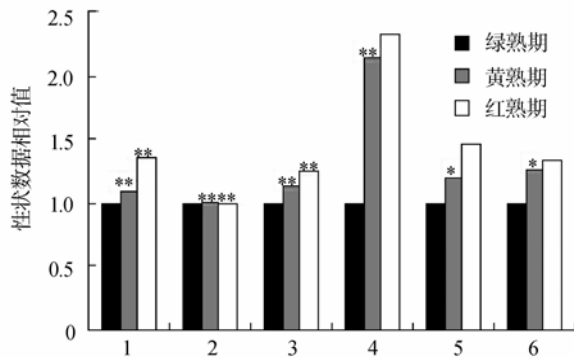


图 2 3 个时期各生理指标显著差异状况

1: 果重; 2: 果型指数; 3: 可溶性固形物; 4: VC; 5: 可溶性糖; 6: 有机酸。*表示在 0.05 的水平相关性显著(两尾测验); **表示在 0.01 的水平相关性显著(两尾测验)。

表 1 3 个时期 SSC 的相关性分析

	SSC(绿熟期)	SSC(黄熟期)
SSC(黄熟期)	0.397(**)	
SSC(红熟期)	0.456(**)	0.449(**)

注: **表示在 0.01 的水平相关性显著(两尾测验)。

表 2 绿熟期各生理性状相关性分析

	FW	FSI	SSC	VC	SUGAR
FSI	-0.093				
SSC	-0.247(**)	-0.024			
VC	-0.154	-0.047	0.094		
SUGAR	-0.100	-0.073	0.197(*)	-0.032	
ACID	-0.204(*)	-0.329(**)	0.089	0.179(*)	0.427(**)

注: FW: 果重; FSI: 果型指数; SSC: 可溶性固形物; VC: 维生素 C; SUGAR: 可溶性糖; ACID: 有机酸。*表示在 0.05 的水平相关性显著(两尾测验); **表示在 0.01 的水平相关性显著(两尾测验)。下表同。

表 3 黄熟期各生理性状相关性分析

	FW	FSI	SSC	VC	SUGAR
FSI	-0.105				
SSC	-0.127	-0.095			
VC	-0.258(**)	-0.173(*)	0.148		
SUGAR	-0.116	-0.053	0.367(**)	0.137	
ACID	-0.050	-0.143	0.250(**)	0.234(**)	0.166(*)

熟期 SSC 与果重呈显著负相关, 而与有机酸和可溶性糖呈显著正相关, 相关系数分别为 -0.340、0.268 和 0.302 (表 4)。说明不同时期 SSC 与其他相关生理性状存在不同的相关性, 呈现动态相关。3 个时期 SSC 与可溶性糖一直呈显著正相关, 黄熟期相关系数最大。

建立线性回归模型得到绿熟期回归方程: $Y = 4.727 - 0.002X_1 + 1.089X_2$; 黄熟期回归方程为: $Y = 4.420 + 1.924X_2 + 0.274X_3$; 红熟期回归方程: $Y = 5.592 - 0.003X_1 + 0.9824X_2 + 0.294X_3$ 。 X_1 、 X_2 、 X_3 分别代表

表 4 红熟期各生理性状相关性分析

	FW	FSI	SSC	VC	SUGAR
FSI	-0.176(*)				
SSC	-0.340(**)	-0.047			
VC	-0.120	-0.251(**)	0.050		
SUGAR	-0.189(*)	-0.137	0.302(**)	-0.006	
ACID	-0.021	-0.089	0.268(**)	-0.106	0.295(**)

单果重、可溶性糖和有机酸。可以看出 3 个时期 SSC 的回归模型方程不同, 参变因子也呈动态变化, 3 个时期可溶性糖是 SSC 的主要变量因子。经 4 个非参番茄品种检验, 3 个时期回归模型的拟合度达到 95% 以上。

2.2 连锁图谱及 QTL 定位结果

基因型的鉴定是从 500 对番茄 SSR 引物中筛选出来的, 经多态性分析有 110 对引物有多态性, 多态性概率达到 20% 以上 [31,32]。对 F_2 群体检测得到的 110 个稳定的分子标记位点进行 χ^2 适合性检验, 在 0.05 的显著水平上共检测到 30 个 (27.3%) 标记位点不符合孟德尔分离比例, 表现显著偏分离。其中有 18 个标记偏向于母本 TD22, 有 12 个标记偏向于父本 HT-1-1-1-1。

以 TD22×HT-1-1-1-1 的 206 个 F_2 单株为作图群体, 利用软件 JoinMap 3.0 对 110 个 SSR 标记位点进行遗传连锁分析 (图 3), 构建的遗传连锁图谱包括 88 个标记位点, 5 个连锁群。连锁群长度范围在 19.082 ~ 118.178 cM 之间, 标记数目 2 ~ 77 之间, 标记间的平均距离为 2.33 cM, 最短距离为 0.09 cM, 覆盖 214.36 cM。

利用复合区间作图法, 对 09 年番茄果实发育的 3 个时期 (绿熟期、黄熟期、红熟期) 的 SSC 进行 QTL 定位。绿熟期检测到关于 SSC 的 4 个 QTL, 标记为 SSR111-B、Tomato|TC162363、SSR104-B 和 LEaat006, 位于第一连锁群上, 可解释的表型变异为 10.5%、6.4%、10.5% 和 6.3%, LOD 值分别为 3.43、2.13、2.12 和 2.01; 黄熟期没有检测到关于 SSC 的 QTL; 红熟期检测到关于 SSC 的 8 个 QTL, 标记为 Tomato|TC162988、SSR67、Tomato|TC162363、LEaat004、SSR95、Tomato|BI923336-B、LEaat006、Tomato|BI204603, 位于第一连锁群上, 可解释的表型变异为 11.1%、8.8%、8.1%、8.7%、7.8%、7.0%、13.6%、6.8%, LOD 值为 3.01、2.97、2.80、2.44、2.43、2.41、2.37、2.31 (表 5)。

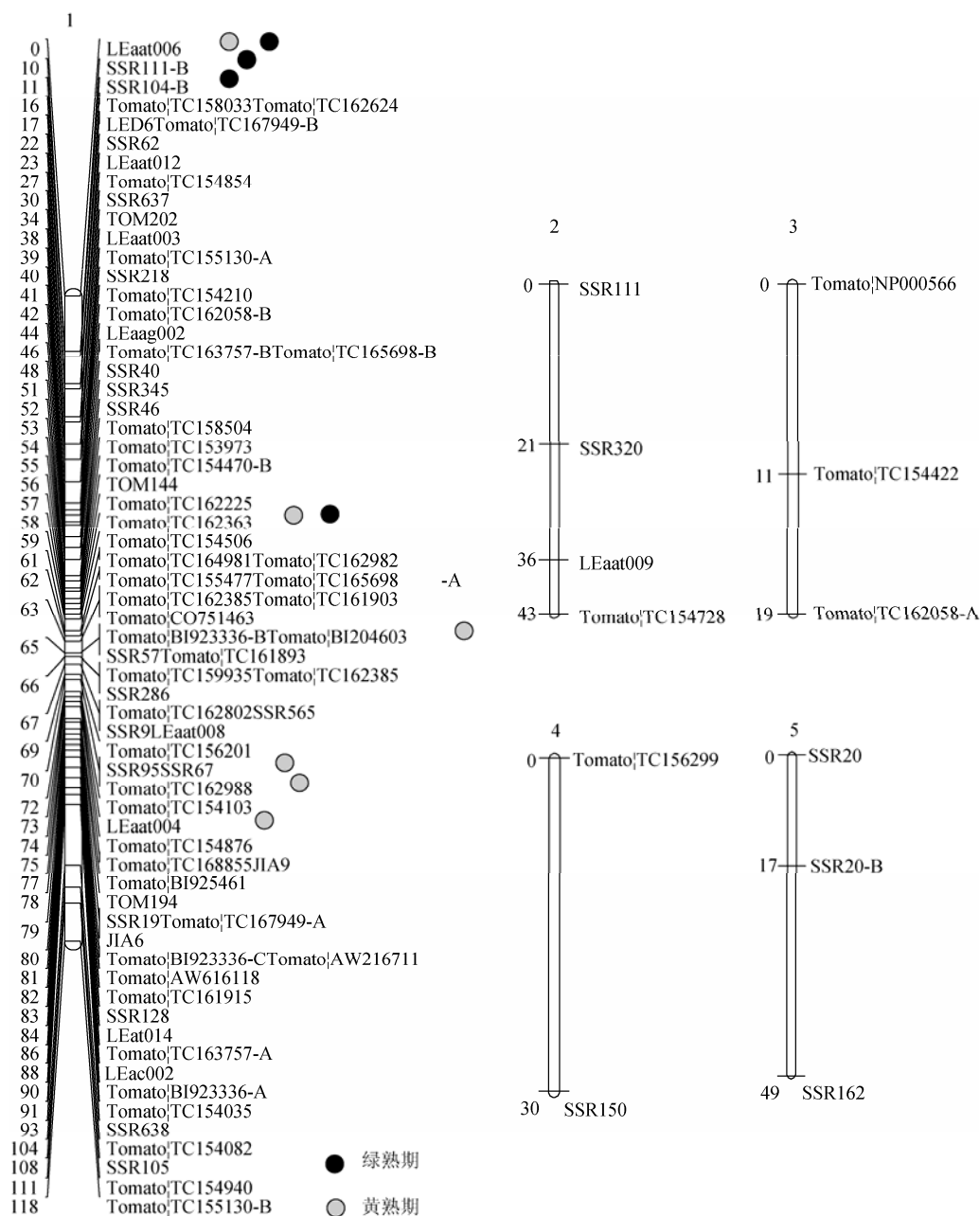


图 3 番茄 SSC 的 QTL 在遗传连锁图谱上的定位

3 讨论

番茄果实的发育是一个动态变化的过程, SSC 及相关性状数值不断变化, 随着时期递进不断增大 (除果型指数), 涉及一些复杂的代谢途径。经分析在 3 个时期 SSC 及相关性状含量存在显著差异, 说明这些生理指标的动态变化过程。

对同一时期的 SSC 及相关性状进行相关性分析, 并经过逐步线性回归剔除不相关的变量因子建立线

性回归方程模型, 各个时期 SSC 的显著相关性状有差异, 其中各个时期可溶性糖是 SSC 的一个主要因子, 与李景富等^[4]的结论一致, 同时李景富等^[4]指出番茄 SSC 与番茄果型指数和 VC 存在一定的正相关, 而本研究却发现果型指数和 VC 对番茄 SSC 含量影响不大。其原因可能是其他相关因子对果型指数和 VC 对 SSC 含量的影响途径存在负向作用。

本研究中的连锁群共有 5 个, 连锁群标记数在 3 个以下的 1 个。在同一连锁群上, 有些标记间的遗

表 5 番茄 SSC 的 QTL 分析

时期	QTL 标记	连锁群	位置	LOD 值	QTL 加性效应	表型变异(%)
绿熟期	SSR111-B	1	10.005	3.43	0.180798	10.5
	Tomato TC162363	1	58.237	2.13	-0.103132	6.4
	SSR104-B	1	10.997	2.12	0.117790	10.5
	LEaat006	1	0	2.01	0.123281	6.3
红熟期	Tomato TC162988	1	70.475	3.01	-0.0521846	11.1
	SSR67	1	69.906	2.97	-0.117943	8.8
	Tomato TC162363	1	58.237	2.80	-0.179349	8.1
	LEaat004	1	72.814	2.44	-0.0697493	8.7
	SSR95	1	69.619	2.43	-0.120541	7.8
	Tomato BI923336-B	1	64.508	2.41	-0.158633	7.0
	LEaat006	1	0	2.37	0.335895	13.6
	Tomato BI204603	1	64.633	2.31	-0.160711	6.8

传距离较远, 达 30 cM 以上, 接近自由交换值。由此可见, 标记在基因组上的分布较为松散, 造成这种情况的原因可能是多方面的。

首先, 这可能跟番茄基因组本身的特点有关, 番茄是二倍体物种, 须有大量的标记位点才能均匀地覆盖整个基因组, 本研究目前仅获得 110 个标记, 能够构建连锁的标记有 88 个, 标记位点分布在 12 条染色体上, 是十分松弛的, 可能由于很多连锁群尚未找到“桥梁”标记, 而各自作为不同的单元, 随着连锁群上标记数增多, 饱和度增大, 使原本标记数较少、连锁较松弛的连锁群, 可能整合到一个连锁群上。其次, 作图群体偏小, F_2 群体的基因型发生缺失, 这也可能会造成许多标记没有进入相应的连锁群。同时群体小会加剧偏分离的严重性, 导致很多在一个大群体中可正常分离的标记位点出现偏分离, 从而减少了有效标记的数目。再次, 在群体规模已定的前提下, 为使遗传图谱有足够的可信度、可靠性, 唯一可行的途径是增加分子标记的数目, 使该连锁图谱逐渐趋于饱和, 最终达到构建高密度遗传连锁图谱的目的。另外, 没有一种标记在基因组中分布是完全随机的, 利用特性上互补的不同 DNA 标记进行遗传作图, 将有助于提高遗传图谱的饱和度。

在绿熟期 and 红熟期共同检测 LEaat006 和 Tomato|TC162363 这两个标记, 说明番茄果实发育的过程中一些跟番茄 SSC 相关的数量性状基因一直在表达, 黄熟期没有检测到 QTL 可能原因是标记覆盖基因组较少, 有可能出现在其他连锁群上。同时 3 个时期检测到的 QTL 又呈现动态变化, 说明数量性状基因的表达受时空限制^[23]。Tomato|TC162363 与引物数据库比对得到乙酰脱氢酶有关参与新陈代谢代谢途径, 从而与 SSC 相关。Fulton 等^[33]利用利用高代回交

群体 *Lycopersicon esculentum* E6203 $\times$ *Lycopersicon pennellii* 检测到 CT145B 和 TG424 两个关于 SSC 的 QTLs, 分别位于第 4 和 9 连锁群上, 标记碱基序列没有列出。Tomato|TC162363 和 LEaat006, 其中 LEaat006 在绿熟期 and 红熟期的贡献率都达到 10% 以上, 会给分子标记的辅助选择育种提供一定的帮助。

目前人们所定位到的 QTL 在绝大多数情况下并不是实际的基因, 所定位的 QTL 的位置和效应是通过抽样测量和统计估计获得, 受试验误差和抽样误差的影响。统计分析得出 QTL 位置并非其物理上的位置, 而是概率意义上的位置。即使是借助高密度的饱和遗传图谱所作的定位, 在大多数情况下也只是染色体上影响某一数量性状的一个区域或片段。

另外不同群体由于遗传背景不一样, 同一性状的 QTL 在其中发生分离的位置和数目不完全一样, 根据不同群体得出的 QTL 会有差异。实际应用中要把 QTL 的群体特征等方面充分考虑 QTL 的复杂性。现有研究表明, QTL 具有多方面的复杂性。控制不同性状的 QTL 数目从几个到几十个不等; 同一性状各 QTL 的效应大小相差悬殊, 它们所能解释的性状变异从百分之几到百分之几十不等; QTL 的作用方式多样, 有加性、显性和互作等多种效应; QTL 还与环境存在互作。目前已发展出许多模型、遗传图谱构建和数量性状基因定位方法, 随标记技术和统计方法的发展, 可以把一个 QTL 剖分得更细, 直至达到基因和核苷酸水平。本研究仅得到 12 个 QTL 位点, 获得的 QTL 较少, 这其中的原因较多, 可能是由于环境影响、作图群体不同或者染色体本身特点导致的。

解决上述问题的关键需要不断加大标记的数目和构建新的遗传连锁图谱进行比对。随着番茄基因组测序的工作不断完成, 进行图位克隆, 为深入研

究数量性状打下基础。

参考文献(References):

- [1] 李景富, 徐鹤林. 中国番茄. 北京: 中国农业出版社, 2008, 35–36, 42–45.
- [2] Chen FQ, Foolad MR, Hyman J, Clair DAS, Beelaman RB. Mapping of QTLs for lycopene and other fruit traits in a *Lycopersicon esculentum* × *L. pimpinellifolium* cross and comparison of QTLs across tomato species. *Mol Breed*, 1999, 5(3): 283–299. [\[DOI\]](#)
- [3] 霍建勇, 刘静, 冯辉. 鲜食粉果番茄可溶性固形物含量及遗传分析. 沈阳农业大学学报, 2005, 36(2): 152–154.
- [4] Fulton TM, Bucheli P, Voirol E, Tanksley SD. Quantitative trait loci (QTL) affecting sugars, organic acids and other biochemical properties possibly contributing to flavor, identified in four advanced backcross populations of tomato. *Euphytica*, 2002, 127(2): 161–171. [\[DOI\]](#)
- [5] Causse M, Dohajda J, Lecomte L, Buret M, Hospital F. Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. *Theor Appl Genet*, 2007, 115(3): 429–442. [\[DOI\]](#)
- [6] 李君明, 徐和金, 周永健. 有关番茄果实中可溶性固形物和番茄红素的研究进展. 园艺学报, 2001, 28(增刊): 661–668.
- [7] Fridman E, Liu YS, Carmel-Goren L, Gur A, Shoshitaishvili T, Eshed Y, Zamir D. Two tightly linked QTLs modify tomato sugar content via different physiological pathways. *Mol Genet Genomics*, 2002, 266(5): 821–826. [\[DOI\]](#)
- [8] 周永健, 徐和金. 番茄几个主要加工性状的遗传分析. 遗传, 1990, 12(2): 1–4.
- [9] 陆朝福, 朱立煌. 植物育种中的分子标记辅助育种. 生物工程进展, 1995, 4: 11–15.
- [10] 李锡香, 朱德蔚, 杜永臣. 蔬菜作物数量性状基因位点研究进展. 园艺学报, 2001, 28(增刊): 617–626.
- [11] 邢永忠, 徐才国. 作物数量性状基因研究进展. 遗传, 2001, 23(15): 498–502.
- [12] 刘静, 霍建勇, 冯辉. 番茄风味品质相关性状研究综述. 辽宁农业科学, 2004, (6): 39–40
- [13] 杨润清, 宁海龙, 李文斌. 动态性状主基因的分离分析新方法. 上海交通大学学报(农业科学版), 2005, 23(4): 25–29.
- [14] Fulton TM, Beck-Bunn T, Emmatty D, Eshed Y, Lopez J, Petiard V, Uhlig J, Zamir D, Tanksley SD. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(5–6): 881–894. [\[DOI\]](#)
- [15] 高会江, 杨润清. 动态性状基因座的复合区间定位. 科学通报, 2006, 51(13): 23–29.
- [16] 杨永霞, Pathak PK, 朱军. 水稻苗重的耐冷性动态 QTLs 定位. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2005, 31(2): 131–138.
- [17] 杨晓军, 路明, 张世煌, 周芳, 曲延英, 谢传晓. 玉米株高和穗位高的 QTL 定位. 遗传, 2008, 30(11): 1477–1486.
- [18] 李嘉涵, 杨润清. 动态性状功能定位模型的优化. 上海交通大学学报(农业科学版), 2006, 24(6): 15–21.
- [19] 马爱芬, 王雯, 李加纳, 谌利, 王家丰, 刘列钊. 甘蓝型油菜种子发芽率 QTL 定位及相关生性状. 遗传, 2009, 31(2): 206–212.
- [20] He C, Poysa V, Yu K. Development and characterization of simple sequence repeat (SSR) markers and their use in determining relationships among *Lycopersicon esculentum* cultivars. *Theor Appl Genet*, 2003, 106(2): 363–373.
- [21] 曾长英, 徐芳森, 孟金陵, 王运华, 胡承孝. 从 QTL 到 QTG 的路还有多远? 遗传, 2006, 28(9): 1191–1198.
- [22] 章元明. 作物 QTL 定位方法研究进展. 科学通报, 2006, 51(9): 35–39.
- [23] Causse M, Duffe P, Gomez MC, Buret M, Damidaux R, Zamir D, Gur A, Chevalier C, Lemaire-Chamley M, Rothan C. A genetic map of candidate genes and QTLs involved in tomato fruit size and composition. *J Exp Bot*, 2004, 55(403): 1671–1685. [\[DOI\]](#)
- [24] Frary A, Doganlar S, Frampton A, Fulton T, Uhlig J, Yates H, Tanksley S. Fine mapping of quantitative trait loci for improved fruit characteristics from *Lycopersicon chmielewskii* chromosome 1. *Genome*, 2003, 46(2): 235–243. [\[DOI\]](#)
- [25] Fulton TM, Nelson JC, Tanksley SD. Introgression and DNA marker analysis of *Lycopersicon peruvianum*, a wild relative of the cultivated tomato. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(5–6): 895–902. [\[DOI\]](#)
- [26] 吴春艳. 水果中维生素 C 含量的测定及比较. 武汉理工大学学报, 2007, 29(3): 34–39.
- [27] Fulton TM, Chunwongse J, Tanksley SD. Microprep protocol for extraction of DNA from tomato and other herbaceous plants. *Plant Mol Biol Rep*, 1995, 13(3): 207–209. [\[DOI\]](#)
- [28] Bokschanin K, Przybyla AA. Copper (II) acetate improves the quality of pear (*Pyrus*) DNA during extraction plant. *Mol Biol Rep*, 2006, 24(2): 249. [\[DOI\]](#)
- [29] Rajput SG, Wable KJ, Sharma KM, Kubde PD, Mulay SA. Reproducibility testing of RAPD and SSR markers in tomato. *Afr J Biotech*, 2006, 5(2): 108–112.
- [30] Guo WZ, Wang W, Zhou BL, Zhang TZ. Cross-species transferability of *G. arboreum*-derived EST-SSRs in the diploid species of *Gossypium*. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(8): 1573–1581. [\[DOI\]](#)
- [31] 梁宏伟, 王长忠, 李忠, 罗相忠, 邹桂伟. 聚丙烯酰胺凝胶快速、高效银染方法的建立. 遗传, 2008, 30(10): 1379–1382. [\[DOI\]](#)
- [32] 刘杨, 陈火英, 魏毓棠. 番茄微卫星标记 SSR 反应体系的优化研究. 沈阳农业大学学报, 2008, 6(11): 37–40. [\[DOI\]](#)
- [33] Fulton TM, Grandillo S, Beck BT, Fridman E, Tanksley SD. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* × *Lycopersicon parviflorum* cross. *Theor Appl Genet*, 2000, 100(7): 1025–1042. [\[DOI\]](#)