

茄子基因遗传定位和遗传图谱构建的研究进展

林 琿^{1,2} 李大忠^{1,2} 李永平^{1,2} 康玉妹^{1,2} 薛珠政^{1,2} 温庆放^{1,2*} 俞道标³

(¹福建省农业科学院作物研究所, 福州 350013; ²福建省农业科学院蔬菜研究中心, 福州 350013;

³永安市农业局, 永安 366000)

摘要 基因定位有助于了解基因的功能, 而遗传图谱构建不仅可以对多种性状进行遗传分析, 同时也是开展基因定位、分子标记辅助选择育种以及图位克隆的基础。该文就近几年茄子基因遗传定位和遗传图谱构建进行了总结, 并讨论了所发现的问题, 结合当今分子生物学的前沿技术, 对今后我国茄子分子生物技术辅助育种的前景进行了展望。

关键词 茄子; 分子遗传定位; 分子遗传图谱

Reviews of Research on Genes Molecular Locating and Molecular Linkage Mapping in Eggplant

Lin Hui^{1,2}, Li Dazhong^{1,2}, Li Yongping^{1,2}, Kang Yumei^{1,2}, Xue Zhuzheng^{1,2}, Wen Qingfang^{1,2*}, Yu Daobiao³

(¹Crops Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; ²Vegetable Research Center, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; ³Agricultural Bureau of Yong'an, Yong'an 366000, China)

Abstract Gene mapping is helpful to understand gene function, and construction of a genetic map is used for genetic analysis of multiple traits, the basis for the studies of gene mapping, molecular marker assisted breeding and map based cloning. The research of gene molecular locating and molecular linkage mapping on califlower in recent years were reviewed in this paper. Combined with the current cutting-edge technology of molecular biology, the direction of the study in this field of our country was also prospected.

Keywords eggplant; gene molecular locating; molecular linkage mapping

茄子(*Solanum melongena* L.)于公元4~5世纪从东南亚传入我国, 是一种深受大众喜爱的重要蔬菜。茄子在我国广泛种植^[1-2], 传统的育种方式已经不能满足市场供求对品种的需求。茄子重要性状的遗传定位和遗传图谱构建对育种有非常重大的意义, 因此, 基因定位(gene molecular locating)和分子遗传图谱(molecular linkage mapping)构建成为育种家们积极研究和探索的方向。2014年, 日本科学家在英国《DNA Research》杂志上公布了茄子基因组^[3], 促进了基于基因组的相关标记的开发, 从而可以构建更

高密度的遗传图谱, 使相关的功能基因定位更为精准, 大大加快了茄子分子育种的步伐。本文就茄子基因遗传定位和遗传图谱构建进行细致的总结, 旨在为我国的茄子分子育种事业提供理论依据。

1 茄子基因遗传定位的研究

茄子的很多重要的经济性状都属于数量性状, 易受遗传背景和外部环境的影响, 在世代更迭中有连续变异的遗传特点, 为育种和生产带来了巨大的困难。分子标记技术的诞生推动了茄子遗传图谱的

收稿日期: 2016-06-24 接受日期: 2016-10-20

福建省公益基金(批准号: 2014R1026-6、2016R1025-11)和福建省自然科学基金(批准号: 2014J01115)资助的课题

*通讯作者。Tel: 0591-87573380, E-mail: fjvrc@163.com

Received: June 24, 2016 Accepted: October 20, 2016

This work was supported by the Public Welfare Foundation of Fujian Province (Grant No.2014R1026-6, Grant No.2016R1025-11) and the Natural Science Foundation of Fujian Province (Grant No.2014J01115)

*Corresponding author. Tel: +86-591-87573380, E-mail: fjvrc@163.com

网络出版时间: 2016-12-26 15:42:29 URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20161226.1542.002.html>

构建和基因遗传定位。

1.1 抗病相关的基因定位

茄子遍布亚洲、地中海、欧洲等地,在世界范围内被广泛栽培。茄子的生产易受多种病害的侵袭,尤其是青枯病、黄萎病和枯萎病,对茄子危害很大。病害是制约茄子栽培和生产的重要因素。发病时,轻则减产20%~30%,重则几近绝收^[4]。近年来,育种家们收集了大量抗源材料,从中挑选出优质抗源,经过潜心钻研,使三大病害的抗病基因相继得到了定位。

1.1.1 抗青枯病的基因定位 青枯病是一种具有毁灭性的土传细菌性病害,是茄科作物最主要的病害之一。该病在热带和亚热带地区,如我国东南部沿海省份(广东、广西、福建等地)频频爆发^[5]。已有的研究表明,青枯病病菌存在丰富的种内遗传多样性和明显的致病力分化^[6],给青枯病的准确诊断和防治增加了难度。目前,茄子的青枯病抗病机制仍存在争议。孙宝娟等^[5]研究表明,茄子青枯病的抗性基因受1~2对基因控制,属于不完全隐性遗传;而Cao等^[7]认为,其抗性是由单显性基因控制;Lebeau等^[8]发现,青枯病的抗性受1对显性主效基因控制。已有的研究结果的差异提示,需要更多的实验来论证茄子青枯病的抗性是由单基因还是多基因控制、是显性遗传还是隐性遗传。我国遗传育种学家很早就开展了茄子青枯病的抗病基因定位研究。朱华武等^[9]发现了1条与茄子抗青枯病基因连锁的随机扩增多态性DNA标记(random amplified polymorphic DNA, RAPD)S264₇₈₀。孙保娟等^[5]用扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)标记定位了1个抗性标记39A₉₈₀。RAPD和AFLP都不是共显性标记,并且RAPD稳定性差、重复性不高,而AFLP程序繁琐、不易操作^[10]。2013年,Lebeau等^[8]用微卫星DNA(simple sequence repeat, SSR)和相关序列扩增多态性(sequence-related amplified polymorphism, SRAP)找到了1个抗青枯病基因,命名为*ERs1*,该基因和CO×067a标记相连锁,定位在2号连锁群上。SSR和SRAP都为共显性标记,可重复性高,便于实验室间遗传图谱的交流和合作,有利于进一步遗传图谱整合,为构建高密度精细的遗传连锁图谱创造了条件。

青枯病相较于其他病害,其致病机理复杂多变,生理小种种类繁多,对各种环境适应性强,对茄子危害性极大。因此,青枯病的数量性状座位(quantitative

trait locus, QTL)定位研究一直是茄子育种家们研究的焦点。从2002年开始,有十几个青枯病生理小种的全基因测序已经完成,这为进一步探索青枯病致病机理和寻找防治靶标,为下一步茄子致病基因的克隆分析提供了坚实的平台^[11]。目前,育种家们仅是对抗青枯病菌的关键基因进行较为深入的研究,而调控青枯病菌的网络机理仍未探明。在未来的研究中,这将成为科研工作者们研究的方向。只有知晓整个控制致病网络的研究机理,才能更好地发展控制青枯病菌的有效方法^[12]。

1.1.2 抗黄萎病的基因定位 黄萎病是危害较为严重的维管束真菌性病害,病原菌主要为大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae* Kleb)和黑白轮枝菌(*Verticillium albo-atrum*),半知菌亚门、淡色孢科、轮枝菌属。黄萎病病原菌的寄主极为广泛,对高温和剧烈的温度变化适应性强,在茄科作物上发病率极高。科学家们在抗黄萎病致病机制研究中发现,茄子黄萎病抗性受2对加性-显性-上位性主基因控制^[13]。2003年,Sunseri等^[14]以茄子栽培种“Duia”与抗黄萎病野生茄“Sodomeum(*S. linnaeanum*)”的种间杂交的F₂代群体,采用RAPD和AFLP技术对茄子抗黄萎病的性状作图,并期望从中找到与抗黄萎病基因连锁的分子标。控制黄萎病最有效的方法是开发抗黄萎病的茄子品种^[15]。2015年,Liu等^[16]应用栽培种茄子和带有抗黄萎病基因的野生种茄子杂交并不断地回交的方式,将野生物种中的抗黄萎病基因PI388846引入到栽培茄子中,开发了抗黄萎病基因特定的标记SIVR844,并通过BC₄回交群体测试它,结果发现,所有的植株都抗病。将栽培种和野生抗病植株杂交和回交,是一种让有效抗病基因渗入到栽培品种的方法,但这种方法周期长。近年来,科学家们比较倾向于利用克隆和测序的方法获得抗病品种,效率高、见效快。此外,还有细胞融合和离体筛选等方法。

1.1.3 抗枯萎病的基因定位 枯萎病,也称疫病,是由真菌或细菌引发的植物病害,发病突然,症状包括严重的点斑、凋萎或叶、花、果、茎或整株植物的死亡。科学家们一致认为,对枯萎病的抗性遗传受单基因控制。2008年,意大利科学家Laura等^[17]研究发现,茄子的枯萎病抗性受单基因控制。同年,Mutlu等^[18]利用抗病资源“LS2436”和感病资源“NSFS99”的BC₃的F₂群体材料研究茄子枯萎病抗

性,发现其抗性也是单基因遗传。该实验找到3个和抗性基因连锁的标记,分别是SRAP标记Me₈/Em₅、SRAP-RGA标记Em₁₂/GLPL₂和RAPD标记H₁₂,其中,SRAP-RGA标记Em₁₂/GLPL₂是主导标记,它们与目标基因间的遗传距离分别为1.2、1.2和2.5 cM。在这个基础上,该实验室还将SRAP标记转换成SCAR标记,实验证实了这2个SCAR和目的基因在F₂群体BC₁和BC₃ F₂代的交叉点上,这些标记物在研究茄子和茄属作物在抗枯萎病基因之间的同线性上提供了一个起点。同时,识别抗枯萎病的SCAR标记将有助于指导今后抗枯萎病分子辅助育种在基因型上的筛选。

1.1.4 抗根结线虫病的基因定位 对茄子具有很强危害性的土传性病害还有根结线虫病。国内外对茄科番茄和辣椒的研究较为深入,而对茄子的研究较少。番茄是茄科的模式作物,它的抗病基因可通过基因组比较分析应用到茄子上^[19]。2006年,Goggin等^[20]将番茄上的抗病基因Mi-1.2转移到茄子上,使茄子植株具有抗线虫的能力。2013年,Bagnaresi等^[21]对茄子野生种托鲁巴姆(托鲁巴姆是在世界范围内被广泛使用的抗土传性真菌性病害、细菌性病害和线虫病的优质野生茄子资源)进行研究,尤其对其线虫抗性基因进行研究,并试图进一步分析其抗性机制。

茄子抗病基因的定位是茄子基因组学的一个热点,是茄子分子辅助育种和传统育种研究密切关注的重点之一。茄子的抗病基因定位研究还处于初级阶段,重要基因的致病机制还未探明,比如茄子的青枯病抗病遗传机理至今仍存在疑问。黄萎病和枯萎病的抗病机理虽已明确,但抗病基因还没有连锁到特定的连锁群上,为基因的交流和应用带来了阻碍。茄子的抗病基因定位研究仍有很大的发展空间,茄子的黄萎病和枯萎病全基因组的测序未见报道,将茄子抗病基因转移到栽培种中并大力推广依然还有很长的路要走。随着科学技术的日新月异,茄子抗病的研究已经从原来的化学防治向物理防治、生物防治和抗病品种防治的方向发展,因此,使茄子的生产符合我国农业可持续发展大政方针是科研工作者关注的焦点。

1.2 主要农艺性状

茄子的农艺性状中的果形、果色、果长、果重等,它们与优质丰产的育种目标紧密关联,这些农艺性状的基因遗传(quantitative trait locus, QTL)定位将为育种实践提供有益参考。2001年,Nunome等^[22]运用

RAPD和AFLP两个分子标记构建了首张茄子遗传图谱,并定位了4个基因,分别与果形、果色、茎色和萼片颜色相关。2003年,Fray等^[23]利用栽培种和野生种构建一张种间茄子遗传图谱,在8个位点上发现了63个有关叶、花、果、植株特征的QTL定位,结果发现,来自野生品种的等位基因对F₂植株的贡献率大于栽培种,尤其在开花时间、花、果实、萼片大小、果色等农艺性状上。研究表明,茄子花青素的存在受单基因控制,为显性遗传;果肉绿色相对白肉受单基因控制,为显性遗传^[24]。2012年,Qiao等^[25]以圆茄自交系“106”和长茄自交系“113”的F₂群体构建了一张图谱,获得9个QTL定位,其中2个与果形指数相关,5个与果实长度相关,2个与果径相关。同年,Barchi等^[26]构建了一张全长为1 390 cM的连锁图谱,发现7个QTL与花青素含量有关。和茄子果实相关的QTL位点聚集在染色体特定的区域,表现出目的基因的多效性。通过和番茄的同源性研究,得到了几个茄子的重要农艺性状QTL的遗传信息^[27]。2014年,Fray等^[28]在原来研究的基础上,加密了茄子的遗传连锁图谱。结果发现,在密度增加后,大量重要农艺性状的QTL出现了,如与茄子的毛羽、干刺和色素有关的QTL,定位在第3、6和10号染色体上。可见,图谱的密度越大,越有利于茄子重要性状QTL的定位与挖掘。

新世纪以来,对茄子重要农艺性状的基因定位有了很大进展,一些研究揭示了茄子的重要形态和生理性状的遗传信息,为茄子分子辅助育种提供了一个广阔的平台。但由于各个实验室构建群体的亲本不同,为图谱的交流和整合带来了困难。许多重要基因转化应用到茄子分子辅助育种中的工作开展并不顺利,用于作图的材料不是单纯育种材料的组合,这使得遗传图谱和分子辅助育种工作相分离,农艺性状的基因定位只能停留在理论研究上,真正能用于优良品种的创制少之又少;育种专家们运用不同的标记锚定相关基因,对同一性状的QTL定位无法进行比较研究。科研工作者在研究中普遍运用F₂等暂时性群体进行重要性状的遗传定位,这些群体内个体植株属于杂合基因型,虽构建方便但它们产生的后代易分离,不利于重复检测,实验不可重复;仅仅少数实验是运用回交自交系、DH群体或RIL群体等个体遗传多样性丰富的永久性群体来精细定位。今后,育种专家们应加强交流,构建一个方便交

流的平台,各实验室可共同挖掘有益农艺性状基因,多应用易于交流和比较的分子标记进行基因定位,促使有益基因的深度挖掘和利用,从而加快茄子分子辅助育种的步伐。

1.3 果实品质

引起果实褐变的多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、果实产生苦味和毒素的甾族配糖生物碱和皂甙等是影响茄子果实品质的重要因素。为此,不少学者开展了茄子果实品质方面的研究^[29-37]。

茄子具有抗癌、抗氧化、抗炎症、预防心血管疾病、预防肥胖和糖尿病等功效,是因为其果肉组织中含有一种名为绿原酸的多酚类物质^[30-31]。绿原酸占茄子总多酚含量的70%~90%,因此,研究绿原酸意义重大^[32-33]。茄子果肉中还有一种多酚是由多酚氧化酶催化产生的氧化多酚,它能引起果肉氧化褐变,从而影响茄子的果实外观品质^[35-36]。2014年, Gramazio等^[29]科研工作者们构建了1个包含42个同源保守同线性片段II(conserved syntenic segment II, COSII)、99个SSR、88个AFLP、9个CAP和1个形态标记的遗传图谱,这个图谱长1 085 cM,分布在12个连锁群上。该图谱定位了参与绿原酸合成途径的6个基因,分别是苯丙氨酸氨裂合酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、4-羟基肉桂酸(cinnamate 4-hydroxylase, C4H)、4-肉桂酰辅酶A连接酶(4-cinnamoyl-CoA ligase, 4Cl)、羟基桂皮酰辅酶A转移酶(hydroxycinnamoyl-CoA hydroxycinnamoyl transferase, HCT)、香酸-3-羟基化酶(P-coumarate 3-hydroxylase, C3H)和羟基肉桂酰辅酶A奎尼羟基肉桂转移酶(hydroxycinnamoyl-CoA quinate hydroxycinnamoyl transferase, HQT)。还定位了5个多酚氧化酶家族基因,分别是PPO₁、PPO₂、PPO₃、PPO₄和PPO₅。这些基因的定位将有助于育种家们筛选出高绿原酸含量和多酚氧化酶活性低的新品种,该品种将不易褐变并可提高抗癌防病功效,更有益于人体的健康。

除了对人体有益的绿原酸外,茄子果实中还含能使果肉产生苦味并对人体有潜在毒性的甾族配糖生物碱和皂甙^[37]。2016年, Toppino等^[34]以作图亲本为“305E40”×“67/3”杂交的F₂代156个单株为研究试材构建了一张图谱,该图谱不仅定位了干物质、糖、有机酸、绿原酸等与健康相关化合物的QTL位点,它还定位2个主要甾体配糖生物碱(solasonine solamargine)的QTL。该研究为将来茄子开发新品种

以及在降低茄子苦味和潜在毒素的果实品质改善方面提供有效的辅助作用。

1.4 单性结实

单性结实是指植物的胚珠在天然或人工刺激下不经授精而结成不含种子的果实现象。在高温、低温等逆境中,茄子单性结实可以降低落花落果,提高产量降低栽培成本,经研究证实,茄子单性结实的遗传是由单显性核基因控制。2008年,刘富中等^[38]研究发现,单性结实是由单显性核基因控制;2009年,张映等^[39]验证了刘富中的研究结果,单性结实是由显性核基因控制;2012年, Miyatake等^[40]也发现,单性结实基因受单个显性基因控制。2000年初,刘富中等^[38]采用AFLP分子标记和改良的群分(simplify the high-throughput sequencing technologies, BSA)法,从512对AFLP引物中筛选出1个AFLP标记,命名为E₇₅/M₅₃₋₇₀。此后, Miyatake等^[40]对2个组合(ALF2:LS1934×AE-P03和NAF2:Nakate-Shinkuro×AE-P03)杂交获得的F₂群体进行作图,定位了2个与单性结实相关的基因,其中Cop8.1是主效基因,和est_cpa03j24标记相连锁,位于8号连锁群上,并通过回交法得到了验证。虽然两个实验室都开展了茄子单性结实的相关研究,但是由于两个团队所用的研究材料不同、种植条件不同、使用的分子标记技术不同等,不利于进行基因的比较研究,使得茄子的单性结实研究只能停留在理论研究阶段。

2 茄子遗传图谱的构建研究

遗传图谱即遗传连锁图谱,是指基因组中基因以及专一的多态性标记之间相对位置的图谱,它是基因组研究中的一个重要组成部分。根据作图亲本可分为种内遗传图谱和种间遗传图谱。种内遗传图谱是作图亲本均来自栽培种*S. melongena*的2个品系所构建的遗传图谱,这类图谱标记的多态性较少,但对分子辅助育种更有意义。而种间遗传图谱是以茄子栽培种*S. melongena*和其他种,如野生种*S. linnaeanum*为作图亲本所构建的遗传图谱,这类图谱对构建高饱和图谱不可或缺。

2.1 种内遗传图谱

2001年, Numome等^[21]构建了第1张茄子遗传图谱,从此拉开了茄子遗传图谱的序幕。Nunome等^[22,41-42]分别在2001、2003和2009年构建了3张图谱。从图谱(表1)可见,分子标记从最初的RAPD和

表1 主要的茄子遗传连锁图谱和QTL定位
Table 1 The main eggplant genetic linkage map and QTL mapping

作图亲本 Mapping parents	群体类型 Group type	群体大小 Group size	标记总数 Number of tag	总图距(cm) Map distance (cm)	连锁群数 Linkage group	标记类型 Marker type	图谱类型 Map type	鉴定的QTL Identification of QTL	参考文献 Reference
EPL-1×WCGR112-8	F ₂	168	181	779.2	21	RAPD, AFLP	Intraspecific	4; fruit-related traits	[22]
EPL-1×WCGR112-8	F ₂	120	162	716.9	17	RAPD, AFLP, SSR	Intraspecific		[41]
EPL-1×WCGR112-8	F ₂	94	236	959.1	14	SSR	Intraspecific		[42]
106×113	F ₂	216	108	1 007.9	15	SSR, AFLP	Intraspecific	9; fruit-related traits	[25]
LS1934×AE-PO3	F ₂	135	250	1 414.6	12	SSR, SNP	Intraspecific	4; parthenocarp-related traits	[40]
LS1934×Nakate-Shinkuro	F ₂	93	176	1 153.8	15	SSR, SNP, SOL, EST	Intraspecific	3; parthenocarp-related traits	
LS1934×AE-PO3	F ₂	93	711	1 285.5	12	SSR, SNP, InDel	Intraspecific		[43]
LS1934×WCGR118-2	F ₂	90	573			SNP, InDel, SSR	Intraspecific		
131×141	F ₂	237	53	532.2	13	SSR	Intraspecific	9; fruit-related traits	[45]
MM195×MM738	F ₂	58	233	1 480	12	RFLP	Interspecific		[46]
MM195×MM738	F ₂	58	270	1 535	12	COSII, SMP, CSS	Interspecific		[47]
P11767×Buia	F ₂	48	273	736	12	RAPD, AFLP	Interspecific		[14]
MM738×AG91-25	F ₂	119	200	884	18	RAPD, AFLP, SSR, SRAP	Interspecific		[8]
MM195×MM738	F ₂	108	864	1 518	12	AFLP, RFLP, COSII	Interspecific	71; 32 traits related	[48]

AFLP到SSR标记,总图距779.2~959.1 cM,平均图距为4.3~4.9 cM。RAPD和AFLP标记虽然不需要了解茄子的基因组序列信息,能够快速操作,易于获得图谱,但它们扩增的片段在非编码区,必须转化成SCAR标记,才能用于分离目的基因。而SSR标记的引物是根据茄子的基因组序列信息设计出来的,该标记保守性高、多态性好,在茄子种内具有很高的传递性,可进行目的基因的QTL定位。用于QTL定位的遗传图谱的平均图距要小于10 cM。图谱的总图距越长,平均图距越小,寻找到有效目的基因的概率越高。2012年, Miyatake等^[40]以“LS1934”和“AE-PO₃”为作图亲本, F₂群体的135个单株为作图群体构建遗传图谱,该遗传图谱包含252个标记(其中, SSR标记118个, SNP标记132个, SOL标记1个, EST标记1个),分散在12个连锁群中,覆盖1 414.6 cM,平均图距5.66 cM。Miyatake等^[40]构建的茄子种内图谱总图距首次突破了1 000 cM,利用SSR、SNP、SOL和EST-SSR等便于图谱进行比较分析和整合的分子标记。同年,日本科学家Fukuoka等^[43]利用SNP、InDel和SSR分子标记技术,构建了包含809个SNP、InDel标记和475个SSR标记的遗传图谱,图谱覆盖1 285.5 cM,平均图距为1.4 cM相较于Miyatake的遗传图谱,该图谱标记更丰富、平均图距更小,能更容易找出目的基因。

国内茄子遗传图谱研究的开展起步较晚,虽进步很快,但仍处于初步阶段,在图谱长度和密度上有提高的空间,在重要性状的挖掘和精细定位还有很长的路要走。2010年,房超等^[44]应用“255-4-4”和“巴-3”杂交获得的F₂群体的118个单株为试材筛选出24个SRAP标记,构建了总长度为381.3 cM,平均距离为19.1 cM的遗传图谱,24个标记连在4个连锁群上。2015年,葛海燕等^[45]以果实性状差异显著的种质材料绿茄“131”和上海本地长茄“141”为作图亲本,构建了237个株系的F₂群体,采用450对SSR标记构建遗传图谱,定位茄子果实单果质量、果长、果径、果形指数和果实花萼大小的QTL。国内的茄子遗传图谱无论是利用的分子标记,还是图距长度和平均图距,都与国外研究水平存在一定差距(表1)。

2.2 种间遗传图谱

对茄子种间遗传图谱的研究以Doganlar等^[46]、Wu等^[47]、Doganlar等^[48]所在实验室的贡献较大。2002年, Doganlar等^[46]以茄子“MM738”和野生茄子“MM195”为作图亲本,杂交获得F₂为作图群体,构

建茄子种间遗传图谱,这个图谱包括12个连锁群,含233个RFLP标记,总图距1 480 cM,平均图距6.35 cM。2009年, Wu等^[47]以Doganlar等^[46]建立的茄子遗传连锁图谱为基础,构建了包含110个COSII标记、123个SMP标记和37个CSS标记,总图距长1 535 cM,平均图距为6.1 cM。2014年, Doganlar等^[48]在原来试验的基础上,构建包含400个AFLP标记、348个RFLP标记和116个COSII标记,总图距长1 518 cM,平均图距为1.8 cM,加密了图谱(表1)。

此外,2003年, Sunseri等^[44]也以茄子栽培种“Buia”和抗黄萎病的野生种“Sodomeum(*S. linnaeanum*)”为作图亲本杂交获得F₂作图群体构建茄子遗传图谱,该图谱包括117个RAPD标记和156个AFLP标记,覆盖12个连锁群,总图距为736 cM,平均图距为2.7 cM。2013年, Lebeau等^[8]用高感材料“MM738”和高抗材料“AG91-25”种间杂交F₆重组自交系的119个单株为作图群体,应用SSR和SRAP分子标记构建连锁遗传图谱,全长884 cM,平均距离为8.8 cM,分布在18个连锁群上,所有位点都显著相关,最大位点距离在18号连锁群上,距离为25.5 cM,在该连锁群上找到了一个抗青枯病的显性基因*ERsI*(表1)。

2.3 遗传图谱的比较研究

2002年, Doganlar等^[46]绘制第一张种间遗传图谱,开始了对茄子遗传图谱的比较研究。他对茄子、番茄、马铃薯和辣椒等同属茄科蔬菜的遗传连锁图谱作了比较研究。结果表明,番茄与马铃薯关系较近,其次与茄子,接着是辣椒。研究表明,62个QTL位点有40%的位点至少有其他一种近缘种与之有同源关系。2008年, Wang等^[49]在番茄、马铃薯、茄子遗传图谱的同源染色体上进一步发现了一个CSS包含105 Kb区域。研究还表明,两三百万年前这些物种有共同的起源。2010年, Wu等^[50]在2009年的研究基础上识别大量守恒的同源保守同线性片段II(COSII)标记,对茄子、番茄、马铃薯、辣椒和烟草进行了比较基因组研究。这些数据揭示了在过去三千万年中茄科家族整个染色体进化的过程和特性,从中推测出茄科祖先染色体变化速度、染色体倒置和易位节点以及共同祖先的基因组配置。与其他物种相比,茄科祖先染色体变异速度缓慢,染色体倒置发生率高于易位^[50]。2014年, Doganlar等^[48]使用同源标记建立茄子和番茄染色体之间的同线关系,并揭示了33个染色体重组片段和11个两者之间不同区域。同年,

Frary等^[28]通过和番茄、辣椒、马铃薯遗传图谱进行比较研究发现, 直接同源35%的QTL位点对茄科蔬菜的基因功能具有保守性, 这些QTL位点在茄科蔬菜上具有通用性。综上所述, 茄科的种间存在同源保守区域, 这为茄科近缘种之间的信息交流架起了一座桥梁。通过构建共祖图谱和进行比较基因组研究, 找出同源区域目的基因的QTL位点, 为茄子遗传图谱研究提供参考。

3 问题与展望

园艺作物的重要经济性状和农艺性状中, 大多数是数量性状, 表现型易受自然环境的影响, 因此, 育种专家们难以将基因型和表现型联系在一起。分子生物学和基因遗传定位的飞速发展研究两者之间的关系提供了有效手段。至今, 基因遗传定位在许多农作物上都已开展, 并借此克隆获得了相关性状的重要基因^[51-52], 该研究在番茄上开展较早, 而在茄子上则相对滞后^[53]。对茄子基因遗传的定位主要围绕果形、果色、茎色、萼片颜色、单性结实等农艺性状开展, 对抗寒、抗旱、耐涝等抗逆性状及其他重要经济性状研究较少; 少数有用的目的基因被定位, 但也只是停留在理论阶段, 被应用于生产实践中则很少。今后, 要加大力度开发对茄子重要经济性状有益的基因遗传(QTL)定位, 挖掘有效基因, 推动实验室到生产实践的进程, 从而为创制大量优异的茄子种质资源添砖加瓦。

2000年初, 育种家们就展开了茄子遗传图谱构建的研究, 并在之后的近二十年里有长足进步, 但在茄子遗传图谱构建方面的研究仍存在很多问题: (1) 大多数实验材料是基于F₂临时群体, 含有杂合基因, 后代可分离, 无法重复实验; (2) 多数遗传图谱是利用RAPD、RFLP、AFLP、基因组SSR等标记, 这些标记稳定性低、重复性差、操作费力或开发困难, 工作量大, 不利于遗传图谱构建工作的顺利开展; (3) 大多数遗传图谱平均遗传图距都在1.8~9.3 cM之间, 低于1 cM的高精密度遗传图谱几乎没有。今后, 应该加大力度开发如DH、RIL这样的永久性群体, 增加检测的精确性, 提高定位的效率。此外, 要加大力度开发稳定性高、操作简单的分子标记, 如SNP和InDel标记, 以期构建高密度饱和遗传图谱。番茄的全基因组测序已经完成, 作为茄科蔬菜一个参照的基因组, 它能推动近缘种的基因家族、同源基

因、基因定位、基因图谱、基因克隆等研究。例如, Ezio等^[54]通过和番茄的基因组的同源比较分析, 定位了茄子与产量相关的几个QTL基因簇位点。因此, 重视茄科蔬菜间遗传图谱的比较研究对茄子的分子辅助育种工作有事半功倍的作用, 比较图谱和比较基因组的研究不容忽视^[19]。2014年, 茄子的全基因组被日本学者破译^[3], 这为进一步揭示茄子遗传密码提供了大量的遗传信息, 推动了茄子遗传育种研究工作进入全基因组时代。

参考文献 (References)

- 1 孙保娟, 黎振兴, 李植良. 茄子分子生物学研究进展. 吉林蔬菜(Sun Baojuan, Li Zhenxing, Li Zhiliang. Eggplant research progress of molecular biology. Jilin Vegetables) 2010; 4: 42-6.
- 2 吴雪霞, 查丁石, 朱宗文, 金海军, 李 贤. 茄子分子育种研究进展. 江西农业学报(Wu Xuexia, Cha Dingshi, Zhu Zongwen, Jin Haijun, Li Xian. Research advance in molecular breeding of eggplant. Acta Agriculturae Jiangxi) 2011; 3(5): 66-7.
- 3 Hirakawa H, Shirasawa K, Miyatake K, Nunome T, Negoro S, Ohya A, *et al.* Draft genome sequence of eggplant (*Solanum melongena* L.): the representative solanum species indigenous to the old world. DNA Res 2014; 21(6): 649.
- 4 魏小伞, 曹必好, 雷建军, 陈国菊, 陈清华. 茄子抗病育种研究进展. 中国蔬菜(Wei Xiaosan, Cao Bihao, Lei Jianjun, Chen Guoju, Chen Qinghua. Research progress on disease resistance breeding of eggplant. China Vegetables) 2010; 10: 1-8.
- 5 孙保娟, 廖 毅, 李植良, 黎振兴, 孙光闻. 与茄子青枯病抗性相关基因连锁的AFLP标记研究. 分子植物育种(Sun Baojuan, Liao Yi, Li Zhiliang, Li Zhenxing, Sun Guangwen. AFLP markers linked to genes related to bacterial wilt resistance of eggplant. Molecular Plant Breeding) 2008; 6(5): 929-34.
- 6 Lebeau A, Daunay MC, Frary A, Palloix A, Wang JF, Dintinger J, *et al.* Bacterial wilt resistance in tomato, pepper, and eggplant: Genetic resources respond to diverse strains in the *Ralstonia solanacearum* species complex. Phytopathology 2011; 101(1): 154-65.
- 7 曹必好, 雷建军, 孙秀东, 陈国菊, 孟成民. 茄子RAPD分子标记图谱的构建. 园艺学报(Cao Bihao, Lei Jianjun, Sun Xiudong, Chen Guoju, Meng Chenmin. Construction of RAPD markers linkage map for eggplant. Acta Horticulturae Sinica) 2006; 33(5): 1092.
- 8 Lebeau A, Gouy M, Daunay MC, Wicker E, Chiroleu F, Prior P, *et al.* Genetic mapping of a major dominant gene for resistance to *Ralstonia solanacearum* in eggplant. Theor Appl Genet 2013; 126(1): 143-58.
- 9 朱华武, 姚元干, 刘志敏, 杨建国, 陈惠明, 邹学校. 茄子抗青枯病基因的RAPD标记研究. 园艺学报[Zhu Huawu, Yao Yuangan, Liu Zhimin, Yang Jianguo, Chen Huiming, Zou Xuexiao. Studies on RAPD marker of bacterial wilt resistance gene in eggplant (*Solanum melongena*). Acta Horticulturae Sinica] 2005; 32(2): 321-3.
- 10 马建强, 姚明哲, 陈 亮. 茶树遗传图谱研究进展. 茶叶科学[Ma Jianqiang, Yao Mingzhe, Chen Liang. Research progress in genetic map of tea plant (*Camellia sinensis*). Journal of Tea

- Science] 2010; 30(5): 329-35.
- 11 乔俊卿, 陈志谊, 刘邈洲, 刘永锋, 梁雪杰, 张磊. 茄科作物青枯病研究进展. 植物病理学报(Qiao Junqing, Chen Zhiyi, Liu Youzhou, Liu Yongfeng, Liang Xuejie, Zhang Lei. Research progress on bacterial wilt of nightshade family. Acta Phytopathologica Sinica) 2013; 3(1): 1-10.
 - 12 徐进, 冯洁. 植物青枯菌遗传多样性及致病基因组学研究进展. 中国农业科学(Xu Jin, Feng Jie. Advances in research of genetic diversity and pathogenome of *Ralstonia solanacearum* species complex. Scientia Agricultura Sinica) 2013; 46(14): 2902-9.
 - 13 庄勇, 王述彬. 茄子近缘种黄萎病抗性鉴定及遗传分析. 江苏农业学报(Zhuang Yong, Wang Shubing. Identification and inheritance of *Verticillium* wilt resistance in eggplant related species. Jiangsu Journal of Agriculture Sciences) 2009; 25(4): 847-50.
 - 14 Sunseri F, Sciancalepore A, Martelli G. Development of RAPD AFLP map of eggplant and Improvement of tolerance to *Verticillium* wilt. Acta Horticulturae 2003; 625: 107-15.
 - 15 Reddy AC, Sudarshini Venkat Singh TH, Aswath C, Reddy KM, Reddy DC, Isolation L. Characterization and evolution of NBS-LRR encoding disease-resistance gene analogs in eggplant against bacterial wilt. European Journal of Plant Pathology 2015; 143(3): 417-26.
 - 16 Liu J, Zheng Z, Zhou X, Feng C, Zhuang Y. Improving the resistance of eggplant (*Solanum melongena*) to *Verticillium* Wilt using wild species *Solanum linnaeanum* Euphytica 2015; 201(3): 463-9.
 - 17 Laura T, Giampiero G, Leonardo R. Inheritance of fusarium wilt resistance introgressed from *Solanum aethiopicum* Gilo and *Aculeatum* groups into cultivated eggplant (*S. melongena*) and development of associated PCR-based markers. Mol Breeding 2008; 22(2): 237-50.
 - 18 Mutlu N, Boyaci FH, Göçmen M, Abak K. Development of SRAP, SRAP-RGA, RAPD and SCA Rmarkers linked with a Fusarium wilt resistance gene in eggplant. Theor Appl Genet 2008; 117(8): 1303-12.
 - 19 张立慧, 王志敏, 郭航, 吕焕青, 安礼渝, 汤青林, 等. 番茄基因组学研究进展. 园艺学报(Zhang Lihui, Wang Zhimin, Gao Han, Lü Huanqing, An Liyu, Tang Qinglin, et al. Research progresses of tomato genome. Acta Horticulturae Sinica) 2014; 41(9): 1802-10.
 - 20 Goggin FL, Jia LL, Shah G, Hebert S, Williamson VM, Ullman DE. Heterologous expression of the Mi-1.2 gene from tomato confers resistance against nematodes but not aphids in eggplant. Mol Plant Microbe Interact 2006; 19(4): 383-8.
 - 21 Bagnaresi P, Sala T, Irdani T, Scotto C, Lamontanara A, Beretta M, et al. *Solanum torvum* responses to the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. BMC Genomics 2013; 14(1): 1-21.
 - 22 Nunome T, Ishiguro K, Yoshida T. Mapping of fruit shape and color development traits in eggplant (*Solanum melongena* L.) based on RAPD and AFLP markers. Breeding Sci 2001; 51(1): 19-26.
 - 23 Frary A, Doganlar S, Daunay MC, Tanksley SD. QTL analysis of morphological traits in eggplant and implications for conservation of gene function during evolution of solanaceous species. Theor Appl Genet 2003; 107(2): 359-70.
 - 24 Daunay MC, Aubert S, Frary A, Doganlar S, Lester RN, Barendse G, et al. Eggplant (*Solanum melongena*) fruit colour: Pigments, measurements and genetics. Proceedings of the XIIth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Capsicum and eggplant. Xiith Eucarpia Meeting on Genetics & Breeding of Capsicum & Eggplant 2004; 108-16.
 - 25 乔军, 陈钰辉, 王利英, 刘富中, 张映, 连勇. 茄子果形的QTL定位. 园艺学报(Qiao Jun, Chen Yuhui, Wang Liying, Liu Fuzhong, Zhang Ying, Lian Yong. QTL analysis for fruit shape in eggplant based on genetic linkage map. Acta Horticulturae Sinica) 2012; 39(6): 1115-22.
 - 26 Barchi L, Lanteri S, Portis E, Vale G, Volante A, Pulcini L, et al. A RAD tag derived marker based eggplant linkage map and the location of QTLs determining anthocyanin pigmentation. PLoS One 2012; 7(8): e43740.
 - 27 Portis E, Barchi L, Toppino L, Lanteri S, Acciarri N, Felicioni N, et al. QTL mapping in eggplant reveals clusters of yield-related loci and orthology with the tomato genome. PLoS One 2014; 9(2): e89499.
 - 28 Frary A, Frary A, Daunay MC, Huvenaars K, Mank R, Doganlar S. QTL hotspots in eggplant (*Solanum melongena*) detected with a high resolution map and CIM analysis. Euphytica 2014; 197(2): 211-28.
 - 29 Gramazio P, Prohens J, Plazas M, Andujar I, Herraiz FJ, Castillo E, et al. Location of chlorogenic acid biosynthesis pathway and polyphenol oxidase genes in a new interspecific anchored linkage map of eggplant. BMC Plant Biol 2014; 14(1): 1-15.
 - 30 Plazas M, Prohens J, Cunat AN, Vilanova S, Gramazio P, Herraiz FJ, et al. Reducing capacity, chlorogenic acid content and biological activity in a collection of scarlet (*Solanum aethiopicum*) and gboma (*S. macrocarpon*) eggplants. Int J Mol Sci 2014; 15(10): 17221-41.
 - 31 Mori T, Umeda T, Honda T, Zushi K, Wajima T, Matsuzoe N. Varietal differences in the chlorogenic acid, anthocyanin, soluble sugar, organic acid, and amino acid concentrations of eggplant fruit. J Hort Sci Biotech 2013; 88(5): 657-63.
 - 32 Plazas M, Andujar I, Vilanova S, Hurtado M, Gramazio P, Herraiz FJ, et al. Breeding for chlorogenic acid content in eggplant: Interest and prospects. Notulae Botanicae. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca 2013; 41(1): 26-35.
 - 33 Docimo T, Francese G, Palma M, de Mennella D, Toppino L, Lo Scalzo R, et al. Insights in the fruit flesh browning mechanisms in *Solanum melongena* genetic lines with opposite postcut behavior. J Agr Food Chem 2016; 64(22): 4675-85.
 - 34 Toppino L, Barchi L, Scalzo R, Palazzolo E, Francese G, Fibiani M, et al. Mapping quantitative trait loci affecting biochemical and morphological fruit properties in eggplant (*Solanum melongena* L.). Front Plant Sci 2016; 7: 256.
 - 35 Prasannalaxmi K, Rani PU. Interactions between herbivore *Leucinodes orbonalis* G and its host plant *Solanum melongena* L.: A study on insect induced direct plant responses. Allelopathy J 2016; 37(2): 273-86.
 - 36 Teresa D, Gianluca F, Alessandra R, Giorgia B, Monica De P, Laura B, et al. Phenylpropanoids accumulation in eggplant fruit: Characterization of biosynthetic genes and regulation by a MYB transcription factor. Front Plant Sci 2015; 6: 1233.
 - 37 Gramazio P, Vilanova S, Plazas M, Andujar I, Hurtado M, Herraiz F, et al. Is it possible to combine high content in phenolics with low browning in fruits and vegetables? A case in eggplant. Bulletin UASVM Horticulture 2013; 70(1): 115-23.

- 38 刘富中, 万翔, 陈钰辉, 连勇, 宋明. 茄子单性结实基因的遗传分析及AFLP分子标记. 园艺学报(Liu Fuzhong, Wang Xiang, Chen Yuhui, Lian Yong, Song Ming. Inheritance of the eggplant parthenocarpy and AFLP molecular marker. Acta Horticulturae Sinica) 2008; 35(9): 1305-9.
- 39 张映, 刘富中, 陈钰辉, 连勇. 低温下茄子单性结实特性的研究. 中国蔬菜(Zhang Ying, Liu Fuzhong, Chen Yuhui, Lian Yong. Characteristics of eggplant parthenocarpy at low temperature. China Vegetables) 2009; 2: 16-20.
- 40 Miyatake K, Saito T, Negoro S, Yamaguchi H, Nunome T, Ohya A, *et al.* Development of selective markers linked to a major QTL for parthenocarpy in eggplant (*Solanum melongena* L.). Theor Appl Genet 2012; 124(8): 1403-13.
- 41 Nunome T, Suwabe K, Iketani H, Hirai M. Identification and characterization of microsatellites in eggplant. Plant Breeding 2003; 122(3): 256-62.
- 42 Nunome T, Negoro S, Kono I. Development of SSR markers derived from SSR enriched genomic library of eggplant *Solanum melongena* L.. Theor Appl Genet 2009; 119(6): 1143-53.
- 43 Fukuoka H, Miyatake K, Nunome T, Negoro S, Shirasawa K, Isobe S, *et al.* Development of gene-based markers and construction of an integrated linkage map in eggplant by using *Solanum* orthologous (SOL) gene sets. Theor Appl Genet 2012; 125(1): 47-56.
- 44 房超, 李跃建, 刘独臣, 刘小俊, 杨志荣. 茄子种质资源SSR鉴定及遗传多样性分析. 四川大学学报(自然科学版)(Fang Chao, Li Yuejian, Liu Duchun, Liu Xiaojun, Yang Zhirong. Analysis of eggplant linkage map using SRAP molecular markers. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, Natural Science Edition) 2011; 48(1): 179-85.
- 45 葛海燕, 刘扬, 陈火英. 茄子果实性状相关基因的QTL定位. 园艺学报(Ge Haiyan, Liu Yang, Chen Huoying. QTL analysis of fruit-associated traits in eggplant. Acta Horticulturae Sinica) 2015; 42(11): 2197-205.
- 46 Doganlar S, Frary A, Daunay MC. A comparative genetic linkage map of eggplant (*Solanum melongena*) and its implications for genome evolution in the *Solanaceae*. Genetics 2002; 161(4): 1697-711.
- 47 Wu F, Eannetta N, Xu Y. A detailed synteny map of the eggplant genome based on conserved ortholog set II (COSII) markers. Theor Appl Genet 2009; 118(5): 927-35.
- 48 Doganlar S, Frary A, Daunay M. High resolution map of eggplant (*Solanum melongena*) reveals extensive chromosome rearrangement in domesticated members of the *Solanaceae*. Euphytica 2014; 198: 231-41.
- 49 Wang Y, Diehl A, Wu FN, Vrebalov J, Giovannoni J, Siepel A, *et al.* Sequencing and comparative analysis of a conserved syntenic segment in the *Solanaceae*. Genetics 2008; 180(1): 391-408.
- 50 Wu FN, Tanksley SD. Chromosomal evolution in the plant family *Solanaceae*. BMC Genomics 2010; 11(1): 1-11.
- 51 龚文兵, 肖扬, 周雁, 边银丙. 食用菌QTL定位研究进展. 园艺学报(Gong Wenbing, Xiao Yang, Zhou Yan, Bing Yinbing. Research progress on QTL mapping in edible fungi. Acta Horticulturae Sinica) 2011; 38(9): 1800-6.
- 52 潘宏兵, 任羽, 杨光穗, 尹俊梅. 花卉遗传连锁图谱构建及QTL定位研究进展. 热带作物学报(Pan Hongbing, Ren Yu, Yang Guangsui, Yi Junmei. Flower genetic linkage map construction and QTL positioning research progress. Chinese Journal of Tropical Crops) 2012; 33(4): 771-7.
- 53 张春芝, 刘磊, 孙玉燕, 周龙溪, 杨宇红, 谢丙炎. 利用类番茄LA2951渐渗系群体鉴定番茄抗晚疫病QTL. 中国农业科学[Zhang Chunzhi, Liu Lei, Sun Yunyan, Zhou Longxi, Yang Yuhong, Xie Bingyan. A review on introgression line (IL) populations and their use in tomato. Scientia Agricultura Sinica] 2012; 45(6): 1093-105.
- 54 Ezio P, Lorenzo B, Laura T, Sergio L, Nazzareno A, Nazzareno F, *et al.* QTL mapping in eggplant reveals clusters of yield related loci and orthology with the tomato genome. PLoS One 2014; 9(2): e89499.