

## 利用 CAPS 标记转育野生番茄的高产基因

李红<sup>1,2</sup>, 杜永臣<sup>1</sup>, 王孝宣<sup>1</sup>, 宋明<sup>2</sup>, 高建昌<sup>1</sup>, 国艳梅<sup>1</sup>, 朱德蔚<sup>1</sup>, 戴善书<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; <sup>2</sup>中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘要:**【目的】将野生多毛番茄中的高产基因渗入到普通番茄骨干亲本以创造高产番茄育种材料。【方法】TA1229 是野生多毛番茄 (*Lycopersicon hirsutum* acc.) LA1777 的一个近等基因系, 带有来源于 LA1777 的高产基因 (QTL)。通过杂交、回交和分子标记辅助选择方法对 TA1229 × 9706 的 BC<sub>1</sub> 群体进行遗传分析。【结果】获得 23 个比 TA1229 含有的外源染色体片段更短的渐渗系, 其中 16 个渐渗系为高产番茄材料, 并检测到了一个影响番茄成熟果实平均重量的 QTL, 将其定位于标记 TG53 和 TG158 之间。【结论】16 份渐渗系可用作为高产番茄新种质。

**关键词:** CAPS; QTL; 分子标记辅助选择; 高产; 番茄

## Introgression of High Yield Genes from *Lycopersicon.hirsutum* acc.LA1777 Using CAPS Marker

LI Hong<sup>1,2</sup>, DU Yong-chen<sup>1</sup>, WANG Xiao-xuan<sup>1</sup>, SONG Ming<sup>2</sup>, GAO Jian-chang<sup>1</sup>, GUO Yan-mei<sup>1</sup>,  
ZHU De-wei<sup>1</sup>, DAI Shan-shu<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Horticulture and Landscape College, Southwest University, Chongqing 400716; <sup>2</sup>Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** 【Objective】Using high yield genes from wild tomato can enrich tomato breeding resources and accelerate tomato breeding programs. 【Method】In this study, the near-isogenic line TA1229, containing a 24-cM introgression at the bottom of chromosome 1 from *Lycopersicon hirsutum* acc.LA1777, affected several high yield traits. The TA1229×9706 BC<sub>1</sub> population was analyzed by marker-assisted selection and the traits of the population were evaluated. 【Result】Twenty-three recombinant individuals carrying a shorter segment than TA1229 were obtained. Among them, 16 lines with the chromosome 1 recombinant segment increased tomato yield. QTL affecting yield was found between TG53 and TG158. 【Conclusion】Sixteen recombinant lines are useful for improvement of tomato varieties.

**Key words:** CAPS; QTL; Marker assisted selection; High yield; Tomato (*Lycopersicon esculentem* Mill)

### 0 引言

【研究意义】番茄 (*Lycopersicon esculentem* Mill) 的丰产稳产是其育种研究及生产实践中的重要目标之一<sup>[1,2]</sup>。近 20 年来, 传统的产量育种已取得了长足的进展, 育成的番茄品种比对照增产 20%~30%<sup>[1]</sup>。但是, 长期以来利用较高的选择压, 导致目前番茄育种依赖于很窄的遗传背景<sup>[3,4]</sup>, 利用常规育种技术和现有的资源很难育成超过当前最好栽培品种产量 10% 的新品种。【前人研究进展】有研究表明<sup>[5-8]</sup>, 在多毛番茄

(*L.hirsutum*)、潘那利番茄 (*L.pennellii*)、醋栗番茄 (*L.pimpinellifolium*)、小花番茄 (*L.parviflorum*)、奇美留斯基番茄 (*L.chmielewskii*) 等果实小、产量低的野生和未驯化的番茄中存在增加产量的 QTL (quantitative trait loci)。国内外为了利用这些 QTL 进行了系统研究, 共鉴定了 40 多个与番茄产量有关的 QTL, 建立了其近等基因系 (QTL-NILs)<sup>[9-13]</sup>, 并克隆了一个具有负作用的 QTL: *fw2.2*<sup>[14,15]</sup>, 这些 QTL 分布于番茄的 12 条染色体上, 主要集中在染色体 1、2、3、4、8 上。【本研究切入点】目前存在的问题是

收稿日期: 2006-03-06; 接受日期: 2006-10-24

基金项目: 北京市自然科学基金资助项目 (6042023), 农业部蔬菜遗传与生理重点开放实验室资助项目

作者简介: 李红 (1981-) 女, 山西大同人, 硕士研究生, 研究方向为番茄分子育种。通讯作者杜永臣 (1955-), 男, 河北昌黎人, 教授, 博士, 研究方向为蔬菜遗传育种。Tel: 010-68919538; E-mail: yongchen.du@mail.caas.net.cn

QTL 近等基因系中含有的野生番茄的染色体片段长度较长, QTLs 与小果实等不良基因间连锁累赘的影响比较大, 在育种中直接利用难度较大<sup>[3,5]</sup>。因此, 打破连锁累赘, 将野生资源中的高产 QTL 导入到优良的栽培骨干亲本中, 实现高产基因的聚合, 将极大地推动产量育种。【拟解决的关键问题】本课题组通过国际合作获得了一系列近等基因系材料, 其中 TA1229 是多毛番茄的 1 个近等基因系<sup>[5]</sup>, 含有来自多毛番茄第 1 染色体底端的长 24 cM 的 DNA 片段。已经证明, 该片段含有增加产量的 QTL, 能增加植株重量和果实重量, 在植株生长的晚期阶段仍能维持其生长率, 维持营养生长与生殖生长之间的转化<sup>[5]</sup>。本研究旨在结合常规育种技术和分子标记辅助选择手段, 将 TA1229 中的高产 QTL 渗入到本课题组优良骨干亲本 9706 中, 以期获得高产番茄育种种质。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料及性状调查

(1) TA1229, 来源于美国番茄遗传资源中心 (tomato genetics resource center, TGRC), 是野生多毛番茄 (*L. hirsutum*) LA1777 的一个亚近等基因系, 含有来源于 LA1777 长约 24 cM 的染色体片段; 栽培番茄骨干材料 9706, 来自中国农业科学院蔬菜花卉研究所鲜食番茄组, 果实粉红色, 无限生长类型, 产量高, 抗病毒病、叶霉病和枯萎病; (2) 216, TA1229 与 9706 的 F<sub>1</sub> 代; (3) 261, 用 9706 为轮回亲本的 BC<sub>1</sub> 代。

TA1229、9706 及其 F<sub>1</sub> 代于 2004 年 1 月种植于日光温室中, 2005 年春季将 BC<sub>1</sub> 代种植于露地, 平均每 0.7 m<sup>2</sup> 种植 1 株, 共 160 株。

分单株对各个指标进行调查。产量从第 1 穗果实转色期开始调查, 每隔 5~10 d 调查 1 次, 共调查 5 次。其中第 1~4 次只调查各单株的成熟果实数量和重量, 第 5 次将每株上的所有果实摘下, 分别调查成熟果实和绿果的数量和重量。在第 2 次和第 3 次调查时, 取每株上能代表该植株果实大小的 3 个果实, 分别测量其横径、纵径和心室数。在植株拉秧时, 分别测定各株的叶重、茎重。最后统计各个单株的成熟果实平均重、青果平均重、果实平均重、坐果率 (果实总个数÷总花数) 以及果型指数 (果实平均直径÷果实平均纵径) 等。

### 1.2 CAPS 分析

待幼苗长到八叶期, 采用 CTAB 法提取嫩叶 DNA。

对 Cornell 大学网址 (www.sgn.cornell.edu/maps/tomato-arabidopsis) 公布的潘那利番茄第 1 染色体末端的 8 个 RFLP 标记 TG17、TG27、TG53、TG158、TG269、TG476、TG580 和 TG617 标记进行酶切扩增多态性序列 (cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS) 标记的转化。引物由 Primer3 程序 (<http://www-genome.wi.mit.edu/cgi-bin/primer/primer3.cgi>) 设计, 标记名称仍用原来 RFLP 标记的名称, 引物由上海生工生物技术有限公司合成 (表 1)。

表 1 根据 RFLP 标记序列设计的 CAPS 引物

Table 1 The designed primers of CAPS from RFLP markers

标记 Primer	左侧引物 Left primer	右侧引物 Right primer
TG17	5'-CGGCTGTGTACGTATCTGGA-3'	5'-AAATCAATTGAACCGGCTGT-3'
TG27	5'-ACCAATTTGTGCGGTGTC-3'	5'-CTTTTTAAACGCCCAACTGC-3'
TG53	5'-TTCCCTGCTAGGAGGGATGA-3'	5'-CAGAGGGTTGATCACAACAA-3'
TG158	5'-TGTTTTCTTTTAGAATGAAGTAACCT-3'	5'-TGGTCCGTTTCAATGTCT-3'
TG269	5'-CGAAGCCAAATTCCTCCTCA-3'	5'-GTTCCCAATTTGCTTGCAC-3'
TG476	5'-AAATCTGATGCTCGGCTGAT-3'	5'-AGGCGAAGGGACCAAGTTAT-3'
TG580	5'-ATCGTGGGGCTGATGATTT-3'	5'-AGACTTCTGGCAGCTGGAC-3'
TG617	5'-GTGGTCCAAAAGGATTTGC-3'	5'-AGCATCCGCTGCGTATTA-3'

在对 RFLP 引物进行转化分析时, 主要对 CAPS-PCR 反应体系中的模板 DNA 浓度、Mg<sup>2+</sup>浓度和 PCR 循环体系中的退火温度进行优化。

优化的 PCR 扩增体系包括: 50 ng 模板 DNA、2.5

μl 10×PCR buffer、250 μmol·L<sup>-1</sup> dNTPs (Promage)、1.25U Taq DNA 聚合酶 (Promage)、Mg<sup>2+</sup>浓度 1.5~2.0 mmol·L<sup>-1</sup> (最终浓度)、每个引物的浓度为 0.2 μmol·L<sup>-1</sup> (最终浓度), 最终体积为 25 μl, 覆盖 20 μl 石蜡油以防止反应过程中水分的蒸发。优化的 PCR 循

环体系为：先 92℃ 3 min，然后 40 个扩增循环：92℃ 1 min，62℃ 1.5 min，72℃ 2 min，最后一个加尾步骤 72℃ 8 min。不同引物的退火温度在 57~61℃ 之间。利用 1% 琼脂糖凝胶 (0.5×TBE 缓冲液) 电泳 PCR 产物，每个样品加 5 μl PCR 产物，3 μl 上样缓冲液，溴化乙锭染色，利用凝胶成像系统检测多态性。

在 PCR 扩增产物与预期结果一致的情况下，对 PCR 产物用限制性内切酶消化。限制性内切酶反应体系为：1.5 μl 限制性内切酶缓冲液，0.2 μl 限制性内切酶 (10 U·μl<sup>-1</sup>，TaKaRa)，3.3 μl 超纯水。其中 *TaqI* 消化反应温度为 65℃，*HinfI* 消化反应温度为 37℃，水浴中反应 3~6 h。利用 2% 琼脂糖凝胶电泳酶切产物，每个样品加 15 μl 酶切产物，3 μl 上样缓冲液，溴化乙锭染色。在凝胶成像系统下检测酶切产物的多态性。

## 2 结果与分析

### 2.1 CAPS 分析

CAPS 分析结果表明，标记 TG27 无论改变退火温度，还是改变 Mg<sup>2+</sup> 浓度，都得不到理想的 PCR 产物，而标记 TG269 和 TG617 得到了预期的 PCR 产物，但经限制性内切酶消化后多态性和预期结果不一致，这两个标记需要利用更多的限制性内切酶进行消化分析。

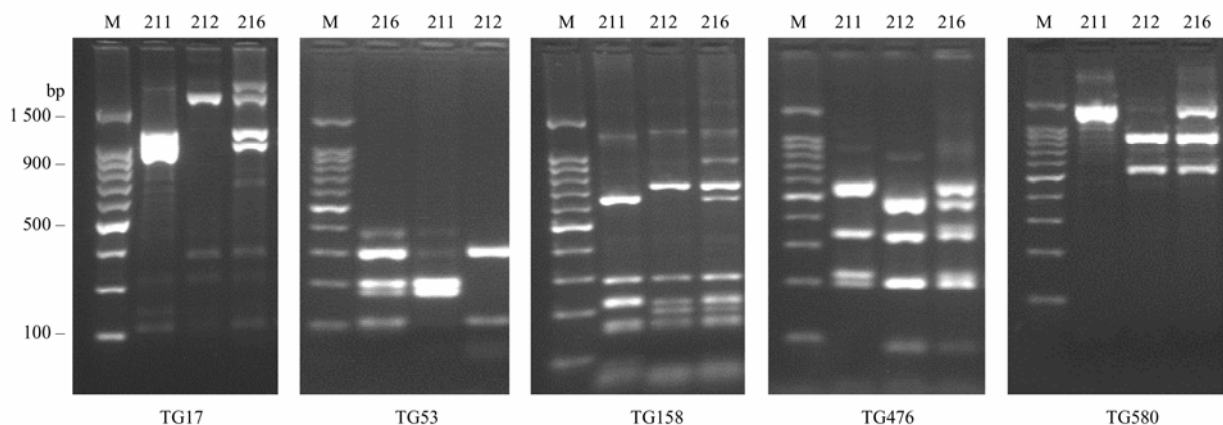
标记 TG17 在退火温度 60℃、Mg<sup>2+</sup> 浓度为 2.0

mmol·L<sup>-1</sup> 的条件下，经 PCR 扩增后获得 1 条分子量为 2.4 kb 的谱带，在各种基因型之间没有多态性。PCR 产物经过限制性内切酶 *TaqI* 消化后，在 9706 和 TA1229 之间出现多态性。TA1229 消化后得到 2 条谱带，其特征谱带的分子量为 1 400 bp 和 1 000 bp；9706 没有酶切位点不能被消化；杂交后代中具有两亲本的所有特征谱带 (图 1)。

TG53 在退火温度 58℃、Mg<sup>2+</sup> 浓度为 1.5 mmol·L<sup>-1</sup> 的条件下，经 PCR 扩增后获得 1 条分子量为 500 bp 的谱带，在各种基因型之间没有多态性。PCR 产物经过限制性内切酶 *TaqI* 消化后，在 9706 和 TA1229 之间出现多态性。TA1229 消化后得到 2 条谱带，其特征谱带的分子量为 210 bp、180 bp；9706 消化后得到 2 条谱带，其特征分子量为 300 bp、110 bp；杂交后代中具有两亲本的所有特征谱带 (图 1)。

TG158、TG476 和 TG580 也得到了类似的结果，其电泳图谱和特征分子量如图 1 和表 2 所示。

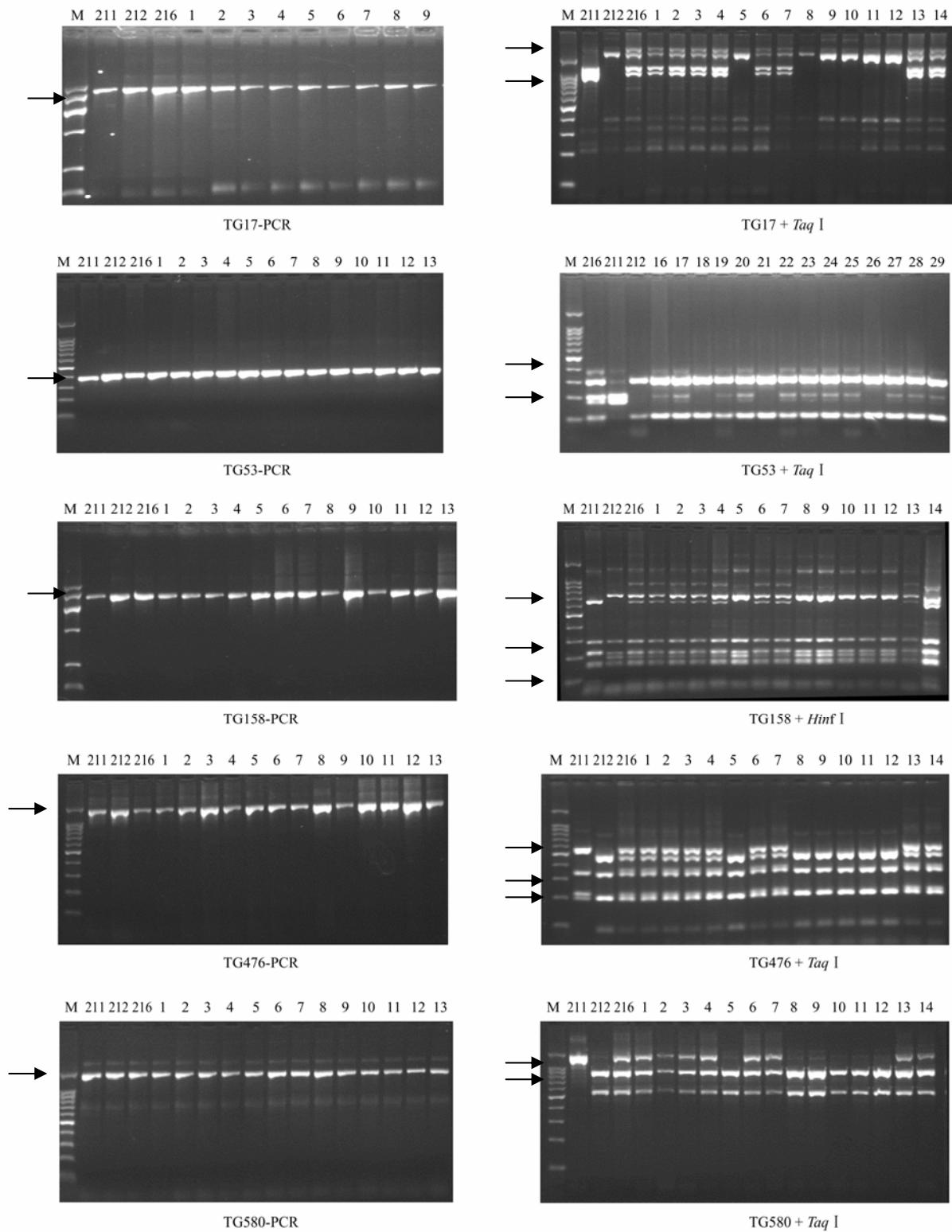
利用新建立的 5 个 CAPS 标记对 TA1229 与 9706 的 BC1 群体的 160 个单株进行分析 (图 2 为部分单株的结果)。TG17 的分析结果表明，含有 TA1229 特征基因型的阳性杂和单株有 89 株，不含的有 69 株，缺失 2 株，符合 BC1 群体 1 : 1 的性状分离规律；TG158 的分析结果表明，含有 TA1229 特征基因型的阳性杂合单株有 82 株，不含的有 73 株，缺失 5 株，符合 BC1 群体 1 : 1 性状分离规律；TG53、TG476 和 TG580 标记的结果也均符合 BC1 代 1 : 1 的分离规律。在利用



M: Marker; 211: TA1229; 212: 9706; 216: TA1229 与 9706 的杂交一代  
M: Marker; 211: TA1229; 212: 9706; 216: F<sub>1</sub> generation of TA1229 and 9706

图 1 标记 TG17、TG53、TG158、TG476 和 TG580 的 CAPS 分析结果

Fig. 1 The results of analysis by using CAPS primers TG17, TG53, TG158, TG476 and TG580



M: Marker; 211: TA1229; 212: 9706; 216: TA1229 与 9706 的杂交一代; 1~14, 16~29: 212 和 216 的回交一代  
 M: Marker; 211: TA1229; 212: 9706; 216: F<sub>1</sub> generation of TA1229 and 9706; 1-14, 16-29: BC<sub>1</sub> generation of 212 and 216

图 2 利用标记 TG17、TG53、TG158、TG476、TG580 对 BC<sub>1</sub> 代的分析结果  
 Fig. 2 The CAPS analysis on BC<sub>1</sub> by using marks TG17, TG53, TG158, TG476, TG580

表 2 5 个 RFLP 转化为 CAPS 标记后的多态性

Table 2 The polymorphism of 5 RFLP marks after converting to CAPS

标记 Markers	退火温度 Annealing temperature (°C)	Mg <sup>2+</sup> 浓度 Mg <sup>2+</sup> (mmol · L <sup>-1</sup> )	PCR 产物分子量 MW of PCR (bp)	限制性内切酶 Enzyme	消化后的分子量 MW after digestion (bp)		
					9706	TA1229	F <sub>1</sub>
TG17	60	2.0	2400	TaqI	2400	1400+1000	2400+1400+1000
TG53	58	1.5	400	TaqI	300+110	210+180	300+210+180+110
TG158	57	1.5	2350	HinI	750+290+280+220+180	650+290+220+180	750+650+290+220+180
TG476	58	1.5	1400	TaqI	450+310+200	550+330+210+200	550+450+330+210+200
TG580	61	1.5	1450	TaqI	880+540	1400	1400+880+540

上述标记对 BC<sub>1</sub> 群体进行分析后, 得到标记间发生交换的单株 23 株, 分别为 261-7、13、14、15、52、54、65、79、80、82、85、86、132、133、134、135、139、142、143、144、145、149、150。

## 2.2 QTL 分析和高产番茄材料的获得

### 2.2.1 QTL 分析

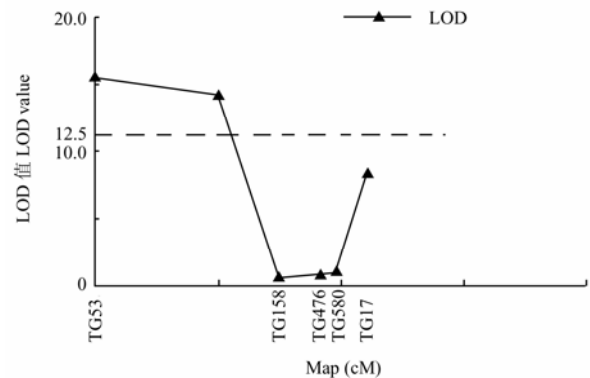
采用软件 MAPQTL4.0 对 5 个 CAPS 标记进行连锁分析并对影响番茄产量的各个分量进行 QTL 分析。

通过连锁分析将 5 个标记定位于第 1 染色体上, 其在染色体上的顺序为: TG53、TG158、TG476、TG850 和 TG17, 其遗传距离分别为 7.5、1.8、0.6 和 1.3 cM, 共覆盖长为 11.3 cM 的染色体片段。(图 3)。

通过对影响番茄产量的各个分量进行 QTL 分析, 在 Permutation Test 命令下, 成熟果实平均重量所得到的 LOD 阈值为 12.5, 对此性状进行多模型 QTL 作图 (multiple QTL model) 得图 3。由图 3 可知, 图中的 2 个峰值(1 和 2)所对应的 LOD 值分别为 15.5 和 14.5, 均大于 LOD 阈值 12.5, 因此可将控制成熟果实平均重的 QTL 粗略定位在 TG53 和 TG158 之间约 7.5 cM 的位置。

### 2.2.2 高产番茄材料的获得

从 BC<sub>1</sub> 代的 160 株番茄材料中筛选出了 16 个在 TG53 和 TG158 之间发生单交换的单株。其中 261-7、13、14、15、79、85、86、132、133、134、142、144、145、150 的基因型为 (0, 1) 型; 261-54、65 的基因型为 (1, 0) 型。其成熟果平均单果重位于前 3 位的有 8 株(图 4), 分别为 261-144 (0.14 kg)、261-133 (0.12 kg)、261-150 (0.12 kg)、261-54 (0.11 kg)、261-65 (0.11 kg)、261-79 (0.11 kg)、261-132 (0.11 kg)、261-142 (0.11 kg)。以基因型为 (0, 0) 和基因型为 (1, 1) 的材料为对照, 经方差分析结果表明, 这 16 份材料的成熟果实平均重量显著高于对照, 因此初步判定控制成熟果实平均重量的 QTL 对产量的影响为正效应, 而这 16 份材料可作为高产番茄的新种质。



横轴为 TG17、TG53、TG158、TG476、TG580 在染色体上的位置。纵轴为 LOD 值, 峰值为 QTL 在染色体上的位点, 水平的虚线代表 QTL 阈值

The abscissas correspond to the positions of TG17, TG53, TG158, TG476, TG580 in chromosome 1, the y-axis corresponds to LOD and the peak value corresponds to the QTL site on the chromosome, the site of dashed line is the threshold value of QTL

图 3 成熟果平均重多模型 QTL 图

Fig. 3 The multiple QTL model of the average weight of ripeness fruit

## 3 讨论

### 3.1 本试验获得的 5 个标记在染色体上的位置

TG53、TG158、TG476、TG580 和 TG17 和康奈尔大学网址 ([http://www.sgn.cornell.edu/maps/tomato\\_arabidopsis/chr1c.pl](http://www.sgn.cornell.edu/maps/tomato_arabidopsis/chr1c.pl)) 公布的潘那利番茄图谱上的标记顺序 (TG17、TG53、TG158、TG476 和 TG580) 有差异。本研究中针对多毛番茄长为 24 cM 的染色体片段利用 160 个单株构成的 BC<sub>1</sub> 群体进行了遗传分析, 相当于用 1 万多个单株构成的群体对整个基因组进行的分析。利用 5 个标记对 23 个重组单株进行多次重复分析的结果均一致。因此, 本研究得到的 5 个 CAPS 标记在染色体上的顺序结果是可靠的。发生在该染色体片段上的标记顺序的差别可能是引起多毛番茄和潘那利番茄形态特征差异的重要的遗传原因之一, 因此,



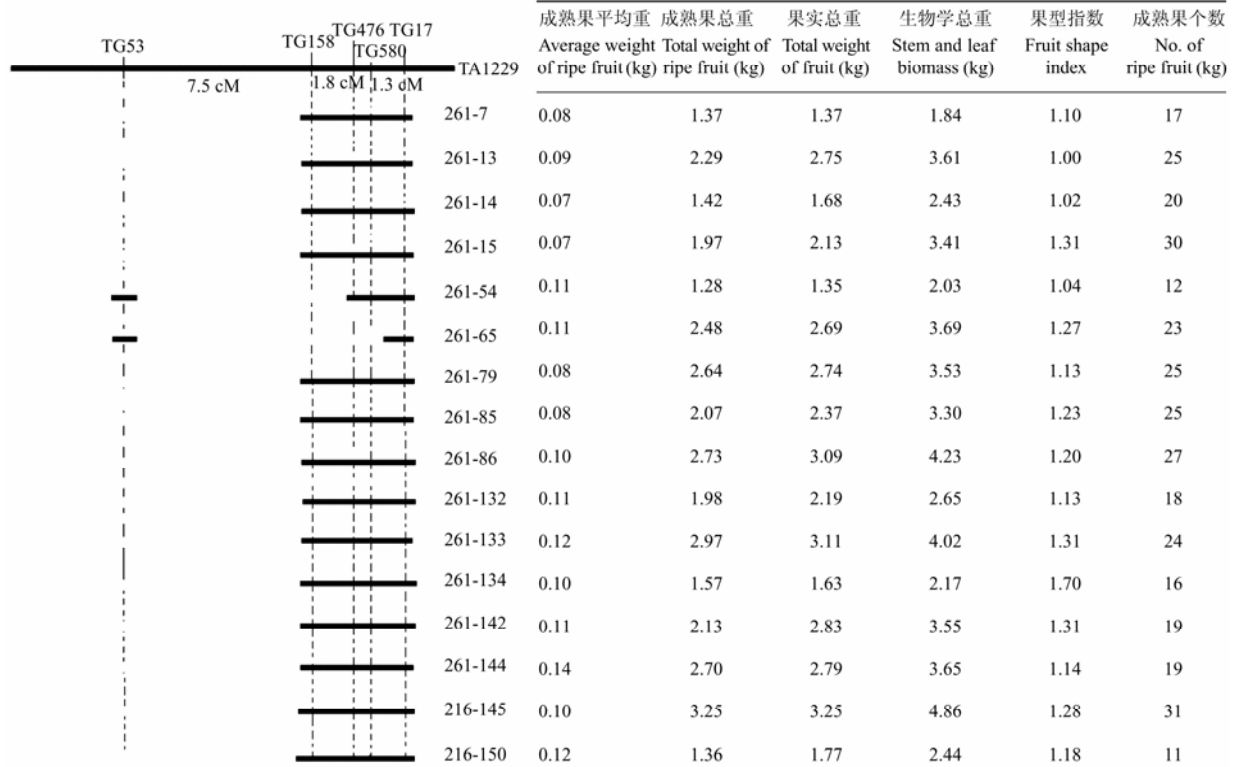


图 4 番茄第 1 染色体末端长 11.3 cM 片段的分子遗传图谱

Fig. 4 The molecular genetic map of the 11.3 cM fragment from the bottom of chromosome 1

进一步对潘那利番茄和多毛番茄该染色体片段进行序列分析和遗传研究, 可探索番茄的进化过程。

**3.2** 关于控制果重的基因, 前人的研究表明平均单果重以特殊配合力为主, 占 60.1%, 而一般配合力占 39.9%, 果重的狭义遗传力较小, 受环境的影响较大, 分别为 17.65%~24.9%和 46.67%<sup>[18]</sup>。1999 年 Grandillo<sup>[6]</sup>和 Tanksley<sup>[12]</sup>总结了自 1982 到 1998 对番茄果重 QTL 研究结果, 根据分子图谱上标出的果重 QTL 位置来看, 已遍及番茄的全部 12 条染色体, 其中通过至少两个以上相互独立的研究所确定的同一果重 QTL 已有 28 个, 在第 1 染色体上有 3 个。2000 年在多毛番茄第 1 染色体末端长 40 cM 的染色体片段上 CT70A 和 TG375 之间也检测到一个控制番茄平均果重的 QTL<sup>[5]</sup>。在第 1 染色体末端的果重基因都存在一个普遍的特点, 就是和可溶性固形物、果实颜色等重要的农艺性状紧密连锁。例如余延年根据对皮色、封顶性和橙色果肉与果重的关系的分析, 指出果重基因分别与 *Y*、*y* 基因, *Sp*、*sp* 基因和 *T*、*t* 基因连锁<sup>[18]</sup>。

已有的研究表明<sup>[5]</sup>, 在多毛番茄第 1 染色体

末端长 24 cM 的染色体片段上, 在 TG158 和 TG27 之间存在影响单株总产量的 QTL。但在本试验中未检测出该 QTL, 其原因有: (1) 未利用在该染色体片段上饱和的分子标记; 但本试验只利用了 5 个 CAPS 标记, 这对该染色体片段上控制产量的 QTL 进行精细定位是不够的; (2) 由于产量性状受环境影响较大, 而现有的 BC1 世代较低, 受外因影响更大, 若能将其延续到 BC2, BC3 代, 将会增加 QTL 定位的精确度。

**3.3** 试验得到的 16 份高产 QTL 材料, 除产量较高外, 其长势、叶重、茎重等指标都显著高于对照, 可应用于番茄育种和分布于该染色体片段上的基因或 QTL 的克隆中。特别是近等基因系 261-54 和 261-65 的外源染色体片段比较短, 这两份材料对减少连锁累赘, 建立完全以普通材料作为遗传背景的亚近等基因系, 控制番茄产量平均重 QTL 进行更进一步的定位将有更为重要的作用。

**3.4** 下一步的工作将建立该染色体片段更为饱和的扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)、随机扩增多态性 DNA (random

amplified polymorphic DNA, RAPD) 等分子标记。对 16 份材料建立高代回交 QTL 分析 (advanced backcross-QTL analysis, AB-QTL) 分析策略<sup>[6-12]</sup>, 在对果重 QTL 进行分析的同时, 减少连锁累赘, 得到高产量的番茄新种质, 更好地指导番茄育种实践。

## 4 结 论

将潘那利番茄第 1 染色体末端的 5 个 RFLP 标记 TG17、TG53、TG158、TG476 和 TG580 转化为 CAPS 标记。该结果对于提高番茄遗传图谱中的分子标记利用率, 提高分子标记辅助选择效率和降低分析成本有重要意义。检测到了控制番茄成熟果实重量的 QTL, 并定位于 TG53 和 TG158 之间, QTL 的效应为正效应。研究还获得了 16 株含高产番茄新种质, 拓宽了番茄产量育种的资源。

## References

- [1] 陈世儒主编. 蔬菜育种学(第二版). 重庆: 西南农业大学出版社, 1993.  
Che S R. *Vegetable Breeding*. Chongqing: Southwest Agriculture University Press. 1993. (in Chinese)
- [2] 梅德圣, 李云昌, 王汉中. 作物产量性状 QTL 定位的研究现状及应用前景. 中国农学通报, 2003, 19(5): 83-88.  
Mei D S, Li Y C, Wang H Z. The present situation and prospects of mapping QTL controlling yield traits in crops. *Chinese Agriculture Science Bulletin*, 2003, 19(5): 83-88. (in Chinese)
- [3] 王孝宣. 增强番茄果实颜色基因的精细定位及相关基因的差异表达. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所博士论文, 2004.  
Wang X X. The fine mapping of genes increasing fruit color and differential expression of genes related to fruit color in tomato. *Dissertation for Ph.D of Chinese Academy of Agricultural Science*, 2004. (in Chinese)
- [4] 杜永臣, 严 准, 王孝宣, 李树德, 朱德蔚. 番茄育种研究主要进展. 园艺学报, 1999, 26(3): 161-169.  
Du Y C, Yan Z, Wang X X, Li S D, Zhu D W. Recent advances in tomato breeding. *Acta Horticulturae Sinica*, 1999, 26(3): 161-169. (in Chinese)
- [5] Monforte A J, Tanksley S D. Fine mapping of quantitative trait locus(QTL) from *Lycopersicon hirsutum* chromosome 1 affecting fruit characteristics and agronomic traits: breaking linkage among QTLs affecting different traits and dissection of heterosis for yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 471-479.
- [6] Tanksley S D, Grandillo S, Fulton T M, Zamir D, Eshed T, Petiard V, Lopez J, Beck-Bunn T. Advanced backcross QTL analysis in cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. *Theoretical Genetics*, 1996, 92: 213-224.
- [7] Fulton T M, Grandillo S, Beck-Bunn T, Fridman E, Frampton A, Lopez J, Petiard V, Uhlig J, Zamir D, Tanksley S D. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* × *Lycopersicon parviflorum* cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1025-1042.
- [8] Chen F Q, Foolad M R, Hyman J, St. Clair D A, Beelman R B. Mapping of QTLs for lycopene and other fruit traits in a *Lycopersicon esculentum* × *L. pimpinellifolium* cross and comparison of QTLs across tomato species. *Molecular Breeding*, 1999, 5: 283-299.
- [9] 余诞年. 番茄基因分子标记与遗传作图. 园艺学报, 1998, 25(4), 361-366.  
Yu D N. The molecular markers and genetic mapping in tomato. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(4): 361-366. (in Chinese)
- [10] 王 雷, 王 鸣, 石 英, 田淑萍, 余庆辉. 加工番茄主要数量性状遗传相关研究. 西北农业学报, 1998, 7(1): 32-37.  
Wang L, Wang M, Shi Y, Tian S P, Yu Q H. Genetic and correlation studies on quantitative characters in processing tomato. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 1998, 7(1): 32-37. (in Chinese)
- [11] Monforte A J, Friedman E, Zamir D, Tanksley S D. Comparison of a set allelic QTL-NILs for chromosome 4 of tomato: Deductions about natural variation and implications for germplasm utilization. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 572-590.
- [12] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 191-203.
- [13] Grandillo S, Tanksley S D. QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinefolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 935-951.
- [14] 余诞年. 番茄果重 QTL-*fw2.2* 研究进展及其遗传学和育种学意义. 见: 中国蔬菜遗传育种学术讨论会论文集, 2002: 158-163.  
Yu D N. The development of the QTL-*fw2.2* affecting fruit weight. In: *Dissertation for the Conference of the Vegetable Breeding in China*, 2002: 158-163. (in Chinese)
- [15] Anne Frary, Clitent Nesbitt T, Amy Frary, Silvana Grandillo, Knapp E, Cong B, Liu J, Muller J, Elber R, Alpert K B, Tanksley S D. *fw-2.2*. A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289: 85-88.



- [16] 阮成江, 何祯祥, 钦 佩. 我国农作物 QTL 定位研究的现状和进展. 植物学通报, 2003, 20(1): 10-22.  
Ruan C J, He Z X, Qin P. Research advancements on crop QTL mapping in China. *Chinese Bulletin of Botany*, 2003, 20(1): 10-22. (in Chinese)
- [17] 李锡香, 朱德蔚, 杜永臣. 蔬菜作物数量性状基因定位研究进展. 园艺学报, 2001, 28(增刊): 617-626.  
Li X X, Zhu D W, Du Y C. Advances in mapping and analysis of quantitative trait loci in vegetable crops. *Acta Horticulturae Sinica*, 2001, 28 (Suppl.): 617-626. (in Chinese)
- [18] 余诞年, 吴定华, 陈竹君编著. 番茄遗传学. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1997.  
Yu D N, Wu D H, Chen Z J. *Tomato Genetics*. Changsha: Hunan Science and Technology Press, 1997. (in Chinese)
- [19] 严长杰, 顾铭洪. 高代回交 QTL 分析与水稻育种. 遗传, 2000, 22: 419-422.  
Yan C J, Gu M H. Advanced backcross QTL analysis and its potential in rice high yield breeding. *Hereditas (Beijing)*, 2000, 22: 419-422. (in Chinese)

(责任编辑 曲来娥)