

利用渐渗系群体初步定位番茄苗期耐旱 QTL

刘 磊, 宋 燕, 李君明*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 农业部园艺作物遗传改良重点开放实验室, 北京 100081)

摘 要: 利用来自耐旱野生番茄资源 *Solanum lycopersicoides* LA2951 和 *Solanum pennellii* LA0716 的渐渗系 (introgression line, IL) 群体, 对野生种可能存在的苗期耐旱位点进行了初步定位。从 LA2951 群体定位了 *qDT-l-3*、*qDT-l-6* 和 *qDT-l-12* 3 个 QTLs, 它们分别位于染色体 3、6 和 12 上; 利用 LA0716 群体定位了 *qDT-p-1*、*qDT-p-2a*、*qDT-p-2b*、*qDT-p-3*、*qDT-p-4*、*qDT-p-5*、*qDT-p-8*、*qDT-p-9*、*qDT-p-10a*、*qDT-p-10b* 和 *qDT-p-12* 11 个 QTLs, 它们分别位于染色体 1、2、3、4、5、8、9、10 和 12 上。利用番茄高密度遗传图谱分析表明, 上述 2 个群体位于第 12 染色体上的 QTL 可能等位, *qDT-p-9* 可能与前人从野生种 *Solanum pimpinellifolium* LA0722 鉴定的位于第 9 染色体上芽期耐旱的 QTL 等位。

关键词: 番茄; 耐旱; 渐渗系; QTL

中图分类号: S 641.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 10-1921-08

Mapping of QTLs for Drought Tolerance During Seedling Stage Using Introgression Line Populations in Tomato

LIU Lei, SONG Yan, and LI Jun-ming*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In this paper, two introgression line (IL) populations respectively derived from the wild species *Solanum lycopersicoides* LA2951 and *S. pennellii* LA0716 were used to map the possible loci for drought tolerance during the seedling stage. The results showed that 3 QTLs (*qDT-l-3*, *qDT-l-6* and *qDT-l-12*) located on chromosome 3, 6 and 12 were identified from *S. lycopersicoides* LA2951 introgression line population and 11 QTLs (*qDT-p-1*, *qDT-p-2a*, *qDT-p-2b*, *qDT-p-3*, *qDT-p-4*, *qDT-p-5*, *qDT-p-8*, *qDT-p-9*, *qDT-p-10a*, *qDT-p-10b* and *qDT-p-12*) located on chromosome 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10 and 12 from *S. pennellii* LA0716 population. Based on the high density tomato linkage map, QTL located on chromosome 12 might be co-localized from the above two IL populations and QTL *qDT-p-9* might be co-localized with a previously identified QTL conferring drought tolerance during seed germination from *S. pimpinellifolium* LA0722 on chromosome 9.

Key words: tomato; drought tolerance; introgression line; QTL

栽培种番茄 (*Solanum lycopersicum*) 对于旱较为敏感, 特别是在高温条件下更为明显。干旱胁迫不仅严重影响呼吸速率及叶部水势, 而且显著降低开花数、坐果数、花粉萌发率及地上部和地下

收稿日期: 2011-05-27; 修回日期: 2011-09-26

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (201109); 农业部 '948' 项目 (2011-Z3)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: junmingli@mail.caas.net.cn)

部干样质量的比例 (Thakur & Anju, 1993; Rahman et al., 1998), 最终导致产量下降 (Rahman et al., 1998; Subramanian et al., 2001)。部分生长在干旱或半干旱地区的野生资源, 如 *Solanum pennellii*, *S. chilense*, *S. lycopersoides*, *S. pimpinellifolium* 和 *S. peruvium* 等却比较耐旱 (Treviño et al., 1998; Lobo et al., 1999)。目前对大约 3 000 多个控制番茄不同性状的 QTL 进行了定位, 但耐旱相关的研究报道较少。Foolad 等 (2003a, 2003b) 对芽期 4 个耐旱的 QTL 进行了定位, 发现定位的 QTL 对番茄种子在干旱条件下发芽效应显著, 少数 QTL 可解释大部分的表型变异, 有利于辅助选育。番茄以育苗移栽为主, 苗期耐旱 QTL 的深入挖掘, 为番茄耐旱相关性状的分子标记选择和耐旱重要 QTL 的克隆奠定基础, 对于番茄耐旱育种具有重要的现实意义。

渐渗系 (introgression line, IL) 是由供体亲本单个小片段在一致的遗传背景下形成的近等基因系 (near-isogenic line, NIL) 群体, 每一渐渗系均含有来自野生材料的单片段, 遗传背景为栽培番茄。利用 IL 进行 QTL 定位, 不仅可以消除上位效应, 鉴定微效 QTL, 而且可以进行多年多点重复实验, 最大程度地验证 QTL 与环境的互作。Gur 和 Zamir (2004) 发现, 在干旱条件下, 来自 *S. pennellii* LA0716 的渐渗系片段 IL7-5-5、IL8-3 和 IL9-2-5 对番茄产量与固形物的乘积有较大贡献率; Xu 等 (2008) 将位于染色体 5 上的调控水分利用率的显性 QTL 进行了精细定位。番茄耐旱性受不同发育阶段影响 (Foolad et al., 2003a, 2003b)。Gong 等 (2010) 鉴定发现, 来自 *S. pennellii* 的渐渗系 IL2-5 和 IL9-5 苗期具有较好的耐旱性。本试验中利用来自 *S. pennellii* LA0716 和 *S. lycopersoides* LA2951 的 IL 群体对番茄苗期耐旱 QTL 进行了初步定位, 并对相关结果进行了讨论。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2007 年 4—5 月于中国农业科学院蔬菜花卉研究所试验温室中进行, 白天温度 25 ~ 30 °C, 夜间温度为 15 ~ 20 °C。试验共包括两个 IL 群体。一个群体是供体为野生种 *Solanum pennellii* LA0716, 以栽培种 *S. lycopersicum* M82 为遗传背景的 69 个单片段 IL (该群体共有 76 个 IL), 包括 50 个主要 IL 和 19 个 Sub-IL, 覆盖野生种全基因组 (Eshed & Zamir, 1994)。另一个 IL 群体是供体为野生种 *S. lycopersoides* LA2951, 以栽培种 VF36 为遗传背景的 63 个单片段 IL, 该 IL 群体共 90 个个体, 约覆盖野生种 96% 的基因组 (Canady et al., 2005), 本试验中所用的 63 个 IL 个体约能覆盖野生种基因组 80% 以上, 其中 20 个 IL 个体存在一定的育性问题, 但 LA4231、LA4263、LA4266、LA4278、LA4282、LA4242、LA4270、LA4253 和 LA4236 等 9 个 IL 可以自交获得种子, 即后代为纯合 IL, 其余均需要与 VF36 杂交保存后代材料, 后代为杂合个体。上述材料均由美国番茄遗传资源中心 (TGRC) 提供。

1.2 干旱处理

番茄材料的种植与管理完全按常规生产进行。番茄种子浸种催芽后, 于 3 月 20 日播种于苗盘。2 片真叶基本完全展开时, 移栽到直径 10 cm 的营养钵中, 基质为草炭土和蛭石 (1:1) 与适量有机肥和化学肥料混匀, 营养钵放置在铺有塑料膜的平整土地上, 以防幼苗根系与地表土壤接触, 影响水分的控制, 分苗后按照常规管理。干旱胁迫试验在塑料膜覆盖的温室中进行, 具体参照 Treviño 和 O'Connell (1998) 的方法。每份材料共 12 株, 设置 3 次重复, 田间随机排列。待幼苗长至 3 ~ 4 片真叶后, 4 月 25 日开始控制水分, 自然干旱, 待全部植株约有 80% 萎蔫时, 复水至幼苗完全恢复正常 7 d 后, 再干旱处理。3 次反复干旱后, 存活幼苗的苗龄约为 6 ~ 7 片真叶, 5 月 30 日下午调查

幼苗存活率, 进行耐旱分级。

1.3 耐旱分级

耐旱性分为 0~6 级共 7 个级别。0 级: 植株基本正常; 1 级: 0~20% 程度的萎蔫, 新叶出现萎蔫; 2 级: 20%~40% 程度的萎蔫, 2~3 片新叶萎蔫; 3 级: 40%~60% 程度的萎蔫, 约半数叶片萎蔫; 4 级: 60%~80% 程度的萎蔫, 植株过半数叶片萎蔫, 但茎秆基本正常; 5 级: 80%~100% 程度的萎蔫, 多数叶片萎蔫, 茎秆出现萎蔫, 甚至整株萎蔫; 6 级: 植株完全枯死。

1.4 耐旱 QTL 的定义

对 *S. pennellii* LA0716 的耐旱 QTL 定名为 *qDT-p*- (Quantitative loci of drought tolerance from *S. pennellii*), 其后跟随染色体位置数字, 如果一条染色体上有 2 或 2 个以上的 QTL, 则用 a、b、c 等来区分。对 *S. lycopersicoides* LA2951 的耐旱 QTL 采用类似方法定名为 *qDT-l*- (Quantitative loci of drought tolerance from *S. lycopersicoides*), 其它同上。

1.5 数据统计与分析

数据利用 SPSS 15.0 进行统计分析。*S. pennellii* 和 *S. lycopersicoides* 渐渗系群体的不同耐旱性采用普通线性模型 (GLM) 进行分析。为使数据趋于正态分布, 将耐旱级数转换为干旱伤害指数。干旱伤害指数 (%) = 耐旱级数/6。对于每个个体的耐旱指数均值, 采用以下模型进行计算: 性状均值 = 常数 + 基因型 + 试验 + 基因型 × 试验次数。将计算所得的每一品系的平均值与栽培种对照 VF36 或 M82 的平均值进行方差分析, 利用 *LSD* 进行检验, 当 $P < 0.05$ 或 $P < 0.01$ 时, 认为该渐渗片段含有苗期耐旱 QTL。利用 Levene 测验进行方差齐性检验。

2 结果与分析

2.1 野生种 *S. lycopersicoides* LA2951 渐渗系群体耐旱 QTL 的分析

对 *S. lycopersicoides* LA2951 渐渗系群体干旱处理后, 方差分析结果表明, IL 之间的差异显著性为 0.001 ($P < 0.01$), 差异达极显著, 说明不同渐渗系间对于干旱胁迫的反应明显不同, 而 3 次重复间差异显著性为 0.11, 差异不显著, 说明环境因素对不同处理的影响较小, 不同渐渗系间差异主要受遗传因素影响。群体呈现正态分布, 说明番茄苗期耐旱性状受多个基因控制。

在参试的 63 个 IL 中, 有 30 个 IL 的伤害指数低于对照 VF36 (表 1), 干旱伤害指数范围为 69.44%~90.70%, 其中 LA4282 伤害指数最低为 69.44%, 苗期表现最耐旱; 10 个 IL 与 VF36 相当, 伤害指数为 91.67%; 23 个 IL 耐旱程度低于对照 VF36, 伤害指数为 93.10%~98.61%, 其中对于干旱最为敏感的 IL 为 LA4306、LA4265 和 LA4266, 伤害指数达 98.61%。

在 30 个苗期较为耐旱的 IL 中, 只有 LA4282、LA4242 和 LA4254 等 3 个 IL 与其遗传背景对照 VF36 达到了显著差异, 说明这些材料可能含苗期耐旱的 QTL。根据 *S. lycopersicoides* LA2951 IL 群体遗传连锁图谱, 可将野生种渗入片段分成 68 个 bins (Canady et al., 2005), 其中 LA4282 渗入片段位于第 12 染色体上, 侧翼标记为 TG180 和 CT156; 该材料以杂合状态保存, 采用回交方法可获得大量的种子, 但自交也可获得少量种子, 而且从自交后代可选出纯合体 (Canady et al., 2005)。与 LA4282 有渗入片段重叠区的材料包括 LA4283 (侧翼标记 TG111-CT156)、LA4284 (侧翼标记 CT156-TG473)、LA4313 (侧翼标记 TG180-TG68)、LA4311 (TG111-TG473)、LA4243、LA4273、LA3875 与 LA4312 等 (图 1), 其中 LA4243、LA4273、LA3875 与 LA4312 等未获得种子, LA4283

表 1 *Solanum lycopersicoides* LA2951 渐渗系群体苗期干旱伤害指数
Table 1 Drought damage index for each IL in *S. lycopersicoides* LA2951 IL population

渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index	渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index	渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index
LA3866	86.11	LA3895	93.06	LA4259	95.83
LA3867	93.06	LA4231	91.67	LA4260	93.06
LA3869	94.44	LA4232	91.67	LA4263	94.44
LA3870	94.44	LA4233	88.89	LA4264	91.67
LA3871	87.50	LA4234	86.11	LA4265	98.61
LA3873	94.44	LA4235	97.22	LA4266	98.61
LA3874	87.50	LA4236	88.89	LA4268	94.44
LA3876	90.74	LA4238	90.28	LA4269	81.94
LA3877	95.83	LA4239	97.22	LA4270	94.44
LA3878	91.67	LA4242	79.17	LA4271	88.89
LA3879	85.19	LA4244	84.72	LA4272	88.89
LA3881	90.28	LA4245	91.67	LA4277	87.50
LA3882	88.89	LA4246	91.67	LA4278	90.28
LA3883	91.67	LA4247	87.50	LA4279	90.28
LA3884	90.28	LA4248	91.67	LA4282	69.44
LA3885	93.06	LA4249	95.83	LA4283	86.11
LA3886	93.06	LA4251	90.28	LA4284	88.89
LA3890	95.83	LA4253	85.65	LA4306	98.61
LA3892	91.67	LA4254	77.78	LA4308	90.28
LA3893	83.33	LA4255	98.61	LA4311	94.44
LA3894	91.67	LA4257	95.83	LA4313	90.28
VF36	91.67				

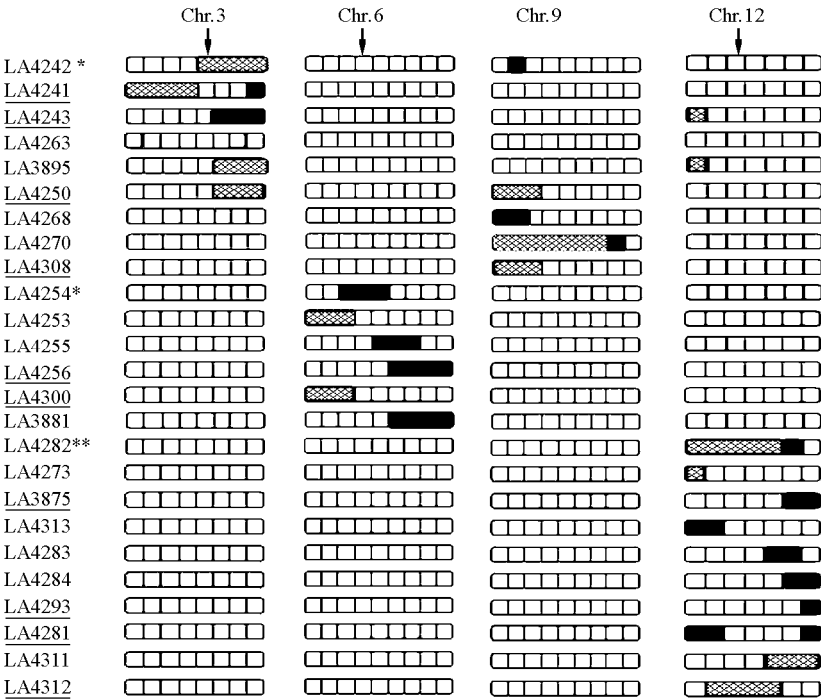


图 1 *S. lycopersicoides* LA2951 渐渗系群体遗传连锁图谱及鉴定出的耐旱 QTLs (*qDT-I*) 分布
与栽培种 VF36 遗传背景比较, 干旱伤害指数差异达到显著 ($P < 0.05$, *) 或极显著 ($P < 0.01$, **) 水平的 ILs。其中涂灰片段表示杂合状态, 黑色片段表示纯合状态。下划线的 IL 品系表示未能在本试验中鉴定。

Fig. 1 The genetic linkage map of *S. lycopersicoides* LA2951 introgression line population and QTLs (*qDT-I*) identified for drought tolerance during the seedling stage

ILs from *S. lycopersicoides* LA2951 introgression line population showed the significant difference at 0.05 (*) or 0.01 (**) level for drought damage index as compared to the genetic parental line VF36. The introgression with gray and black color indicated respectively the heterozygous and homozygous ILs. ILs with underline indicated the absence happened in the test.

与 LA4284 的伤害指数与对照基本相当, 而 LA4311 的伤害指数高于对照 VF36。说明该抗旱的 QTL 可能位于第 12 染色体上 bin 12-B 区域, 侧翼标记为 TG68-TG111, 将该 QTL 命名为 *qDT-l-12*。

LA4242 包含 2 个渗入片段, 其中 1 个片段位于第 3 染色体上, 侧翼标记 TG251-TG244, 在该区段有重复叠加的品系包括 LA4241、LA4243、LA4263、LA3895 和 LA4250, 其中 LA4241、LA4243、LA4250 等 3 个材料未获得种子, 未能进行鉴定, 而 LA4263 与 LA3895 的伤害指数均高于对照 VF36; LA4242 包含的另外 1 个片段位于第 9 染色体上, 与之有重复片段的 IL 包括 LA4250、LA4268、LA4270 及 LA4308, 其渗入片段均可完全覆盖 LA4242, 其中 LA4250、LA4308 未能获得种子, 而参与鉴定的 LA4268 和 LA4270 的伤害指数 (94.44%) 均高于对照 VF36, 说明 LA4242 耐旱不是由第 9 染色体上的渗入片段所致, 而是来自第 3 染色体上的渗入片段, 可能位于 bin 3-C 区域, 侧翼标记为 TG457-TG42, 将该 QTL 命名为 *qDT-l-3*。同样分析可知, LA4254 包含的耐旱 QTL 可能位于第 6 染色体上标记 Adh-2-TG292 之间 bin 6-C 区域, 将该 QTL 命名为 *qDT-l-6*。

2.2 野生种 LA0716 群体耐旱 QTL 定位与分析

对 *S. pennellii* LA0716 IL 群体方差分析结果表明, 干旱处理后, 不同 IL 间干旱伤害指数差异显著性为 0, 达极显著水平, 说明不同 IL 间对干旱胁迫的反应明显不同, 而 3 次重复间差异显著性为 0.024, 差异不显著, 说明环境因素对不同处理的影响较小, 不同渐渗系间差异主要受遗传因素影响。苗期干旱伤害指数呈现明显的正态分布, 说明与前一群体相同, LA0716 群体的耐旱性受 QTL 控制。

在参试的 69 个渐渗系中, 有 56 个渐渗系较对照 M82 表现不同程度的苗期耐旱性 (表 2), 干旱伤害指数为 68.06%~88.89%, 说明来自 *S. pennellii* LA0716 的渐渗片段均不同程度对番茄苗期具有一定的耐旱性。其中苗期表现最耐旱的渐渗系为 IL3-4, 伤害指数为 68.06%; 6 个渐渗系与 M82 相当, 干旱伤害指数为 90.28%; 9 个渐渗系苗期耐旱性低于对照 M82, 干旱伤害指数为 90.74%~100%, 其中对干旱最为敏感的渐渗系为 IL6-2, 伤害指数可达 100%, 干旱处理后, 幼苗全部死亡。

表 2 *Solanum pennellii* LA0716 渐渗系群体苗期干旱伤害指数
Table 2 Drought damage index for each IL in *S. pennellii* LA0716 IL population

渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index	渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index	渐渗系 IL	干旱伤害指数/% Drought damage index
IL1-1-2	87.50	IL5-1	69.44	IL9-1-3	90.28
IL1-1-3	79.17	IL5-2	86.11	IL9-2-5	94.44
IL1-2	86.11	IL5-3	87.50	IL9-2-6	84.72
IL1-3	81.94	IL5-4	81.94	IL9-3	83.33
IL1-4	81.94	IL5-5	84.72	IL9-3-1	93.06
IL1-4-18	73.61	IL6-1	86.11	IL9-3-2	86.11
IL2-1	87.50	IL6-2	100	IL10-1	83.79
IL2-1-1	88.89	IL6-2-2	93.06	IL10-1-1	76.39
IL2-2	84.72	IL6-3	80.56	IL10-2	75.00
IL2-3	73.61	IL6-4	81.48	IL10-2-2	93.06
IL2-4	79.17	IL7-1	81.94	IL10-3	80.56
IL2-5	76.39	IL7-2	80.56	IL11-1	77.78
IL2-6	86.11	IL7-3	81.94	IL11-2	86.11
IL 2-6-5	93.06	IL7-4	90.74	IL11-3	84.72
IL3-1	81.94	IL 7-4-1	79.17	IL11-4	81.94
IL3-2	80.56	IL7-5	84.72	IL11-4-1	91.67
IL3-3	90.28	IL8-1	76.39	IL12-1	80.56
IL3-4	68.06	IL8-1-1	88.89	IL12-1-1	81.94
IL3-5	84.72	IL8-1-5	80.56	IL12-2	88.89
IL4-1	86.11	IL8-2	83.33	IL12-3	69.44
IL4-2	93.06	IL8-3	84.72	IL12-3-1	90.28
IL4-3	76.39	IL9-1	72.22	IL12-4	87.50
IL4-4	83.33	IL9-1-2	83.33	IL12-4-1	90.28
M82	90.28				

在 56 个苗期较为耐旱的 IL 中, IL1-4-8、IL2-3、IL2-5、IL3-4、IL4-3、IL5-1、IL8-1、IL9-1、IL10-1-1、IL10-2、IL12-3 等 11 个 IL 的干旱伤害指数明显低于对照 M82, 差异达显著性水平, 其中 IL3-4、IL5-1、IL9-1、IL12-3 达到了极显著差异, 说明这些材料中包含苗期耐旱的 QTL。

根据 Eshed 和 Zamir (1994) 构建的 LA0716 与 M82 的 IL 遗传连锁图谱 (图 2), Pan 等 (2000) 将其分为 120 个 bins。在耐旱的 11 个 IL 中, IL3-4 位于第 3 染色体上, 与 IL3-4 有重复渗入片段的品系包括 IL3-3 与 IL3-5, 其伤害指数较 M82 略低或者基本相同, 说明 IL3-4 包含的耐旱 QTL 可能位于 bin 3-G, 侧翼标记 TG242-CD4A, 将该 QTL 命名为 *qDT-p-3*。通过类似分析, 分别定位了 *qDT-p-1*、*qDT-p-2a*、*qDT-p-2b*、*qDT-p-4*、*qDT-p-5*、*qDT-p-8*、*qDT-p-9*、*qDT-p-10a*、*qDT-p-10b*、*qDT-p-12*。

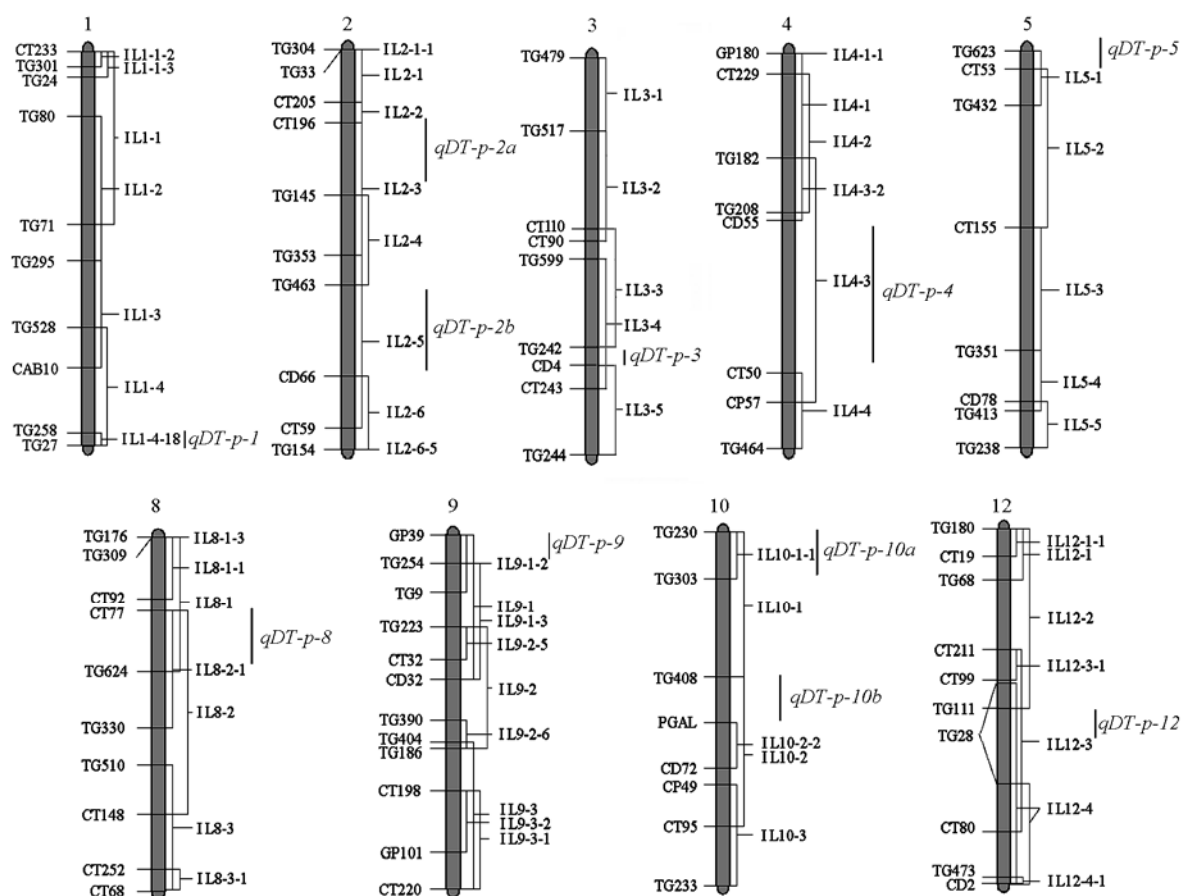


图 2 *S. pennellii* LA0716 IL 群体遗传连锁图谱及鉴定出的耐旱 QTLs (*qDT-p-*) 分布

Fig. 2 The genetic linkage map of *S. pennellii* LA0716 IL population and QTLs (*qDT-p-*) identified for drought tolerance during the seedling stage

3 讨论

绝大多数栽培种番茄对于干旱敏感, 特别是芽期和苗期 (Foolad et al., 2003a, 2003b)。野生种番茄如 *S. pennellii* 和 *S. chilense* 生活在干旱和半干旱的环境条件下, 经过长期进化, 演生出了耐干旱的特性。已经发现, 耐旱的 *L. pennellii* LA0716 具有较高的水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) 和较小的碳同位素分异作用, 气孔调节能力强, 叶面覆盖绒毛和蜡质, 能够较好地利用空气中的水分和防止叶面水分蒸发 (Kebede et al., 1994; Martin et al., 1999)。耐旱的 *S. chilense* 根系发

达, 可以充分吸收利用土壤中的水分。植物耐旱性属于数量性状, 受多个基因控制, 而且不同发育阶段, 影响耐旱的位点也不相同 (Foolad et al., 2003a, 2003b)。目前, 番茄以育苗移栽为主, 而幼苗期对干旱更为敏感 (Foolad et al., 2003a, 2003b), 因此挖掘野生资源幼苗耐旱基因, 对于实践育种具有较大的意义。

反复干旱与复水是鉴定苗期耐旱性常用的方法, 因为反复干旱过程与田间干旱过程一致, 可以实际考察幼苗在干旱条件下的保水能力和复水后的恢复能力, 具有较强的实用价值 (胡荣海 等, 1996; 景蕊莲 等, 2002)。本试验中采用反复干旱复水的方法, 对来自野生种 *S. lycopersicoides* LA2951 (Canady et al., 2005) 和 *S. pennellii* LA0716 (Eshed & Zamir, 1994) 的 IL 群体进行了鉴定, 其中来自 *S. pennellii* LA0716 的 69 个 IL, 大多数 IL 较 M82 遗传背景的干旱伤害指数低, 说明这些渗入片段对耐旱性均有不同程度的贡献。基于 *S. pennellii* LA0716 IL 群体 (Eshed & Zamir, 1994), Gur 和 Zamir (2004) 发现, 在干旱条件下 IL7-5-5、IL8-3 和 IL9-2-5 对固形物 × 产量具有显著的贡献率; Xu 等 (2008) 证明 IL5-4 含有一个调控 WUE 的显性 QTL; 而 Gong 等 (2010) 发现, IL2-5、IL9-1、IL11-1、IL8-1、IL6-3、IL1-4、IL3-2 等苗期具有较好的耐旱性。与上述研究结果相比, 本试验中除 IL9-2-5 外, 其它 IL 品系均呈现不同程度的耐旱性, 尤其 IL2-5 和 IL9-1 在本试验中也表现较好的耐旱性, 与前人结果基本吻合 (Gong et al., 2010)。本研究中发现 IL3-4、IL5-1 等表现苗期较好的耐旱性, 而前人研究没有报道, 可能由于本试验中只进行了苗期初步筛选, 而 QTL 受环境影响较大, 有必要进行多年多点试验, 以进一步验证。而 IL9-2-5 在本研究中表现苗期对干旱敏感, 可能受不同发育阶段调控, 因为控制作物不同发育阶段的 QTL 可能是完全独立的。就两个栽培种而言, 加工番茄 M82 干旱伤害指数略低于鲜食番茄 VF36, 这可能与小果和中果类型番茄较果大型番茄较耐旱有关 (Rahman et al., 1998)。与 *S. pennellii* LA0716 相比, 来自 *S. lycopersicoides* LA2951 的片段, 只有少数位点对干旱具有明显的贡献率。

过去 20 年间, 基于基因组 DNA 的分子技术, 极大地加速了植物有益 QTL 的鉴定与转育。就耐旱而言, 玉米、水稻、大麦等作物相关研究较多 (Diab et al., 2004; Lanceras et al., 2004), 而番茄报道较少。Martin 和 Thorstenson (1988) 利用 RFLP 探针, 确定了来自 *S. pennellii* LA0716 与 WUE 相关的 3 个位点; Foolad 等 (2003a, 2003b) 定位了来自 *S. pimpinellifolium* LA0722 芽期耐旱的 QTL; Xu 等 (2008) 从 *S. pennellii* LA0716 定位了一个位于第 5 染色体的控制 WUE 的 QTL。本研究中利用 *S. lycopersicoides* LA2951 群体定位了分别位于染色体第 3、6 和 12 上的 3 个 QTLs, 利用 *S. pennellii* LA0716 群体定位了分别位于染色体第 1、2、3、4、5、8、9、10 和 12 上的 11 个 QTLs。其中 *S. lycopersicoides* LA2951 群体, 由于存在一定的杂合 IL 系及本试验中只利用了其中的 63 个 IL, 有些耐旱 QTL 可能没被检测到。利用 IL 群体进行微效 QTL 的鉴定, 需要不同年度间多个独立的重复试验 (Finkers, 2007)。根据番茄高密度遗传图谱分析, 本研究中 2 个群体位于第 12 染色体上的 QTL 可能等位, 来自 *S. pennellii* LA0716 的 *qDT-p-9* 可能与前人从 *S. pimpinellifolium* LA0722 鉴定的芽期耐旱 QTL 等位。众多 QTL 不等位, 也充分说明番茄耐旱不同发育阶段受不同 QTL 控制, 其机制较为复杂 (Foolad et al., 2003a, 2003b), 这与番茄在干旱胁迫下, 不仅光合与呼吸作用发生系列变化, 而且 ABA、乙烯、SOD、氨基酸、蛋白等多种代谢产物均发挥着明显的调控作用结论也相吻合 (Chen et al., 1994; Treviño & O'Connell, 1998; Scippa et al., 2004)。

由于 IL 群体每品系只含有单一的渗入片段 (少数含有 2 个或 2 个以上片段), 为将来明确干旱条件下不同代谢途径的变化, 揭示番茄耐旱机制也提供了便利条件。另外, IL 具有方便利用的侧翼标记, 可直接用于番茄耐旱新品种选育。

References

- Canady M A, Meglic V, Chetelat R T. 2005. A library of *Solanum lycopersicoides* introgression lines in cultivated tomato. *Genome*, 48 (4): 685 – 697.
- Chen R D, Yu L X, Greer A F, Cheriti H, Tabaeizadeh Z. 1994. Isolation of an osmotic stress and abscisic acid-induced gene encoding an acidic endochitinase from *Lycopersicon chilense*. *Molecular and General Genetics*, 245 (2): 195 – 202.
- Diab A A, Teulat-Merah B, This D, Ozturk N Z, Benschel D, Sorrells M E. 2004. Identification of drought-inducible genes and differently expressed sequence tags in barley. *Theor Appl Genet*, 109: 1417 – 1425.
- Eshed Y, Zamir D. 1994. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: A tool for fine mapping of genes. *Euphytica*, 79: 175 – 179.
- Finkers. 2007. The genetics of *Botrytis cinerea* resistance in tomato [Ph. D. Dissertation]. Wageningen University. ISBN 90-8504-628-9.
- Foolad M R, Zhang L, Subbiah P. 2003a. Relationship among cold, salt and drought tolerance during seed germination in tomato: Inheritance and QTL mapping. *Acta Horticulturae*, 618: 47 – 57.
- Foolad M R, Zhang L P, Subbiah P. 2003b. Genetics of drought tolerance during seed germination in tomatoes: Inheritance and QTL mapping. *Genome*, 46: 536 – 545.
- Gong P J, Zhang J H, Li H X, Yang C X, Zhang C J, Zhang X H, Khurram Z, Zhang Y Y, Wang T T, Fei Z J, Ye Z B. 2010. Transcriptional profiles of drought-responsive genes in modulating transcription signal transduction, and biochemical pathways in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 61 (13): 3563 – 3575.
- Gur A, Zamir D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS Biology*, 2 (10): 1610 – 1615.
- Hu Rong-hai, Chang Xiao-ping, Wang Huan. 1996. The physiological base and utilization of repeated drought method. *Acta Agriculturae Boreali*, 11 (3): 51 – 56. (in Chinese)
- 胡荣海, 昌小平, 王 寰. 1996. 反复干旱法的生理基础及其应用用反复干旱法评价小麦的抗旱性. *华北农学报*, 11 (3): 51 – 56.
- Jing Rui-lian, Chang Xiao-ping, Zhu Zhi-hua, Hu Rong-hai. 2002. Relation ship between rootmorphology of wheat (*T. aestivum*) and survival percentage under repeated drought condition. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 22 (2): 243 – 249. (in Chinese)
- 景蕊莲, 昌小平, 朱志华, 胡荣海. 2002. 小麦幼苗根系形态与反复干旱存活率的关系. *西北植物学报*, 22 (2): 243 – 249.
- Kebede H, Martin B, Nienhuis J, King G. 1994. Leaf anatomy of two lycopersicon species with contrasting gas exchange properties. *Crop Sciences*, 34: 108 – 113.
- Lanceras J C, Pantuwan G, Jongdee B, Toojinda T. 2004. Quantative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. *Plant Physiology*, 135: 384 – 399.
- Lobo M, Arboleda V M, Zuluaga G M. 1999. Drought resistance in *L. pennellii*. Report of Tomato Genetics Cooperative, 40: 20.
- Martin B, Thorstenson Y R. 1988. Stable carbon isotope composition, water use efficiency and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii* and the F₁ hybrid. *Plant Physiol*, 88: 213 – 217.
- Martin B, Tauer C G, Lin R K. 1999. Carbon isotope discrimination as a tool to improve water-use efficiency in tomato. *Crop Science*, 39 (6): 1775 – 1783.
- Pan Q, Liu Y S, Budai H O, Sela M, Carmel G L, Zamir D, Fluhr R. 2000. Comparative genetics of nucleotide binding site-leucine rich repeat resistance gene homologues in the genomes of two dicotyledons: Tomato and *Arabidopsis*. *Genetics*, 155: 309 – 322.
- Rahman S M L, Nawata E, Sakuratani T. 1998. Evaluation of drought tolerance of tomato cultivars. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 42 (1): 29 – 38.
- Scippa G S, Michele M D, Onelli E, Patrignani G, Chiatante D, Bray E A. 2004. The histone-like protein H1-S and the response of tomato leaves to water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 394 (55): 99 – 109.
- Subramanian K S, Santhanakrishnan P, Arunachalam N, Thangaraj T. 2001. Role of mycorrhizas in tomato production under drought stress conditions. *South-Indian-Horticulture*, 49 (Special): 268 – 270.
- Thakur P S, Anju T. 1993. Influence of triacontanol and mixtalol during plant moisture stress in *Lycopersicon esculentum* cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 31 (3): 433 – 439.
- Treviño M B, O'Connell M A. 1998. Three drought responsive members of the nonspecific lipid transfer protein gene family in *Lycopersicon pennellii* show different developmental patterns of expression. *Plant Physiol*, 116: 1461 – 1468.
- Xu X Y, Martin B, Comstock J P, Vision T J, Tauer C G, Zhao B G, Pausch R C, Knapp S. 2008. Fine mapping a QTL for carbon isotope composition in tomato. *Theor Appl Genet*, 117 (2): 221 – 233.