

类番茄茄抗番茄黄花曲叶病毒 QTL 的定位

宗园园^{1,2}, 刘磊¹, 李涛¹, Sayed Rashad Ali Shah¹, 周龙溪¹,
孙玉燕¹, 郑峥¹, 郑启功¹, 范淑英², 李君明^{1,*}

(¹中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; ²江西农业大学农学院, 南昌 330045)

摘要: 采用田间自然接种番茄黄花曲叶病毒 (TYLCV) 的鉴定方法, 对来自番茄野生种类番茄茄 *Solanum lycopersicoides* LA2951 的渐渗系 (Introgression Line, IL) 群体进行了筛选, 发现类番茄茄 LA2951 对 TYLCV 的抗性受多个位点控制。通过分析不同 IL 的抗性, 共鉴定出 7 个 QTL, 分别位于染色体 1、3、4、5、6、7 和 12 上, 其中位于染色体 1 上的 QTL 有待于进一步确定。

关键词: 番茄; TYLCV; 渐渗系; QTL

中图分类号: S 641.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 05-0915-08

Mapping of QTLs Conferring the Resistance to Tomato Yellow Leaf Curl Virus (TYLCV) in *Solanum lycopersicoides*

ZONG Yuan-yuan^{1,2}, LIU Lei¹, LI Tao¹, Sayed Rashid Ali Shah¹, ZHOU Long-xi¹, SUN Yu-yan¹, ZHENG Zheng¹, ZHENG Qi-gong¹, FAN Shu-ying², and LI Jun-ming^{1,*}

(¹Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ²College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: An introgression line (IL) population, which was derived from a wild relative *Solanum lycopersicoides* LA2951, was used to screen the involved loci for resistance to TYLCV by the natural inoculation. In total, 7 QTLs conferring the resistance to TYLCV were identified after the analysis of different individuals of IL population, which were respectively located on chromosome 1, 3, 4, 5, 6, 7 and 12. Among them, QTL involved in chromosome 1 still need to be addressed further.

Key words: tomato; TYLCV tolerance; introgression line; QTLs

番茄黄化曲叶病毒 (TYLCV) 属双生病毒科 (Geminiviridae) 菜豆金色花叶病毒属 (*Begomovirus*), 主要通过烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 传播。TYLCV 于 1939—1940 年首次在以色列发现 (Picó et al., 1996), 随后逐步扩展到中东、非洲、亚洲、欧洲、美洲等地。近年来, 在中国的广东、广西、上海、江苏、浙江、河南、山东等番茄主产区大范围发生, 并呈进一步蔓延的趋势 (蔡健和 等, 2006; 何自福 等, 2007; 王冬生 等, 2007; 赵统敏 等, 2007)。目前 TYLCV 已成为影响世界番茄生产的主要限制因素之一。

植株被 TYLCV 侵染后, 一般在 10 d 左右开始发病, 表现为感病植株顶部叶片上卷, 植株明显

收稿日期: 2011-12-26; 修回日期: 2012-04-17

基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项项目 (201003065); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (610032011011)

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

矮化, 生长变缓或停滞, 上部叶片症状尤其明显。早期感病, 不仅影响番茄的生长发育, 严重时甚至可导致绝产; 后期感病, 通常在新叶及上部叶片症状明显, 表现植株坐果少、果实变小、成熟果着色不均匀, 严重影响番茄的产量和品质 (Varma & Malathi, 2003)。另外, 病株的症状因病毒分离物、寄主遗传背景、环境条件及寄主生长发育阶段的不同也有所差别 (Verlaan et al., 2011)。

目前已报道的番茄抗 TYLCV 的近缘野生种主要包括醋栗番茄 (*Solanum pimpinellifolium*)、秘鲁番茄 (*Solanum peruvianum*)、多毛番茄 (*Solanum habrochaites*)、智利番茄 (*Solanum chilense*) 和契斯曼尼番茄 (*Solanum cheesmaniae*), 且不同资源的抗性基因遗传方式也不同 (Pilowsky & Cohen, 1974; Geneif, 1984; Hassan et al., 1984; Banerjee & Kallo, 1987; Kasrawi, 1989; Hassan & Abdel-Atik, 1999)。现已挖掘的质量抗性基因包括 *Ty-1*、*Ty-2*、*Ty-3*、*Ty-3a*、*Ty-4*、*Ty-5* 等。其中 *Ty-1* 来自野生智利番茄 *S. chilense* LA1969, 位于第 6 条染色体上的 TG297 和 TG97 标记间 (Zamir et al., 1994); *Ty-2* 来自多毛番茄 *S. habrochaites* B6013, 位于第 11 条染色体上的 TG36 和 TG393 标记间 (Hanson et al., 2006); *Ty-3* 来自智利番茄 *S. chilense* LA2779, 位于第 6 条染色体长臂上的 cLEG-31-P16 和 T1019 标记间 (Ji et al., 2007); *Ty-3a* 和 *Ty-4* 均来自智利番茄 *S. chilense* LA1932, 分别位于第 6 条染色体上 cLEG-31-P16 和 C2_At5g41480 标记间、第 3 条染色体长臂上的 C2_At4g17300 和 C2_At5g60160 标记间 (Ji et al., 2007; Ji et al., 2009a, 2009b); *Ty-5* 来自于秘鲁番茄 *S. peruvianum* 转育的材料 TY172, 位于第 4 条染色体 J04-1 和 TG182 标记间 (Anbinder et al., 2009)。最新研究发现, *Ty-1* 和 *Ty-3* 很可能为等位基因 (Verlaan et al., 2011)。同时, 番茄抗 TYLCV 的一些近缘野生种也受数量抗性位点 (QTL) 控制。现已发现的资源材料包括多毛番茄 *S. habrochaites* UPV-16910、UPV-16911b、LA1777、PI 390659、B6013; 醋栗番茄 *S. pimpinellifolium* UPV-16953、UPV-16991、UPV-16990、LA0121; 秘鲁番茄 *S. peruvianum* LA0372、LA0462、LA1333、LA1373、LA1274、INRA (Hassan et al., 1984; Banerjee & Kallo, 1987; Kasrawi et al., 1988; Picó et al., 1996, 2000; Maruthi et al., 2003)。通过杂交后代 F_1 来看, 这些 QTL 呈现不同的遗传机制, 一些 QTL 呈显性遗传, 而另一些 QTL 呈隐性遗传。目前, 对由这些 QTL 控制的抗性还未有进一步的报道。

最近发现类番茄茄 *S. lycopersicoides* 及栽培种番茄 *S. lycopersicum* \times *S. lycopersicoides* 的 F_1 能抗甜菜严重曲顶病毒 (*Beet Severe Curly Top Virus*, BSCTV)、TYLCV、番茄曲叶病毒 (*Tomato Leaf Curl Virus*, TCLV) 和辣椒瓦斯蒂克病毒 (*Pepper Huasteco Virus*, PHV) 等多个双生病毒 (Chetelat, 2010)。Díez 和 Nuez (2011) 对类番茄茄抗番茄黄化曲叶病毒 (TYLCV) 的几个渐渗系 (introgression line, IL) 进行了进一步评价, 但未见类番茄茄抗 TYLCV 的详细报道。Canady 等 (2005) 开发了类番茄茄 LA2951 的一套 IL 群体, 为挖掘该野生资源提供了良好基础。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, 理想的 IL 群体的每一 IL 含有来自野生种渗入材料的单个片段, 遗传背景为栽培种番茄。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试验, 最大限度地验证 QTL 与环境的互作 (张春芝 等, 2010)。

本试验中利用来自类番茄茄 *S. lycopersicoides* LA2951 的 IL 群体, 对番茄抗 TYLCV 的 QTL 进行了定位。

1 材料与方法

1.1 试验材料

类番茄茄 *S. lycopersicoides* LA2951 的 IL 群体由美国番茄遗传资源中心 (Tomato Genetic and

Research Center, TGRC) 提供。该 IL 群体是以番茄栽培种 VF36 为遗传背景, 共包含 90 个个体, 约覆盖野生种基因组的 96% (Canady et al., 2005)。用于本研究的 IL 群体为其中的 76 个 IL, 详见表 1。类番茄茄 LA2951 的 IL 群体中, 一些 IL 存在不育位点, 只有在杂合状态才能保存 (Canady et al., 2005)。本研究中所用的 IL 后代均为自交群体, 无标记筛选, 因此一些 IL 的渗入片段可能为杂合状态或者发生丢失。

1.2 试验设计

番茄种子浸种催芽后, 播种于苗盘。基质为草炭和蛭石 (1:1), 并混配适量有机肥和化学肥料。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。共设置 2 次独立试验。第一次试验于 2011 年 6 月下旬播种, 8 月 11 日定植于大棚, 每一 IL 品系设置 3 次重复, 每重复 6 株, 重复间完全随机排列。第二次试验于 8 月 12 日播种, 9 月 9 日定植于大棚, 每一 IL 品系设置 4 次重复, 每重复 6 株, 重复间随机排列。对照为栽培种番茄 VF36。

1.3 田间接种鉴定

采用田间自然接种鉴定。北京地区 6—9 月大棚中粉虱盛行, 番茄黄化曲叶病毒 (TYLCV) 病发生极其严重, 在大棚自然栽培条件下, 普通番茄均 100% 的感染 TYLCV。试验在中国农业科学院蔬菜花卉研究所农场 (北京) 大棚进行。

番茄定植后约 30 d, 待对照 VF36 全部发病, 调查每株的发病级数。具体分级参照 Friedmann 等 (1998) 方法。0 级: 没有明显症状, 接种植株与没有接种植株表现同样的生长状况; 1 级: 顶端叶片 (叶边缘) 出现轻微泛黄; 2 级: 叶片末端有些泛黄和轻微卷曲; 3 级: 大面积的叶片变黄, 卷曲, 叶面积减少, 但植物仍能继续生长; 4 级: 植物生长严重迟缓, 叶片变黄, 呈现杯突和卷曲, 植株生长停止。

利用 SPSS13.0 软件对数据进行统计分析。首先将每个 IL 的发病级数转化为病情指数 (PDI) (Chaerani et al., 2007), 病情指数 = $100 \times \Sigma \text{病级级数} \times \text{该级株数} / \text{总株数} \times \text{最大病级数}$ 。每个 IL 的平均 PDI 按照普通线性模型 (General Linear Model, GML) 计算, 平均 PDI = 常数 + 基因型 + 试验 + 基因型 \times 试验, 然后用于方差分析。IL 与对照 VF36 差异达到显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$), 即确定该 IL 包含抗 TYLCV 的 QTL。QTL 的命名采用 QRTY (Quantitative Resistance to TYLCV), 随后是每个 QTL 在染色体上的位置, 如果一个染色体上有多个 QTL, 分别用 1, 2 等数字加以区分。

2 结果与分析

2.1 类番茄茄 LA2951 IL 群体的筛选

类番茄茄 LA2951 的 IL 群体在田间自然接种烟粉虱后, 对结果进行方差分析, 发现 IL 间差异达极显著水平 ($P < 0.01$), 说明不同 IL 对 TYLCV 的抗性存在明显差异; 6 月和 8 月两次试验间差异也达极显著水平 ($P < 0.01$), 说明试验环境与抗性存在一定的互作效应, 抗性可能受数量性状控制。

采用普通线性模型, 对 2 次试验不同 IL 均值比较发现 (表 1), 对照 VF36 全部发病, PDI 为 100%; 而参试的 76 个 IL, 除 LA4267 和 LA4277 外, 其余 IL 的 PDI 均不同程度低于对照 VF36, 变化幅度是 71.98% ~ 98.96%, 其中 22 个 IL 的 PDI 较 VF36 降低 16.67% ~ 30.62%, 与对照差异达

显著或极显著水平。结果说明，野生种类番茄茄 LA2951 对 TYLCV 的抗性受 QTL 控制，这与上述试验间存在差异的结果相一致。

表 1 类番茄茄 LA2951IL 群体的病情指数 (PDI)
Table 1 PDI for each IL in *S. lycopersicoides* LA2951 IL population

渐渗系 Introgression Line (IL)	纯合 Homozygous	PDI	渐渗系 Introgression Line (IL)	纯合 Homozygous	PDI	渐渗系 Introgression Line (IL)	纯合 Homozygous	PDI
LA3866	是 Yes	94.79	LA4249	是 Yes	83.68	LA4251	是 Yes	98.44
LA3867	是 Yes	96.46	LA4255	是 Yes	92.71	LA4253	否 No	97.40
LA3868	是 Yes	91.56	LA4260	否 No	92.71	LA4271	是 Yes	74.48
LA3870	是 Yes	87.35	LA4263	否 No	90.42	LA4272	是 Yes	93.75
LA3871	是 Yes	91.67	LA4264	否 No	83.51	LA4277	否 No	100.00
LA3873	是 Yes	87.01	LA4265	否 No	83.33*	LA3889	是 Yes	93.75
LA3876	是 Yes	94.58	LA4266	否 No	80.31**	LA4308	否 No	97.92
LA3877	是 Yes	95.42	LA4269	是 Yes	86.25	LA4311	否 No	77.08**
LA3878	是 Yes	81.61*	LA4278	否 No	91.16	LA4236	否 No	93.23
LA3879	是 Yes	71.98**	LA4282	是 Yes	80.21*	LA4248	是 Yes	91.15
LA3881	是 Yes	75.62**	LA3895	否 No	89.06	LA3344	是 Yes	84.69
LA3883	是 Yes	86.46	LA3882	是 Yes	84.72*	LA3345	是 Yes	69.38**
LA3884	是 Yes	87.92	LA4242	否 No	83.30*	LA3668	是 Yes	91.98
LA3885	是 Yes	83.44*	LA4245	是 Yes	92.43	LA3906	是 Yes	82.29
LA3886	是 Yes	82.60*	LA4254	是 Yes	78.75*	LA4314	是 Yes	87.50
LA3890	是 Yes	85.57	LA4257	是 Yes	76.56**	LA4310	是 Yes	90.25
LA3892	是 Yes	91.98	LA4259	是 Yes	81.25*	LA4275	否 No	94.14
LA3894	是 Yes	83.33	LA4267	是 Yes	100.0	LA4274	否 No	92.78
LA3895	否 No	77.74**	LA4268	是 Yes	89.06	LA4273	是 Yes	93.82
LA4232	是 Yes	83.75*	LA4270	是 Yes	98.33	LA4261	是 Yes	98.96
LA4233	是 Yes	73.85*	LA4279	否 Yes	100.00	LA4258	是 Yes	93.54
LA4235	是 Yes	83.54*	LA4283	是 Yes	78.75*	LA4250	否 No	86.46
LA4238	是 Yes	93.75	LA4284	是 Yes	98.85	LA4241	是 Yes	70.83*
LA4244	是 Yes	75.00**	LA4306	否 No	90.62	LA4230	否 No	85.94
LA4246	是 Yes	86.98	LA4313	是 Yes	97.53	VF36	是 Yes	100.00
LA4247	是 Yes	87.50	LA4239	是 Yes	93.75			

注：*和**分别表示 IL 与对照 VF36 病情指数差异达到显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 水平。
Note: * and ** indicated the significant difference of PDI between IL and the control VF36 at 0.05 and 0.01 level respectively.

2.2 抗黄化曲叶病毒 (TYLCV) 基因的定位

理想的 IL 群体中每个 IL 通常含有单个渗入片段，几个含有来自野生种同一染色体不同位置的片段，可以覆盖整条染色体。利用具有重叠片段的 IL，不仅可以进一步确认渗入片段所包含基因的效应，而且 Canady 等 (2005) 根据 IL 重叠片段，已将整个渗入的野生种 LA2951 片段划分为 69 个区域，即 69 个 bin。通过这些 bins，可以将一些目标基因进行精细定位。本研究中对类番茄茄 LA2951 群体大棚自然接种 TYLCV 鉴定发现，76 个 IL 中的 22 个 IL 可能包含抗 TYLCV 的基因 (图 1)，说明 LA2951 抗 TYLCV 受 QTL 控制。

在筛选出的 22 个 IL 中，除 LA3345 和 LA3906 外 (只有一个形态标记)，其它 IL 均有渗入片段的侧翼标记 (<http://tgrc.ucdavis.edu/>)，可明确渗入片段在染色体上的具体位置及大小。另外，LA4250、LA4253、LA4282、LA4263、LA4266 等 5 个 IL，在纯合状态时仍可获得少量种子 (Canady

et al., 2005), 而本研究中各 IL 均为自交后代, 因此分析这些 IL 时将作为纯合后代考虑。在 QTL 定位时, 只有在 2 个独立试验中抗性均与对照差异达显著 (表 2) 或至少有 2 个重叠片段均表现出显著抗性时, 才确定该 IL 包含一个抗病 QTL。现将不同情况下 QTL 的定位列举如下: (1) LA4232、LA4233 和 LA4235 均较对照表现明显的抗性, 且在染色体 1 部分重叠 (图 1), 其中 LA4232 和 LA4233 存在重叠片段, LA4233 和 LA4235 难以断定是否重叠, 但 3 个 IL 在 2 个独立试验中的抗性并不稳定, 说明抗性 QTL 有可能位于 LA4232 和 LA4233 的重复片段, 也有可能存在于 LA4233 和 LA4235 间, 因此该情况下鉴定出的 QTL 有待于进一步验证; (2) LA4244 无重复片段, 但该 IL 在 2 个独立试验中, 均表现稳定的抗性, 因此认为该 IL 含有一个抗 TYLCV 的 QTL, 将该 QTL 命名为 *QRTY4*。而 LA4245 与 VF36 均表现感病, 进一步将 *QRTY4* 限定于 bin4-A, 其侧翼标记为 TG49 和 TG146; (3) LA3878、LA3895、LA3879 等 3 个 IL 在染色体 5 顶端的片段重叠, 抗性较对照达显著或极显著差异, 确定染色体 5 短臂存在一个 QTL; 而 LA4248 与 LA4249 部分片段的重叠, 进一步确定了 *QRTY5* 存在于染色体短臂顶端的 bin5-A, 侧翼标记为 TG623 和 TG432; (4) LA4254 较 VF36 的病情指数显著降低, 但在 2 个独立试验中的抗性表现不稳定, 而与其有重叠渗入片段的杂合 LA4253 也表现感病。因此, 认为该 IL 抗 TYLCV 的 QTL 效应较小或由试验误差引起, 需进一步确定。

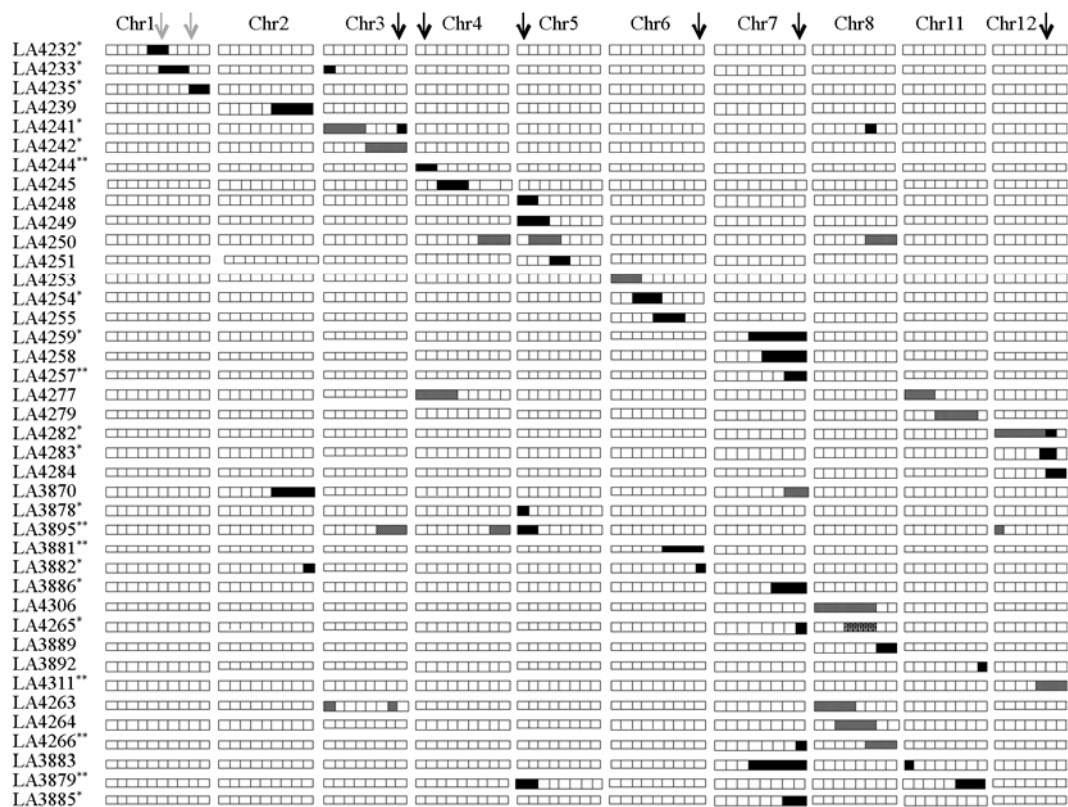


图 1 利用类番茄茄 LA2951IL 群体鉴定出的抗 TYLCV 的 QTL

*和**分别表示与栽培种 VF36 遗传背景比较, 病情指数差异达到显著 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$)。灰色箭头表示 QTL 有待于进一步验证, 黑色箭头表示已确定的 QTL, 灰色片段表示杂合状态, 黑色片段表示纯合状态。

Fig. 1 The identified QTLs conferring the resistance to TYLCV by using *S. lycopersicoides* LA2951 IL population

* and ** indicated the significant difference of PDI between IL and the control VF36 at 0.05 and 0.01 level respectively.

Gray arrow indicated QTLs need to be addressed further and black arrow indicated the confirmed QTLs, the introgression with gray and black color indicated the heterozygous and homozygous ILs, respectively.

表 2 两个独立试验中均表现明显抗性的 IL
Table 2 ILs with the resistance over two independent experiments

渐渗系 IL	QTL	染色体 Chrom.	侧翼标记 Flanking marker	病情指数 PDI		平均病情指数 Mean PDI	纯合 Homozygous
				试验 1 EXP 1	试验 2 EXP 2		
LA4244	<i>QRTY4</i>	4	TG49-TG146	70.8*	79.2**	75.0**	是 Yes
LA3879	<i>QRTY5</i>	5	TG623-TG432	58.3**	85.6*	72.0**	是 Yes
LA3895		5	CT156-TG473	70.8*	84.6*	77.7**	是 Yes
LA3881	<i>QRTY6</i>	6	Beta- TG220	66.7**	84.6*	75.6**	是 Yes
LA4283	<i>QRTY12</i>	12	Pgi-1- CT156	75.0*	82.5**	78.8*	是 Yes
LA4311		12	Pgi-1- TG473	68.8*	85.4**	77.1**	否 No
VF36				100.0	100.0		

注: *和**分别表示 IL 与对照 VF36 病情指数差异达到显著水平 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$)。

Note: * and ** indicated the significant difference of PDI between IL and the control VF36 at 0.05 and 0.01 level respectively.

通过上述方法, 共鉴定了 7 个抗 TYLCV 的 QTL, 它们分别位于番茄染色体 1、3、4、5、6、7 和 12 上, 其中 *QRTY4*、*QRTY5* 和 *QRTY12*, 尤其是 *QYTR12* (bin12-C, 侧翼标记 CT219 和 CT156) 抗性稳定, 含有该位点的多个 IL 均表现明显的抗性。而位于染色体 1 的 QTL 有待于进一步确定。

3 讨论

TYLCV 已成为全球关注的焦点。普通栽培种番茄对 TYLCV 基本上表现为感病, 而野生醋栗 (*S. pimpinellifolium*)、秘鲁 (*S. peruvianum*)、多毛 (*S. habrochaites*)、智利 (*S. chilense*) 等番茄对 TYLCV 表现一定的抗性 (Pilowsky & Cohen, 1974; Geneif, 1984; Hassan et al., 1984; Banerjee & Kalloo, 1987; Kasrawi, 1989; Hassan & Abdel-Atik, 1999), 尤其是 *S. peruvianum*、*S. habrochaites* 和 *S. chilense* 的抗性较为突出。最近, Chetelat (2010) 和 Díez 和 Nuez (2011) 相继发现, 茄科近缘种类番茄茄对几种病毒均表现一定的抗性, 但尚未见详细报道。本试验中利用来自类番茄茄 LA2951 的 IL 群体, 在北京地区粉虱传播 TYLCV 的季节进行了田间自然接种鉴定。IL 作为永久群体及其特有的优势, 已广泛应用于产量、品质、抗病等相关基因的定位 (Eshed & Zamir, 1994, 1995; Matsui et al., 2007; Stevens et al., 2007; Mathieu et al., 2009)。调查结果发现, LA2951 对 TYLCV 的抗性受 QTL 控制。由于类番茄茄 LA2951 的 IL 群体共有 90 个个体, 约覆盖野生种 96% 的基因组 (Canady et al., 2005), 而本试验中只利用了已获得的 77 个 IL (约覆盖野生种基因组 85% 以上), 因此在 QTL 定位时一些位点可能未能检测到。另外, 有些 IL 为杂合体, 由于本试验中所用全部 IL 为自交后代, 一些含有抗病 QTL 的 IL 也有可能在获得后代群体的过程中丢失。还有, 本文中 2 个独立试验于不同月份进行, 结果分析证明试验间差异显著, 说明抗 TYLCV 的 QTL 本身易受环境影响, 一些 QTL 的效应较小或者人为因素也会导致一定的误差。而对于效应较小的 QTL, 需要多个独立重复的试验, 特别是每一品系的样本容量, 均会直接影响到 QTL 的显著水平。

通过比较分析 2 个独立试验及具有不同重叠片段的 IL, 本试验中共鉴定出 7 个抗 TYLCV 的 QTL, 其中位于染色体 1 上的 QTL 仍需进一步确定, 位于染色体 4、5 和 12 的 QTL 效应较大且稳定。目前, 已从不同野生种中定位了抗 TYLCV 的 5 个基因, 在生产中发挥着重要作用 (Banerjee & Kalloo, 1987; Zamir et al., 1994; Chagué et al., 1997; Ji et al., 2008; Anbinder et al., 2009)。人们在揭示植物抗病性时发现, 许多抗病位点同位。番茄作为模式植物, 对其研究较为深入, 不仅构建了不同类型的高密度遗传连锁图谱, 而且完成了基因组测序。因此, 为抗病位点的同位比较提供了良好的平台。作者发现, 本试验中定位的 *QRTY3* 与 *Ty-4*、*QRTY4* 与 *Ty-5* 基因可能同位, 而其它 QTL 均为鉴定的新位点。

IL 群体不仅为 QTL 定位提供了有利的工具, 而且为分析 QTL 的遗传效应及互作提供了良好的基础。由于 IL 群体中每个 IL 只含有单一的渗入片段 (少数含有 2 个或 2 个以上片段), 为将来揭示番茄抗 TYLCV 的机制提供了便利条件。另外, IL 具有方便利用的侧翼标记, 可直接用于番茄抗 TYLCV 新品种的选育。

References

- Anbinder I, Reuveni M, Azari R, Paran I, Nahon S, Shlomo H, Chen L, Lapidot M, Levin I. 2009. Molecular dissection of tomato leaf curl virus resistance in tomato line TY172 derived from *Solanum peruvianum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (3): 519 – 530.
- Banerjee M K, Kalloo G. 1987. Inheritance of tomato leaf curl virus resistance in *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Euphytica*, 36: 581 – 584.
- Cai Jian-he, Qin Bi-xia, Zhu Gui-ning, Huang Fu-xin, Chen Yong-hui, Li Kun-hua. 2006. The causes of the outbreak and control strategy of tomato yellow leaf curl disease in Guangxi. *China Vegetables*, 7: 47 – 48. (in Chinese)
- 蔡健和, 秦碧霞, 朱桂宁, 黄福新, 陈永慧, 李焜华. 2006. 番茄黄花曲叶病毒病在广西爆发的原因和防治策略. *中国蔬菜*, 7: 47 – 48.
- Canady M A, Meglic V, Chetelat R T. 2005. A library of *Solanum lycopersicoides* introgression lines in cultivated tomato. *Genome*, 48 (4): 685 – 697.
- Chaerani R, Groenwold R, Roeland P S, Voorrips. 2007. Assessment of early blight (*Alternaria solani*) resistance in tomato using a droplet inoculation method. *The Phytopathological Society of Japan and Springer*, 73: 96 – 103.
- Chagué V, Mercier J C, Guenard M, Courcel de A, Vedel F. 1997. Identification of RAPD markers linked to a locus involved in quantitative resistance to TYLCV in tomato by bulked segregate analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 671 – 677.
- Chetelat R T. 2010. Annual progress report 2010. California: Tomato Genetics Resource Center.
- Díez M J, Nuez F. 2011. Evaluation of a subset of *Solanum lycopersicoides* introgression lines for resistance to tomato yellow leaf curl disease. Malaga, Spain: Eucarpia Meeting-Section Vegetables Working Group Tomato: 11 – 14.
- Eshed Y, Zamir D. 1994. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: A tool for fine mapping of genes. *Euphytica*, 79 (3): 175 – 179.
- Eshed Y, Zamir D. 1995. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. *Genetics*, 141 (3): 1147 – 1162.
- Friedmann M, Lapidot M, Cohen S, Pilowsky M. 1998. A novel source of resistance to tomato yellow curl virus exhibiting a symptomless reaction to viral infection. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123: 1004 – 1007.
- Geneif A A. 1984. Breeding for resistance to tomato leaf curl virus in tomatoes in the Sudan. *Acta Horticulturae*, 143: 469 – 484.
- Hanson P M, Green S K, Kuo G. 2006. Ty-2, a gene on chromosome 11 conditioning geminivirus resistance in tomato. *Tomato Genetic Cooperative Report*, 56: 17 – 18.
- Hassan A A, Abdel-Ati K E A. 1999. Genetics of tomato yellow leaf curl virus tolerance derived from *Lycopersicon pimpinellifolium* and *Lycopersicon pennellii*. *Egyptian Journal Horticulture*, 26: 323 – 338.
- Hassan A A, Mazyad H M, Moustafa S E, Nassar S H, Nakhla M K, Sims W L. 1984. Inheritance of resistance to tomato leaf curl virus derived from *Lycopersicon cheesmanii* and *Lycopersicon hirsutum*. *HortScience*, 19: 574 – 575.
- He Zi-fu, Yu Hao, Mao Ming-jie, Luo Fang-fang, Lin Yi-han, Wang Sui-tao. 2007. Tomato yellow leaf curl disease in Guangdong caused by tomato leaf curl Taiwan virus. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 15 (1): 119 – 123. (in Chinese)
- 何自福, 虞皓, 毛明杰, 罗芳芳, 林奕韩, 王穗淘. 2007. 中国台湾番茄曲叶病毒侵染引起广东番茄黄花曲叶病毒病. *农业生物技术学报*, 15 (1): 119 – 123.
- Ji Y F, Schuster D J, Scott J W. 2007. Ty-3, a begomovirus resistance locus near the tomato leaf curl virus resistance locus Ty-1 on chromosome 6 of tomato. *Molecular Breeding*, 20: 271 – 284.
- Ji Y F, Scott J W, Schuster D J. 2009a. Molecular mapping of Ty-4, a new tomato leaf curl virus resistance locus on chromosome 3 of tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 134 (2): 281 – 288.
- Ji Y F, Scott J W, Schuster D J. 2009b. Toward fine mapping of the tomato yellow leaf curl virus resistance gene Ty-2 on chromosome 11 of tomato. *HortScience*, 44 (3): 1 – 5.

- Ji Y, Scott J W, Maxwell D P, Schuster D J. 2008. *Ty-4*, a tomato yellow leaf curl virus resistance gene on chromosome 3 of tomato. *Tomato Genetic Cooperative Report*, 58: 29 - 31.
- Kasrawi M A. 1989. Inheritance of resistance to tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Plant Disease*, 73: 435 - 437.
- Kasrawi M A, Suwwan M A, Mansour A. 1988. Sources of resistance to tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in *Lycopersicon* species. *Euphytica*, 37: 61 - 64.
- Lapidot M, Friedmann M, Lachman O, Yehezkel A, Nahon S, Cohen S, Pilowsky M. 1997. Comparison of resistance level to tomato yellow leaf curl virus among commercial cultivars and breeding lines. *Plant Disease*, 81: 1425 - 1428.
- Maruthi M N, Czosnek H, Vidavski F, Tarba S Y, Milo J, Leviatov S, Venkatesh H M, Padmaja A S, Kukarni R S, Muniyappa V. 2003. Comparison of resistance to tomato leaf curl virus (India) and tomato yellow leaf curl virus (Israel) among *Lycopersicon* wild species, breeding lines and hybrids. *European Journal of Plant Pathology*, 109: 1 - 11.
- Mathieu S, Cin V D, Fei Z, Li H, Bliss P, Taylor M G, Klee H J, Tieman D M. 2009. Flavour compounds in tomato fruits: Identification of loci and potential pathways affecting volatile composition. *Journal of Experimental Botany*, 60 (1): 325 - 337.
- Matsui K, Ishii M, Sasaki M, Rabinowitch H D, Ben-Oliel G. 2007. Identification of an allele attributable to formation of cucumber-like flavor in wild tomato species (*Solanum pennellii*) that was inactivated during domestication. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55: 4080 - 4086.
- Picó B, Diez M J, Nuez F. 1996. Viral diseases causing the greatest economic losses to the tomato crop. II. The tomato yellow leaf curl virus: A review. *Scientia Horticulturae*, 67 (3-4): 151 - 196.
- Picó B, Sifres A, Elia M, Diez M J, Nuez F. 2000. Searching for new resistance sources to tomato yellow leaf curl virus within a highly variable wild *Lycopersicon* genetic pool. *Acta Physiologiae Plantarum*, 22 (3): 344 - 350.
- Pilowsky M, Cohen S. 1974. Inheritance of resistance to tomato yellow leaf curl virus in tomatoes. *Phytopathology*, 64: 632 - 635.
- Stevens R, Buret M, Duffe P, Garchery C, Baldet P, Rothan C, Causse M. 2007. Candidate genes and quantitative trait loci affecting fruit ascorbic acid content in three tomato populations. *Plant Physiology*, 143: 1943 - 1953.
- Varma A, Malathi V G. 2003. Emerging geminivirus problems: A serious threat to crop production. *Annual Applied Biology*, 142: 145 - 164.
- Verlaan M G, Szinay D, Hutton S F, de Jong H, Kormelink R, Visser R G F, Scott J W, Bai Y. 2011. Chromosomal rearrangements between tomato and *Solanum chilense* hamper mapping and breeding of the TYLCV resistance gene *Ty-1*. *The Plant Journal*, 68: 1093 - 1103.
- Wang Dong-sheng, Kuang Kai-yuan, Yuan Yong-da, Wang Hong, Qu Pei-rong, Wang Ci-ma. 2007. A preliminary observation on epidemic of tomato yellow curl leaf virus in Shanghai. *Shanghai Vegetables*, (4): 61 - 62. (in Chinese)
- 王冬生, 匡开源, 袁永达, 王 红, 瞿培荣, 王次马. 2007. 番茄黄化曲叶病毒在上海发生流行的初步观察. *上海蔬菜*, (4): 61 - 62.
- Zamir D, Michelson I, Zakay Y, Navot N, Zeidan M, Sarfatti M, Eshed Y, Harel E, Pleban T, Van-Oss H. 1994. Mapping and introgression of a tomato yellow leaf curl virus tolerance gene, *Ty-1*. *Theoretical and Applied Genetics*, 88: 141 - 146.
- Zhao Tong-min, Yu Wen-gu, Zhou Yi-jun, Ji Ying-hua. 2007. Occurrence and diagnosis of tomato yellow leaf curl disease (TYLCV) in Jiangsu Province. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 23 (6): 654 - 655. (in Chinese)
- 赵统敏, 余文贵, 周益军, 季英华. 2007. 江苏省番茄黄化曲叶病毒病 (TYLCD) 的发生与诊断初报. *江苏农业学报*, 23 (6): 654 - 655.
- Zhang Chun-zhi, Liu Lei, Sun Yu-yan, Chi Qing-yong, Xu Guang, Gan Zhong-xiang, Zhou Guo-long, Li Jun-ming. 2010. A review on introgression line (IL) populations and their use in tomato. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (11): 1863 - 1872. (in Chinese)
- 张春芝, 刘 磊, 孙玉燕, 迟庆勇, 徐 光, 甘中祥, 周国龙, 李君明. 2010. 番茄渐渗系群体及其利用研究进展. *园艺学报*, 37 (11): 1863 - 1872.