

# 辣椒种内遗传图谱的构建及主要农艺性状的 QTL 分析

段蒙蒙, 王 宁, 毛胜利, 张正海, 王立浩, 张宝玺\*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘 要:** 以一年生辣椒 (*Capsicum annuum* L.) ‘Perennial’、‘83-58’ 为亲本构建的包含 128 个株系的 F<sub>6</sub> 代重组自交系为作图群体, 构建了一个包含有 18 个连锁群的遗传图谱。该遗传图谱共有 131 个标记, 其中 SSR 标记 105 个, CAPS 标记 23 个, SCAR 标记 1 个, 果实辣味 (*pun*) 和果柄着生方向 (*up*) 2 个形态标记。该图谱全长 633.71 cM, 标记间的平均距离为 4.8 cM, 连锁群的长度为 7.07~75.16 cM, 平均长度为 35.21 cM, 每个连锁群上的标记数为 3~17 个。对群体进行 10 个主要农艺性状调查, 利用基于完备区间作图方法 (Inclusive Composite Interval Mapping) 的 QTL IciMapping V3.2 软件 (<http://www.isbreeding.net/>) 选择加性效应模型 ICIM-ADD 进行 QTL 定位, 在重组自交系 (RIL) 群体中共检测到株高、伸展度、始花节位、叶长、叶宽、侧枝长度、果形、果形指数、心室数和果实横径等 10 个性状的 20 个 QTL 位点。

**关键词:** 辣椒; 遗传图谱; 农艺学性状; QTL

**中图分类号:** S 641.3

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2014) 12-2497-10

## Construction of the Intraspecific Genetic Linkage Map and QTL Analysis for Main Agronomic Traits of *Capsicum annuum*

DUAN Meng-meng, WANG Ning, MAO Sheng-li, ZHANG Zheng-hai, WANG Li-hao, and ZHANG Bao-xi\*

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

**Abstract:** A intraspecific linkage map of *Capsicum annuum* was constructed from a recombinant inbred line population of F<sub>6</sub> generation with 128 plants, which derived from a small fruit-sized hot pepper line ‘Perennial’ and a large fruit-sized sweet pepper line ‘83-58’. In this map, 18 linkage groups were generated with 131 markers (105 SSR markers, 23 CAPS markers, 1 SCAR marker and 2 morphological markers). This genetic map covered 633.71 cM with an average intermarker distance of 4.8 cM. The length of linkage groups ranged from 7.07 to 75.16 cM with 3 to 17 markers per linkage group, and the average length reached 35.21 cM. Ten main agronomic traits of this population were collected for QTL mapping with QTL IciMapping V3.2 software, which was based on inclusive composite interval mapping

收稿日期: 2014-07-26; 修回日期: 2014-09-22

基金项目: 国家‘863’计划项目 (2012AA100103002); 国家科技支撑计划项目 (2011BAZ01732); 农业部农业科技产业计划项目 (CARS-25); 国家公益性研究所项目 (ICS, CAAS) (1610032011011)

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

method, and an additive effect model ICIM-ADD was selected in the QTL mapping. A total of 20 QTLs of 10 traits (stem length, plant elongation, first flower node, leaf length, leaf width, lateral bud, fruit shape, fruit shape index, fruit width, number of node) were mapped on the genetic map.

**Key words:** pepper; genetic linkage map; agronomic traits; QTL; RIL

辣椒主要有 5 个栽培种: 一年生辣椒 (*Capsicum annuum* L.), 浆果状辣椒 (*C. baccatum* L.), 中国辣椒 (*C. chinense* Jac), 灌木状辣椒 (*C. frutescens* L.) 和绒毛辣椒 (*C. pubescens* Ruiz & Pavon) (DeWitt & Bosland, 1996)。其中一年生辣椒 (*C. annuum* L.) 在 5 个栽培种中分布最为广泛 (Moury et al., 2000)。辣椒的遗传图谱根据作图群体不同, 分为种内遗传图谱 (Chaim et al., 2001; Lefebvre et al., 2002; Minamiyama et al., 2006; 安静 等, 2007; Kim et al., 2008; 张芳芳 等, 2010)、种间遗传图谱 (Livingstone et al., 1999; Chaim et al., 2006; Mimura et al., 2012) 以及整合图谱 (Paran et al., 2004; Lee et al., 2009; Wu et al., 2009)。1984 年康乃尔大学的 Tanksley (1984) 利用 14 个同工酶标记以一年生辣椒 (*C. annuum*) × 中国辣椒 (*C. chinense*) 种间 F<sub>2</sub> 作图群体构建了世界上第 1 个辣椒遗传图谱。随着分子生物学技术的发展, RFLP、AFLP、RAPD、SCAR、CAPS、SRAP、SSR、SNP、SSCP 等分子标记逐步应用于辣椒遗传图谱的构建。但 AFLP 和 RAPD 在作为参考标记 (Lefebvre et al., 2002) 以及多态性 (Paran et al., 1998) 上存在局限性, 且 RFLP 标记的开发过程较为复杂费时 (Minamiyama et al., 2006), 为打破上述局限性, 基于 1~6 个碱基重复的 SSR 标记开始开发和应用 (Lee et al., 2004; Minamiyama et al., 2006)。Barchi 等 (2007) 构建了 1 个包含 489 个标记 (AFLP、SCAR、RFLP 以及 STS 标记) 49 个连锁群的种内遗传图谱。2009 年, Wu 等 (2009) 利用种间杂交群体构建了 1 个由 299 个单拷贝直系同源标记构成的遗传图谱, 该图谱覆盖长度为 1 613 cM。中国对于辣椒遗传图谱的研究起步较晚, 张宝玺等 (2003)、安静等 (2007) 和刘军等 (2011) 分别构建了辣椒种内遗传图谱, 但是标记数量以及标记类型较少限制了其应用。

Chaim 等 (2003a, 2003b) 将果实横径、果形、花期、熟性、单株结果数等进行了定位并发现这些产量相关性状受多对基因控制, 易受环境影响, 在连锁群上成簇分布; 其中果形相关的两个 QTL 定位在第 3 和第 10 号染色体上。在辣椒的 QTL 研究中, 对辣椒果实性状及抗病性 (Quirin et al., 2005; Minamiyama et al., 2007) 等的研究较多, 但是对其他性状的研究较少。始花节位是反映辣椒熟性的重要性状之一, 陈学军等 (2006) 对特早熟辣椒 ‘B9431’ 与 ‘吉林长椒’ 杂交组合多个世代群体始花节位进行了联合分析, 发现始花节位受 1 对隐性等位主基因控制。

本研究中利用一年生辣椒的重组自交系 (RIL) 群体构建了包含 SSR、CAPS、SCAR 及形态学标记的遗传连锁图谱, 并对始花节位、株高、伸展度、侧枝长度、叶长、叶宽、果实横径、果形指数、果形和心室数等 10 个性状进行了 QTL 定位, 获得紧密连锁的分子标记, 为分子标记辅助育种提供了参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 作图群体的建立和DNA的提取

供试材料为一年生辣椒 (*Capsicum annuum* L.), 其母本 ‘Perennial’ 为辣椒自交系, 果实指形, 朝天椒, 引自法国农业科学院; 父本 ‘83-58’ 为甜椒自交系, 果实灯笼形, 主要园艺性状优良。

采用人工授粉的方式得到 F<sub>1</sub>, 以单粒传的方式构建 F<sub>6</sub> 代重组自交系 (Recombinant inbred line, RIL) 群体, 群体共包含 122 个株系。RIL F<sub>6</sub> 于 2012 年 4 月定植于中国农业科学院蔬菜花卉研究所

农场露地, 每个株系 6 株, 于 2013 年 9 月定植于中国农业科学院蔬菜花卉研究所农场温室中, 每个株系 4 株。

取双亲和 RIL 群体幼叶, 采用改良的 CTAB 小量法提取 DNA, 用微量分光光度计检测 DNA 质量, 其  $OD_{260}/OD_{280}$  在 1.8~2.0 之间, 稀释至  $50 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ ,  $-20^\circ\text{C}$  保存备用。

## 1.2 性状调查

在 2012 年春季和 2013 年秋季分别进行了两次调查, 其中伸展度和侧枝长度只在 2012 年春季进行了调查。幼苗定植后 1 个月进行植株形态学性状(株高、伸展度、始花节位、叶长、叶宽、侧枝长度)和果实相关性状(果形、果形指数、心室数、果实横径等)调查。其中植株形态学性状的调查在始花期进行, 每个株系随机选取 6 株植株进行调查, 叶长、叶宽每株随机选取 10 片叶进行调查; 果实相关性状调查在果实成熟期进行, 每个株系随机采取 6 个果实进行测量, 取平均值。关于辣椒植物学性状描述及赋值标准按照 IPGRI (The International Plant Genetic Resources Institute) 推荐的进行。

始花节位 (FFN): 主茎上子叶至第 1 朵花之间的叶节数量。

株高 (SL): 植株基部到主枝生长点的长度 (cm)。

伸展度 (PE): 株冠横向最大值  $\times$  纵向最大值 ( $\text{cm}^2$ )。

侧枝长度 (LB): 主茎最长侧枝长度 (cm)。

叶长 (LL): 叶片基部到叶尖的长度 (cm)。

叶宽 (LW): 叶片最宽处宽度 (cm)。

果形 (FS): 1 指形, 2 心形, 3 羊角形, 4 灯笼形, 5 球形, 6 其它。

果实横径 (FW): 果实中部最宽处宽度 (cm)。

果形指数 (FSI): 果实长度/果实横径。

心室数 (NV): 果实横切, 可视心室数。

## 1.3 SSR与CAPS标记来源

SSR 引物来自 SGN 网站 (<http://www.sgn.cornell.edu/>) 已经公布的引物 300 对和中国农业科学院蔬菜花卉研究所甜椒育种课题组开发出来的引物 400 对 (Huang et al., 2011)。CAPS 引物序列来自 Wu 等 (2009) 和 Tanaka 等 (2014) 的文献。

SSR 反应体系  $10 \mu\text{L}$ , 模板  $50 \text{ ng}$ ,  $2\times \text{MIX}$   $5 \mu\text{L}$ , 引物  $0.5 \mu\text{L}$ ,  $\text{ddH}_2\text{O}$ 。PCR 扩增程序:  $94^\circ\text{C}$  4 min;  $94^\circ\text{C}$  30 s,  $55^\circ\text{C}$  30 s,  $72^\circ\text{C}$  1 min, 32 个循环;  $72^\circ\text{C}$  延伸 7 min;  $4^\circ\text{C}$  终止反应。PCR 产物在 8% 聚丙烯酰胺非变性凝胶上以 180 V 恒定电压电泳 105 min, 银染显色。

CAPS 标记扩增反应体系  $10 \mu\text{L}$ , 模板  $50 \text{ ng}$ ,  $2\times \text{MIX}$   $5 \mu\text{L}$ , 引物  $0.5 \mu\text{L}$ ,  $\text{ddH}_2\text{O}$ 。PCR 扩增程序:  $94^\circ\text{C}$  4 min;  $94^\circ\text{C}$  30 s,  $55^\circ\text{C}$  30 s,  $72^\circ\text{C}$  1 min, 32 个循环;  $72^\circ\text{C}$  延伸 7 min;  $4^\circ\text{C}$  终止反应。PCR 产物用相应的限制性内切酶进行酶切。反应体系为: PCR 产物  $10 \mu\text{L}$ , DNA 内切酶  $0.2 \mu\text{L}$ , buffer  $1.5 \mu\text{L}$ ,  $\text{ddH}_2\text{O}$   $3.3 \mu\text{L}$ 。酶切 5 h, 2% 琼脂糖凝胶电泳检测酶切效果, 用 Bio-RAD 凝胶成像系统进行照相。

GoTaq<sup>®</sup> GreenMaster Mix (2 $\times$ ) 为 Promega 品牌, 购于北京泽平科技有限责任公司。50 bp 和 100 bp DNA Ladder 购于天根生化科技 (北京) 有限公司。DNA 限制性内切酶均为 NEB 品牌, 购于北京百灵克生物科技有限责任公司。琼脂糖、甲叉丙烯酰胺、丙烯酰胺、TEMED、硼酸、EDTA 均为 Amersco 产品, 购于北京经科宏达生物技术有限公司。所用引物均在生工生物工程 (上海) 技术股份有限公司合成。

#### 1.4 作图方法和QTL定位

将在亲本中检测到的多态性标记在 RIL 群体中进行多态性检测, 规范化处理原始数据, 对两次调查的性状数据分别定位。将所有多态性标记数据导入 Jionmap 4.0 (van Ooijen, 2006) 进行分析并构建遗传图谱。参数设置为  $LOD \geq 3.0$ , 步长为 0.5, 算法为 regression mapping。用 Kosambi 函数 (Kosambi, 1943) 进行遗传距离的计算, 并用 cM 表示。结合植物学性状测量值, 利用基于完备区间作图方法 (Inclusive Composite Interval Mapping) 的 QTL IciMapping V 3.2 软件 (<http://www.isbreeding.net/>) 选择加性效应模型 ICIM-ADD 进行 QTL 定位。

## 2 结果与分析

### 2.1 RIL群体分析及图谱的构建

用亲本 DNA 进行多态性引物筛选, 将得到的 127 个多态性 SSR 引物, 32 个多态性 CAPS 引物, 1 个多态性 SCAR 引物用于 RIL 群体的分析, 共有 127 个 SSR 标记, 24 个 CAPS 标记, 1 个 SCAR 标记能够扩增出清晰且具有多态的条带。

利用 Joinmap4.0 对标记进行遗传连锁分析, 构建了 1 个包含有 18 个连锁群的遗传图谱, 该遗传图谱共有 131 个标记, 其中 SSR 标记 105 个, CAPS 标记 23 个, SCAR 标记 1 个, 1 个与果柄方向有关的形态标记 (*up*), 1 个辣味有无性状标记 (*pun*), 形态标记由性状调查直接得到。该图谱全长 633.71 cM, 标记间的平均距离为 4.8 cM, 连锁群的平均长度为 35.21 cM, 每个连锁群上的标记数为 3~17 个, 连锁群的长度为 7.07~75.16 cM。将该图谱与已经发表的遗传图谱 (Yi et al., 2006; Lee et al., 2009; Wu et al., 2009; 张芳芳 等, 2010; Mimura et al., 2012) 进行比较, 共有 95 个标记能对应到相应的连锁群上, 除 LG1 包含 1 号和 8 号两个染色体的标记外, 其余连锁群都对应到了唯一的染色体上 (表 1, 图 1)。

表 1 分子标记在辣椒连锁群上的分布

Table 1 Distribution of molecular markers on the *C. annuum* genetic map

连锁群 Linkage group	对应染色体 Corresponding chromosome	连锁群长度/cM Length of linkage group	标记数 Number of markers	标记间平均图距/cM Average marker interval	与已报道连锁群共有标记数 Number of common markers
1	P1a	75.16	17	4.42	8
2	P1b	47.69	11	4.34	10
3	P2a	41.23	8	5.15	12
4	P12	69.81	6	11.64	6
5	P10a	18.60	4	4.65	1
6	P3	26.48	3	8.83	2
7	P2b	13.71	10	1.37	8
8	P9a	37.04	8	4.63	7
9	P4	67.34	8	8.42	5
10	P11	48.44	17	2.85	11
11	P9b	7.07	5	1.41	3
12	P2c	18.54	4	4.63	3
13	P1, P8	24.99	7	3.57	5
14	P10b	9.38	5	1.88	2
15	P10c	28.99	5	5.80	4
16	P1c	27.97	5	5.59	3
17	P6a	51.31	5	10.26	2
18	P6b	19.95	3	6.65	3
总计 Total		633.71	131	4.84	95

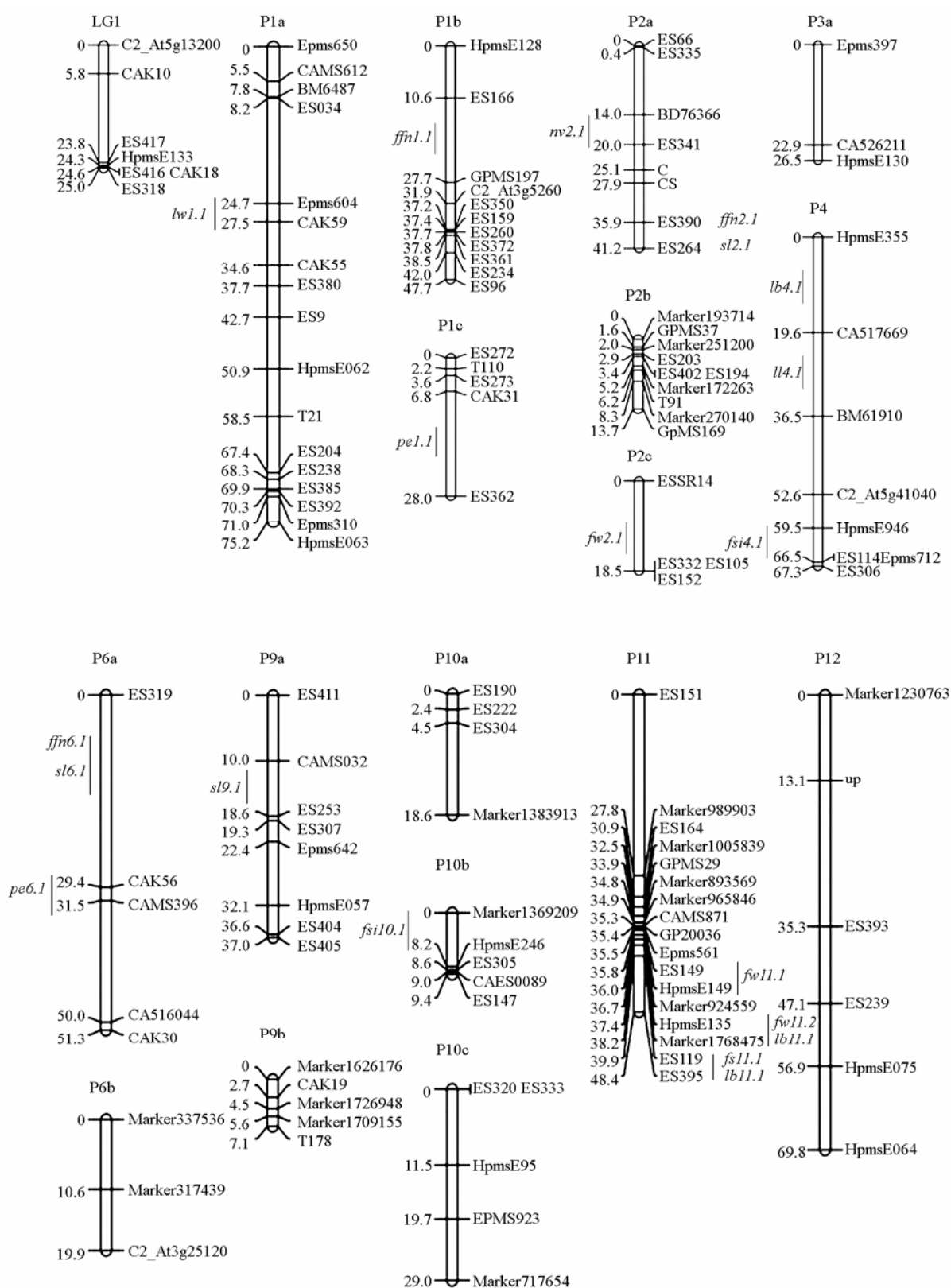


图1 一年生辣椒 (*C. annuum* L.) ‘Perennial’ 与 ‘83-58’ 构建的 RIL 群体遗传连锁图谱和主要农艺性状的 QTL 定位

**Fig. 1** Genetic linkage map of RIL population from *C. annuum* 'Perennial' and '83-58' and QTL mapping for main agronomic traits

2.2 调查数据分析

结果显示：株高、伸展度、始花节位、叶长、叶宽、侧枝长度、果形、果形指数、心室数和果实横径等均呈正偏态分布（图略），说明这 10 个性状属于数量性状，可以进行 QTL 分析。

从表 2 中可以看出，RIL 群体平均值均介于两亲本之间，且群体间的变异幅度均较大。总体来看，2013 年秋季的表型值大于 2012 年春季的，其中株高受环境影响较大，两次调查差异明显。

表 2 辣椒 10 个农艺性状在 RIL 群体及亲本中的分布  
Table 2 Distribution of ten agronomic traits in pepper parental lines and RIL group

性状 Trait	2012 年春 2012 Spring				2013 年秋 2013 Autumn			
	Perennial P1	83-58 P2	RIL 均值 Mean	变异幅度 Variation range	Perennial P1	83-58 P2	RIL 均值 Mean	变异幅度 Variation range
始花节位 First flower node	16	9	15	8 ~ 20	16	9	14	12 ~ 20
株高/cm Stem length	67	43	55.28	30 ~ 79.5	184.75	70.75	129.61	62.25 ~ 192.75
伸展度/cm <sup>2</sup> Plant elongation	2 310	5 318.5	4 774.4	780 ~ 8 887.5	-	-	-	-
侧枝长度/cm Lateral bud	0.51	4.72	2.74	0.33 ~ 9.5	-	-	-	-
叶长/cm Leaf length	12.8	15.5	12.06	7.9 ~ 19.25	14.8	18.5	15.61	9.98 ~ 20.59
叶宽/cm Leaf width	6.2	8	6.09	4.05 ~ 13.42	8.01	9.06	8.01	4.9 ~ 15.5
果形指数 Fruit shape index	3.1	1.6	2.9	0.95 ~ 5.86	3.4	1.32	2.6	0.88 ~ 6.34
果形 Fruit shape	3	4	2	1 ~ 5	3	4	2	1 ~ 5
果实横径/cm Fruit width	0.9	7.3	2.53	1.2 ~ 6.55	0.9	7.3	3.1	1.18 ~ 10.74
心室数 Number of ventricle	2	3	3	1 ~ 4	2	3	3	1 ~ 4

2.3 QTL定位结果

在 RIL 群体中共检测到株高、伸展度、始花节位、叶长、叶宽、侧枝长度、果形、果形指数、心室数和果实横径等 10 个性状的 20 个 QTL 位点，其中贡献率大于 10% 的 QTL 位点 16 个，占总数的 80%，在两次调查结果中可以重复检出的 QTL 位点有 3 个；检测出的 QTL 的 *LOD* 值范围为 2.6 ~ 19.9，可解释表型变异率在 7.2% ~ 81.4%（表 3）。

（1）始花节位（FFN）：共检测到 3 个 QTL 位点，分布在 2、3、17 连锁群上，其中两个 QTL 位点 *ffn2.1* 和 *ffn6.1* 可重复检出，分别位于第 3 和第 17 连锁群的 41 cM 和 29 cM 处，贡献率最高为 21.2%。*ffn1.1* 只在 2013 年秋季被检出，位于第 2 连锁群的 14 cM 处，贡献率为 13.7%。

（2）株高（SL）：共检测到 3 个 QTL 位点，分布在 3、8、17 连锁群上，其中只有一个位于 17 连锁群的 QTL 位点 *sl6.1* 在两次调查中重复检出，贡献率最高为 30.8%。QTL 位点 *sl2.1* 和 *sl9.1* 分别位于第 3、第 8 连锁群上，其中 *sl2.1* 位点与始花节位定位 QTL 位点中的 *ffn2.1* 在同一个区间。

（3）伸展度（PE）：共检测到 2 个 QTL 位点，分布在 16、17 连锁群上，贡献率分别为 15%、10.4%，且均为增效位点，说明该增效基因来自亲本值较大的亲本 83-58。*pe6.1* 与 *sl6.1* 位于 17 连锁群上，位置相距较远，但位于相同区间内。

（4）果实横径（FW）：共检测到 3 个 QTL 位点，分别位于 10、12 连锁群上，其中 *fw11.1* 与 *fw11.2* 均位于第 10 连锁群上，且侧翼标记 ES149、HpmsE149 与 HpmsE135、Marker1768475 在连锁群上相邻分布。

（5）果形指数（FSI）：检测到 2 个 QTL 位点，均为一次检测出，分布在 9、14 连锁群上，贡献率分别为 9.2%、15.8%。其中 *fs11.1* 与侧枝长度（LB）中 1 个 QTL 位点 *lb11.2* 均在第 11 染色体

上, 且侧翼标记均为 ES119、ES395。

(6) 果形 (FS): 检测到 1 个 QTL 位点, 分布于第 10 连锁群上, 贡献率为 11.3%。

(7) 心室数 (NV): 在第 3 连锁群上检测到 1 个 QTL 位点, 贡献率为 9.7%, 该 QTL 位点只在 2013 年秋季被检出。

(8) 叶长 (LL): 定位到第 9 连锁群, 只在 2012 年春季检测出, 贡献率为 9.6%, 为增效位点, 说明该基因来自数值较大的亲本 83-58。

(9) 叶宽 (LW): 定位到第 1 连锁群, 只在 2012 年春季检测出, 贡献率为 9.9%, 为增效位点, 说明该基因来自数值较大的亲本 83-58。

(10) 侧枝长度 (LB): 共检测到 3 个 QTL 位点, 其中 *lb11.1* 与 *lb11.2* 都位于第 11 染色体上, 这两个 QTL 位点虽然在位置上接近, 但是前者为增效基因, 后者为减效基因, 且距离较远, 贡献率分别为 14.1%和 9%。

表 3 辣椒 12 个植物学性状在 RIL 群体中的 QTL 定位  
Table 3 QTL analysis of pepper 12 phytological traits in RIL population

性状 Trait	调查时间 Time		QTL	连锁群 Linkage group	位置/cM Position	标记区间 Marker inrterval	阈值 <i>LOD</i>	贡献率/% Expection	加性效应 Addictive
FFN	2013 年秋	2013 Autumn	<i>ffn1.1</i>	2	14	ES166 ~ GPMS197	5.4	13.7	0.75
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>ffn2.1</i>	3	41	ES390 ~ ES264	9.5	21.2	- 0.93
	2012 年春	2012 Spring	<i>ffn2.1</i>	3	41	ES390 ~ ES264	6.1	18.1	- 1.16
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>ffn6.1</i>	17	29	ES319 ~ CAK56	3.5	7.2	- 0.54
	2012 年春	2012 Spring	<i>ffn6.1</i>	17	29	ES319 ~ CAK56	3.6	10.6	- 0.88
SL	2013 年秋	2013 Autumn	<i>sl2.1</i>	3	41	ES390 ~ ES264	5.7	14.7	- 10.19
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>sl9.1</i>	8	18	CAMS032 ~ ES253	5.5	14.6	10.16
	2012 年春	2012 Spring	<i>sl6.1</i>	17	20	ES319 ~ CAK56	5.3	22.2	- 12.50
PE	2013 年秋	2013 Autumn	<i>sl6.1</i>	17	20	ES319 ~ CAK56	4.2	30.8	- 5.62
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>pe1.1</i>	16	17	CAK31 ~ ES362	2.7	15.0	5.73
	2012 年春	2012 Spring	<i>pe6.1</i>	17	29	ES319 ~ CAK56	3.5	10.4	1.15
FW	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fw11.1</i>	10	36	ES149 ~ HpmsE149	19.9	81.4	1.27
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fw11.2</i>	10	38	HpmsE135 ~ Marker1768475	13.1	47.4	- 0.97
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fw2.1</i>	12	18	ESSR14 ~ ES332	2.7	7.6	0.39
FSI	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fsi4.1</i>	9	65	HpmsE946 ~ ES114	2.7	9.2	0.08
	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fsi10.1</i>	5	8	Marker1369209 ~ HpmsE246	4.6	15.8	0.10
FS	2013 年秋	2013 Autumn	<i>fs11.1</i>	10	48	ES119 ~ ES395	3.7	11.3	- 0.16
NV	2013 年秋	2013 Autumn	<i>nv2.1</i>	3	19	BD76366 ~ ES341	2.6	9.7	0.18
LL	2012 年春	2012 Spring	<i>ll4.1</i>	9	33	CA517669 ~ BM61910	2.7	9.6	0.49
LW	2012 年春	2012 Spring	<i>lw1.1</i>	1	25	Epms604 ~ CAK59	2.8	9.9	6.15
LB	2012 年春	2012 Spring	<i>lb4.1</i>	9	12	HpmsE355 ~ CA517669	3.2	14.1	- 0.73
	2012 年春	2012 Spring	<i>lb11.1</i>	10	37	Marker924559 ~ HpmsE135	4.6	14.1	0.71
	2012 年春	2012 Spring	<i>lb11.2</i>	10	47	ES119 ~ ES395	2.7	9.0	- 0.57

### 3 讨论

遗传图谱是进行分子育种的基础。种间图谱具有分子标记多态性高的特点, 能大大提高图谱密度, 能对基因进行更精细的定位和分析, 但种间杂交标记偏分离严重、染色体异位、F<sub>1</sub> 代不育, 这些都限制了其在育种上的应用 (Lanteri, 1991; Lefebvre et al., 2002; Wu et al., 2009)。种内杂交遗传背景相对较窄而更具实用性, 同时, 实际育种中以种内杂交为主。本研究中采用种内重组自交系为作图群体构建遗传图谱并进行性状定位, 共构建了 18 个连锁群, 与辣椒的 12 对染色体有差异。连锁群 LG1 中同时包含辣椒染色体 P1 和 P8 上的标记, Barchi 等 (2009) 和 Lee 等 (2009) 研究的种间杂交 (*C. annuum* × *C. chinense*) 和种内杂交 (*C. annuum*) 作图群体中也对 P1 和 P8 染色体假连锁的现象进行了报道。这种现象可能是由于种间或种内亲本杂交时染色体易位造成的, Wu 等 (2009) 也进行了类似讨论。种内杂交基于遗传背景差异较小, 所以有的染色体区域差异标记较少。

但是利用种内杂交做图时,有标记差异的区域往往也是性状差异的决定区域,可提高标记辅助选择的实用性。此外,RIL 群体具有稳定遗传、可重复试验等特点,可通过继续添加标记,不断饱和图谱,使遗传定位更加准确。

本试验中将株高、伸展度、始花节位、叶长、叶宽、侧枝长度和果实相关性状(果形、果形指数、心室数和果实横径等)10个性状进行定位共得到20个QTL位点。初步明确了这些性状在染色体上的分布情况。其中6个性状定位到多个位点,两次调查重复检出的QTL位点有3个。有4个性状只定位到1个QTL位点,且贡献率最高为11.3%,说明这些微效位点易受环境影响。

本试验中得到的QTL位点集中在3、9、10、17连锁群,相对分布在4条染色体上,*ffn2.1*与*sl2.1*位于第2条染色体的相同区间内,*pe6.1*与*sl6.1*位于第6条染色体上的相同区间内,*fsi4.1*、*ll4.1*、*lb4.1*均位于第4染色体上,*fw11.1*、*fw11.2*、*fs11.1*、*lb11.1*、*lb11.2*均位于第11条染色体上,可见在这些区间存在控制多个性状的基因,很可能这些基因成簇存在。果实横径与果实形状之间相互影响,植株伸展度与侧枝长度也有一定关系,性状遗传往往表现为连锁,这与Chaim等(2001, 2006)、Rao等(2003)和Zygier等(2005)的发现一致。

前人利用种间作图群体研究中发现,果实相关性状QTL位点主要集中在第2、3、4、10染色体上(Chaim et al., 2001, 2003b; Zygier et al., 2005),这种现象在本次种内做图群体的定位结果中也得到了体现,发现果实横径的两个主效QTL、果形、侧枝长度的两个主效QTL均位于第11号染色体上,这与Barchi等(2009)的结果一致。本研究定位到的与果实有关的QTL位点有果实横径(*fw11.1*、*fw11.2*、*fw2.1*),果实形状(*fs11.1*)、果形指数(*fsi4.1*、*fsi10.1*),心室数(*nv2.1*),其中果实横径主效QTL位点为*fw11.1*、*fw11.2*,贡献率分别为81.4%、47.4%,且两者分别为增效位点和减效位点,两个区域在连锁群上距离较近,说明在连锁群上该区域有控制果实横径的主效QTL位点,由于图谱标记较少,无法更精确地定位。*fsi10.1*为控制果形指数的主效QTL位点。Chaim等(2003b)检测到与辣椒果形有关的主效QTL *fs10.1*,其表型变异解释率为40%。Barchi等(2009)检测到多个与辣椒果形有关的QTL位点,其中位于第4染色体上的两个QTL位点 *Frs4.1*、*Frs4.2* 分别与标记 *p14/m39\_417y* 和 *p25/m45\_109y* 紧密连锁,这与Rao等(2003)的研究结果一致,本试验中也在4号染色体上定位到一个与果形指数有关的QTL位点 *fsi4.1*。

本试验中在1号染色体上定位到一个与叶片横径有关的唯一QTL *lw1.1*,贡献率为9.9%,同Yarnes等(2012)在1号染色体上定位到与叶片横径有关的唯一QTL,贡献率为18%的结果类似,只是贡献率有差异,可能同供试材料的不同有关。Yarnes等(2012)将开花期的主效QTL定位到6号染色体上,本试验也在6号染色体上发现了1个同花期有密切关系的始花节位的QTL主效位点 *ffn6.1*,由于缺乏共有标记,无法判断上述结果是否相同。另外本试验检测到多个位于第6染色体的QTL位点,这些位点与株高、伸展度和侧枝长度有关,且有1个与株高有关的主效QTL *sl6.1* 在之前的研究中未见报道。

在辣椒育种过程中,考虑性状之间的相互影响是必要的。本研究中,始花节位数和株高分别与果形、果实横径、果形指数、叶长、叶宽和侧枝长度等性状的遗传距离较远,没有在同一区间的QTL位点上,因此,相对于其它性状,对始花节位数、株高的选择可以独立进行。而植株伸展度分别与始花节位、株高,果形分别与果实横径、侧枝长度之间有QTL位点位于相同的区间,因此在上述性状的选育过程中应注意各性状之间的相互关联。

## References

- An Jing, Hu Yong-sheng, Zhang Bao-xi, Mao Sheng-li, Wang Li-hao. 2007. Construction of molecular linkage map and QTL analysis of *Phytophthora capsici* resistance in pepper. China Vegetables, (10): 9-12. (in Chinese)

- 安 静, 胡勇胜, 张宝玺, 毛胜利, 王立浩. 2007. 辣椒分子连锁遗传图谱的构建及抗疫病 QTL 定位. 中国蔬菜, (10): 9 - 12.
- Barchi L, Bonnet J, Boudet C, Signoret P, Nagy I, Lanteri S, Palloix A, Lefebvre V. 2007. A high-resolution, intraspecific linkage map of pepper (*Capsicum annuum* L.) and selection of reduced recombinant inbred line subsets for fast mapping. *Genome*, 50 (1): 51 - 60.
- Barchi L, Lefebvre V, Sage-Palloix A, Lanteri, Palloix A. 2009. QTL analysis of plant development and fruit traits in pepper and performance of selective phenotyping. *Theor Appl Genet*, 118 (6): 1157 - 1171.
- Chaim A B, Borovsky Y, de Jong W, Paran I. 2003a. Linkage of the A locus for the presence of anthocyanin and fs10.1, a major fruit-shape QTL in pepper. *Theor Appl Genet*, 106: 889 - 894.
- Chaim A B, Borovsky Y, Rao G U, Tanyolac B, Paran I. 2003b. Fs3.1: A major fruit shape QTL conserved in *Capsicum*. *Genome*, 46: 1 - 9.
- Chaim A B, Borovsky Y, Rao G, Gur A, Zamir D, Paran I. 2006. Comparative QTL mapping of fruit size and shape in tomato and pepper. *Isr J Plant Sci*, 54: 191 - 203.
- Chaim A B, Paran I, Grube R C, Jahn M, van Wijk R, Peleman J. 2001. QTL mapping of fruit-related traits in pepper (*Capsicum annuum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 1016 - 1028.
- Chen Xue-jun, Chen Jin-feng, Fang Rong, Cheng Zhi-fang, Wang Shu-bin. 2006. Inheritance of the node for first flower in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (1): 152 - 154.
- 陈学军, 陈劲枫, 方 荣, 程志芳, 王述彬. 2006. 辣椒始花节位遗传研究. 园艺学报, 33 (1): 152 - 154.
- DeWitt D, Bosland P W. 1996. Peppers of the world. An identification guide. Ten Speed Press.
- Huang Huan-huan, Zhang Zheng-hai, Zhang Sheng-ping, Mao Sheng-li, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2011. Analysis of SSRs information in *Capsicum* spp. from EST database. *Agricultural Sciences in China*, 10 (10): 1532 - 1536.
- Kim H J, Nahm S H, Lee H R. 2008. BAC - derived markers converted from RFLP linked to *Phytophthora capsici* resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Theor Appl Genet*, 118 (1): 15 - 27.
- Kosambi D. 1943. The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, 12 (1): 172 - 175.
- Lanteri S. 1991. Lack of a karyotype class and skewed chromosome segregation in two back-cross progenies of *Capsicum*. *Genet Breed*, 45: 51 - 58.
- Lee H R, Bae I H, Park S W, Kim H J, Min W K, Han J H, Kim K T, Kim B D. 2009. Construction of an integrated pepper map using RFLP, SSR, CAPS, AFLP, WRKY, rRAMP, and BAC end sequences. *Molecules and Cells*, 27 (1): 21 - 37.
- Lee J M, Nahm S H, Kim Y M, Kim B D. 2004. Characterization and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper. *Theor Appl Genet*, 108 (4): 619 - 627.
- Lefebvre V, Pflieger S, Thabuis A, Caranta C, Blattes A, Chauvet J C, Daubèze A M, Palloix A. 2002. Towards the saturation of the pepper linkage map by alignment of three intraspecific maps including known-function genes. *Genome*, 45 (5): 839 - 854.
- Liu Jun, Zhang Wei, Shen Huo-lin. 2011. Construction of pepper genetic map and QTL analysis of fruit firmness. *China Vegetables*, (8): 17 - 21. (in Chinese)
- 刘 军, 张 维, 沈火林. 2011. 辣椒遗传连锁图谱的构建及果实硬度的 QTL 分析. 中国蔬菜, (8): 17 - 21.
- Livingstone K D, Lackney V K, Blauth J R, van Wijk R, Jahn M K. 1999. Genome mapping in *Capsicum* and the evolution of genome structure in the Solanaceae. *Genetics*, 152 (3): 1183 - 1202.
- Mimura Y T, Inoue Y, Minamiyama, Kubo N. 2012. An SSR-based genetic map of pepper (*Capsicum annuum* L.) serves as an anchor for the alignment of major pepper maps. *Breeding Science*, 62 (1): 93 - 98.
- Minamiyama Y, Tsuru M, Hirai M. 2006. An SSR - based linkage map of *Capsicum annuum*. *Mlo Breed*, 18: 157 - 169.
- Minamiyama Y, Tsuru M, Takashi Kubo, Masashi Hirai. 2007. QTL analysis for resistance to *Phytophthora capsici* in pepper using a high density SSR-based. *Map Breeding Science*, 57: 129 - 134.
- Moury B, Pflieger S, Blattes A, Lefebvre V, Palloix A. 2000. A CAPS marker to assist selection of tomato spotted wilt virus (TSWV) resistance in pepper. *Genome*, 43: 137 - 142.
- Paran I, Aftergoot E, Shiffriss C. 1998. Variation in *Capsicum annuum* revealed by RAPD and AFLP markers. *Euphytica*, 99 (3): 167 - 173.
- Paran I, vander Voort J R, Lefebvre V, Jahn M, Landry L, van Schriek M, Tanyolac B, Caranta C, Chaim B A, Livingstone K. 2004. An integrated genetic linkage map of pepper (*Capsicum* spp.). *Molecular Breeding*, 13 (3): 251 - 261.
- Quirin E A, Ogundiwin E A, Prince J P, Mazourek M, Briggs M O, Chlanda T S, Kim K T, Falise M, Kang B C, Jahn M M. 2005. Development of sequence characterized amplified region (SCAR) primers for the detection of Phyto.5.2, a major QTL for resistance to *Phytophthora capsici* Leon. in pepper. *Theor Appl Genet*, 110 (4): 605 - 612.
- Rao G U, Chaim A B, Borovsky Y, Paran I. 2003. Mapping of yield-related QTL in pepper in an interspecific cross of *Capsicum annuum* and

- C. frutescens*. Theor Appl Genet, 106: 1457 – 1466.
- Tanaka Y, Yoneda H, Hosokawa M, Miwa T, Yazawa S. 2014. Application of marker-assisted selection in breeding of a new fresh pepper cultivar (*Capsicum annuum*) containing capsinoids, low-pungent capsaicinoid analogs. Scientia Horticulturae, 165: 242 – 245.
- Tanksley S D. 1984. Linkage relationships and chromosomal locations of enzyme-coding genes in pepper, *Capsicum annuum*. Chromosoma, 89 (5): 352 – 360.
- van Ooijen J. 2006. “JoinMap 4” software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations//Kyazma B V. Wageningen Netherlands.
- Wu F, Eannetta N T, Xu Y, Durrett R, Mazourek M, Jahn M M, Tanksley S D. 2009. A COSII genetic map of the pepper genome provides a detailed picture of synteny with tomato and new insights into recent chromosome evolution in the genus *Capsicum*. Theor Appl Genet, 118 (7): 1279 – 1293.
- Yarnes S, Ashrafi H, Reyes-Chin-Wo S, Hill T, Stoffel M, Van Deynze A, Gulick P. 2012. Identification of QTLs for capsaicinoids, fruit quality, and plant architecture-related traits in an interspecific *Capsicum* RIL population. Genome, 56 (1): 61 – 74.
- Zhang Bao-xi, Wang Li-hao, Huang San-wen, Guo Jia-zhen, Yang Gui-mei, Du Mei-zhen. 2003. Construction of a molecular linkage map and QTL analysis of fertility restorer of *Capsicum annuum* L. Scientia Agricultura Sinica, 36 (7): 818 – 822. (in Chinese)
- 张宝玺, 王立浩, 黄三文, 郭家珍, 杨桂梅, 堵玫珍. 2003. 辣椒分子遗传图谱的构建和胞质雄性不育恢复性的 QTL 分析. 中国农业科学, 36 (7): 818 – 822.
- Zhang Fang-fang, Zhang Zheng-hai, Mao Sheng-li, Wang Li-hao, Hu Hong, Zhang Bao-xi. 2010. QTL Analysis of capsanthin content in pepper (*Capsicum annuum* L.) mature fruit. China Vegetables, (20): 14 – 18. (in Chinese)
- 张芳芳, 张正海, 毛胜利, 王立浩, 胡 鸿, 张宝玺. 2010. 辣椒果实主要色素动态变化及辣椒红素的 QTL 定位. 中国蔬菜, (20): 14 – 18.
- Zygier S, Chaim A-B, Efrati A, Kaluzky G, Borovsky Y, Paran I. 2005. QTL mapping for fruit size and shape in chromosomes 2 and 4 in pepper and a comparison of the pepper QTL map with that of tomato. Theor Appl Genet, 111: 437 – 445.

## 征 订

### 欢迎订阅 2015 年《中国农业科学》中、英文版

《中国农业科学》中、英文版是由农业部主管、中国农业科学院与中国农学会共同主办的综合性学术期刊。主要刊登农牧业基础科学和应用基础科学研究论文、综述、简报等。设有作物遗传育种·种质资源·分子遗传学；耕作栽培·生理生化·农业信息技术；植物保护；土壤肥料·节水灌溉·农业生态环境；园艺；贮藏·保鲜·加工；畜牧·兽医·资源昆虫等栏目。读者对象为国内外农业科研院（所）、大专院校的科研、教学与管理人员。

《中国农业科学》中文版为半月刊，影响因子、总被引频次连续多年居全国农业科技期刊最前列或前列位次。为北京大学图书馆 1992—2011 年连续 6 次遴选的核心期刊，位居《中文核心期刊要目总览》“农业综合类核心期刊表”的首位。1999—2008、2013—2014 年获“国家自然科学基金重点学术期刊专项基金”资助。1999 年获“首届国家期刊奖”，2003、2005 年获“第二、三届全国国家期刊奖提名奖”；2002—2013 年先后 11 次被中国科学技术信息研究所授予“百种中国杰出学术期刊”称号；2009 年获中国期刊协会/中国出版科学研究院“新中国 60 年有影响力的期刊”称号；2010、2013 年荣获“第二、三届中国出版政府奖期刊提名奖”，2013 年获新闻出版广电总局“百强科技期刊”称号；2012、2013 年获清华大学图书馆等“2012、2013 中国最具国际影响力学术期刊”称号。

《中国农业科学》中文版大 16 开，每月 1、16 日出版，国内外公开发行。每期 208 页，定价 49.50 元，全年定价 1188.00 元。国内统一连续出版物号：CN11-1328/S，国际标准连续出版物号：ISSN 0578-1752，邮发代号：2-138，国外代号：BM43。

《中国农业科学》英文版（Agricultural Sciences in China, ASA），2002 年创刊，月刊。2012 年更名为《农业科学学报》（Journal of Integrative Agriculture, JIA）。2006 年 1 月起与国际著名出版集团 Elsevier 合作，全文数据在 ScienceDirect 平台面向世界发行。2009 年被 SCI 收录，2013 年 JIA 影响因子为 0.625。

JIA 大 16 开，每月 20 日出版，国内外公开发行。每期 180 页，国内订价 80.00 元，全年 960.00 元。国内统一连续出版物号：CN 10-1039/S，国际标准连续出版物号：ISSN 2095-3119，邮发代号：2-851，国外代号：1591M。

《中国农业科学》中、英文版均可通过全国各地邮局订阅，也可向编辑部直接订购。

邮编：100081；地址：北京 中关村南大街 12 号《中国农业科学》编辑部

电话：010-82109808，82106281，82105098；传真：010-82106247

网址：www.ChinaAgriSci.com；E-mail：zgnykx@caas.cn

联系人：林鉴非