

醋栗番茄 *Solanum pimpinellifolium* 遗传多样性分析

冯晶晶,刘磊,郑峥,邓学斌,刘希艳,白金瑞,舒金帅,宋燕,李君明
(中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100081)

摘要:野生种醋栗番茄包含丰富的变异,具有众多优良性状。本研究对从世界不同地区收集的 433 份醋栗番茄遗传资源进行了表型鉴定及遗传多样性分析。表型鉴定结果表明,在收集的 433 份醋栗番茄中约有 14% 为樱桃番茄,370 份典型醋栗番茄中约 22% 的材料存在不同程度的分离。群体变异分析表明,不同性状间变异系数存在较大差异,其中柱头变异系数最大,为 56.716%;花瓣数遗传稳定,变异系数最小,为 2.082%;相关分析表明,多个性状间存在显著相关性;利用表型和基因型数据聚类均将醋栗番茄群体划分为两大类群;主成分分析表明,坐果率、单果重、可溶性固形物对变异的贡献率较大。研究结果将为利用醋栗番茄进行栽培种番茄遗传改良奠定一定的基础。

关键词:醋栗番茄;表型;鉴定;遗传多样性

Genetic Diversity of Wild Tomato Species *Solanum pimpinellifolium*

FENG Jing-jing, LIU Lei, ZHENG Zheng, DENG Xue-bin, LIU Xi-yan,
BAI Jin-rui, SHU Jin-shuai, SONG Yan, LI Jun-ming

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

Abstract: Wild tomato species *Solanum pimpinellifolium* L. possesses rich variation in many elite characters. In this paper, we analyzed the phenotypic and genetic diversity of 433 genetic resources of *S. pimpinellifolium* L. collected from different resource center of the world. The results of phenotyping indicated that about 14% of these accessions were *Solanum lycopersicum* L. var. *cerasiforme* Voss. Among 370 accessions of typical *S. pimpinellifolium* L., about 22% of them were segregated on certain degree. Population variation analysis showed that variation coefficient varied among different traits. The maximum variation existed in stigma with 56.716%, while the minimum one was petals number with 2.082%. Correlation analysis of different traits showed that there was significant correlation between different traits. Based on the data of phenotyping and genotyping, *S. pimpinellifolium* L. population were divided into two groups. Principal component analysis further showed that fruiting rate, fruit weight and soluble solids content made great contribution to the variation. The obtained results may provide the basis for tomato genetic improvement by using *Solanum lycopersicum* L.

Key words: *Solanum pimpinellifolium* L.; phenotype; identification; genetic diversity

番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 是重要蔬菜作物,广泛栽培于世界各地。在驯化过程中,由于人类的长期高压选择,栽培种番茄 (*S. lycopersicum* L.) 的

遗传背景已变得越来越狭窄^[1-2];而番茄野生资源分布广泛,特别是在适应周围不断变化环境的进程中,保留和演化出了十分丰富的变异,为栽培种番茄

收稿日期:2016-11-06 修回日期:2017-01-19 网络出版日期:2017-06-16

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170616.1617.002.html>

基金项目:国家自然科学基金(31372068);公益性行业(农业)科研专项(201303115);中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-IVF-CAAS);农业部园艺作物生物学与种质创新重点实验室项目

第一作者研究方向为蔬菜遗传育种。E-mail: fjj15607667570@sina.cn

通信作者:李君明,研究方向为番茄遗传育种。E-mail: lijunming@caas.cn

的遗传改良提供了遗传基础^[3-4]。番茄共包括 16 个野生或近缘野生种^[5],其中醋栗番茄与栽培种番茄的亲缘关系最近^[5-6],可与栽培种直接杂交,易于优良性状的快速转育,在栽培种的遗传改良过程中发挥了重要作用。

种质资源遗传多样性的分析对于鉴别特异种质、确定核心资源、提高育种效率具有重要意义。醋栗番茄起源于秘鲁北部并沿太平洋海岸扩散^[7]。前人研究表明,厄尔尼诺南徊(ENSO, EI Niño Southern Oscillation)对醋栗番茄的分布也产生了一定影响^[8]。大多数醋栗番茄分布在太平洋沿岸的秘鲁和厄瓜多尔^[9-10],而且秘鲁中心群体一般花较大,花药较长,柱头外露,趋于虫媒异交;相反秘鲁南部和北部以及厄瓜多尔群体的花较小,柱头正常^[9]。研究发现醋栗番茄包含众多优良园艺性状,如抗病^[11-13]、抗虫^[14]、抗杂草^[15]、耐寒^[16-17]、耐盐^[18-19]、耐旱^[20-21]、高品质^[22-23]等。因此,醋栗番茄为栽培种番茄遗传改良提供了较为丰富的遗传变异。近些年,虽然快速发展的分子标记为农作物遗传多样性分析提供了有力工具^[24-25],特别是随着栽培种番茄 H1706、醋栗番茄 LA1589、潘那利番茄(*S. pennellii*) LA0716 基因组测序和大量遗传资源重测序的完成^[26-28],为从基因组水平深入挖掘现有遗传资源提供了良好平台。截至目前为止,虽然已从醋栗番茄挖掘了抗病、品质、抗逆等多个性状,但对于醋栗番茄优良性状挖掘的多数研究仍停留在个别材料,对于群体的遗传分布、变异、进化等还缺乏深入了解。最近, E. S. Rao 等^[24]结合表型性状和 SSR 标记对亚洲蔬菜研究发展中心(AVRDC, Asian Vegetable Research and Development Center)收集的起源于 14 个国家的 190 份醋栗番茄资源材料进行了初步分析,构建了包含 75 份资源的醋栗番茄核心种质,初步明确了醋栗番茄的群体结构。针对醋栗番茄资源丰富、分布广泛、易于自交、与栽培种亲缘关系较近等特点,本研究收集整理了来自全球不同遗传资源中心的 433 份醋栗番茄资源,对其进行了初步表型鉴定和基因型分析,目的是更为深入了解其遗传多样性,结果将为深入了解醋栗番茄群体变异及栽培种遗传改良提供一定的依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料共 433 份,其中 236 份来自美国番茄遗传资源中心(TGRC, Tomato Genetic Resource Center),

164 份来自 AVRDC, 30 份来自荷兰遗传资源中心(CGRC, Center of Genetic Resource), 2 份来自加拿大植物遗传资源中心(PGRC, Plant Genetic Resources Centre), 1 份来自西班牙^[29]。

1.2 栽培方法

2014 年 3 月初将上述材料播种于中国农业科学院蔬菜花卉研究所顺义试验农场温室,育苗采用 50 孔穴盘,每品系播种 20 株,育苗基质为草炭和蛭石(2:1)及有机肥料。田间管理按照常规进行,昼温 25~28℃,夜温 15~18℃,每 7 d 浇水 1 次,每隔 2 周浇施 0.5% 的磷酸二氢钾溶液。待幼苗长到 5~6 片真叶时,选取 10 株大小均匀一致的幼苗定植于大田。

1.3 DNA 提取和基因分型

基因组 DNA 提取采用 CTAB 法^[30], PCR 扩增体系(4 μL): DNA(5 ng/μL) 2 μL, 2 × KASPar Mix 2 μL, 引物混合液 0.055 μL。KASPar 引物预混体系(100 μL): 位点特异引物 A1 为 12 μL, 位点特异引物 A2 为 12 μL, 共用引物 C 为 30 μL, ddH₂O 为 46 μL。基于 Pime-Bruce、LA1574、LA2039、LA1246、LA0373、LA1579、LA1589、LA0442、LA1375、LA1269、LA1521 和 TO-937 等重测序数据开发了 59 个 SNP 标记,其中 18 个在醋栗番茄群体呈现丰富的多态性(表 1)。利用 KASPar 平台进行基因分型,每个

表 1 SNP 多态标记信息

Table 1 SNP polymorphism markers used in this study

编号 Code	标记 Markers	物理位置 Position	染色体 Chr.
1	CSNP11	15848753	2
2	DSNP10	15348773	3
3	ESNP18	32395456	4
4	ESNP28	44836064	4
5	FSNP1	1359345	5
6	FSNP33	49280604	5
7	GSNP28	43525117	6
8	ISNP1	51830	8
9	ISNP34	57800326	8
10	JSNP20	42683171	9
11	JSNP34	63207130	9
12	DSNP1	891084	3
13	ESNP10	16784114	4
14	ESNP37	60452777	4
15	FSNP22	31237500	5
16	GSNP1	431671	6
17	KSNP17	22551520	10
18	KSNP40	62122926	10

KASPar 标记含有 3 条引物序列: A1、A2、C, 其中 C 为反向互补序列, A1 和 A2 只有其末端的 SNP 位点存在差异, 在 A1、A2 的 5' 端分别连接各自的接头序列 5' GAAGGTGACCAAGTTCATGCT3' 和 5' GAAG-GTCGGAGTCAACGGATT3', 此两端接头序列能与 Master Mix 里带有荧光的序列互补配对激发荧光。

1.4 性状测定方法

表型测定方法具体参照《番茄种质资源描述规范和数据标准》^[31] 并进行适当修改。其中叶片颜色利用 SPAD502 叶绿素含量测定仪测定, 每份材料测定 10 株, 在成株期测定生长点下部 5 片功能叶; 花序类型分别是单花序记为 1, 双歧复花序记为 2, 多歧复花序记为 3; 花瓣大小分 3 级, 小花瓣记为 1, 较大花瓣记为 3, 介于中间的记为 2; 柱头长短依据是否外露及外露程度判定, 外露较多的记为 1, 基本与花药平齐的记为 2, 藏于花药内部的记为 3; 生长类型是匍匐型记为 1, 直立型记为 2, 半直立型记为 3; 果肩是无果肩记为 1, 浅绿果肩记为 2, 绿果肩记为 3; 幼果颜色是浅绿色记为 1, 淡灰绿记为 2, 苹果绿或中绿记为 3, 黄绿记为 4, 深绿记为 5; 萼片类型分为包被、基平、上翘、直立、上卷、包卷, 分别记为 1、2、3、4、5、6; 坐果率是根据前 5 穗花序的开花数与坐果数, 计算坐果率; 可溶性固形物含量 (SSC%) 采用手持折光仪 (日本 ATAGO 3452 便携式折糖仪) 测定, 每份材料从不同植株共取 20 个完全红熟的果实, 打成匀浆, 在室温 20 ~ 23 °C 条件下测定; 单果重也是选取 20

个大小均匀一致的成熟果实称量, 计算果实的平均重量; 红熟期为 50% 植株的第 1 穗果实转色的时间, 2014 年 6 月 4 日前转红的记为早熟 1, 6 月 4-10 日转红的记为中熟 2, 6 月 10 日以后转红的记为晚熟 3; 花瓣数目记录每朵花的花瓣数量。

1.5 数据分析

利用 SAS 9.2 分别计算变异系数、Pearson 相关系数、主成分分析; 利用 GGT2 软件^[32], 根据表型数据, 计算任意两份材料间的遗传距离; 根据遗传距离信息, 利用 MEGA 5.05 的邻接方法 (Neighbor-Joining) 进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 醋栗资源材料的来源及地理分布

本试验收集的 433 份醋栗番茄遗传资源中, 299 份材料已明确其来源地, 包括 210 份来自秘鲁, 43 份来自厄瓜多尔, 27 份来自墨西哥, 9 份来自美国, 各 2 份分别来自加拿大和危地马拉, 各 1 份来自老挝、阿根廷、印度尼西亚、委内瑞拉、哥伦比亚和英国^[24], 134 份材料来源未知。其中来自 TGRC 的 190 份资源材料标注详细的经纬度信息, 根据经纬度信息, 利用 GoogleEarth_7.1.5 定位了 190 份野生醋栗资源的地理位置 (图 1), 这些资源分布范围是从 70.52°W 到 90.97°W, 纬度范围从 17.83°S 到 0.87°N, 其中分布在最南端的资源是 LA1670, 最北端的资源是 LA1237, 最西边的资源是 LA1670, 最东边的资源是 LA2857。

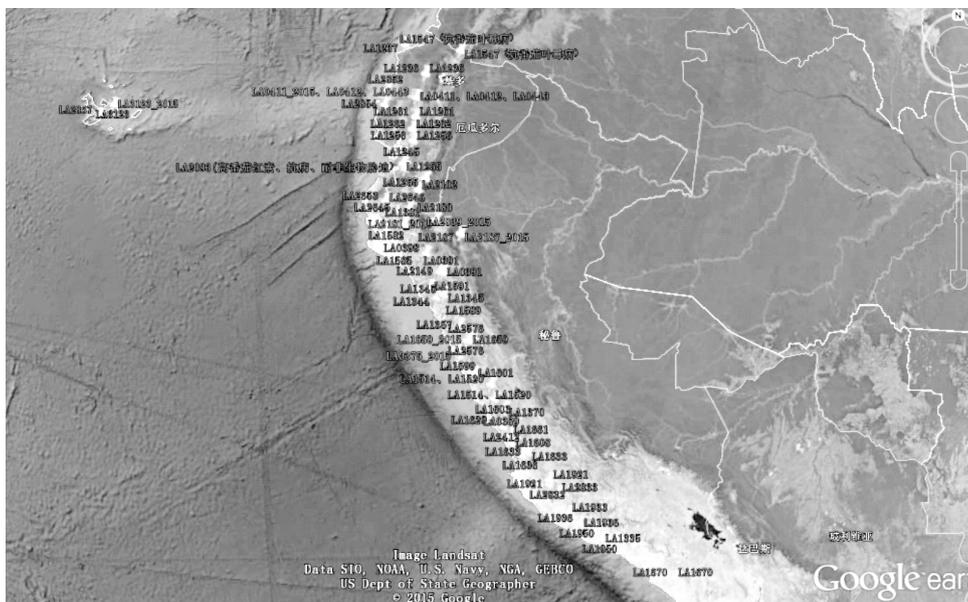


图 1 部分醋栗番茄分布图

Fig. 1 The distribution of *S. pimpinellifolium* L. accessions

2.2 表型多样性分析

对433份醋栗番茄资源田间种植调查发现,109份资源发生不同程度的分离,约占总数的25%,分离的性状主要包括叶色、叶形、成熟果色、生长类型、果肩、果大小、花序等;其中还发现了资源材料中混有1份秘鲁番茄(来自CGN,CGN23958)和1份多毛番茄(来自AVRDC,PI390519);根据叶片形状和果实大小初步判断61份为樱桃番茄,约占总数的14%。在287份稳定遗传的醋栗番茄资源中,不同表型性状遗传多样性存在较大差异,变异系数变幅从2.082%到56.716%。其中柱头的变异系数最大,为56.716%,变异最为丰富;果重、株型、坐果率、花瓣大小的变异

系数介于43%~55%;幼果颜色、萼片、果肩、红熟期的变异系数介于31%~40%;花序、固形物、叶色的变异系数介于11%~20%;花瓣数目的变异系数最小,为2.082%,说明花瓣数目较固定,变异幅度最小(表2)。如变异较大的柱头,柱头外露的最多,其次是藏于花药内部的,与花药平齐的最少;变异较小的果实可溶性固形物含量,从最低4.300%到最高10.900%,大部分资源集中在6.5%~8.5%之间,只有极少数株系小于4.5%,少数株系大于9.5%,可溶性固形物含量较栽培种番茄普遍偏高;变异最小的花瓣数目,最少的株系为4瓣,绝大部分集中在5瓣,少数有6瓣,遗传较稳定(图2)。

表2 287份稳定遗传的醋栗番茄资源表型性状变异系数

Table 2 Variation coefficient of phenotypic characters for 287 stable genetic resources of *S. pimpinellifolium* L.

性状 Traits	最大值 Max.	最小值 Min.	平均值 Mean	变异系数(%) CV
萼片 Sepal	6.000	2.000	3.007 ± 1.047	34.815
固形物(%) Soluble solids content	10.900	4.300	7.241 ± 1.181	16.304
果肩 Fruit shoulder	4.000	1.000	2.773 ± 0.892	32.159
果重(g) Fruit weight	6.430	0.340	1.182 ± 0.642	54.301
红熟期 Maturity	3.000	1.000	2.126 ± 0.674	31.705
花瓣大小 Petals size	3.000	1.000	1.804 ± 0.784	43.437
花瓣数目 Petals number	6.000	4.000	5.004 ± 0.104	2.082
花序 Inflorescence	3.000	1.000	1.026 ± 0.201	19.582
叶色 Leaf color	76.300	31.100	48.824 ± 5.647	11.566
幼果颜色 Young fruit color	5.000	1.000	2.177 ± 0.863	39.622
株型 Plant type	3.000	1.000	1.347 ± 0.728	54.048
柱头 Stigma	3.000	1.000	1.654 ± 0.938	56.716
坐果率(%) Fruiting rate	79.600	0.520	34.552 ± 17.181	49.726

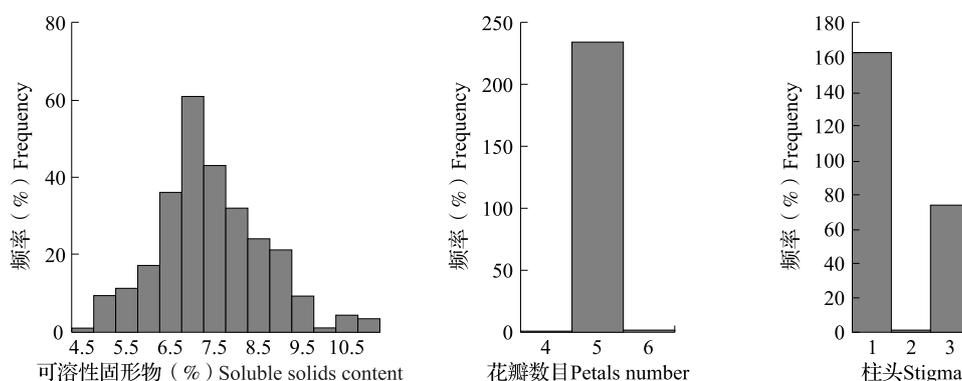


图2 可溶性固形物、花瓣数目、柱头频率分布图

Fig. 2 Frequency distribution histogram of soluble solids content, petals number and stigma

2.3 聚类分析

2.3.1 表型聚类分析 剔除疑似樱桃资源和分离资源以及表型缺失资源后,对238份醋栗番茄资源的13个表型性状聚类分析发现,这些材料在遗传距

离为0.31时分为两大类群(图3),第I类群共包括215份材料,这些资源从地理来源看,121份来自秘鲁,17份来自厄瓜多尔,2份来自墨西哥,4份来自美国,1份来自阿根廷,还有70份来源未知;第II类

群只包括 23 份材料,其中 11 份来自秘鲁,2 份来自厄瓜多尔,1 份来自墨西哥,2 份来自美国,1 份来自印度尼西亚,1 份来自委内瑞拉,5 份来源未知。当遗传距离为 0.30 时,第 I 类群又可分为 3 个亚群,第 I-1 亚群包括 141 份材料,其中 81 份来自秘鲁,15 份来自厄瓜多尔,1 份来自墨西哥,1 份来自美国,还有 43 份来源未知;第 I-2 亚群包括 61 份材料,其中 32 份来自秘鲁,1 份来自厄瓜多尔,1 份来自阿根廷,1 份来自美国,还有 26 份来源未知;第 I-

3 亚群包括 13 份材料,其中 8 份来自秘鲁,1 份来自厄瓜多尔,1 份来自墨西哥,2 份来自美国,还有 1 份来源未知。第 II 类群又可分为 2 个亚群,第 II-1 亚群包括 9 份材料,其中 6 份来自秘鲁,1 份来自厄瓜多尔,1 份来自美国,1 份来自委内瑞拉;第 II-2 亚群包括 14 份材料,其中 5 份来自秘鲁,1 份来自厄瓜多尔,1 份来自墨西哥,1 份来自美国,1 份来自印度尼西亚,还有 5 份来源未知。群体平均遗传距离为 0.60,最大为 0.17,最小为 0.92。

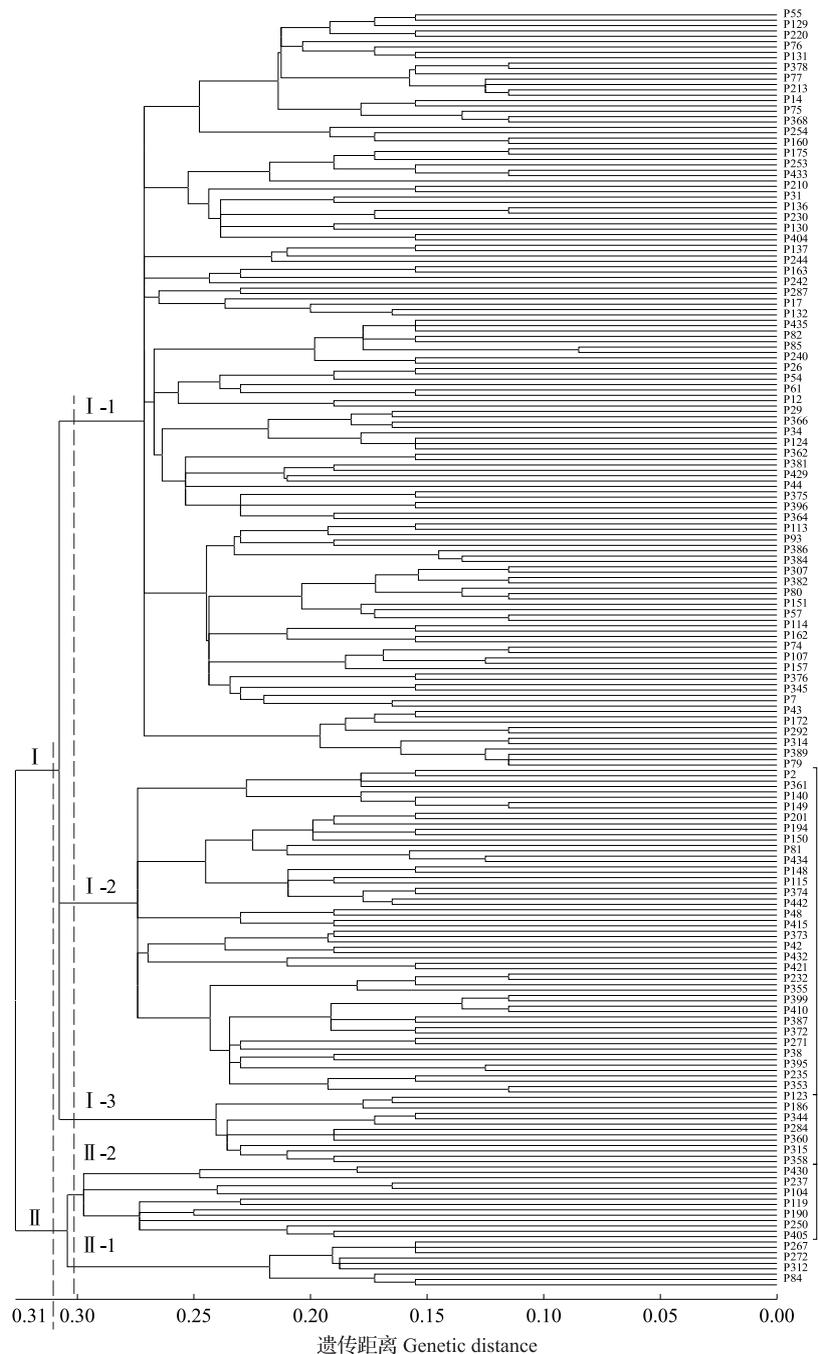


图 3 238 份醋栗番茄表型 NJ 聚类

Fig. 3 Dendrogram of 238 accessions based on phenotype using NJ clustering method

2.3.2 SNP 聚类分析 本研究选取 18 个 SNP 标记 (表 1), 剔除了疑似樱桃番茄、分离材料以及基因型缺失较多资源, 对余下的 229 份醋栗番茄资源进行了 SNP 初步聚类分析。结果发现这些材料在遗传距离为 0.20 时分为两大类群, 第 I 类群包括 215 份材料, 其中 121 份来自秘鲁, 9 份来自厄瓜多尔, 1 份来自阿根廷,

1 份来自印度尼西亚, 3 份来自墨西哥, 7 份来自美国, 1 份来自委内瑞拉, 还有 72 份来源未知; 第 II 类群包括 14 份材料, 其中 8 份来自秘鲁, 1 份来自加拿大, 还有 5 份来源未知。当遗传距离为 0.19 时, 第 I 类群又可分为 3 个亚群, 其中 2 个亚群各包括 3 份材料, 1 个亚群包括 209 份材料 (图 4)。

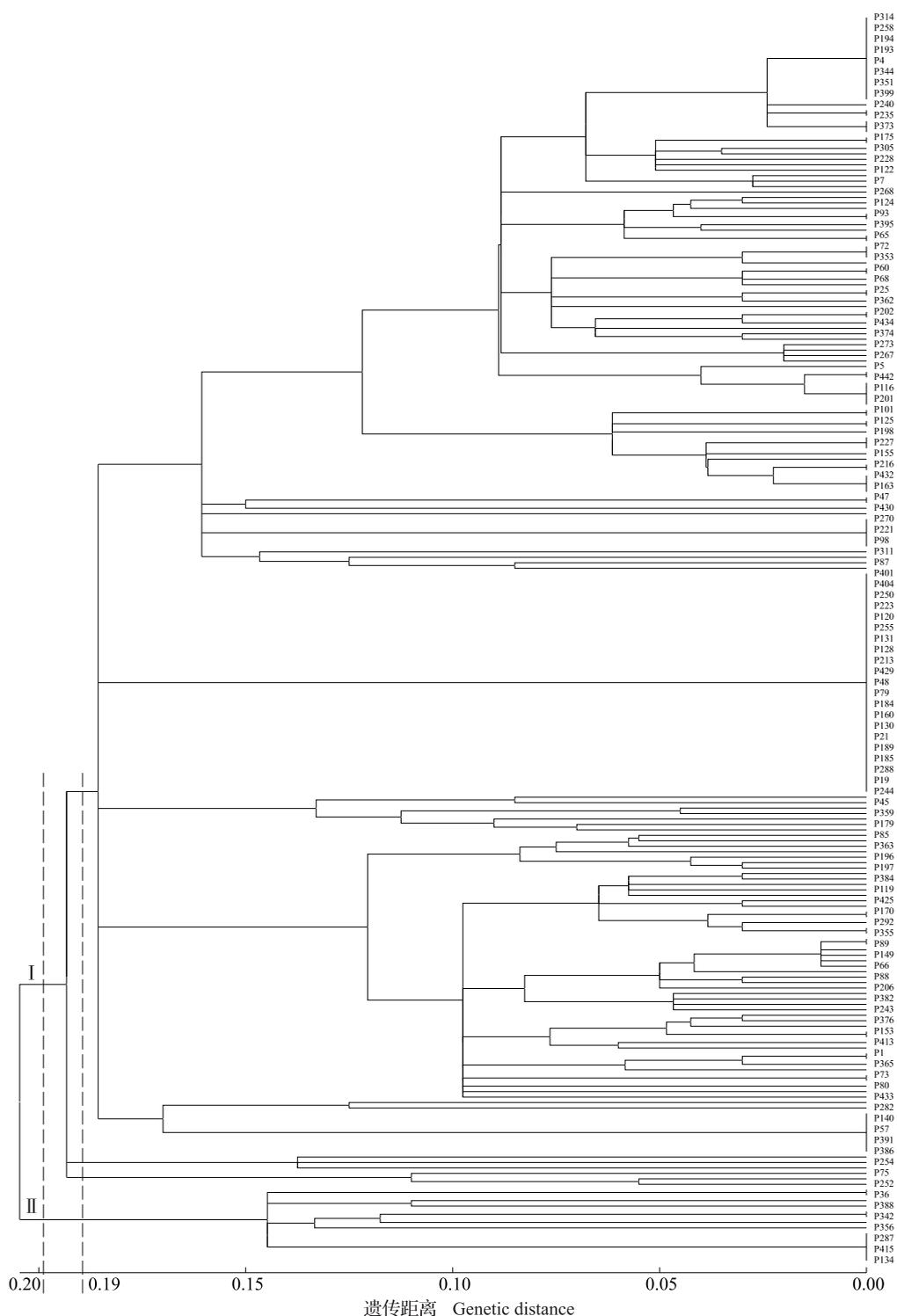


图 4 229 份醋栗番茄 SNP 数据 NJ 聚类分析

Fig. 4 Dendrogram of 229 accessions based on SNP markers using NJ clustering method

2.4 相关性分析

对 13 个调查性状进行相关分析,结果表明,花瓣大小与株型、花瓣数目与柱头、花瓣数目与株型、柱头和果肩、株型与萼片、幼果颜色和果重、萼片和坐果率分别呈显著正相关;花序和果重、花瓣大小和成熟期、花瓣数目和果重、柱头和幼果颜色、柱头和果重、柱头和坐果率、株型和果重、果肩和坐果率、果重和坐果率分别呈极显著正相关;而萼片与成熟期呈显著负相关;花瓣大小和柱头、花瓣大小和果肩、花瓣大小和固形物、花瓣大小和坐果率、柱头和成熟期、株型和固形物、果肩和成熟期、果重和固形物、固形物和成熟期、成熟期和坐果率分别呈极显著负相关。其中成熟期和坐果率的相关系数绝对值最大,为 0.590,呈极显著负相关(表 3)。

2.5 主成分分析

对 13 个表型性状进一步采用主成分分析。结果表明,13 个性状中的 10 个主成分累积贡献率为 89.5%,说明这些性状的主成分代表了约 89.5% 的遗传信息。第 1 主成分的贡献率为 18.9%,坐果率系数的绝对值大于其他性状,说明第 1 主成分代表坐果率;第 2 主成分贡献率为 14.8%,果重的正向荷载值最高,说明第 2 主成分由果重组成;第 3 主成分的贡献率为 9.2%,叶色绝对值大于其他性状系数,说明第 3 主成分由叶色组成;第 4 主成分贡献率为 8.5%,萼片的特征向量值最高,说明第 4 主成分由萼片组成;第 5 主成分贡献率为 7.9%,花序的特征向量值明显高于其他向量,说明第 5 主成分由花序组成;第 6 主成分贡献率为 7.6%,幼果颜色和固形物特征向量较高,说明第 6 主成分由幼果颜色和固形物组成;第 7 主成分贡献率为 6.5%,花瓣数目系数绝对值最大,代表花瓣数目因子;第 8 主成分贡献率为 6.1%,果肩系数绝对值最大,说明第 8 主成分代表果肩;第 9 主成分贡献率 5.4%,株型特征值最大,由株型因子组成;第 10 主成分贡献率 4.7%,花瓣大小和成熟期特征向量绝对值大于其他因子,即代表花瓣大小和成熟期(表 4)。

3 讨论

3.1 醋栗番茄的遗传多样性

栽培种番茄遗传变异很少,只占番茄总体遗传变异的 4.5%^[33],而野生种变异丰富^[34]。本研究对 400 多份来源不同的资源观察,初步鉴定 61 份为樱桃番茄,果实较大,具有典型的栽培种叶片叶型,这进一步说明樱桃番茄可能是醋栗番茄演化为栽培种

番茄的过渡体^[28],在资源收集的过程中难以区分,一些群体混杂生长在一起^[9]。对这些樱桃番茄资源的进一步确认,有必要利用基因组标记进行详细划分。在 370 份典型的醋栗番茄资源中,83 份存在不同程度的分离,说明醋栗番茄虽自交亲和,但存在异交,主要是由醋栗番茄柱头外露,自然环境虫媒、风媒等所致^[9]。而通过对 287 份稳定遗传的醋栗番茄资源分析,发现它们沿安第斯山脉从南到北分布极其广泛,而且从东到西也存在一定的跨度,经纬度跨度分别为 20.45°和 18.70°,大多数资源主要分布在秘鲁和厄瓜多尔等地区^[9],表型变异丰富,说明其遗传多样性主要是与地理分布有密切关系,同一地区资源材料遗传多样性小,不同地区之间的遗传多样性差异较大^[34],特别是柱头长度存在较大变异,大多数资源柱头外露,极易容易发生异交,这为保持遗传多样性提供了较好的遗传基础;而花瓣数却保持基本不变,说明花瓣在丰富遗传多样性方面的作用可能较小。总之,醋栗番茄丰富的变异为栽培种番茄遗传改良奠定了良好基础。

3.2 表型和基因型聚类分析

尽管 DNA 分子标记已广泛应用于遗传资源的分类和鉴定,但表型性状数据仍然是深度分类和鉴定的重要基础^[35-36]。本研究通过对稳定遗传的醋栗番茄资源利用表型和基因型聚类分析,发现二者均将醋栗番茄资源分为两大类群,与前人研究结果一致^[24]。但同时我们也发现,表型与基因型聚类结果存在一定差异,如表型聚类将 LA1332 分在第 I 大类,而基因型数据则分在第 II 大类。本研究对于表型鉴定只初步获得 1 年结果,一方面是调查时人为因素会产生一定的误差,另外一方面是一些性状由数量性状位点控制,也受环境影响。对于基因型鉴定,虽然开发了 59 个 SNP 标记,但仅有 18 个呈现较好的多态性,且在染色体上分布不均匀。上述这些因素均会导致二者结果存在一定的误差。

3.3 性状相关性及其主成分分析

本研究对调查的性状进行了相关性分析,一些性状间呈现正相关,一些性状间呈现明显的负相关。虽然表型调查只有 1 年结果,但所得结论与前人研究结果一致,如果重与可溶性固形物含量呈极显著负相关^[37]。同时也发现,一些性状如花瓣数目与柱头、幼果颜色与果重、花瓣数目与果重等存在一定的相关性,还尚未见相关报道,结论有待于通过多年多点进行验证;同时,发现成熟期和坐果率呈极显著负相关,相关系数达到了 -0.590,即早熟资源偏向于

表3 287份稳定遗传的醋栗番茄资源表型性状相关分析

Table 3 Correlation analysis of phenotypic characters for 287 stable genetic resources of *S. pimpinellifolium* L.

性状	叶色	花序	花瓣大小	花瓣数目	柱头	株型	果肩	幼果颜色	萼片	果重	固形物	红熟期	坐果率
Traits	Leaf color	Inflorescence	Petals size	Petals number	Stigma	Plant type	Fruit shoulder	Young fruit color	Sepal	Fruit weight	Soluble solids content	Maturity	Fruiting rate
叶色	1.000												
花序	0.075	1.000											
花瓣大小	0.100	-0.021	1.000										
花瓣数目	0.082	-0.005	0.097	1.000									
柱头	-0.103	-0.061	-0.304**	0.128*	1.000								
株型	0.055	0.094	0.123*	0.125*	0.071	1.000							
果肩	-0.065	-0.073	-0.195**	0.088	0.154*	0.008	1.000						
幼果颜色	0.017	-0.092	-0.020	0.115	0.192**	0.093	0.108	1.000					
萼片	-0.041	-0.055	-0.081	-0.033	-0.030	0.121*	0.044	0.026	1.000				
果重	0.026	0.214**	0.001	0.228**	0.325**	0.297**	0.056	0.130*	-0.005	1.000			
固形物	-0.081	-0.101	-0.177**	-0.075	0.091	-0.221**	0.038	-0.015	0.055	-0.355**	1.000		
红熟期	-0.056	0.090	0.371**	0.045	-0.200**	0.089	-0.163**	-0.030	-0.148*	0.070	-0.202**	1.000	
坐果率	0.079	-0.046	-0.382**	0.021	0.366**	0.045	0.226**	0.039	0.128*	0.253**	0.038	-0.590**	1.000

*表示0.05水平上差异显著, **表示0.01水平上差异极显著

* indicate correlation is significant at the 0.05 level, ** indicate correlation is significant at the 0.01 level

表4 前10个主成分的特征向量、主成分特征值、贡献率及累积贡献率

Table 4 Feature vector, eigenvalue, proportion and cumulative proportion of 10 PCAs

性状	主成分1	主成分2	主成分3	主成分4	主成分5	主成分6	主成分7	主成分8	主成分9	主成分10
Traits	Prin1	Prin2	Prin3	Prin4	Prin5	Prin6	Prin7	Prin8	Prin9	Prin10
叶色	-0.051	0.089	-0.539	-0.353	0.496	0.108	0.397	0.019	0.191	0.314
花序	-0.047	-0.006	0.372	0.460	0.565	-0.201	0.384	0.311	0.006	-0.202
花瓣大小	-0.434	0.202	-0.046	-0.037	0.127	0.160	-0.102	-0.194	0.038	-0.360
花瓣数目	0.056	0.353	0.079	-0.236	0.417	0.278	-0.559	0.277	-0.260	-0.147
柱头	0.424	0.154	0.317	-0.207	-0.157	0.018	0.025	0.207	0.244	0.079
株型	-0.010	0.470	-0.182	0.249	-0.172	0.086	0.000	0.013	0.668	-0.320
果肩	0.307	0.052	0.147	0.274	0.374	0.010	-0.267	-0.695	0.156	0.270
幼果颜色	0.139	0.277	0.274	-0.095	-0.124	0.551	0.533	-0.291	-0.290	-0.105
萼片	0.088	-0.031	-0.376	0.633	-0.107	0.465	-0.079	0.232	-0.214	0.223
果重	0.196	0.516	0.011	0.017	-0.068	-0.216	0.046	0.240	-0.127	0.311
固形物	0.085	-0.422	0.240	-0.116	0.100	0.495	-0.077	0.253	0.444	0.101
红熟期	-0.432	0.237	0.281	0.056	-0.081	-0.014	-0.046	0.043	0.144	0.575
坐果率	0.519	-0.007	-0.235	-0.009	0.057	-0.161	-0.013	0.023	0.010	-0.169
特征值	2.452	1.919	1.197	1.106	1.025	0.986	0.846	0.795	0.706	0.608
贡献率(%)	18.9	14.8	9.2	8.5	7.9	7.6	6.5	6.1	5.4	4.7
累积贡献率(%)	18.9	33.6	42.8	51.3	59.2	66.8	73.3	79.4	84.9	89.5

低坐果率,晚熟资源偏向于高坐果率,有待于进一步验证。另外,我们也对各个性状进行了主成分分析,以便筛选出对变异贡献率较大的主要性状^[38]。在调查的 13 个性状中,前 10 个主成分的累积贡献率为 89.5%,说明综合指标的贡献并未集中在少数性状,但坐果率、果重、叶色、萼片等前 4 个主成分的累积贡献率大于 50%,说明这些性状在综合表现中占比较大。

3.4 存在的问题及应用前景

野生醋栗番茄遗传多样性丰富,为栽培种番茄提供了宝贵的资源库,但一些资源存在明显的分离,在资源利用时应加以注意。目前,已完成醋栗番茄 LA1589 测序和大量其他醋栗资源的重测序,因此可以基于全基因组挖掘大量的 SNP,对全球性收集的遗传资源进行详细分析,建立核心种质;随着测序成本的降低,也可以基于测序进行基因型鉴定(GBS, genotyping by sequencing),开展醋栗番茄的变异组学研究,阐明其遗传进化;结合多年多点表型鉴定,构建相关数据库,基于全基因组信息深入挖掘醋栗番茄的优异性状位点。

参考文献

- Nesbitt T C, Tanksley S D. Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes [J]. *Genetics*, 2002, 162 (1): 365-379
- Sim S C, Robbins M D, Chilcott C, et al. Oligonucleotide array discovery of polymorphisms in cultivated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) reveals patterns of SNP variation associated with breeding [J]. *BMC Genomics*, 2009, 30(2): 424-434
- Rick C M. Potential genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats [J]. *Basic Life Sci*, 1973, 2 (2): 255-269
- Hajjar R, Hodgkin T. The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years [J]. *Euphytica*, 2007, 156(1-2): 1-13
- Peralta I E, Knapp S, Spooner D M. New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru [J]. *Syst Bot*, 2005, 30(2): 424-434
- Grandillo S, Chetelat R, Knapp S, et al. *Solanum* sect. *Lycopersicon* [M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2011: 129-215
- Caicedo A L, Schaal B A. Population structure and phylogeography of *Solanum pimpinellifolium* inferred from a nuclear gene [J]. *Mol Ecol*, 2004, 13(7): 1871-1882
- Sifres A, Pico B, Blanca J M, et al. Genetic structure of *Lycopersicon pimpinellifolium* (Solanaceae) populations collected after the ENSO event of 1997-1998 [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2007, 54 (2): 359-377
- Rick C M. Biosystematic studies in *Lycopersicon* and closely related species of *Solanum* [C]//The biology and taxonomy of the Solanaceae. London: Academic Press for the Linnean Society, 1979: 667-678
- Moyle L C. Ecological and evolutionary genomics in the wild tomatoes (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) [J]. *Evolution*, 2008, 62 (12): 2995-3013
- Pitblado R E, MacNeill B H, Kerr E A. Chromosomal identity and linkage relationships of *Pto*, a gene for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in tomato [J]. *Can J Plant Pathol*, 1984, 6 (1): 48-53
- Chagué V, Mercier J C, Guenard M, et al. Identification of RAPD markers linked to a locus involved in quantitative resistance to TYLCV in tomato by bulked segregant analysis [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(4): 671-677
- de Castro A P, Díez M J, Nuez F. Exploiting partial resistance to tomato yellow leaf curl virus derived from *Solanum pimpinellifolium* UPV16991 [J]. *Plant Dis*, 2008, 92(7): 1083-1090
- Alba J M, Montserrat M, Fernández-Muñoz R. Resistance to the two-spotted spider mite (Tetranychus urticae) by acylsucroses of wild tomato (*Solanum pimpinellifolium*) trichomes studied in a recombinant inbred line population [J]. *Exp Appl Acarol*, 2009, 47(1): 35-47
- El-Halmouch Y, Benharrat H, Thalouarn P. Effect of root exudates from different tomato genotypes on broomrape (*O. aegyptiaca*) seed germination and tubercle development [J]. *Crop Prot*, 2006, 25(5): 501-507
- Foolad M R, Chen F Q, Lin G Y. RFLP mapping of QTLs conferring cold tolerance during seed germination in an interspecific cross of tomato [J]. *Mol Breeding*, 1998, 4(6): 519-529
- Foolad M R, Lin G Y, Chen F Q. Comparison of QTLs for seed germination under non-stress, cold stress and salt stress in tomato [J]. *Plant Breeding*, 1999, 118(2): 167-173
- Foolad M R, Chen F Q, Lin G Y. RFLP mapping of QTLs conferring salt tolerance during germination in an interspecific cross of tomato [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97(7): 1133-1144
- Foolad M R, Zhang L P, Lin G Y. Identification and validation of QTLs for salt tolerance during vegetative growth in tomato by selective genotyping [J]. *Genome*, 2001, 44(3): 444-454
- Foolad M R, Zhang L P, Subbiah P. Genetics of drought tolerance during seed germination in tomato: inheritance and QTL mapping [J]. *Genome*, 2003, 46(4): 536-545
- Foolad M R. Genome mapping and molecular breeding of tomato [J]. *Intern J Plant Genomics*, 2007, 2007: 1-52
- Ashrafi H, Kinkade M P, Merk H L, et al. Identification of novel quantitative trait loci for increased lycopene content and other fruit quality traits in a tomato recombinant inbred line population [J]. *Mol Breeding*, 2012, 30(1): 549-567
- Pratta G R, Rodriguez G R, Zorzoli R, et al. Phenotypic and molecular characterization of selected tomato recombinant inbred lines derived from the cross *Solanum lycopersicum* × *S. pimpinellifolium* [J]. *J Genet*, 2011, 90(2): 229-237
- Rao E S, Kadirvel P, Symonds R C, et al. Using SSR markers to map genetic diversity and population structure of *Solanum pimpinellifolium* for development of a core collection [J]. *Plant Genet Resour*, 2012, 10(1): 38-48
- Lv J, Qi J, Shi Q, et al. Genetic diversity and population structure of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *PLoS One*, 2012, 7 (10): e46919
- Tomato Genome Consortium. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution [J]. *Nature*, 2012, 485 (7400): 635-641
- Bolger A, Scossa F, Bolger M E, et al. The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii* [J]. *Nat Genet*, 2014, 46(9): 1034-1038
- Lin T, Zhu G, Zhang J, et al. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding [J]. *Nat Genet*, 2014, 46 (11): 1220-1226
- Fernández-Muñoz R, Salinas M, Domínguez E, et al. Inheritance of resistance to the two-spotted spider mite from *L. pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. accession 'TO-937' [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2000, 22(3): 358-359