



评述与展望

Reviews and Progress

茄子分子遗传育种研究进展

葛海燕[✉], 陈火英[✉]

上海交通大学农业与生物学院, 上海, 200240

✉ 通讯作者: chhy@sjtu.edu.cn; ✉ 作者

分子植物育种, 2013 年, 第 11 卷, 第 21 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0021

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

葛海燕等, 2013, 茄子分子遗传育种研究进展, 分子植物育种(online), 11(21): 1143-1153 (doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0021)

引用格式(英文):

Ge et al., 2013, Review of Molecular Breeding in Eggplant, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding), 11(21): 1143-1153 (doi: 10.5376/mpb.cn.2013.11.0021)

摘要 茄子(*Solanum melongena* L.)为世界重要的蔬菜之一, 具有重要的经济价值和保健作用。利用各种分子标记技术和连锁遗传图谱, 定位重要性状的基因位点, 并通过与之紧密连锁的分子标记, 进行辅助选择, 可大大提高茄子育种效率。近年来, 茄子的分子遗传育种研究进展很快。本文综述了近年来国内外茄子分子育种的主要研究进展, 包括茄子分子标记的开发、遗传图谱的构建、重要性状的基因定位及其在茄子育种中的应用,同时对茄子的分子育种研究进行了展望。

关键词 茄子; 分子育种; 分子标记; 遗传图谱

Review of Molecular Breeding in Eggplant

Ge Haiyan[✉], Chen Huoying[✉]

School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai, 200240, P.R., China

✉ Corresponding author, chhy@sjtu.edu.cn; ✉ Authors

Abstract Eggplant (*Solanum melongena* L.) is one of the most important vegetables in the world, with important economic and health benefits. Using a variety of types of molecular markers and linkage maps, genes that control important traits can be located. Breeders can greatly enhance the breeding efficiency using marker-assisted selection with closely linked markers. In recent years, molecular research in eggplant has developed rapidly. In this paper, the research progresses about development of molecular markers, construction of genetic maps, location of genetic loci for important traits, and application in eggplant breeding were reviewed and also the prospect for its molecular breeding was discussed.

Keywords Eggplant; Molecular breeding; Molecular marker; Genetic map

研究背景

茄子(*Solanum melongena* L.), 俗称落苏(酪酥)、昆仑瓜或矮瓜, 属于茄科(Solanaceae), 茄属(*Solanum*)($2n=2X=24$)。茄子是一种古老的作物, 是亚洲及非洲等地区广泛种植的蔬菜作物, 具有重要的经济价值。据 FAO (food and agriculture organization of the united nations, FAO)统计数据显示: 2011 年, 亚洲茄子的种植面积及产量的比重在世界范围内均超过 90%; 在我国, 茄子也是重要的蔬菜之一, 2011

年我国茄子的种植面积为亚洲种植面积的 46.5%, 总产达亚洲的 62.7% (<http://faostat.fao.org/>)(表 1)。

茄子含有丰富的矿物质和维生素, 其紫色果皮中含有丰富的维生素 E 和维生素 P, 果实中含有的多酚类物质具有重要的抗氧化活性(Nisha et al., 2009; Sudheesh et al., 1999), 而且茄子中还富含多种植物化学物质。目前, 许多研究报道了茄子提取物对癌症、糖尿病、高血脂、胆固醇、动脉粥样硬化、抗血管增生、消炎等方面具有积极的作用(Han et al., 2003; Jenkins et al., 2005; Kashyap et al., 2003)。与同科植物番茄、辣椒等作物相比, 茄子的研究基础还比较薄弱, 且其分子遗传育种起步较晚。近年来, 随着分子生物学的发展, 茄子的分子育种也在快速发展。本文旨

收稿日期: 2013 年 05 月 29 日

接受日期: 2013 年 05 月 30 日

发表日期: 2013 年 07 月 10 日

基金项目: 本研究由上海市重点学科建设项目(B209)和国家星火计划项目(2012GA680003)共同资助



在对目前国内外茄子分子标记的开发、遗传图谱的构建、重要性状的基因定位及其在茄子育种中

的应用等方面的进展进行综述,为茄子今后的分子育种提供参考。

表 1 2011 年世界各地茄子种植面积和产量

Table 1 Worldwide production of eggplant in 2011

地区	面积(hm ²)	总产量(kg)	单位产量(100 g/hm ²)
Area	Area harvested (hm ²)	Production (kg)	Average yield (100 g/hm ²)
世界	1 811 609	46 685 777 000	257 703
World			
亚洲	1 693 061	44 157 128 000	260 812
Asia			
非洲	72 503	1 490 439 000	205 569
Africa			
欧洲	37 120	898 309 000	242 001
Europe			
北美洲	1 922	62 313 000	324 209
Northern America			
中美洲	801	28 804 000	359 601
Central America			
南美洲	1 317	14 376 000	109 157
Southern America			
大洋洲	595	3 372 000	56 672
Oceania			
中国	788 492	27 728 135 000	351 660
China			

注: 数据来源于 FAO 网站, 2013-01-23

Note: The data is obtained from the FAO website on 23 Jan., 2013

1 茄子分子标记的主要类型

1974 年, Grodzicker 等建立了限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)技术; 1980 年, 人类遗传学家 Botstein 等提出将 RFLP 作为新型的遗传标记, 从而开始了 DNA 分子标记技术的发展阶段。随着 PCR 技术的诞生以及 DNA 测序技术的迅猛发展, 分子标记的类型也得到飞速发展。尽管茄子种植广泛且具有重要的经济价值, 但是茄子在分子遗传研究上, 远远落后于番茄、马铃薯和辣椒等同科作物。目前在茄子上应用较多的标记类型主要有: RFLP 标记、RAPD 标记(Random Amplified Polymorphism DNA)、AFLP 标记(Amplified Fragment Length Polymorphism)、SRAP 标记(Sequence-related Amplified Polymorphism)、SSR 标记(Simple Sequence Repeats)、COS 标记(Conserved Ortholog Set)、SNP 标记(Single

Nucleotide Polymorphism)和 SOL 标记(*Solanum Orthologous*)等。

RFLP、RAPD、AFLP、SRAP 等分子标记等由于其在物种中的通用性、技术相对成熟等因素, 被广泛利用于茄子分子育种的各个方向。在此不进行详述。近几年来, 随着茄子分子生物学的迅速发展, 各种新型稳定的标记也被逐步利用于茄子分子遗传育种的各项研究中。

1.1 SSR 标记

简单重复序列, 又称微卫星 DNA, 是由 1- 6 个碱基的重复单元所组成的短序列。分布于整个基因组的的不同位置上, 重复长度有高度的变异性, 因而形成 SSR 座位的多态性。根据 SSR 的来源可以分为基因组 SSR 和 EST-SSR。该标记具有共显性遗传、多态性高、数量丰富、基因组覆盖距离广、高分辨率、易于检测及操作简单等优点, 在遗传分析

中起着重要的作用(Powell et al., 1996; Stàgel et al., 2008), 并且广泛应用于遗传多样性评价、连锁作图、基因标签及图位克隆等研究中(Huang et al., 2011)。SSR 标记开发的主要过程为: 序列获取、SSR 检测、引物设计及验证。由于茄子的分子生物学研究起步较晚, 在茄子中, 所开发的 SSR 标记还比较有限, 仅有少数文献报道了茄子 SSR 标记的开发, 目前所能检索并利用的茄子 SSR 标记的研究主要有: Nunome 等(2003)、Stàgel 等(2008)、Nunome 等(2009)、Barchi 等(2011)、Ge 等(2011)和 Vilanova 等(2012)。这些 SSR 标记目前被广泛用于茄子的遗传多样性分析, 图谱构建及基因定位研究中。

1.2 COS 标记

直系同源序列(Orthologs)是指来自不同物种形成时由同一个祖先垂直进化而来的, 具有功能相似的那些基因。绝大多数核心生物功能都是由相当数量的直系同源基因所承担(潘增祥等, 2009)。Fulton 等(2002)通过扫描大量番茄 EST 与拟南芥的基因组序列, 鉴定出 1 025 个 COS, 42% 的 COS 属于基本代谢过程相关的基因, 而且研究发现这些 COS 在其他一些物种如辣椒、茄子、向日葵、甜瓜、棉花、莴苣、苜蓿、蚕豆、水稻、苹果、菠菜等物种中也保守, 开发了第一代保守的直系同源序列标记。Wu 等(2006)鉴定了大量(2 869)的 COS II 标记(单拷贝 COS), 并应用于茄科作物茄子与番茄(Wu et al., 2009a)、辣椒与番茄(Wu et al., 2009b)的共线性研究。COS 标记的开发对于比较作图、线性同向序列分析、系统发生和分子进化、基因比较定位与功能基因发掘等研究具有重要意义(潘增祥等, 2009; 鲍露, 2010)。

1.3 SNP 标记

SNP 是指由单个核苷酸的变异引起的 DNA 序列的多态性, 一般而言是指变异频率大于 1% 的单核苷酸。它包括单碱基的转换、颠换、插入及缺失等形式。SNP 的特点: (1)遗传稳定性高。SNP 是基于单核苷酸的突变, 突变频率较低。(2)广泛分布, 且数量巨大。(3)富有代表性。位于基因编码区的 SNP 可能影响蛋白质结构或功能的改变, 这种改变可能是生物体发生变异或者病变的直接原因。(4)二态性和等位基因性。一般只有两种等位型的碱基组成。(5)检测快速, 易实现自动化分析。随着生物技术的发展, 以及 SNP 分子标记本身的优越性, SNP 标记已经成为生命科学研究领域的一个重要工具,

被广泛应用于生物、农学、医学等领域(唐立群等, 2012)。由于茄子的生物学基础研究比较薄弱, 可利用的基因组信息不多, 目前报道的茄子 SNP 的开发及应用的研究还较少。Barchi 等(2011)首次在茄子上开发利用 SNP 标记, 该研究以两个优良育种亲本为材料, 利用限制位点相关 DNA 测序技术(Restriction-site Associated DNA, RAD), 获得 45 000 条非冗余序列, 并进行 SNP 的检测, 共 2 000 多个 SNPs 能够用 Illumina GoldenGate 平台进行分型分析, 最终 384 个 SNPs 被成功利用于种质鉴定。2012 年, Barchi 等将该研究的 SNP 标记用于茄子遗传图谱的构建。Fukuoka 等(2012)利用茄科作物番茄、马铃薯和茄子的序列数据库, 也开发了部分 SNP 标记, 并成功用于茄子遗传图谱的构建。

1.4 SOL 标记

Fukuoka 等(2012)利用茄科作物番茄、马铃薯和茄子的序列数据, 对其进行序列比对, 推测茄科作物可能的直系同源基因座(*Solanum Orthologous gene set*), 对这些推定的直系同源基因座进行 SNP 和 InDel(insertion/deletion)检测, 并进行标记开发, 共得到构建在图谱上的 SNP 和 InDel 标记 623 个(其中 SOL 标记 469 个), 在 469 个标记到茄子图谱上的 SOL 标记中, 其中 326 个标记可以定位到番茄图谱上。SOL 标记可利用于茄科作物的图谱构建, 这为茄科作物饱和图谱的构建提供了更多的新型标记, 而且它们之间的共有标记对茄科作物的比较作图、基因比较定位及功能基因发掘等研究具有重要意义。

2 茄子遗传图谱研究

与其他作物一样, 茄子许多重要的性状为复杂的数量性状, 不易准确检测基因型效应, 而且许多性状鉴定方法困难, 运用传统育种的方法效率较低, 且育种周期长。近年来, 随着分子标记技术的迅速发展, 分子育种技术在茄子育种中逐渐得到应用。构建分子遗传图谱是分子育种工作中一个重要的基础工作。

在分子生物学研究上, 尤其在高密度图谱的构建方面, 茄子的研究远远落后于其同科作物番茄、马铃薯和辣椒(Nunome et al., 2009)。但是近年来茄子研究得到迅速发展, 目前, 已经报道了一系列分子遗传图谱。但是, 由于种间杂交具有各种障碍, 且种内遗传背景相对比较狭窄, 这些图谱的构图群体还是具有局限性。到目前为止, 所有构图的种间



F₂ 群体均为 *S. linnaeanum* 和 *S. melongena* 的杂交后代(Doganlar et al., 2002a; 2002b; Sunseri et al., 2003; Wu et al., 2009a), 其余的 F₂ 群体图谱则均基于茄子种内杂交。表 2 列出了到目前为止国内外研究者构建的茄子图谱。

由于茄子的分子遗传研究相对较滞后、遗传背景相对狭窄, 且茄子的远缘杂交存在各种障碍。因此, 目前国内外构建的作图群体相对较少, 且所构建的群体大部分为 F₂ 群体。日本国立蔬菜茶叶研究所 Nunome 实验室对茄子图谱进行了连续的研究, 但是目前报道的均为种内 F₂ 群体构建的图谱。Nunome 等(2001)以本研究所的种质材料 EPL-1(长果型, 深紫色果皮)为母本, 印度引入的种质材料 WCGR112-8(圆果型, 绿色果皮)为父本, 构建了一个包含 168 个单株的 F₂ 群体。图谱标记为 RAPD(88) 和 AFLP(93)标记, 覆盖的全长为 779.2 cM, 标记间的平均距离为 4.9 cM。Nunome 等(2003)利用实验室开发的 23 个多态性 SSR 标记对上述作图亲本和 F₂ 群体进行扫描, 共得到 16 对亲本差异的标记, 最终 7 对 SSR 标记构建在该群体上。Nunome 等(2009)利用构建的基因组文库和 cDNA 文库, 开发了 1 054 对基因组 SSR 标记和 209 对 EST-SSR 标记, 应用开发的标记对 2001 年的群体亲本进行扫描, 共得到亲本有差异的引物 229 对, 其中基因组 SSR 标记 222 对, EST-SSR 标记 7 对。利用这 229 对标记和 2003 年的 16 对 SSR 标记共 245 对标记进行作图, 该图谱为包含 236 个 SSR 标记的连锁图, 这张图谱是当前茄子图谱研究中包含相对较多的 SSR 标记的一张, 标记覆盖的总距离为 959.1 cM, 标记间的平均距离为 4.3 cM。Fukuoka 等(2012)年利用两个种内 F₂ 群体(LWF2 群体: LS1934×WCGR112-8 和 ALF2 群体: AE-P03×LS1934), 利用茄科直系同源(SOL)基因座开发了 SOL(包括 SNP/InDels)标记和先前报道的 SSR 标记, 先分别构建两个种内图谱, 然后将两个图谱进行整合, 构建了一张包含 952 个位点, 距离为 1285.5 cM 的图谱, 标记间的平均距离为 1.4 cM。同时根据茄科直系同源序列, 将本图谱与构建的番茄图谱进行比对, 并将 2009 年 Nunome 等构建的图谱和本研究的图谱进行了染色体定位。Miyatake 等(2012)利用两个种内 F₂ 群体(ALF2 群体: LS1934×AE-P03 和 NAF2 群体: Nakate-Shinkuro × AE-P03)和 SSR 标记及 SNP 标记

构建遗传图谱, 分别覆盖基因组的长度分别为: 1 414.6 cM (ALF2)和 1 153.8 cM (NAF2)。

2002 年, 康奈尔大学 Tanksley 实验室 Doganlar 等利用 RFLP 标记, 构建了首张种间遗传图谱。该群体的亲本材料为茄子近缘种 MM195 (*S. linnaeanum*)和栽培种 MM738 (*S. melongena*), 共获得 F₂ 群体 58 株。该图谱总长度为 1 480 cM, 包含 233 个标记位点, 平均距离为 6.35 cM。2009 年, Wu 等(2009a)利用 110 个 COS II 标记和上述种间 F₂ 群体, 构建了一张包含 347 个标记的图谱(其中 253 个标记的 LOD 值大于 3), 利用这 253 个标记为框架, 构建遗传图谱, 并将剩余的 94 个标记构建到框架图谱上, 该图谱的总遗传距离为 1535 cM, 其中框架标记间的平均距离约为 6.1 cM。Barchi 等(2010)以栽培育种株系 305E40 和 67/3 为亲本构建了一个包含 141 个单株的 F₂ 群体, 利用 AFLP 和 SSR 等标记构建了一个包含 238 个标记, 长度为 718.7 cM, 平均标记间距为 3.02 cM 的种内图谱。2012 年, Barchi 等使用同一群体, 主要利用 Barchi 等(2011)开发的 SNP 标记, 和已经发表的部分 SSR 标记, 构建了一张包含 415 个标记, 覆盖 1 390 cM 的图谱。

Sunseri 等(2003)以野生近缘种 *S. linnaeanum* 与栽培品种 Buia 为亲本, 构建了一个包含 48 个单株的种间 F₂ 群体。这是至今报道的第二个种间 F₂ 群体。该图谱全长为 736 cM, 包含标记 273 个(117 个 RAPD 和 156 个 AFLP)。

国内研究者也构建了茄子的遗传图谱, 但是研究相对较落后。曹必好等(2006)以茄子自交系 E-31 和 E-32 为作图亲本, 构建了 119 单株的 F₂ 群体, 采用 RAPD 标记, 构建了我国首张茄子连锁图谱, 该图谱覆盖长度为 651.2 cM, 包含 77 个标记位点, 标记间的平均距离 8.57 cM。李怀志(2011)以两个形态性状和分子水平存在巨大差异的高代自交系为作图亲本, 获得了包含 180 个单株的 F₆ 作图群体, 构建了首张以重组自交系为作图群体的连锁图谱。该图谱共包含 127 个标记位点(111 个 SRAP 标记和 16 个 SSR 标记), 覆盖的总长为 713.2 cM, 标记间的平均距离为 5.62 cM。乔军(2011)以两个栽培种茄子的高代自交系为亲本, 利用 F₂ 群体构建了一张包括 23 个 SSR 标记和 85 个 AFLP 标记的遗传图谱。该图谱覆盖基因组的遗传距离为 1 007.9 cM, 标记间的平均距离为 9.3 cM。

表 2 已发表的茄子分子标记连锁图

Table 2 Summary of currently available eggplant molecular genetic linkage maps

作图亲本 Parents	群体类型 Population type	群体大小 Individuals	标记信息 Marker information	总图距(cM) Length (cM)	参考文献 References
EPL-1 × WCGR112-8	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	168	88 RAPD 93 AFLP	779.2	Nunome et al., 2001
MM195 × MM738	种间 F ₂ Interspecific F ₂	58	233 RFLP	1 480	Doganlar et al., 2002a
PI1767 × Buia	种间 F ₂ Interspecific F ₂	48	117 RAPD 156 AFLP	736	Sunseri et al., 2003
EPL-1 × WCGR112-8	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	120	97 RAPD 58 AFLP 7 SSR	716.9	Nunome et al., 2003
E-31 × E-32	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	119	77 RAPD	651.2	曹必好等, 2006
EPL-1 × WCGR112-8	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	94	236 SSR	959.1	Nunome et al., 2009
MM195 × MM738	种间 F ₂ Interspecific F ₂	58	110 COSII 123 SMP 37 CSS	1 535	Wu et al., 2009a
305E40 × 67/3	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	141	212 AFLP 22 SSR 3 CAPS 1 RFLP	718.7	Barchi et al., 2010
CYN126 × CYN132	种内 F ₆ Intraspecific F ₆	180	111 SRAP 16 SSR	713.2	李怀志, 2011
106 × 113	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	154	85 AFLP 23 SSR	1 007.9	乔军, 2011
LS1934 × WCGR112-8	种内 F ₂	90	313 SSR	1 285.5	Fukuoka et al., 2012
AE-P03 × LS1934	Intraspecific F ₂	93	623 SNP/ InDel (469 SOL)		
LS1934 × AE-P03	种内 F ₂	135	313 SSR	1 414.6	Miyatake et al., 2012
Nakate-Shinkuro × AE-P03	Intraspecific F ₂	93	623 SNP	1 153.8	
305E40 × 67/3	种内 F ₂ Intraspecific F ₂	156	336 SNP 39 SSR 26 COSII	1 390	Barchi et al., 2012
MM738 × AG91-25	种内 F ₆ Intraspecific F ₆	178	91 AFLP 26 SSR 2 SRAP	884	Lebeau et al., 2013



3 茄子重要性状基因的定位

3.1 茄子果实和植株形态相关性状基因的定位

目前国内外对茄子分子标记方面的研究已经逐步展开,利用 RAPD、RFLP、AFLP、SSR、SRAP、COS 和 SNP 等分子标记技术,构建了一系列遗传连锁图谱,并鉴定出一些与形态性状、果实性状相关的 QTL。

Nunome 等(2001)利用其构建的遗传连锁图谱,对果实形状和颜色相关性状进行了定位。结果表明,控制果形的 2 个 QTLs 位于 LG2 上;分别检测到控制果实颜色、花萼颜色及植株茎秆颜色的 QTL 2 个,且均位于 LG7 上。

Doganlar 等(2002b)利用其构建的种间 F₂ 群体对茄子驯化相关表型性状进行了 QTL 的定位。性状包括果实相关性状、花青素在各个组织中的含量、叶片相关性状、刺相关性状、子房相关性状等,性状的鉴定包括两个地点(纽约和法国)。在两地共检测到 62 个 QTLs,其中纽约检测到 32 个 QTLs,法国检测到 30 个 QTLs,其中在两地均检测到的 QTLs 为 15 个。同时,还研究了性状之间的相关性。结果发现,不同组织间的花青素含量、刺相关性状分别呈高度相关,推测这些性状可能为基因的一因多效所引起的。研究结果还发现果型、果重、颜色和植株刺性状主要由 6 个主效 QTLs 决定。因此认为尽管茄子在不同的地域驯化,但在驯化过程主要由极少数主效基因位点的突变所驱动的。Frery 等(2003)利用其构建的种间 F₂ 群体对茄子的 18 个形态性状(叶片相关性状,花相关性状,果实相关性状和绒毛性状等)进行了 QTL 的定位,共检测到了 63 个 QTLs,每个性状检测到 1-8 个 QTL 位点。

Barchi 等(2012)利用 SNP 和 SSR 标记构建的种内 F₂ 图谱,成功定位了与花青素相关的 7 个性状的 QTLs,性状包括七个部位(近轴叶片,茎秆,远轴叶片,叶脉花冠,花萼和果梗)的花青素含量,每个性状定位的 QTL 为 1-6 个,且至少有一个是主效的。

乔军(2011)利用其构建的种内 F₂ 群体,对茄子果实形状进行了 QTL 定位,共检测到果型指数 QTL 2 个、果长 QTL 4 个、果径 QTL 2 个。李怀志(2011)利用其构建的种内 F₆ 群体,共鉴定了 8 个果重(2)、果长(2)、果宽(1)、果型指数(1)、果实花青素强度(2)性状的 QTLs。

3.2 茄子抗病相关性状基因的定位

茄子青枯病是茄子栽培过程中的一个重要病

害,对其进行抗病基因的分子标记的筛选研究取得一系列的成果。李海涛等(李海涛等, 2002, 辽宁农业科学, (5): 1-4)、朱华武等(2005)、高玉梅(2006)、李猛等(2006)、孙保娟等(2008)和 Cao 等(2009)分别进行了分子标记的筛选工作,找到了与抗青枯病相连锁的分子标记,其中,在 Cao 等(2009)研究中,筛选到的标记与抗病基因的遗传距离最近,为 3.52 cM。Lebeau 等(2013)利用茄子种内杂交构建的 178 株 F₆ 重组自交系群体及 AFLP、SSR 和 SRAP 标记,定位了一个较稳定的青枯病抗性基因 *ERsI*。这些研究为将来进行分子标记辅助选择打下基础。

茄子黄萎病是茄子生产上重要的土传性病害。在中国,黄萎病的病原菌主要为大丽轮枝菌(王益奎等, 2011)。但是对茄子黄萎病的研究还比较少,主要集中在抗源、病原菌的鉴定和搜集及相关基因的初步研究。易金鑫等(易金鑫等, 2000, 江苏农业科学, (6): 54-57)、李海涛等(李海涛等, 2006, 辽宁农业科学, (1): 4-6)、曾华兰等(2008)、杨建国和皮向红(2008)和 Başay 等(2011)对部分茄子种质进行了黄萎病抗性的鉴定。殷玥(2005)、史仁玖等(2006)、Fei 等(2004)和王忠等(2010)克隆了茄子黄萎病抗性相关基因。

Mutlu 等(2008)利用对枯萎病抗性表现不同的两个栽培种进行杂交,构建了一个含有 320 个单株的 F₂ 群体及一个包含 400 个单株的 BC 群体,利用 SRAP、SRAP-RGA、RAPD 和 SCAR 四类标记对这两个群体进行研究,找到三个与抗枯萎病基因距离较近的标记,距离小于 2.6 cM。Toppino 等(2008)将抗枯萎病野生种质与栽培种质进行体细胞融合,形成异源四倍体,然后与栽培种进行一系列回交,得到一个分离群体,利用 BSA 法进行 RAPD 标记筛选,得到 3 个与枯萎病抗性相关的标记。孙源文(2012)对茄子枯萎病的遗传进行了研究。以感病亲本 S10cw60 和抗病亲本 RMM620 构建的 F₂ 群体为研究材料,通过茄子苗期人工抗病性鉴定,得出茄子枯萎病抗性为单基因显性遗传,利用 BSA 法筛选到一个与茄子枯萎病抗病基因连锁的标记 emgD1105。

3.3 茄子其它性状基因的定位

茄子单性结实性能克服反季节栽培中的低温障碍,提高产量和质量,提高效益(李香景等, 2012),因此一直是茄子育种研究的一个重要内容。国内外学者均对其进行 QTL 定位。刘富中等(2008)利用

AFLP 分析技术和改良 BAS 法, 获得 1 个与茄子单性结实基因紧密连锁的 AFLP 标记 E75/M53-70, 该标记与单性结实基因的遗传距离为 15.38 cM。Miyatake 等(2012)利用两个种内 F₂ 群体(ALF2 群体和 NAF2 群体)、SSR 标记和 SNP 标记, 分别在染色体 3 和 8 上定位了一个茄子单性结实基因的 QTL。

4 分子标记在茄子遗传育种中的应用

4.1 茄子种质资源的评价

随着分子生物学的发展, 分子标记因其独特的优越性被广泛应用于茄子种质资源的研究。国内外学者以 RAPD (陈杰等, 2008; 封林林等, 2002, 中国蔬菜, (4): 35-36; 王秋锦, 2008)、RFLP (Isshiki et al., 2003); ISSR (Isshiki et al., 2008)、SSR (Hurtado et al., 2012; Muñoz-Falcóna et al., 2011; 管志坤, 2012; 韩洪强, 2009; 王秋锦, 2008; 于晓虎, 2012)、AFLP (Furini and Wunder, 2004; Mace et al., 1999; 廖毅等, 2009)、SRAP(Li et al., 2010; 管志坤, 2012)等分子标记技术对茄子及其近缘野生种的遗传多样性和亲缘关系进行了一系列的研究。研究结果普遍表明茄子栽培种遗传背景相对狭窄, 但在茄子的野生近缘资源中存在众多抗逆基因。

通过各种分子标记对茄子种质资源进行研究, 了解其遗传多样性和亲缘关系, 为遗传育种中亲本选配提供了依据。

4.2 标记辅助选择

分子标记推动了茄子分子遗传图谱的构建和各种性状 QTL 的定位, 为茄子分子标记辅助选择(MAS)育种提供了可能, 但是目前茄子分子标记辅助选择在具体育种中应用还未见明显成效。近年来随着茄子分子标记的种类及数目的急剧增加、遗传图谱的密度增加及完善, 定位重要性状 QTL 并用于辅助选择会逐步在茄子育种中得到广泛应用。

5 茄子育种研究展望

中国是茄子的第二起源中心, 种质资源丰富。但是目前对资源的鉴定评价工作还比较落后。许多优良的野生种质资源特性没有完全鉴定。因此进一步搜集各种种质资源, 并利用现代分子生物学技术, 对其进行正确的评价、创新、保护是茄子分子育种的一个重要的基础工作。当前茄子的育种主要以传统的育种方式为主。由于茄子的分子生物学研究起步较晚, 研究基础比较薄弱, 各种重要性状基因的遗传机理不是很明确, 因此进行分子育种存在

很大难度。近年来虽然各类分子标记在茄子研究中得到了一定的发展, 但并没有充分展开, 因此需要加大茄子分子生物学基础研究的力度, 包括加强茄子标记的开发、遗传图谱的构建、重要育种性状的定位及克隆; 同时, 随着同科植物番茄和马铃薯基因组的测序的完成, 茄属植物的比较基因组学的研究得到新发展, 这为茄子的分子遗传研究也带来许多可以利用的信息, 可以充分利用同属植物中的进化保守序列的信息, 加快茄子分子生物学的研究。随着茄子分子生物学研究的进步, 分子育种必然会与传统育种有机结合, 互相促进, 从而推进茄子的育种进程。

作者贡献

葛海燕是本研究的实验设计和实验研究的执行人, 完成数据分析, 论文初稿的写作; 陈火英是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由上海市重点学科建设项目(B209)和国家星火计划项目(2012GA680003)共同资助。特此感谢。

参考文献

- Bao L., 2010, New conserved ortholog set (COS) markers and its applications foreground in *Pyrus* phylogenetic research, *Zhongguo Nongxue Tongbao* (Chinese Agricultural Science Bulletin), 26(22): 34-39 (鲍露, 2010, 新型 COS 标记技术及其在梨属植物系统关系研究中的应用前景, *中国农学通报*, 26(22): 34-39)
- Barchi L., Lanteri S., Portis E., Acquadro A., Valè G., Toppino L., and Rotino G.L., 2011, Identification of SNP and SSR markers in eggplant using RAD tag sequencing, *BMC Genomics*, 12: 304
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2164-12-304>
PMid:21663628 PMCID:PMC3128069
- Barchi L., Lanteri S., Portis E., Stàgel A., Valè G., Toppino L., and Rotino G.L., 2010, Segregation distortion and linkage analysis in eggplant (*Solanum melongena* L.), *Genome*, 53(10): 805-815
<http://dx.doi.org/10.1139/G10-073>
PMid:20962887
- Barchi L., Lanteri S., Portis E., Valè G., Volante A., Pulcini L., Ciriaci T., Acciarri N., Barbierato V., Toppino L., and Rotino G.L., 2012, A RAD Tag derived marker based eggplant linkage map and the location of QTLs determining anthocyanin pigmentation, *PLoS one*, 7(8): e43740



- <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0043740>
PMid:22912903 PMCid:PMC3422253
- Başay S., Şeniz V., and Tezcan H., 2011, Reactions of selected eggplant cultivars and lines to *verticillium wilt* caused by *Verticillium dahliae* kleb, African Journal of Biotechnology, 10(18): 3571-3573
- Cao B.H., Lei J.J., Sun X.D., Chen G.J., and Meng C.M., 2006, Construction of RAPD markers linkage map for eggplant, Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica), 33(5): 1092 (曹必好, 雷建军, 孙秀东, 陈国菊, 孟成民, 2006, 茄子 RAPD 分子标记图谱的构建, 园艺学报, 33(5): 1092)
- Cao B.H., Lei J.J., Wang Y., and Chen G.J., 2009, Inheritance and identification of SCAR marker linked to bacterial wilt-resistance in eggplant, African Journal of Biotechnology, 8(20): 5201-5207
- Chen J., Li H.Z., Zhuang T.M., and Chen H.Y., 2008, Genetic relationship analysis of cultivated eggplant (*Solanum melongena* L.) and wild relatives (*Solanaceae*) with RAPD markers, Shanghai Jiaotong Daxue Xuebao (Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)), 26(2): 165-167 (陈杰, 李怀志, 庄天明, 陈火英, 2008, 茄子栽培种与野生种质资源遗传关系的 RAPD 分析, 上海交通大学学报(农业科学版), 26(2): 165-167)
- Doganlar S., Frary A., Daunay M.C., Lester R.N., and Tanksley S.D., 2002a, A comparative genetic linkage map of eggplant (*Solanum melongena*) and its implications for genome evolution in the solanaceae, Genetics, 161(4): 1697-1711
- Doganlar S., Frary A., Daunay M.C., Lester R.N., and Tanksley S.D., 2002b, Conservation of gene function in the Solanaceae as revealed by comparative mapping of domestication traits in eggplant, Genetics, 161(4): 1713-1726
- Fei J., Chai Y., Wang J., Lin J., Sun X., Sun C., Zuo K., and Tang K., 2004, cDNA cloning and characterization of the Ve homologue gene StVe from *Solanum torvum* Swartz, DNA Seq., 15(2): 88-95
<http://dx.doi.org/10.1080/1042517042000199942>
PMid:15346762
- Frary A., Doganlar S., Daunay M.C., and Tanksley S.D., 2003, QTL analysis of morphological traits in eggplant and implications for conservation of gene function during evolution of solanaceous species, Theor. Appl. Genet., 107(2): 359-370
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1257-5>
PMid:12677409
- Fukuoka H., Miyatake K., Nunome T., Negoro S., Shirasawa K., Isobe S., Asamizu E., Yamaguchi H., and Ohshima A., 2012, Development of gene-based markers and construction of an integrated linkage map in eggplant by using *Solanum* orthologous (SOL) gene sets, Theor. Appl. Genet., 125(1): 47-56
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-012-1815-9>
PMid:22350090
- Fulton T.M., Van der Hoeven R., Eannetta N.T., and Tanksley S.D., 2002, Identification, analysis, and utilization of conserved ortholog set markers for comparative genomics in higher plants, Plant Cell, 14(7):1457-1467
<http://dx.doi.org/10.1105/tpc.010479>
PMid:12119367 PMCid:PMC150699
- Furini A., and Wunder J., 2004, Analysis of eggplant (*Solanum melongena*)-related germplasm: morphological and AFLP data contribute to phylogenetic interpretations and germplasm utilization, Theor. Appl. Genet., 108(2): 197-208
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1439-1>
PMid:14564389
- Gao Y.M., 2006, Genetic analysis and molecular marking of resistance of bacterial wilt of eggplant, Thesis for M.S., Chinese Academy of Agricultural Sciences, Supervisor: Lian Y., pp.26-36 (高玉梅, 2006, 茄子青枯病抗性的遗传规律分析及抗性基因的 AFLP 分子标记, 硕士学位论文, 中国农业科学院, 导师: 连勇, pp.26-36)
- Ge H.Y., Li H.Z., Liu Y., Li X., and Chen H.Y., 2011, Characterization of novel developed expressed sequence tag (EST)-derived simple sequence repeat (SSR) markers and their application in diversity analysis of eggplant, African Journal of Biotechnology, 10(45): 9023-9031
- Guan Z.K., 2012, Analysis of genetic diversity with SSR and SRAP markers in eggplant (*Solanum melongena* L.) germplasm resources, Thesis for M.S., Agricultural University of Hebei, Supervisor: Chen X.P., pp.11-25 (管志坤, 2012, 茄子种质资源遗传多样性 SSR 和 SRAP 分析, 硕士学位论文, 河北农业大学, 导师: 陈雪平, pp.11-25)
- Han H.Q., 2009, Analysis of genetic diversity of eggplant (*Solanum melongena* L.) by morphological markers and SSR markers, Thesis for M.S., Shanghai Jiao Tong University, Supervisor: Chen H.Y., pp.21-38 (韩洪强, 2009, 利用形态学标记和 SSR 分子标记分析茄子种质资源遗传多样性, 硕士学位论文, 上海交通大学, 导师: 陈火英, pp.21-38)
- Han S.W., Tae J., Kim J.A., Kim D.K., Seo G.S., Yun K.J., Choi S.C., Kim T.H., Nah Y.H., and Lee Y.M., 2003, The aqueous extract of *Solanum melongena* inhibits PAR2 agonist-induced inflammation, Clin. Chim. Acta., 328(1-2): 39-44
[http://dx.doi.org/10.1016/S0009-8981\(02\)00377-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0009-8981(02)00377-7)
- Huang H., Lu J., Ren Z., Hunter W., Dowd S.E., and Dang P.,

- 2011, Mining and validating grape (*Vitis* L.) ESTs to develop EST-SSR markers for genotyping and mapping, *Mol. Breed.*, 28(2): 241-254
<http://dx.doi.org/10.1007/s11032-010-9477-2>
PMid:21841909 PMCID:PMC3132434
- Hurtado M., Vilanova S., Plazas M., Gramazio P., Fonseka H.H., Fonseka R., and Prohens J., 2012, Diversity and relationships of eggplants from three geographically distant secondary centers of diversity, *PLoS one*, 7(7): e41748
<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0041748>
PMid:22848589 PMCID:PMC3407184
- Isshiki S., Iwata N., and Khan M.M.R., 2008, ISSR variations in eggplant (*Solanum melongena* L.) and related *Solanum* species, *Scientia Horticulturae*, 117(3): 186-190
<http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2008.04.003>
- Isshiki S., Suzuki S., and Yamashita K., 2003, RFLP analysis of mitochondrial DNA in eggplant and related *Solanum* species, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50(2): 133-137
<http://dx.doi.org/10.1023/A:1022954229295>
- Jenkins D.J., Kendall C.W., Marchie A., Faulkner D.A., Wong J.M., de Souza R., Emam A., Parker T.L., Vidgen E., Trautwein E.A., Lapsley K.G., Josse R.G., Leiter L.A., Singer W., and Connelly P.W., 2005, Direct comparison of a dietary portfolio of cholesterol-lowering foods with a statin in hypercholesterolemic participants, *Am. J. Clin. Nutr.*, 81(2): 380-387
PMid:15699225
- Kashyap V., Vinod Kumar S., Collonnier C., Fusari F., Haicour R., Rotino G.L., Sihachakr D., and Rajam M.V., 2003, Biotechnology of eggplant, *Scientia Horticulturae*, 97(1):1-25
[http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00140-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00140-1)
- Lebeau A., Gouy M., Daunay M.C., Wicker E., Chiroleu F., Prior P., Frary A., and Dintinger J., 2013, Genetic mapping of a major dominant gene for resistance to *Ralstonia solanacearum* in eggplant, *Theor. Appl. Genet.*, 126(1): 143-158
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-012-1969-5>
PMid:22930132
- Li H.Z., 2011, Construction of genetic linkage map and QTL mapping of fruit related traits in eggplant (*Solanum melongena* L.), Dissertation for Ph.D., Shanghai Jiaotong University, Supervisor: Chen H.Y., pp.63-77 (李怀志, 2011, 茄子遗传连锁图谱构建及果实相关性状 QTL 定位, 博士学位论文, 上海交通大学, 导师: 陈火英, pp.63-77)
- Li H.Z., Chen H.Y., Zhuang T.M., and Chen J., 2010, Analysis of genetic variation in eggplant and related *Solanum* species using sequence-related amplified polymorphism markers, *Scientia Horticulturae*, 125(1): 19-24
<http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2010.02.023>
- Li M., Wang Y.Q., Tian S.B., Luo Z.Y., and Wang X.J., 2006, Genetic a of resistance to bacterial wilt and identification of an associated AFLP marker in eggplant (*Solanum melongena*), *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica)*, 33(4): 869-872 (李猛, 王永清, 田时炳, 罗章勇, 王小佳, 2006, 茄子青枯病抗性基因的遗传分析及其 AFLP 标记, *园艺学报*, 33(4): 869-872)
- Li X.J., Liu F.Z., Zhang Y., Li Y.W., Chen Y.H., and Lian Y., 2012, Research progress on eggplant parthenocarpy, *Zhongguo Shucai (China Vegetables)*, (6): 8-14 (李香景, 刘富中, 张映, 李艳玮, 陈钰辉, 连勇, 2012, 茄子单性结实研究进展, *中国蔬菜*, (6): 8-14)
- Liao Y., Sun B.J., Li Z.X., Luo S.B., Chen R.Y., Sun G.W., and Li Z.L., 2009, AFLP analysis of genetic diversity and genetic relationship of eggplant (*Solanum melongena* L.) and its wild relatives, *Redai Zuowu Xuebao (Chinese Journal of Tropical Crops)*, 30(6): 781-787 (廖毅, 孙保娟, 黎振兴, 罗少波, 陈日远, 孙光闻, 李植良, 2009, 茄子及其近缘野生种遗传多样性及亲缘关系的 AFLP 分析, *热带作物学报*, 30(6): 781-787)
- Liu F.Z., Wan X., Chen Y.H., Lian Y., and Song M., 2008, Inheritance of the eggplant parthenocarpy and AFLP molecular marker, *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica)*, 35(9): 1305-1309 (刘富中, 万翔, 陈钰辉, 连勇, 宋明, 2008, 茄子单性结实基因的遗传分析及 AFLP 分子标记, *园艺学报*, 35(9): 1305-1309)
- Mace E.S., Lester R.N., and Gebhardt C.G., 1999, AFLP analysis of genetic relationships among the cultivated eggplant, *Solanum melongena* L., and wild relatives (*Solanaceae*), *Theor. Appl. Genet.*, 99(3-4): 626-633
<http://dx.doi.org/10.1007/s001220051277>
<http://dx.doi.org/10.1007/s001220051278>
- Miyatake K., Saito T., Negoro S., Yamaguchi H., Nunome T., Ohya A., and Fukuoka H., 2012, Development of selective markers linked to a major QTL for parthenocarpy in eggplant (*Solanum melongena* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 124(8): 1403-1413
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-012-1796-8>
PMid:22301906
- Muñoz-Falcón J.E., Vilanova S., Plazas M., and Prohens J., 2011, Diversity, relationships, and genetic fingerprinting of the *Listada de Gandía* eggplant landrace using genomic SSRs and EST-SSRs, *Scientia Horticulturae*, 129(2): 238-246



- <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.034>
- Mutlu N., Boyaci F.H., Göçmen M., and Abak K., 2008, Development of SRAP, SRAP-RGA, RAPD and SCAR markers linked with a Fusarium wilt resistance gene in eggplant, *Theor. Appl. Genet.*, 117(8): 1303-1312
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-008-0864-6>
PMid:18712340
- Nisha P., Abdul Nazar P., and Jayamurthy P., 2009, A comparative study on antioxidant activities of different varieties of *Solanum melongena*, *Food Chem. Toxicol.*, 47(10): 2640-2644
<http://dx.doi.org/10.1016/j.fct.2009.07.026>
PMid:19638291
- Nunome T., Ishiguro K., Yoshida T., and Hirai M., 2001, Mapping of fruit shape and color development traits in eggplant (*Solanum melongena* L.) based on RAPD and AFLP markers, *Breeding Science*, 51(1): 19-26
<http://dx.doi.org/10.1270/jsbbs.51.19>
- Nunome T., Negoro S., Kono I., Kanamori H., Miyatake K., Yamaguchi H., Ohshima A., and Fukuoka H., 2009, Development of SSR markers derived from SSR-enriched genomic library of eggplant (*Solanum melongena* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 119(6): 1143-1153
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-009-1116-0>
PMid:19662343
- Nunome T., Suwabe K., Iketani H., Hirai M., and Wricke G., 2003, Identification and characterization of microsatellites in eggplant, *Plant Breeding*, 122(3): 256-262
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0523.2003.00816.x>
- Pan Z.X., Xu D., Zhang J.B., Lin F., Wu B.J., and Liu H.L., 2009, Reviews in comparative genomic research based on orthologs, *Yichuan (Hereditas (Beijing))*, 31(5): 457-463 (潘增祥, 许丹, 张金璧, 林飞, 吴宝江, 刘红林, 2009, 基于直向同源序列的比较基因组学研究, *遗传*, 31(5): 457-463)
- Powell W., Machray G.C., and Provan J., 1996, Polymorphism revealed by simple sequence repeats, *Trends Plant Sci.*, 1(7): 215-222
[http://dx.doi.org/10.1016/1360-1385\(96\)86898-1](http://dx.doi.org/10.1016/1360-1385(96)86898-1)
[http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)86898-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(96)86898-0)
- Qiao J., 2011, Genetic study on fruit traits & QTL mapping for fruit shape in eggplant (*Solanum melongena* L.), Thesis for M.S., Chinese Academy of Agricultural Sciences, Supervisor: Lian Y., pp.25-34 (乔军, 2011, 茄子果实性状遗传研究及果形 QTL 定位, 硕士学位论文, 中国农业科学院, 导师: 连勇, pp.25-34)
- Shi R.J., Yin Y., Wang Z., Chen M., Huang Q.S., Huang L.P., and Yang Q., 2006, Cloning and analysis of full-length cDNA of *StoVe1* gene from *Solanum torvum*, *Zhiwu Shenglixue Tongxun (Plant Physiology Communications)*, 42(4): 638-642 (史仁玖, 殷玥, 王忠, 陈敏, 黄权生, 黄乐平, 杨清, 2006, 野生茄子(*Solanum torvum*)抗黄萎病相关基因 *StoVe1* 的克隆与分析, *植物生理学通讯*, 42(4): 638-642)
- Stàgel A., Portis E., Toppino L., Rotino G.L., and Lanteri S., 2008, Gene-based microsatellite development for mapping and phylogeny studies in eggplant, *BMC Genomics*, 9: 357
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2164-9-357>
PMid:18667065 PMCID:PMC2527019
- Sudheesh S., Sandhya C., Sarah Koshy A., and Vijayalakshmi N.R., 1999, Antioxidant activity of flavonoids from *Solanum melongena*, *Phytother Res.*, 13(5): 393-396
[http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1573\(199908/09\)13:5<393::AID-PTR474>3.0.CO;2-8](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1099-1573(199908/09)13:5<393::AID-PTR474>3.0.CO;2-8)
- Sun B.J., Liao Y., Li Z.L., Li Z.X., and Sun G.W., 2008, AFLP markers linked to genes related to bacterial wilt resistance of eggplant, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 6(5): 929-934 (孙保娟, 廖毅, 李植良, 黎振兴, 孙光闻, 2008, 与茄子青枯病抗性相关基因连锁的 AFLP 标记研究, *分子植物育种*, 6(5): 929-934)
- Sun Y.W., 2012, research on resistant heredity of *Fusarium* wilt in eggplant, Thesis for M.S., Chinese Academy of Agricultural Sciences, Supervisor: Lian Y., and Chen Y.H., pp.20-27 (孙源文, 2012, 茄子枯萎病抗性遗传初步研究, 硕士学位论文, 中国农业科学院, 导师: 连勇, 陈钰辉, pp.20-27)
- Sunseri F., Sciancalepore A., Martelli G., Acciarri N., Rotino G.L., Valentino D., and Tamiotti G., 2003, Development of RAPD-AFLP map of eggplant and improvement of tolerance to *Verticillium wilt*, *Acta Horticulturae*, (625): 107-110
- Tang L.Q., Xiao C.L., and Wang W.P., 2012, Research and application progress of SNP markers, *Zhongguo Nongxue Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin)*, 28(12): 154-158 (唐立群, 肖层林, 王伟平, 2012, SNP 分子标记的研究及其应用进展, *中国农学通报*, 28(12): 154-158)
- Toppino L., Valè G., and Rotino G.L., 2008, Inheritance of *Fusarium* wilt resistance introgressed from *Solanum aethiopicum* Gilo and *Aculeatum* groups into cultivated eggplant (*S. melongena*) and development of associated PCR-based markers, *Molecular Breeding*, 22(2): 237-250
<http://dx.doi.org/10.1007/s11032-008-9170-x>
- Vilanova S., Manzur J.P., and Prohens J., 2012, Development and characterization of genomic simple sequence repeat markers in eggplant and their application to the study of

- diversity and relationships in a collection of different cultivar types and origins, *Molecular Breeding*, 30(2): 647-660
<http://dx.doi.org/10.1007/s11032-011-9650-2>
- Wang Q.J., 2008, Analysis of genetic diversities in eggplant (*Solanum melongena* L.) germplasm resources with RAPD and SSR, Thesis for M.S., Xinjiang Agricultural University, Supervisor: Zhao F.K., and Gao J., pp.10-30 (王秋锦, 2008, 茄子种质资源遗传多样性的 RAPD 和 SSR 分析, 硕士学位论文, 新疆农业大学, 导师: 赵福宽, 高杰, pp.10-30)
- Wang Y.K., Li W.J., Mo J.Y., Li Y., and Jiang Y.Q., 2011, Research progress on eggplant (*Solanum melongena* L) *verticillium wilt* and genetic resistance breeding, *Zhongguo Shucai* (China Vegetables), (14): 9-14 (王益奎, 李文嘉, 莫贱友, 黎炎, 蒋雅琴, 2011, 茄子黄萎病及抗病遗传育种研究进展, 中国蔬菜, (14): 9-14)
- Wang Z., Xie C., Jue D.W., Huang L.P., Huang Q.S., and Yang Q., 2010, Cloning and expression analysis of *Verticillium wilt* pathogenesis-related gene *StDAHP* in *Solanum torvum*, *Zhongguo Shengwu Gongcheng Zazhi* (China Biotechnology), 30(6): 48-53 (王忠, 谢超, 决登伟, 黄乐平, 黄全生, 杨清, 2010, 野生茄子黄萎病病程相关基因 *StDAHP* 的克隆与表达分析, 中国生物工程杂志, 30(6): 48-53)
- Wu F.N., Eannetta N.T., Xu Y.M., and Tanksley S.D., 2009a, A detailed synteny map of the eggplant genome based on conserved ortholog set II (COSII) markers, *Theor. Appl. Genet.*, 118(5): 927-935
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-008-0950-9>
 PMID:19132336
- Wu F.N., Eannetta N.T., Xu Y.M., Durrett R., Mazourek M., Jahn M.M., and Tanksley S.D., 2009b, 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
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-009-0980-y>
 PMID:19229514
- Wu F.N., Mueller L.A., Crouzillat D., Pétiard V., and Tanksley S.D., 2006, Combining bioinformatics and phylogenetics to identify large sets of single-copy orthologous genes (COSII) for comparative, evolutionary and systematic studies: a test case in the euasterid plant clade, *Genetics*, 174(3): 1407-1420
<http://dx.doi.org/10.1534/genetics.106.062455>
 PMID:16951058 PMID:1667096
- Yang J.G., and Pi X.H., 2008, Preliminary research on wild eggplant resources resistant to *Verticillium wilt*, *Zhongguo Shucai* (China Vegetables), (S): 10-12 (杨建国, 皮向红, 2008, 茄子抗黄萎病野生资源的初步研究, 中国蔬菜, (S): 10-12)
- Yin Y., 2005, Cloning and expression analysis of *Verticillium wilt* resistance-related genes in *Solanum torvum*, Thesis for M.S., Nanjing Agricultural University, Supervisor: Yang Q., pp.21-45 (殷玥, 2005, 野生茄子黄萎病抗性相关基因的克隆与表达研究, 硕士学位论文, 南京农业大学, 导师: 杨清, pp.21-45)
- Yu X.H., 2012, Analysis of genetic variation in eggplant using morphological and ISSR, SSR makers, Thesis for M.S., Southwest University, Supervisor: Song M., pp.56-59 (于晓虎, 2012, 茄子种质资源形态学标记及 ISSR、SSR 遗传多样性分析, 硕士学位论文, 西南大学, 导师: 宋明, pp.56-59)
- Zeng H.L., Ye P.S., He L., Li Q.F., and Wei S.G., 2008, Resistance evaluation of eggplant resources to *Verticillium wilt*, *Xinan Nongye Xuebao* (Southwest China Journal of Agricultural Sciences), 21(3): 655-658 (曾华兰, 叶鹏盛, 何炼, 李琼芳, 韦树谷, 2008, 茄子品种资源抗黄萎病性鉴定评价, 西南农业学报, 21(3): 655-658)
- Zhu H.W., Yao Y.Q., Liu Z.M., Yang J.G., Chen H.M., and Zou X.X., 2005, Studies on RAPD marker of bacterial wilt resistance gene in Eggplant (*Solanum melongena*), *Yuanyi Xuebao* (Acta Horticulturae Sinica), 32(2): 321-323 (朱华武, 姚元干, 刘志敏, 杨建国, 陈惠明, 邹学校, 2005, 茄子抗青枯病基因的 RAPD 标记研究, 园艺学报, 32(2): 321-323)