

梨遗传连锁图谱研究进展

张校立¹, 艾沙江·买买提¹, 薛华柏², 闫鹏¹, 王继勋^{1*}

(¹新疆农业科学院园艺作物研究所·农业农村部新疆地区果树科学观测试验站, 乌鲁木齐 830091;

²中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009)

摘要:梨遗传连锁图谱的构建是梨基因组研究中的重要环节,是梨基因定位与克隆、分子标记辅助育种的基础。目前,国内外已经构建了26张梨遗传连锁图谱,并对梨的叶片性状、生长性状、果皮颜色、果实硬度、果形指数、抗黑星病、抗火疫病、抗梨木虱等性状进行了QTL定位。笔者详细概括了已构建梨遗传图谱的研究现状和应用,以期为以后梨高密度遗传连锁图谱构建和分子标记辅助梨育种提供借鉴。

关键词:梨; 遗传连锁图谱; 分子标记; QTL定位

中图分类号: S661.2

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2018)Suppl.-001-08

Recent advances in research on the genetic linkage maps in pears

ZHANG Xiaoli¹, Aishajiang.Maimaiti¹, XUE Huabai², YAN Peng¹, WANG Jixun^{1*}

(*Horticultural Crops Research Institute, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences/Xinjiang Fruit Science Experiment Station, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Urumqi 830091, Xinjiang, China;* *²Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS, Zhengzhou 450009, Henan, China*)

Abstract: The construction of pear genetic linkage maps is an important field in research on pear genome, and is also a basis for location and clone of pear genes and MAS of pear. Sofar twenty-six pear genetic linkage maps have been constructed in both home and abroad, and the QTL locations have been accomplished including leaf traits, growth trait, skin color, hardness of fruit, fruit shape index, resistance to scab disease, fire-blight and pear psylla, etc.. In the paper, the present situation and application of research on constructing pear genetic linkage maps are summarized, which will provide reference for a higher density pear genetic map and MAS in pear breeding.

Key words: Pear; Genetic linkage maps; Molecular marker; QTL location

遗传连锁图谱(genetic linkage map),也称遗传图谱(genetic map)或连锁图谱(linkage map),是指以遗传标记(已知性状的基因或特定DNA序列)间重组频率为基础的染色体或基因位点的相对位置线性排列图^[1]。遗传连锁图谱一直是人们的研究热点,它是对基因组系统研究、分子标记辅助选择、QTL精确定位的基础,是基因图位克隆的关键,也是作物遗传育种研究重要内容。

梨为蔷薇科(Rosaceae)、桃亚科(Amygdaloideae)、苹果族(Maleae)、苹果亚族(Malinae)、梨属(*Pyrus*)植物^[2]。梨是我国重要的果树之一,其栽培面积

和产量仅次于柑橘和苹果,位居第三位。为了梨产业的可持续发展,培育丰产性高、品质好、抗性强等综合性状优良的新品种非常重要。但是,梨具有遗传背景复杂、基因组高度杂合、多自交不亲和、童期长、育种周期长、育种难度大等特点,通过传统育种手段培育梨新品种过程非常漫长。很多从事梨育种工作的育种者,都期望通过分子标记辅助选择(MAS)育种技术提高梨杂种选择效率,加快梨育种进程。因此,梨遗传图谱的构建和重要农艺性状的QTL精确定位的兴起和发展,为提高梨杂种选择效率和缩短梨育种进程提供了理论依据和方法。

收稿日期:2018-11-06 接受日期:2018-12-09

基金项目:自治区公益性科研院所基本科研业务费(KYGY2016118)

作者简介:张校立,男,助理研究员,硕士,研究方向为梨遗传育种与栽培。Tel:0991-4533133, E-mail:Zhangxiaoli2002@126.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail:924101849@qq.com

随着PCR技术和测序技术的不断发展,遗传连锁图谱的构建已经由传统形态、生理和生化标记构建低密度的遗传图谱转化为由分子标记构建的高密度的遗传连锁图谱。笔者综述了近十几年梨遗传连锁图谱构建的研究进展,全面列举了国内外已构建的梨遗传连锁图谱,以期能够为梨育种的分子辅助育种早期选择提供指导依据,并为以后梨高密度遗传连锁图谱的构建、重要农艺性状基因的QTL精准定位和基因图位克隆的研究工作提供参考。

1 梨遗传连锁图谱构建的研究现状

梨与苹果、桃、葡萄等其他果树相比,遗传连锁图谱构建起步虽然较晚,但是,随着生物技术突飞猛进的发展,梨遗传连锁图谱的构建和标记目的性状基因方面取得了很大的进展,从2001年第一张梨遗传连锁图谱的构建,至今已经构建了26张梨的遗传连锁图谱(表1)。梨遗传连锁图谱构建所用的分子标记也从一代分子标记发展到三代分子标记,RAPD、AFLP、SSR、EST-SSR、ISSR、SRAP、SNP等各种分子标记被广泛应用于梨树遗传连锁图谱的构建中,图谱的标记密度、饱和度、图谱长度、标记间的平均距离等都取得了巨大的进步。

国外,从2001年至今已发表了来自6个不同杂交群体的共9张图谱(4张为‘Bartlett’和‘Hosui’遗传图谱的加密整合图谱)。最初构建的梨遗传连锁图谱是2001年Iketani等^[1]采用RAPD的分子标记,用‘Kinchaku’×‘Kosui’的F₁代82株杂交群体分别构建遗传图谱,父母本图谱没有整合,‘Kinchaku’图谱由18个连锁群,120个标记构成,图谱总长768 cM;‘Kosui’图谱有22个连锁群,上图78个标记,图谱总长508 cM,标记间的平均距离4.2 cM。国外最新的一张梨遗传连锁图谱是在2014年,Terakami等^[4]用SNP和SSR标记构建了‘Bartlett’×‘Hosui’F₁代63个单株群体的遗传连锁图谱,共有22个连锁群,951个标记,其中包括609个SNP标记,110个梨的SSR标记,25个EST-SSR标记,127个苹果的SSR标记,61个梨的SNPs标记,图谱总长度为1 341.9 cM,平均图距1.4 cM。从表1可以看出,国外梨遗传图谱的研究取得了很大进展,使用的分子标记也从一代标记发展到三代分子标记,遗传图谱的总长增加了2倍多,标记间的平均距离也缩小到原来的三分之一,图谱的密度和饱和度都得到了极大的提高。

国内,随着分子标记技术的快速发展,至今已发表了来自10个不同梨杂交群体的17张遗传图谱(表1)。第一张梨的遗传连锁图谱构建完成是在2006年。张丽等^[5]用AFLP标记构建了‘早美酥’×‘红香酥’F₁代的遗传连锁图谱,共有20个连锁群,包含67个分离标记,长度785.093 cM,标记间平均距离11.72 cM。其中最长的连锁群是LG1,长度为65.26 cM,包括5个标记,包含标记最多的连锁群是LG2和LG13,分别包含7个位点,长度分别为59.225 cM和32.755 cM,最短的连锁群LG20只有2个标记,长度为13.361 cM。连锁群中标记间最大的遗传距离是44.224 cM,最小是0.799 cM。国内最新的一张梨遗传连锁图谱构建完成是2017年,Wang等^[6]用SNP和SSR标记构建了‘红茄梨’×‘晚秀梨’F₁代161个单株群体的遗传连锁图谱,共有17个连锁群,4 664个SNP标记,201个SSR标记,图谱总长度2 703.61 cM,平均图距为0.56 cM。从表1可以看出,11 a(年)的时间,我国构建的梨遗传图谱标记间平均距离从11.72 cM缩小到0.56 cM,图谱的总长从785.093 cM到2 703.61 cM,说明我国在梨遗传连锁图谱构建的研究取得了巨大的突破,在图谱总长度、标记间的平均距离等指标方面,目前,我国梨分子遗传图谱的研究已经超越了国外。遗传图谱的总长度越高、标记间的平均距离越小,说明遗传图谱的饱和度越高、密度越高、质量越好、使用性越强,越有利于QTL精准定位、分子标记辅助育种等方面的研究。

2 梨遗传连锁图谱应用的现状

遗传图谱的应用主要是数量性状基因位点(QTL)的定位和分析、图位克隆、比较基因组研究、分子标记辅助育种(MAS)等几个方面。目前,国内外梨数量性状基因位点(QTL)的定位和分析主要在梨的抗逆性、生长特性和品质特性等方面。

2.1 生长特性方面的应用

2009年,孙文英等^[7]对展叶期、叶片性状、生长性状等19个梨的性状进行QTL定位与分析,共检测到83个控制这19个性状的QTLs位点,其中与梨展叶期有关的QTLs 2个,与梨9个叶片性状相关的QTLs 38个,与梨8个生长性状相关的QTLs 36个。2015年,Mareike等^[8]分别用597个梨的SNP标记和113个苹果的SNP标记构建了‘Old Home’与‘Louise Bonne de Jersey’杂交的421株F₁代群体的高密

表 1 已发表的梨遗传连锁图谱

Table 1 Previously published genetic linkage maps of pear

构建年份 Construction year	标记类型 Markers mapping	作图群体/代 Population/ Generation	作图亲本 Mapping parents	群体大小/株 Number of population/ Strains	连锁群 Number of linkage groups	图谱密度 Density of genetic linkage map	参考文献 Reference
2017	SSR/SNP	F ₁	红茄梨×晚秀梨 Red Clapp Favorite× Mansoo	161	17	4 664 个 SNP 标记, 201 个 SSR 标记, 图谱总长度 2 703.61 cM, 平均图距为 0.56 cM 4 664 SNP marks, 201 SSR marks, genome spans 2 703.61 cM, average distance of 0.56 cM	[6]
2016	SSR	F ₁	红茄梨×晚秀梨 Red Clapp Favorite× Mansoo	167	17	186 个标记, 图谱总长度为 1 125.33 cM, 平均图 距为 6.05 cM 186 marks, genome spans 1 125.33 cM, average distance of 6.05 cM	[9]
2014	SNP/SSRs	F ₁	八月红×砀山酥梨 Bayuehong× Dangshansuli	102	17	3 241 个标记, 图谱总长度为 2 243.4 cM, 平均图 距为 0.70 cM 3 241 marks, genome spans 2 243.4 cM, average distance of 0.70 cM	[10]
2014	SSR	F ₁	八月红×砀山酥梨 Bayuehong× Dangshansuli	56	17	734 个标记, 图谱总长度为 1 661.4 cM, 平均图 距为 2.26 cM 734 marks, genome spans 1 661.4 cM, average distance of 2.26 cM	[11]
2014	SSR/ SRAP/ ISSR	F ₁	新世纪梨×崇化大梨 Shinseiki× Chonghuadali	210	14	96 个标记, 图谱总长度为 1 530 cM, 平均图 距为 16.1 cM 96 marks, genome spans 1 530 cM, average distance of 16.1 cM	[12]
2014	SNP/SSR	F ₁	巴特利特梨×丰水 Bartlett×Hosui	63	22	951 个标记, 图谱总长度为 1 341.9 cM, 平均图 距为 1.4 cM 951 marks, genome spans 1 341.9 cM, average distance of 1.4 cM	[4]
2013	SSR	F ₁	身不知×金花 Shenbuzhi×Jinhua	62	9	24 个标记, 图谱总长 207cM, 平均距离为 13.8 cM 24 marks, genome spans 207 cM, average distance of 13.8 cM	[13]
2013	AFLP/ SRAP/ SSR	F ₁	八月红×砀山酥梨 Bayuehong× Dangshansuli	97	17	母本 214 标记, 图谱总长 1 352.7 cM. 父本 122 标记, 图谱总长 1 044.3 cM 214 marks, genome spans 1 352.7 cM, 122 marks, genome spans 1 044.3cM	[14]
2012	SSR	F ₁	丰水×砀山酥梨 Hosui×Dangshansuli	104	18	104 个标记, 图谱总长 831.8 cM, 平均图距 为 8.0 cM 104 marks, genome spans 831.8 cM, average distance of 8.0 cM	[15]
2011	SSR/ SRAP	F ₁	崇化大梨×新世纪梨 Chonghuadali× Shinseiki	94	18	19 个 SSR 标记, 315 个 SRAP 标记, 图谱总长 度为 1 300 cM, 平均图距为 3.9 cM 19 SSR marks, 315 SRAP marks, genome spans 1 300 cM, average distance of 3.9 cM	[16]
2011	AFLP	F ₁	八月红×砀山酥梨 Bayuehong× Dangshansuli	97	17	209 个标记, 图谱总长度 1 506.3 cM, 平均图 距为 7.21 cM 209 mark, genome spans 1 506.3 cM, average distance of 7.21 cM	[17]
2010	EST-SSR/ SSR/ RAPD	F ₁	八月红×砀山酥梨 Bayuehong× Dangshansuli	91	19	182 个标记, 图谱总长度 982 cM, 平均图距 为 5.4 cM 182 marks, genome spans 982 cM, average distance of 5.4 cM	[18]
2010	RAPD/ SSR/ EST-SSR	F ₁	西子绿×喜水 Xizilü×Kisui	77	19	162 个标记, 图谱总长 901 cM, 平均距离为 5.63 cM 162 marks, genome spans 901 cM, average distance of 5.63 cM	[19]
2009	AFLP	F ₁	早美酥×八月红 Zaomeisu× Bayuehong	92	20	145 个标记, 图谱总长度 618.7 cM, 平均图距 为 6.58 cM 145 marks, genome spans 618.7 cM, average distance 6.58 cM	[20]

表 1(续) Table 1 (continued)

构建年份 Construction year	标记类型 Markers mapping	作图群体/代 Population/ Generation	作图亲本 Mapping parents	群体大小/株 Number of population/ Strains	连锁群 Number of linkage groups	图谱密度 Density of genetic linkage map	参考文献 Reference
2009	AFLP/ SSR	F ₁	鸭梨×京白梨 Yali×Jingbaili	145	18	368 个 AFLP 标记, 34 个 SSR 标记, 图谱总长度 1 395.9 cM, 平均图距为 3.8 cM 368 AFLP marks, 34 SSR marks, genome spans 1 395.9 cM, average distance of 3.8 cM	[7]
2009	RAPD	F ₁	S2×朝鲜洋梨 S2×Chaoxianyangli	66	15	39 个标记, 图谱总长度 394.18 cM, 平均图距为 10.11 cM 39 mark, genome spans 394.18 cM, average distance 10.11 cM	[21]
2009	AFLP/ SSR	F ₁	巴特利特梨×丰水 Bartlett×Hosui	63	17	105 个 SSR 标记, 224 个 AFLP 标记, 图谱总长 1 174.0 cM, 平均图距为 3.5 cM 105 SSR marks, 224 AFLP mark, genome span 1 174.0 cM, average distance 3.5 cM	[22]
2008	RAPD	F ₁	身不知×金花 Shenbuzhi× Jinhua	73	12	123 个标记, 图谱总长 672.02 cM, 平均图距为 32.28 cM 123 marks, genome span 672.02 cM, average distance 32.28 cM	[23]
2007	AFLP/ SSR	F ₁	Abbe Fetel× Max Red Bartle	95	17	198 个标记, 母本图谱总长为 908.1 cM, 父本图谱总长为 879.8 cM 198 marks, genome span of female parent 908.1 cM, genome span of male parent 879.8 cM	[24]
2007		F ₁	巴特利特梨 Bartlett La France			447 标记, 图谱总长 1 000 cM, 标记间平均距离为 2.3 cM 447 mark, genome span 1 000 cM, average distance 2.3 cM 414 标记, 图谱总长 1 156 cM, 标记间平均距离为 2.79 cM 414 mark, genome span 1 156 cM, average distance 2.79 cM	[25]
2006	AFLP	F ₁	早美酥×红香酥 Zaomeisu× Hongxiangsu	129	20	67 个标记, 图谱总长 785.093 cM, 平均距离为 11.72 cM 67 marks, genome span 785.093 cM, average distance 11.72 cM	[5]
2004	SSR/ MFLP/ AFLP	F ₁	Passe Crassane× Harrow Sweet	99	18	155 个标记, 图谱总长 912 cM, 标记间的平均距离 5.9 cM 155 marks, genome span 912 cM, average distance 5.9 cM	[26]
2004	AFLP/ SSR	F ₁	丰水×巴特利特梨 Hosui× Bartlett	63	20	178 个 AFLP 标记, 76 个 SSR 标记, 图谱总长 1 020 cM 178 AFLP marks, 76 SSR marks, genome span 1 020 cM	[27]
2002	AFLP/ SSR	F ₁	巴特利特梨×丰水 Bartlett×Hosui	63	18 17	175 个 AFLP 标记, 49 个 SSR 标记, 图谱总长 949 cM, 标记间的平均距离 4.9 cM 175 AFLP marks, 49 SSRmarks, genome span 949 cM, average distance 4.9 cM 106 个 AFLP 标记, 42 个 SSR 标记, 图谱总长 926 cM 106 AFLP marks, 42 SSRmarks, genome span 926 cM	[28]
2002	RAPD	F ₁	Osa Nijisseiki × Oharabeni	90	7 13	22 个标记, 图谱总长 191.1 cM, 标记间的平均距离 8.36 cM 22 marks, genome span 191.1 cM, average distance 8.36 cM 57 个标记, 图谱总长 470.7 cM 57 marks, genome span 470.7 cM	[29]
2001	RAPD	F ₁	Kinchaku×Kosui	82	18 22	120 个标记, 图谱总长 768 cM, 标记间的平均距离 4.2 cM 120 marks, genome span 768 cM, average distance 4.2 cM 78 个标记, 图谱总长 508 cM 78 marks, genome span 508 cM	[3]

度遗传连锁图谱,发现控制梨树分枝性状的QTL位点连续3 a被定位在‘Old Home’连锁图谱的LG5和LG6连锁群上,影响梨树接穗活力和早熟性基因表达的QTL位点也在‘Old Home’连锁图谱的LG5和LG6连锁群上。2017年,Mareike等^[30]研究又发现,控制硬枝扦插不定根生成的QTL位点在‘Old Home’和‘Louise Bonne de Jersey’品种的LG4、LG7、LG8、LG10、LG11、LG15和LG16连锁群上。

2.2 果实品质特性方面的应用

2010年,韩明丽等^[18]采用区间作图法,检测到与果实可溶性固形物含量、单果质量、横径和纵径等性状连锁的QTL位点21个($LOD \geq 2.5$),其中主效QTL位点6个($LOD \geq 3.5$),与果实性状相关QTL位点多集中在LG7和LG11连锁群上;宋伟等^[31]又利用BSA法对‘矮化梨’ \times (‘荏梨’+‘新高梨’)F₁代分离群体的圆形/非圆形性状进行SSR标记筛选,最后获得了2个与果实形状相关的SSR标记CH02b10和CH02f06,并定位到梨遗传图谱的LG2连锁群上。2011年,王龙等^[16]采用区间作图法检测到与果实发育期、果形指数两个果实性状相连锁的QTL位点7个,其中主效的QTL位点2个($LOD \geq 3.5$),分别位于LG2和LG17连锁群。张瑞萍等^[17]用区间作图法进行梨果实可溶性固形物含量、单果质量、果实纵径、果实横径和纵横径比5个性状的QTL定位,其中在LG1连锁群上定位可溶性固形物含量QTL 1个;在LG6、LG7和LG11连锁群上定位单果质量QTL各1个;在LG7连锁群上定位果实横径的QTL 1个;在LG6和LG7连锁群上定位果实纵径的QTL各1个;在LG1和LG8连锁群上定位果形指数的QTL各1个,各QTL位点的LOD值为2.50~4.14,可解释11.4%~36.4%的表型变异。刘金义等^[32]将控制梨酸/低酸性状的主效基因定位于‘八月红’ \times ‘砀山酥’图谱的LG2连锁群。2013年,Zhang等^[14]分别构建了‘八月红’和‘砀山酥’的遗传连锁图谱,对单果质量、果实横径、果实纵径、可溶性固形物含量、果形指数和成熟期6个果实性状进行了QTL定位,这些QTLs位点分别定位在‘八月红’遗传图谱的LG1、LG2、LG5、LG7、LG8、LG10连锁群上和‘砀山酥’遗传连锁图谱的LG2、LG6、LG15连锁群上,可解释7.1%~22.0%的表型变异。2014年,Wu等^[10]用‘八月红’ \times ‘砀山酥’的F₁杂交苗102个单株为作图群体,采用SSR和SNP分子标记技术构建了梨的高密度遗传连

锁图谱,把果柄长、单果质量、可溶性固形物含量、果实纵径、果实横径、花萼情况、果肉颜色、汁液含量、种子数量、果皮颜色、果皮光滑度等11个果实性状的32个潜在的QTL位点定位到该遗传图谱上。王文魁等^[12]通过区间作图法(interval mapping)对果实的成熟期、单果质量、果实横纵径、果梗长度、果心大小、可溶性固形物含量及种子数量等13个性状进行了QTL定位与分析。共检测出40个QTL位点:1个成熟期QTL位点、5个单果质量的QTL位点(其中3个QTLs共分离或紧密连锁现象)、6个果梗长度QTL位点、2个果心大小QTL位点、5个可溶性固形物含量QTL位点、8个种子数量QTL位点、4个果心大小QTL位点、7个果皮底色QTL位点和4个果肉QTL位点。Yamamoto等^[33]利用SSR标记在‘Akiakari’和‘Taihaku’杂交后代群体中对果实性状进行QTL定位分析,共检测到与果实成熟期、果皮颜色、果实硬度、单果质量、酸含量、可溶性固形物含量和落果率7个果实性状相关的16个QTL位点,其中有4个QTL位点2年均被检测到。2016年,王磊等^[9]对果实表型性状进行QTL定位和分析,最终检测到与果实单果质量、纵径和横径连锁的4个QTL位点,都位于LG11,离最近分子标记的遗传距离为1.00~2.00 cM。进一步对检测出的果实大小QTL位点距离最近的标记基因型与表型比对分析,发现其符合度为72.5%~82.5%。在梨果皮颜色研究方面,2008年,Donidi等^[34]通过对7个群体的调查发现,梨果实红色性状是由单基因*Red*控制的,最终将其定位在‘Max Red Bartlett’图谱的LG4连锁群上。2010年,宋伟等^[35]对‘黄金’ \times ‘砀山酥’杂交群体分析发现,梨褐皮性状受控于2对等位基因,并利用BSA法将其中一个基因*RI*定位在梨遗传图谱的LG8连锁群上2个SSR标记CH01c06和Hi20b03之间。2017年,Xue等^[36]对‘满天红’ \times ‘红香酥’的F₁代群后代研究表明,控制梨果皮红/绿皮色的QTL在LG5的连锁群上。

2.3 抗逆性方面的应用

2001年,Iketani等^[3]采用RAPD分子标记的方法,用‘Kinchaku’ \times ‘Kosui’的F₁代82株杂交群体分别构建其遗传图谱,把抗黑星病的基因和易感染黑斑病的基因定位在‘Kinchaku’不同的连锁群体上。2004年,Dondini等^[26]使用SSR、MFLP和AFLP标记分别构建了西洋梨‘Passe Crassane’和‘Harrow

Sweet'的图谱。其中在'Harrow Sweet'图谱上定位了4个抗梨火疫病的QTL位点,分别定位在LG2(2个)、LG4和LG9连锁群上,在LG2上是主效QTL位点。但是在'Harrow Sweet'没有发现相关的QTL位点。2006年, Terakami等^[37]用起源于梨和苹果的SSR标记在日本梨'Kinchaku'品种中发现抗黑星病的基因 *Vnk* 位于Kinchaku的LG1连锁群上。2007年, Pierantoni等^[24]选用多种分子标记,利用'Abbe Fetel'(AF)×'Max Red Bartlett'(MRB)F₁代95株实生苗构建亲本各自遗传图谱。并且在AF图谱上检测到2个控制梨黑星病的主效QTL位点(LOD>10),位于LG3和LG7连锁群上,2个位点所能解释表型变异均在88%以上。Terakami等^[38]将2个西洋梨黑星病感病基因 *Ani* 和 *Ano* 首次定位到LG11连锁群上的2个SSR标记CH04h02和CH03d02之间。2008年, Evans等^[39]在梨LG17连锁群上发现了2个与梨棉蚜抗性基因紧密连锁的SSR标记NH006b和NH014a。2009年,孙文英等^[7]在'早美酥'×'八月红'的F₁代遗传群体上定位了与黑星病相关的7个QTLs。2015年, Bouvier等^[40]从西洋梨抗黑星病品种'Navara'发现了一个抗性基因 *Rvp1*, 并将其定位在LG2连锁群上的2个SSR标记CH02b10和CH05e03之间。2014年, Wan等^[41]研究起源于欧洲梨和亚洲梨PEAR1×PEAR2的后代,用滴液接种技术感染3个 *V. pirina* 的单孢子群落,采用SNP标记构建PEAR1×PEAR2的后代,多抗基因黑星病的遗传图谱,该图谱由17个连锁群构成,母本和父本遗传图谱的总长分别为1 132.3 cM和1 136.8 cM,通过Kruskal-Wallis分析,确定了7个多抗基因黑星病的QTL位点,在PEAR1连锁图谱LG17连锁群上有一个能有效抗3个黑星病群落的QTL位点,在PEAR2连锁图谱LG7连锁群上有一个能有效抗2个黑星病群落的QTL位点,其他5个QTLs位点分别在PEAR2连锁图谱LG2和LG5连锁群上及PEAR1连锁图谱LG7和LG10连锁群上。2015年, Perchepped等^[42]研究发现了2个新的抗梨黑星病的QTL位点,其中1个QTL位点在欧洲梨品种'Wilder'的杂种P3480的LG01连锁群上,另一个QTL位点在品种'Euras'的LG04的连锁群上。2016年, Perchepped等^[43]研究又发现3个抗梨木虱QTL位点,分别在'NY10355'梨品种的LG01、LG04、LG17连锁群上('NY10355'是 *P. communis*×*P. ussuriensis* 的杂交后

代),并指出在LG01和LG17连锁群上的2个QTL之间强烈的上位互作效应是控制'NY10355'梨品种感染梨木虱的重要因素。

3 问题与展望

近十几年来,国内外梨遗传图谱的构建都取得很大的进展,遗传图谱的数量和密度都有了很大的提高,但从已构建的遗传图谱及其应用看,还应从以下两个方面开展工作:

3.1 梨遗传图谱构建

目前,图谱构建时所用群体数量较少,一般都是100株左右的群体,不能充分检测到标记间的交换。因此,适当增加作图群体的规模是遗传图谱研究必然的发展趋势。已构建的梨遗传图谱大多饱和度偏低,标记在染色体上的分布不均匀,高密度的梨遗传连锁图谱有助于提高梨QTL基因定位的精度、进行分子辅助育种、物理图谱的构建、基于图谱的基因克隆和精确分析数量性状基因等,因此,要增加梨遗传连锁图谱的密度和饱和度。

3.2 梨遗传图谱应用

主要在梨QTL基因定位研究与分析上,目前,遗传图谱应用QTL定位还处于初级阶段,QTL基因定位研究主要在生长特性、果实品质、抗虫(蚜虫和梨木虱)和抗病(黑星病、黑斑病和火疫病)等方面,并且QTL定位精度较低,对梨分子辅助育种方面的应用还处于探索研究中。梨生产和育种中主要问题如抗寒性和抗腐烂病等QTL定位还未见报道。因此,除了进一步提高梨生长特性、果实品质、抗虫和抗病方面QTL基因定位的准确度,还应该开展梨抗寒性和抗腐烂病等QTL定位的研究,为梨树图位克隆与辅助选择育种的研究奠定基础,从而扩展梨遗传连锁图谱应用的范围,为梨树新品种的选育开创新的途径和方法。

参考文献 References:

- [1] 朱德威,陈庆富. 普通小麦遗传图谱研究现状与展望[J]. 种子, 2010, 29(3): 64-69.
ZHU Dewei, CHEN Qingfu. Status and prospect of common wheats' genetic maps[J]. Seed, 2010, 29(3): 64-69.
- [2] 滕元文. 梨属植物系统发育及东方梨品种起源研究进展[J]. 果树学报, 2017, 34(3): 370-378.
TENG Yuanwen. Advances in the research on phylogeny of the genus *Pyrus* and the origin of pear cultivars native to East Asia [J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(3): 370-378.

- [3] IKETANI H, ABE K, YAMAMOTO T, KOTBUKI K, SATO Y, SAITO T, TERAJI O, MATSUTA N, HAYASHI T. Mapping of the disease-related genes in Japanese pear using a molecular linkage map with RAPD markers[J]. *Breeding Science*, 2001, 51: 179-184.
- [4] TERAKAMI S, NISHITANI C, KUNIHISA M, SHIRASAWA K, SATO S, TABATA S, KURITA K, KANAMORI K, KATAYOSE Y, TAKADA N, SAITO T, YAMAOTO T. Transcriptome-based single nucleotide polymorphism markers for genome mapping in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2014, 10(4): 853-863.
- [5] 张丽. 早美酥×红香酥 F₁代群体分子遗传图谱的构建[D]. 保定: 河北农业大学, 2006.
ZHANG Li. Construction of a molecular genetic map in Zaomeisu pear and Hongxiangsu pear F₁ hybrid population[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2006.
- [6] WANG L, LI X G, WANG L, XUE H B, WU J, YIN H, ZHANG S L. Construction of a high-density genetic linkage map in pear (*Pyrus communis* × *Pyrus pyrifolia*) using SSRs and SNPs developed by SLAF-seq[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 218: 198-204.
- [7] 孙文英, 张玉星, 张新忠, 乐文全, 张海娥. 梨分子遗传图谱构建及生长性状的 QTL 分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(2): 182-189.
SUN Wenyong, ZHANG Yuxing, ZHANG Xinzhong, LE Wenquan, ZHANG Haie. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis for some growth traits in pear[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2009, 10(2): 182-189.
- [8] MAREIKE K, ADAM P F, JOHN W P, ROBERT D, CLAUDIA W, PETER A, CECILIA D, SUSAN E G, STUART T, ROBERT S, TOSHI F, DAVID C. Genetic control of pear rootstock-induced dwarfing and precocity is linked to achromosomal region syntenic to the apple Dw1 loci[J]. *Plant Biology*, 2015, 15(1): 230.
- [9] 王磊, 王龙, 薛华柏, 李秀根, 李疆. 梨遗传连锁图谱的构建与比较分析[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(12): 2353-2367.
WANG Lei, WANG Long, XUE Huabai, LI Xiugen, LI JIANG. Construction of SSR genetic linkage map and comparison on pears[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(12): 2353-2367.
- [10] WU J, LI L T, LI M, AWAIK K, LI X G, CHEN H, YIN H, ZHANG S L. High-density genetic linkage map construction and identification of fruit-related QTLs in pear using SNP and SSR markers[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 5771-5781.
- [11] CHEN H, SONG Y, LI L T, AWAIK KHAN M, LI X G, WU J, ZHANG S L. Construction of a high density simple sequence repeat consensus genetic map for pear (*Pyrus* spp.) [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2014, 33(2): 1-10.
- [12] 王文魁, 曾斌, 李疆, 田嘉, 李秀根, 罗淑萍. ‘新世纪梨’×‘崇化大梨’F₁代分子遗传连锁图谱的构建[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(28): 116-121.
WANF Wenkui, ZENG Bin, LI Jiang, TIAN Jia, LI Xiugen, LUO Shuping. Construction genetic map in F₁ population of ‘Shinseiki’ × ‘Chonghuadali’ [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(28): 116-121.
- [13] 鲁敏, 汤浩茹, 罗娅, 张勇, 刘泽静. 身不知梨与金花梨遗传连锁图谱的构建及应用[J]. *贵州农业科学*, 2013, 41(9): 41-44.
LU Min, TANG Haorun, LUO Ya, ZHANG Yong, LIU Zejing. Genetic linkage map construction and application of Mishirazi and Jinhua pears[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2013, 41(9): 41-44.
- [14] ZHANG R P, WU J, LI X G, M. KHAN A, CHEN H, KORBAN S S, ZHANG S L. An AFLP, SRAP, and SSR genetic linkage map and identification of QTLs for fruit traits in pear (*Pyrus* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reports*, 2013, 31(3): 678-687.
- [15] 陈慧, 宋跃, 李雷霆, 吴俊, 张绍铃. 梨遗传连锁图谱的构建及其与苹果图谱的比较[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(7): 1343-1348.
CHEN Hui, SONG Yue, LI Leiting, WU Jun, ZHANG Shaoling. Construction of genetic linkage map in pear and compared the map with apples[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(7): 1343-1348.
- [16] 王龙, 杨健, 王苏珂, 李秀根. 崇化大梨×新世纪梨 F₁代分子遗传图谱的构建及两个果实性状的 QTL 分析[J]. *分子植物育种*, 2011, 9(4): 462-467.
WANG Long, YANG Jian, WANG Suke, LI Xiugen. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis of two fruit traits in F₁ population of ‘Chonghuadali’ × ‘Shinseiki’ [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2011, 9(4): 462-467.
- [17] 张瑞萍, 吴俊, 李秀根, 杨健, 王龙, 王苏珂, 张绍铃. 梨 AFLP 标记遗传图谱构建及果实相关性状的 QTL 定位[J]. *园艺学报* 2011, 38(10): 1991-1998.
ZHANG Ruiping, WU Jun, LI Xiugen, YANG Jian, WANG Long, WANG Suke, ZHANG Shaoling. Construction of AFLP genetic linkage map and analysis of QTLs related to fruit traits in pear[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(10): 1991-1998.
- [18] 韩明丽, 刘永立, 郑小艳, 杨健, 王龙, 王苏珂, 李秀根, 滕元文. 梨遗传连锁图谱的构建及部分果实性状 QTL 的定位[J]. *果树学报*, 2010, 27(4): 496-503.
HAN Mingli, LIU Yongli, ZHENG Xiaoyan, YANG Jian, WANG Long, WANG Suke, LI Xiugen, TENG Yuanwen. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis for some fruit traits in pear[J]. *Journal of Fruit Science*, 2010, 27(4): 496-503.
- [19] 崔海荣. 砂梨分子遗传图谱的构建及其果皮色泽性状的定位分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
CUI Hairong. Construction of molecular genetic map and gene mapping of fruit skin color for *pyrus prrifolia* Nakai[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010.
- [20] 孙文英, 张玉星, 李秀根, 王龙. 梨 AFLP 分子连锁图谱的构建与分析[J]. *华北农学报*, 2009, 24(3): 179-183.
SUN Wenyong, ZHANG Yuxing, LI Xiugen, WANG Long. Construction and analysis of AFLP molecular Linkage map in pear [J]. *Acta Agricultural Boreali-Sinica*, 2009, 24(3): 179-183.
- [21] 巩艳明, 庄得风, 曹后男, 徐影, 宗成文. 应用 RAPD 标记初步构建 S2×朝鲜洋梨遗传连锁图谱[J]. *延边大学农学报*, 2009, 31(4): 229-237.
GONG Yanming, ZHUANG Defeng, CAO Hounan, XU Ying,

- ZONG Chengwen. Construction of a genetic linkage map based on RAPD molecular markers in S2×Chaoxianyangli[J]. Journal of Agricultural Science Yanbian University, 2009, 31(4): 229-237.
- [22] TERAKAMI S, KIMURA T, NISHITANI C, SAWAMURA Y, SAITO T, HIRABAYASHI T, YAMAMOTO T. Genetic linkage map of the Japanese pear 'Housui' identifying three homozygous genomic regions[J]. HortScience, 2009, 78(4): 417-424.
- [23] 高佳. 利用 RAPD 标记构建 '身不知'×'金花'F₁ 群体分子遗传图谱[D]. 雅安: 四川农业大学, 2008.
- GAO Jia. Construction molecular genetic map of Shenbuzhi and Jinhua pear F₁ hybrid population using RAPD marker[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2008.
- [24] PIERANTONI L, DONDINI L, GENNARI F, CHIODINI R, TARTARINI S, SANSAINI S. Pear scab resistance QTLs via a European pear (*Pyrus communis*) linkage map[J]. Tree Genetics & Genomes, 2007, 3(4): 311-317.
- [25] YAMAMOTO T, KIMURA T, TERAKAMI S, NISHITANI C, SAWAMURA Y, SAITO T, KOTOBUKI K, HAYASHI T. Interated reference genetic linkage maps of pear based on SSR and AFLP markers[J]. Breeding Science, 2007, 57: 321-329.
- [26] DONDINI L, PIERANTONI L, GAIOTTI F, CHIODINI R, TARTARINI S, BAZZI C, SANSVINI S. Identifying QTLs for fire-blight resistance via a European pear (*Pyrus communis* L.) genetic linkage map [J]. Molecular Breeding, 2004, 14(4): 407-418.
- [27] YAMAMOTO T, KIMURA T, SAITO T, KOTOBUKI K, MATSUTA N, LIEBHARD R, GESSLER C, HAYASHI T. Genetic linkage maps of Japanese and European pears aligned to the apple consensus map [J]. Acta Horticulturae, 2004, 663: 51-56.
- [28] YAMAMOTO T, KIMURA T, SHODA M, IMAI T, SAITO T, SAWAMURAY, KOTOBUKI K, HAYASHI T, MATSUTA N. Genetic linkage maps constructed by using an interspecific cross between Japanese and European pears[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 106(1): 9-18.
- [29] BANNO K, SAITO S, ROBBANI M, ISHIKAWA H. Introduction of new characteristics and genetic mapping using the hybrids between Japanese pear cv. 'Osa Nijisseiki' and European pear F₁ 'Oharabeni' [J]. Acta Horticulturae, 2002, 587: 225-231.
- [30] MAREIKE K, ADAM P F, JOHN W P, ROBERT D, SUSAN E G, STUART T, ROBERT S, TOSHI F, DANID C. Quantitative trait loci controlling vegetative propagation traits mapped in European pear[J]. Tree Genetics & Genomes, 2017, 13(3): 55.
- [31] 宋伟, 王彩虹, 田义珂, 田伟, 殷豪. 梨果实形状的 SSR 分子标记[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2010, 27(3): 213-215.
- SONG Wei, WANG Caihong, TIAN Yike, TIAN Wei, YIN Hao. Development of SSR molecular markers linked to the fruit shape in pear [J]. Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science), 2010, 27(3): 213-215.
- [32] 刘金义, 崔海荣, 王龙, 王新卫, 杨健, 章镇, 李秀根, 乔玉山. 梨果实酸/低酸性状的 SSR 分析[J]. 果树学报, 2011, 28(3): 389-393.
- LIU Jinyi, CUI Hairong, WANG Long, WANG Xinwei, YANG Jian, ZHANG Zhen, LI Xiugen, QIAO Yushan. Analysis of pear fruit acid /low-acid trait by SSR marker [J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(3): 389-393.
- [33] YAMAMOTO T, TERAKAMI S, TAKADA N, NISHIO S, ONOUE N, NISHITANI C, KUNIHISA M, INOUE E, IWATA H, HAYASHI T, ITAI A, SAITO T. Identification of QTLs controlling harvest time and fruit skin color in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai)[J]. Breeding Science, 2014, 64(4): 351-361.
- [34] DONDINI L, PIERANTONI L, ANCARANI V, ANGELO M D, CHO H, SHIN I S, SUSACCHI S, KANG S J, SANSVINI S. The inheritance of the red colour character in European pear (*Pyrus communis*) and its map position in the mutated cultivar 'Max Red Bartlett' [J]. Plant Breeding, 2008, 127(5): 524-526.
- [35] 宋伟, 王彩虹, 田义珂, 田伟, 殷豪. 梨果实褐皮性状的 SSR 标记[J]. 园艺学报, 2010, 37(8): 1325-1328.
- SONG Wei, WANG Caihong, TIAN Yike, TIAN Wei, YIN Hao. SSR molecular markers linked to the fruit russet skin of pear[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(8): 1325-1328.
- [36] XUE H B, SHI T, WANG F F, ZHOU H K, YANG J, WANG L, WANG S K, SU Y L, ZHANG Z, QIAO Y S, LI X G. Interval mapping for red/green skin color in Asian pears using a modified QTL-seq method[J]. Horticulture Research, 2017, 4: 17053.
- [37] TERAKAMI S, SHODA M, ADACHI Y, GONAI T, KASUMI M, SAWAMURA Y, IKETANI H, KOTOBUKI K, A. PATOCHI A, GESSLER C, HAYASHI T, YAMAMOTO T. Genetic mapping of the pear scab resistance gene Vnk of Japanese pear cultivar Kinchaku [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113(4): 743-752.
- [38] TERAKAMI S, ADACHI Y, IKETANI H, SATO Y, SAWAMURA Y, TAKADA N, NISHITANI C, YAMAMOTO T. Genetic mapping of genes for susceptibility to black spot disease in Japanese pears[J]. Genome, 2007, 50(8): 735-741.
- [39] EVANS K M, GOVAN C L, FERNANDEZ F. A new gene for resistance to *Dysaphis pyri* in pear and identification of flanking microsatellite markers [J]. Genome, 2008, 51: 1026-1031.
- [40] BOUVIER L, BOURCY M, BOLAY M, TELLIER M, GUERIF P, DENANCE C, DUREL C E, LESPINASSE Y. A new pear scab resistance gene Rvp1 from the European pear cultivar 'Navara' maps in a genomic region syntenic to an apple scab resistance gene cluster on linkage group 2[J]. Tree Genetics & Genomes, 2012, 8(1): 53-60.
- [41] WON K, BASTIAANSE H, KIM Y K, SONG J H, KANG S S, LEE H C, CHO K H, BREWER L, SLINGLA G, GARDINER S E, CHAGNE D, BUS V G M. Genetic mapping of polygenic scab (*Venturia pirina*) resistance in an interspecific pear family [J]. Molecular Breeding, 2014, 34(4): 2179-2189.
- [42] PERCHEPIED L, LEFORESTIER D, RAON E, GUERIF P, DENANCE C, TELLIER M, TERAKAMI S, YAMAMOTO T, CHEVALIER M, LESPINASSE Y, DUREL C E. Genetic mapping and pyramiding of two new pear scab resistance QTLs [J]. Molecular Breeding, 2015, 35(10): 197.
- [43] PERCHEPIED L, GUERIF P, RAON E, DENANCE C, LAURENS F, ROBERT P, BOUVIER L, LESPINASSE Y, DUREL C E. Polygenic inheritance of resistance to *Cacopsylla pyri* in a *Pyrus communis* × *P. ussuriensis* progeny is explained by three QTLs involving an epistatic interaction [J]. Tree Genetics & Genomes, 2016, 12(6): 108.