

文章编号: 1000-8551(2020)12-2658-15

# 辣椒重要农艺性状关联分析与优异等位变异发掘

袁欣捷 方 荣 周坤华 雷 刚 黄月琴 陈学军\*

(江西省农业科学院蔬菜花卉研究所, 江西 南昌 330200)

**摘 要:**为了发掘辣椒株高、始花节位、单果质量、果纵径、果横径、果形指数和果肉厚度等重要农艺性状的关联位点和优异等位变异,本研究以 194 份辣椒核心种质为试验材料,利用广义线性模型 (GLM) 和混合线性模型 (MLM) 两种方法,基于分布于辣椒 12 条染色体的 58 个 SSR 标记,对上述 7 个农艺性状开展了关联分析。结果表明, GLM 方法检测到 20 个 SSR 关联位点, 解释的表型变异率为 2.09%~21.91%; MLM 方法检测出 17 个 SSR 关联位点, 能解释 2.07%~7.24% 的表型变异; 有 12 个位点被两种方法同时检测到; 基于关联位点各等位变异的表型效应, 发掘出 TC7268Sa、CAMS-327a、HpmsE132a、ge35-141pmH0135Ca、CAMS-454c 和 Hpms2-24a 等优异等位变异, 筛选出 B003、B010、B015、B020、B022、B042、B048、B052、B097、B111、B134、B138、B166、B178、B351、B352、C005、C014、V06C0007、V06C0295、V06C1082、V06C1088、V06C1187、V06C1321、V06C1600、V06C1707、V06C1719 和 V06C1898 等 28 份优良农艺性状典型种质材料。本研究结果为辣椒相关农艺性状优异基因的发掘、分子标记辅助选择与聚合育种提供了理论指导和材料基础。

**关键词:**辣椒; 重要农艺性状; 关联分析; 优异等位变异

DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2020.12.2658

辣椒 (*Capsicum* spp.) 为茄科辣椒属蔬菜, 2018 年我国辣椒播种面积达 213.3 万  $\text{hm}^2$ , 在蔬菜作物中位居第一<sup>[1]</sup>。随着人们生活水平的提高, 对辣椒品质和多样性的需求越来越高, 给育种者带来了新的挑战。株高、始花节位、单果质量、果纵径、果横径、果形指数和果肉厚度是辣椒重要农艺性状, 与其产量和品质密切相关, 然而这些性状一般为数量性状, 受多基因控制, 易受外部环境因素影响<sup>[2-4]</sup>。连锁作图 (linkage mapping) 与关联分析 (association analysis) 是研究植物数量性状的主要方法, 已广泛应用于农作物有益基因的挖掘<sup>[5-7]</sup>。

前人基于连锁作图方法, 鉴定了辣椒株高、始花节位、单果质量、果纵径、果横径、果形指数和果肉厚度等性状的诸多数量性状位点 (quantitative trait loci, QTL), 如 Rao 等<sup>[8]</sup>基于种间杂交的 248 株  $\text{BC}_2$  植株检测到 *fw2.1* 等 8 个单果质量 QTLs, *fl2.1* 等 6 个果

纵径 QTLs, *fs-3.1* 等 4 个果形指数 QTLs 和 *perwd1.1* 等 8 个果肉厚度 QTLs; Dwivedi 等<sup>[9]</sup>基于重组自交系群体鉴定到株高 QTL 位点 *Qpht.iivr.5.1*、果纵径 QTLs 位点 *Qfl.iivr.3.2* 和 *Qfl.iivr.3.4* 及果肉厚度 QTL 位点 *Qpt.iivr-2.1*; Han 等<sup>[10]</sup>基于 120 株重组自交系定位到 6 个株高 QTLs、6 个果纵径 QTLs、4 个果形指数 QTLs 和 6 个单果质量 QTLs; 周坤华等<sup>[11]</sup>联合应用辣椒种间  $\text{F}_2$  和  $\text{F}_{2:3}$  两个群体, 检测出株高、始花节位及果实相关性状共 19 个 QTLs。上述研究结果为在分子水平上解析辣椒数量性状遗传机理提供了重要参考。但连锁作图分析方法受双亲遗传背景的限制, 一个基因座只有 2 个等位基因, 解析效率有限。而关联分析以自然群体为材料, 无需耗时构建作图群体, 能在众多种质材料中同时考察同一基因座的所有等位基因, 找出关联位点<sup>[12-13]</sup>。

江西省农业科学院蔬菜花卉研究所茄果类蔬菜

收稿日期: 2019-11-18 接受日期: 2019-12-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31460520), 国家重点研发计划项目 (2016YFD0100204-24), 国家现代农业产业技术体系专项资金项目 (CARS-24-G-08), 江西省博士后科研择优资助项目

作者简介: 袁欣捷, 女, 助理研究员, 主要从事蔬菜遗传育种与分子生物学技术研究。E-mail: yxjinjie1115@163.com

\* 通讯作者: 陈学军, 男, 研究员, 主要从事蔬菜种质创新与分子生物学技术研究。E-mail: 19889766@163.com

研究室前期基于简单重复序列 (simple sequence repeat, SSR) 标记技术, 对 194 份辣椒核心种质材料进行了群体结构分析与辣椒疫病抗性关联分析<sup>[14]</sup>, 本试验在前期研究基础上, 进一步深入对上述 194 份种质材料的株高、始花节位、单果质量、果纵径、果横径、果形指数和果肉厚度等重要农艺性状进行关联分析, 以期找出显著关联 SSR 位点, 挖掘优异等位变异及其载体材料, 为辣椒相关农艺性状优异基因的发掘、分子标记辅助选择与聚合育种提供理论指导和材料基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为本研究前期构建的辣椒核心种质<sup>[15-16]</sup>中的 194 份一年生辣椒 (*Capsicum annuum*) 材料 (表 1), 包含樱桃椒 (*C. annuum* var. *cerasiforme*)、圆锥椒 (*C. annuum* var. *conoides*)、簇生椒 (*C. annuum* var. *fasciculatum*)、灯笼椒 (*C. annuum* var. *grossum*) 和长椒 (*C. annuum* var. *longum*) 5 个变种。

表 1 辣椒种质材料 7 个农艺性状表型值  
Table 1 The data of seven agronomic traits of the tested pepper

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
1	C001	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	62.0	9.0	45.0	15.6	2.7	5.82	0.35
2	C002	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	65.0	9.5	39.2	20.2	2.7	7.62	0.35
3	C003	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	57.0	6.5	37.8	17.6	2.4	7.49	0.40
4	C004	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	58.0	10.5	33.0	18.4	1.6	11.50	0.15
5	C005	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	64.0	9.0	37.2	10.3	1.3	7.88	0.35
6	C006	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	72.0	11.0	40.5	17.3	2.8	6.29	0.40
7	C007	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	45.0	8.5	38.7	20.5	2.5	8.37	0.30
8	C010	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	75.0	13.0	13.3	17.7	1.4	13.11	0.31
9	C012	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	84.0	10.0	21.0	17.3	1.6	10.81	0.25
10	C014	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	89.0	10.3	18.0	16.5	1.4	11.79	0.20
11	C022	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	72.0	9.3	36.2	16.9	2.6	6.61	0.44
12	C024	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	58.0	7.0	31.9	14.8	2.7	5.48	0.32
13	C025	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	73.0	9.0	35.0	13.9	3.4	4.09	0.30
14	V06C0066	var. <i>conoides</i> Irish	中国四川	58.0	16.0	4.5	6.5	1.5	4.33	0.10
15	V06C0125	var. <i>grossum</i> Sent	中国四川	66.0	8.0	58.1	3.5	6.6	0.53	0.45
16	V06C0163	var. <i>conoides</i> Irish	中国福建	84.0	23.0	2.4	5.2	1.0	5.20	0.10
17	V06C0168	var. <i>longum</i> Sent	中国福建	78.0	16.0	129.0	6.5	2.8	2.32	0.23
18	V06C0177	var. <i>grossum</i> Sent	中国福建	67.0	8.0	105.7	8.4	6.5	1.29	0.43
19	V06C0295	var. <i>grossum</i> Sent	中国河北	55.0	7.0	77.8	5.4	7.9	0.68	0.35
20	V06C0335	var. <i>longum</i> Sent	中国河北	76.0	10.0	97.8	7.0	7.6	0.92	0.61
21	V06C0368	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	中国河北	65.0	11.0	2.6	3.8	1.2	3.17	0.10
22	V06C0437	var. <i>longum</i> Sent	中国黑龙江	62.0	8.0	23.6	14.4	2.4	6.00	0.26
23	V06C0461	var. <i>longum</i> Sent	中国黑龙江	63.0	7.0	44.5	11.7	4.1	2.85	0.30
24	V06C0476	var. <i>longum</i> Sent	中国黑龙江	66.0	8.0	24.0	12.4	3.0	4.13	0.24
25	V06C0496	var. <i>conoides</i> Irish	中国湖北	53.0	9.0	9.5	4.6	2.6	1.77	0.28
26	V06C0500	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	59.0	14.0	22.8	12.2	2.7	4.52	0.36
27	V06C0503	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	58.0	8.0	24.5	13.4	2.1	6.38	0.25
28	V06C0565	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	64.0	10.0	40.6	11.0	3.9	2.82	0.45
29	V06C0606	var. <i>conoides</i> Irish	中国吉林	54.0	8.0	10.7	5.3	2.6	2.04	0.19

表 1(续)

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
30	V06C0627	var. <i>grossum</i> Sent	中国吉林	54.0	10.0	111.4	10.6	7.0	1.51	0.40
31	V06C0633	var. <i>longum</i> Sent	中国吉林	63.0	6.0	18.1	14.4	2.2	6.55	0.18
32	V06C0640	var. <i>grossum</i> Sent	中国吉林	52.0	7.0	120.2	13.4	5.6	2.39	0.41
33	V06C0646	var. <i>longum</i> Sent	中国吉林	49.0	10.0	15.6	13.0	2.3	5.65	0.27
34	V06C0648	var. <i>conoides</i> Irish	中国吉林	56.0	11.0	21.8	11.4	3.3	3.45	0.26
35	V06C0664	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	58.0	15.0	24.3	8.7	3.0	2.90	0.30
36	V06C0685	var. <i>conoides</i> Irish	中国江苏	72.0	13.0	4.0	5.0	1.7	2.94	0.17
37	V06C0686	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	77.0	15.0	32.3	10.6	3.4	3.12	0.34
38	V06C0723	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	56.0	14.0	25.9	13.0	2.9	4.48	0.29
39	V06C0769	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	62.0	12.0	25.5	12.5	3.3	3.79	0.30
40	V06C0777	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	67.0	14.0	12.2	9.5	2.3	4.13	0.20
41	V06C0972	var. <i>grossum</i> Sent	中国天津	48.0	11.0	68.6	8.6	5.8	1.48	0.42
42	V06C0990	var. <i>longum</i> Sent	中国新疆	49.0	9.0	9.0	13.5	1.8	7.50	0.15
43	V06C0996	var. <i>longum</i> Sent	中国新疆	52.0	11.0	46.6	12.8	4.1	3.12	0.20
44	V06C1043	var. <i>grossum</i> Sent	中国浙江	45.0	10.0	30.6	10.5	4.2	2.50	0.20
45	V06C1058	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	68.0	13.0	16.2	13.0	2.1	6.19	0.27
46	V06C1082	var. <i>conoides</i> Irish	中国福建	42.0	14.0	5.1	2.1	2.6	0.81	0.20
47	V06C0007	var. <i>conoides</i> Irish	中国安徽	58.0	5.0	14.0	5.6	3.4	1.65	0.20
48	V06C0039	var. <i>grossum</i> Sent	中国四川	47.0	9.0	50.5	6.2	5.5	1.13	0.30
49	V06C0051	var. <i>conoides</i> Irish	中国四川	55.0	13.0	2.9	3.1	1.5	2.07	0.14
50	V06C0118	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	中国四川	53.0	15.0	3.0	4.0	1.5	2.67	0.10
51	V06C0616	var. <i>longum</i> Sent	中国吉林	61.0	11.0	33.0	14.2	3.3	4.30	0.34
52	V06C0623	var. <i>grossum</i> Sent	中国吉林	44.0	13.0	82.3	9.7	5.6	1.73	0.35
53	V06C751	var. <i>grossum</i> Sent	中国辽宁	63.0	8.0	114.3	14.0	6.8	2.06	0.40
54	V06C0982	var. <i>longum</i> Sent	美国	48.0	11.0	49.5	8.8	5.0	1.76	0.36
55	V06C1084	var. <i>longum</i> Sent	中国台湾	54.0	12.0	11.9	8.4	1.4	6.00	0.27
56	V06C1088	var. <i>longum</i> Sent	中国甘肃	58.0	12.0	20.6	17.0	2.1	8.10	0.20
57	V06C1164	var. <i>cerasiforme</i> Irish	中国贵州	61.0	9.0	3.6	2.4	1.8	1.33	0.14
58	V06C1187	var. <i>grossum</i> Sent	中国河北	63.0	9.0	151.2	9.7	7.6	1.28	0.76
59	V06C1223	var. <i>longum</i> Sent	中国黑龙江	57.0	8.0	81.0	16.5	4.9	3.37	0.41
60	V06C1619	var. <i>conoides</i> Irish	美国	54.0	9.0	7.8	6.0	1.8	3.33	0.27
61	V06C1644	var. <i>longum</i> Sent	美国	59.0	13.0	15.9	3.6	3.2	1.13	0.43
62	V06C1686	var. <i>conoides</i> Irish	印尼	85.0	13.5	7.2	6.2	2.2	2.82	0.15
63	V06C1707	var. <i>conoides</i> Irish	亚蔬中心	79.0	12.5	1.2	2.8	0.9	3.11	0.08
64	V06C1757	var. <i>longum</i> Sent	亚蔬中心	73.0	13.0	12.9	8.1	1.8	4.50	0.24
65	V06C1765	var. <i>longum</i> Sent	亚蔬中心	75.0	18.0	12.5	9.8	1.7	5.76	0.23
66	V06C1801	var. <i>grossum</i> Sent	中国云南	65.0	10.0	15.9	6.8	3.1	2.19	0.15
67	V06C1864	var. <i>grossum</i> Sent	匈牙利	47.0	8.0	123.5	5.2	8.5	0.61	0.60
68	V06C1882	var. <i>longum</i> Sent	中国西藏	68.0	14.0	7.5	5.7	2.2	2.59	0.16

表 1(续)

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
69	V06C1894	var. <i>longum</i> Sent	中国西藏	69.0	9.0	12.4	9.6	2.0	4.80	0.20
70	V06C1898	var. <i>grossum</i> Sent	意大利	43.0	12.0	215.0	9.0	8.8	1.02	0.63
71	V06C0073	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	中国四川	55.0	11.0	5.1	5.5	1.7	3.24	0.15
72	V06C0211	var. <i>conoides</i> Irish	中国广西	65.0	21.0	9.0	6.6	2.0	3.30	0.27
73	V06C0280	var. <i>longum</i> Sent	中国贵州	85.0	12.0	10.1	15.6	1.4	11.14	0.21
74	V06C0318	var. <i>longum</i> Sent	中国河北	75.0	14.0	18.4	16.5	1.6	10.31	0.20
75	V06C0533	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	79.0	15.0	15.4	16.4	1.8	9.11	0.22
76	V06C0559	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	84.0	18.0	17.0	20.5	1.6	12.81	0.23
77	V06C0706	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	75.0	7.0	42.9	14.2	3.6	3.94	0.31
78	V06C0716	var. <i>grossum</i> Sent	中国辽宁	49.0	8.0	94.5	7.8	7.0	1.11	0.54
79	V06C0776	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	56.0	10.5	14.6	14.0	2.2	6.36	0.23
80	V06C0778	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	45.0	7.5	15.0	14.5	2.4	6.04	0.18
81	V06C1019	var. <i>longum</i> Sent	中国云南	57.0	6.5	31.3	7.5	4.0	1.88	0.17
82	V06C1031	var. <i>conoides</i> Irish	中国云南	79.0	15.5	5.0	7.6	1.2	6.33	0.23
83	V06C1078	var. <i>longum</i> Sent	中国四川	69.0	6.0	10.0	13.4	1.4	9.57	0.20
84	V06C1085	var. <i>longum</i> Sent	荷兰	63.0	7.0	67.3	18.0	3.8	4.74	0.50
85	V06C1134	var. <i>conoides</i> Irish	中国广西	84.0	9.5	6.2	6.0	1.3	4.62	0.25
86	V06C1147	var. <i>conoides</i> Irish	中国贵州	79.0	16.0	4.5	4.4	1.6	2.75	0.10
87	V06C1588	var. <i>conoides</i> Irish	韩国	57.0	8.0	30.1	9.8	3.0	3.27	0.40
88	V06C1719	var. <i>conoides</i> Irish	中国吉林	68.0	22.0	2.2	4.8	1.1	4.36	0.11
89	V06C1720	var. <i>grossum</i> Sent	中国上海	58.0	7.0	127.5	8.1	7.2	1.13	0.62
90	V06C1728	var. <i>longum</i> Sent	中国天津	69.0	9.0	33.2	10.4	3.3	3.15	0.40
91	V06C1760	var. <i>longum</i> Sent	亚蔬中心	62.0	10.5	14.5	9.5	2.1	4.52	0.27
92	V06C1792	var. <i>conoides</i> Irish	中国云南	68.0	14.5	6.8	7.0	1.7	4.12	0.14
93	V06C1802	var. <i>conoides</i> Irish	中国云南	79.0	17.5	3.7	4.2	1.5	2.80	0.16
94	V06C1805	var. <i>grossum</i> Sent	中国云南	86.0	10.0	24.0	5.0	4.0	1.25	0.26
95	V06C1841	var. <i>longum</i> Sent	中国韩国	56.0	9.5	6.2	7.1	1.6	4.44	0.19
96	V06C1133	var. <i>longum</i> Sent	中国广西	63.0	14.5	14.0	15.6	2.0	7.80	0.20
97	V06C1149	var. <i>conoides</i> Irish	中国贵州	72.0	16.7	3.1	4.3	1.4	3.07	0.13
98	V06C1163	var. <i>conoides</i> Irish	中国贵州	69.0	6.5	3.1	3.2	1.6	2.00	0.10
99	V06C1321	var. <i>longum</i> Sent	中国湖北	64.0	5.0	22.5	13.4	2.4	5.58	0.28
100	V06C1339	var. <i>grossum</i> Sent	中国湖北	62.0	5.5	28.1	7.5	4.1	1.83	0.24
101	V06C1457	var. <i>longum</i> Sent	中国湖北	68.0	9.5	80.0	15.0	4.5	3.33	0.60
102	V06C1593	var. <i>grossum</i> Sent	中国吉林	48.0	8.0	5.6	8.4	2.6	3.23	0.23
103	V06C1596	var. <i>conoides</i> Irish	中国吉林	37.0	6.0	2.7	2.9	1.3	2.23	0.20
104	V06C1600	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	美国	27.0	9.5	40.0	11.5	4.0	2.88	0.30
105	V06C1749	var. <i>grossum</i> Sent	荷兰	78.0	9.5	37.1	13.5	3.9	3.46	0.27
106	V06C1761	var. <i>longum</i> Sent	亚蔬中心	78.0	12.0	14.5	10.8	2.2	4.91	0.25
107	V06C1764	var. <i>longum</i> Sent	亚蔬中心	78.0	15.0	13.8	8.8	2.3	3.83	0.25

表 1(续)

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
108	V06C1766	var. <i>longum</i> Sent	中国陕西	63.0	8.0	24.2	6.8	4.0	1.70	0.25
109	V06C1797	var. <i>longum</i> Sent	中国云南	68.0	12.0	6.7	8.5	1.1	7.73	0.15
110	V06C1836	var. <i>longum</i> Sent	中国湖北	62.0	10.0	6.6	12.0	1.5	8.00	0.17
111	V06C1903	var. <i>longum</i> Sent	中国四川	60.0	9.0	25.7	13.8	2.6	5.31	0.39
112	B003(B <sub>9431</sub> )	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	42.0	2.0	10.4	6.8	2.2	3.09	0.23
113	B010	var. <i>conoides</i> Irish	中国广东	45.0	8.0	1.4	1.5	1.3	1.15	0.13
114	B020	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	48.0	9.0	57.2	26.6	2.9	9.17	0.30
115	B021	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	56.0	11.0	73.7	15.0	3.8	3.95	0.52
116	B022	var. <i>conoides</i> Irish	韩国	64.0	15.0	4.4	8.4	1.1	7.64	0.11
117	B025	var. <i>longum</i> Sent	中国吉林	48.0	8.7	42.9	17.6	3.2	5.50	0.36
118	B032	var. <i>longum</i> Sent	中国浙江	44.0	7.0	13.0	10.0	1.9	5.26	0.23
119	B037	var. <i>cerasiforme</i> Irish	日本	58.0	13.0	3.3	1.9	1.8	1.06	0.23
120	B040	var. <i>grossum</i> Sent	中国天津	60.0	9.0	118.4	6.6	6.8	0.97	0.59
121	B042	var. <i>grossum</i> Sent	中国天津	56.0	10.0	187.5	10.6	9.6	1.10	0.85
122	B072	var. <i>conoides</i> Irish	美国	66.0	7.0	17.5	6.8	2.3	2.96	0.37
123	B094	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	58.0	7.0	73.0	16.8	3.8	4.42	0.42
124	B096	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	53.0	8.0	98.7	22.0	5.0	4.40	0.47
125	B111	var. <i>longum</i> Sent	中国云南	75.0	13.5	3.3	11.0	0.8	13.75	0.08
126	B116	var. <i>conoides</i> Irish	美国	80.0	11.0	15.9	12.0	2.0	6.00	0.18
127	B118	var. <i>conoides</i> Irish	美国	70.0	12.0	11.8	9.2	1.7	5.41	0.20
128	B119	var. <i>conoides</i> Irish	美国	50.0	10.0	10.6	6.5	2.2	2.95	0.18
129	B124	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	66.0	10.0	5.2	3.4	1.9	1.79	0.18
130	B125	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	62.0	8.5	12.9	17.0	1.5	11.33	0.21
131	B130	var. <i>conoides</i> Irish	中国广东	76.0	8.5	9.3	3.1	2.7	1.15	0.23
132	B134	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	38.0	10.5	14.0	13.0	1.4	9.29	0.23
133	B135	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	中国贵州	42.0	17.0	3.3	6.8	1.1	6.18	0.15
134	B136	var. <i>conoides</i> Irish	中国广东	78.0	12.0	5.3	7.0	1.6	4.38	0.16
135	B137	var. <i>conoides</i> Irish	JXSC	53.0	16.0	10.7	8.2	1.9	4.32	0.24
136	B138	var. <i>conoides</i> Irish	中国陕西	29.0	5.7	1.1	1.4	1.2	1.17	0.16
137	B166	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	63.0	7.0	70.4	2.3	3.2	0.72	0.34
138	B178	var. <i>grossum</i> Sent	日本	45.0	9.0	176.2	8.2	9.1	0.90	0.65
139	B182	var. <i>longum</i> Sent	保加利亚	58.0	7.0	58.8	19.4	3.9	4.97	0.40
140	B199	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	80.0	14.5	3.1	7.0	1.1	6.36	0.14
141	B215	var. <i>cerasiforme</i> Irish	美国	72.0	7.0	10.1	2.6	2.9	0.90	0.27
142	B254	var. <i>grossum</i> Sent	中国广东	73.0	11.0	2.0	2.4	1.5	1.60	0.15
143	B306	var. <i>fasciculatum</i> Sturt	美国	52.0	17.0	3.6	5.8	1.2	4.83	0.22
144	B321	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	58.0	7.5	37.0	18.4	2.8	6.57	0.30
145	B371	var. <i>conoides</i> Irish	中国江西	61.0	13.0	5.4	8.8	1.2	7.33	0.18
146	C018	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	65.0	9.3	17.2	19.9	1.4	14.21	0.22

表 1(续)

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
147	V06C0671	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	48.0	10.0	31.8	7.3	4.1	1.78	0.27
148	V06C1045	var. <i>grossum</i> Sent	中国浙江	36.0	7.0	18.2	8.2	4.0	2.05	0.20
149	V06C0457	var. <i>grossum</i> Sent	中国黑龙江	51.0	8.0	74.5	5.6	7.0	0.81	0.35
150	V06C0459	var. <i>grossum</i> Sent	中国黑龙江	51.0	7.0	90.2	6.6	7.8	0.85	0.57
151	V06C0480	var. <i>grossum</i> Sent	中国湖北	45.0	8.0	80.2	6.8	6.4	1.06	0.20
152	V06C0738	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	42.0	12.0	18.2	7.2	3.2	2.25	0.21
153	V06C1221	var. <i>longum</i> Sent	中国黑龙江	58.0	9.0	48.0	14.0	4.3	3.26	0.20
154	V06C1706	var. <i>conoides</i> Irish	日本	65.0	12.0	4.5	6.4	1.6	4.00	0.13
155	V06C1713	var. <i>longum</i> Sent	中国陕西	77.0	14.0	21.8	13.5	1.2	11.25	0.18
156	V06C1715	var. <i>conoides</i> Irish	中国陕西	57.0	12.0	6.4	6.8	1.6	4.25	0.17
157	V06C0428	var. <i>grossum</i> Sent	中国黑龙江	66.0	9.0	106.5	8.0	7.1	1.13	0.54
158	V06C0774	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	64.0	8.5	15.1	18.4	1.8	10.22	0.36
159	V06C1194	var. <i>longum</i> Sent	中国河北	44.0	7.5	50.5	20.5	3.3	6.21	0.28
160	V06C1704	var. <i>longum</i> Sent	泰国	52.0	12.0	7.5	11.5	2.5	4.60	0.23
161	V06C1825	var. <i>longum</i> Sent	泰国	62.0	11.0	14.5	10.8	1.8	6.00	0.29
162	V06C1712	var. <i>longum</i> Sent	中国陕西	71.0	13.5	8.1	16.0	1.1	14.55	0.28
163	V06C1751	var. <i>longum</i> Sent	韩国	73.0	10.0	16.2	10.5	2.5	4.20	0.20
164	V06C1838	var. <i>grossum</i> Sent	英国	62.0	8.5	161.5	8.7	7.8	1.12	0.62
165	B002	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	67.0	10.0	56.2	9.0	4.6	1.96	0.43
166	B007	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	50.0	9.7	9.3	6.7	2.4	2.79	0.18
167	B009	var. <i>grossum</i> Sent	中国江西	44.0	8.0	28.5	11.3	3.1	3.65	0.30
168	B011	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	38.0	7.0	29.4	18.8	2.0	9.40	0.40
169	B015	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	57.0	7.5	11.1	21.0	0.9	23.33	0.15
170	B018	var. <i>longum</i> Sent	中国海南	60.0	7.5	14.1	16.6	1.5	11.07	0.25
171	B027	var. <i>longum</i> Sent	中国山东	45.0	11.5	5.8	13.5	1.1	12.27	0.16
172	B036	var. <i>conoides</i> Irish	中国甘肃	36.0	8.5	20.4	5.2	3.5	1.49	0.35
173	B039	var. <i>grossum</i> Sent	JXSC	56.0	9.5	158.0	9.7	6.9	1.41	0.65
174	B048	var. <i>grossum</i> Sent	中国北京	35.0	11.0	246.7	10.3	8.2	1.26	0.72
175	B052	var. <i>grossum</i> Sent	中国天津	60.0	8.5	215.5	11.1	9.9	1.12	1.00
176	B092	var. <i>longum</i> Sent	泰国	68.0	8.0	11.0	11.0	1.6	6.88	0.25
177	B097	var. <i>longum</i> Sent	中国辽宁	58.0	9.5	84.5	24.0	3.8	6.32	0.37
178	B112	var. <i>conoides</i> Irish	中国福建	60.0	10.5	9.8	8.2	1.9	4.32	0.23
179	B142	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	55.0	10.5	9.5	13.4	1.2	11.17	0.21
180	B172	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	63.0	11.0	62.6	16.6	2.6	6.38	0.20
181	B175	var. <i>longum</i> Sent	中国江西	60.0	9.0	34.0	15.2	3.5	4.34	0.34
182	B200	var. <i>grossum</i> Sent	中国海南	63.0	11.0	26.3	4.8	5.3	0.91	0.20
183	B324	var. <i>conoides</i> Irish	韩国	73.0	17.0	2.9	5.0	1.1	4.55	0.13
184	B307	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	58.0	12.0	38.3	16.5	3.1	5.32	0.36
185	B308	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	45.0	9.0	37.0	14.0	3.0	4.67	0.37



表 1(续)

编号 No.	名称 Name	分类 Classification	来源 Origin	株高 Plant height /cm	始花节位 First flower node	单果质量 Single fruit mass/g	果纵径 Fruit length /cm	果横径 Fruit diameter /cm	果形指数 Fruit shape index	果肉厚度 Pericarp thickness /cm
186	B311	var. <i>longum</i> Sent	中国江苏	56.0	9.0	15.5	13.2	2.1	6.29	0.26
187	B313	var. <i>grossum</i> Sent	中国黑龙江	64.0	8.0	115.0	10.3	7.9	1.30	0.31
188	B316	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	74.0	14.0	6.3	10.5	1.3	8.08	0.18
189	B326	var. <i>longum</i> Sent	中国湖北	81.0	8.0	11.0	18.4	1.6	11.50	0.13
190	B328	var. <i>longum</i> Sent	中国湖南	47.0	7.0	15.0	13.4	1.9	7.05	0.20
191	B345	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	53.0	8.0	18.0	9.2	2.7	3.41	0.18
192	B351	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	47.0	7.0	18.7	26.5	1.5	17.67	0.25
193	B352	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	58.0	10.0	18.5	22.6	1.5	15.07	0.24
194	B354	var. <i>longum</i> Sent	JXSC	67.0	10.0	83.0	22.0	3.5	6.29	0.49

注: JXSC 表示材料来源于江西省农业科学院蔬菜花卉研究所。V06C 编号材料来源于国家蔬菜种质中期库。

Note: JXSC indicates the materials derived from Vegetable and Flower Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences. Materials numbered with V06C come from National Vegetable GenBank.

1.2 田间试验及性状调查

供试材料播种于江西省农业科学院蔬菜基地,采用大棚育苗定植,每份材料定植 8 株,随机取 3 株进行定株、定时观测记载,取平均值。定植行株距为 65 cm × 40 cm,四周设保护行,田间管理与常规相同。

定植后 50 d 测定株高和始花节位,在座果盛期随机选取植株中部已充分发育的青熟果实 3 个(来自 3 株不同植株)测定单果质量、果纵径、果横径、果形指数(果纵径/果横径)和果肉厚度,取平均值。果纵径为果实纵剖面最长处即果顶到果基部的长度,果横径为果实最宽处横截面的直径,果肉厚度为果实最宽处横截面果肉的厚度。

1.3 SSR 标记基因型鉴定

利用 58 对 SSR 引物<sup>[17-20]</sup>检测供试材料基因型。PCR 反应体系:10×Buffer 1 μL, Mg<sup>2+</sup> 0.8 μL, 正向和反向引物(10 μmol·L<sup>-1</sup>)各 0.4 μL, dNTPs 0.2 μL, Taq 酶 0.1 μL, 灭菌超纯水 5.1 μL, 模板 DNA 2 μL。PCR 程序:94℃ 预变性 4 min; 94℃ 变性 45 s, 以引物对中 T<sub>m</sub> 值较低的引物 T<sub>m</sub> 值减 5℃ 作为退火温度, 退火 45 s, 72℃ 延伸 45 s, 35 个循环; 72℃ 延伸 10 min。使用 6% 聚丙烯酰胺凝胶, 银染法检测, 统计多态性条带。

1.4 数据统计与分析

采用 Microsoft Office Excel 2007 和 SPSS 22 软件统计分析辣椒农艺性状, 对各农艺性状进行正态性检测, 对不符合正态分布的数据进行正态转换。基于前期对供试 194 份辣椒核心种质群体结构分析数据<sup>[14]</sup>, 利用 TASSEL 3.0 软件中的广义线性模型 (general linear model, GLM, Q) 和混合线性模型 (mixed linear model, MLM, Q+K) 方法检测关联位点。根据无效等位

变异方法<sup>[21]</sup>计算位点等位变异的表型效应, 若效应值为正, 则为增效等位变异, 反之为减效等位变异。

2 结果与分析

2.1 供试材料 7 个农艺性状的表型变异与相关分析

194 份辣椒核心种质农艺性状表型值详见表 1。7 个农艺性状表型变异系数为 20.01%~121.23%, 均大于 20%, 说明供试材料的表型变异丰富。其中, 单果质量变异系数最大, 为 121.23%, 变幅为 1.1~246.7 g; 株高变异系数最小, 为 20.01%, 变幅为 27.0~89.0 cm(表 2)。

由表 3 可知, 7 个农艺性状间存在不同程度的相关性。株高与始花节位、果形指数, 单果质量与果横径、果肉厚度, 果纵径与果形指数、果肉厚度, 果横径与果肉厚度之间均存在显著或极显著正相关性; 株高与单果质量、果横径、果肉厚度, 始花节位与单果质量、果纵径、果横径、果肉厚度, 单果质量与果形指数, 果横径与果形指数, 果形指数与果肉厚度之间则呈显著或极显著负相关。

2.2 不同亚群种质农艺性状变异分析

群体结构分析将 194 份辣椒核心种质分为亚群 1 和亚群 2 两个亚群, 分别包含 126 份和 68 份材料<sup>[14]</sup>。对两个亚群的 7 个农艺性状进行比较分析, 结果显示(图 1), 除果纵径外, 亚群 1 与亚群 2 在株高、始花节位、单果质量、果横径、果形指数和果肉厚度方面均存在显著或极显著差异, 亚群 1 的株高、始花节位和果形指数大于亚群 2, 但单果质量、果横径和果肉厚度则小于亚群 2, 7 个农艺性状的盒形图较为直观地反映了

表 2 辣椒 7 个农艺性状变异分析

Table 2 Variation analysis for seven agronomic traits of pepper

性状 Traits	极小值 Minimus	极大值 Maximus	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV/%
株高 Plant height/cm	27.0	89.0	60.7	12.14	20.01
始花节位 First flower node	2.0	23.0	10.4	3.24	31.18
单果质量 Single fruit mass/g	1.1	246.7	36.5	44.30	121.23
果纵径 Fruit length/cm	1.4	26.6	10.7	5.26	49.25
果横径 Fruit diameter/cm	0.8	9.9	3.1	2.02	65.83
果形指数 Fruit shape index	0.53	23.33	4.79	3.65	76.23
果皮厚度 Pericarp thickness/cm	0.08	1.00	0.29	0.15	51.80

表 3 农艺性状相关分析

Table 3 Correlation analysis among agronomic traits

性状 Traits	株高 Plant height	始花节位 First flower node	单果质量 Fruit weight	果纵径 Fruit length	果横径 Fruit diameter	果形指数 Fruit shape index
始花节位 First flower node	0.333 **					
单果质量 Fruit weight	-0.207 **	-0.216 **				
果纵径 Fruit length	0.003	-0.161 *	0.113			
果横径 Fruit diameter	-0.259 **	-0.296 **	0.888 **	-0.068		
果形指数 Fruit shape index	0.193 **	0.102	-0.346 **	0.692 **	-0.549 **	
果肉厚度 Pericarp thickness	-0.182 *	-0.262 **	0.854 **	0.171 *	0.807 **	-0.302 **

注: \* 表示在 0.05 水平上显著相关; \*\* 表示在 0.01 水平上极显著相关。  
Note: \* indicates significant correlation at 0.05 level. \*\* indicates extremely significant correlation at 0.01 level.

两个亚群间的差异。

2.3 辣椒农艺性状与 SSR 标记的关联分析

GLM 方法共检测到 20 个 SSR 标记与 7 个性状显著关联( $P < 0.05$ ),其中,14 个 SSR 标记与 7 个性状极显著关联( $P < 0.01$ )。显著关联位点中,各位点对表型变异的贡献率为 2.09%~21.91%,其中位于 2 号染色体的 CAMS-327 标记对单果质量的贡献率最高,为 21.91%(表 4)。

MLM 方法共检测到 17 个 SSR 标记与 7 个性状显著关联( $P < 0.05$ ),其中,4 个 SSR 标记与 4 个性状极显著关联( $P < 0.01$ )。显著关联的位点中,各位点对表型变异的贡献率为 2.07%~7.24%,其中位于 11 号染色体的 HpmsE132 标记对单果质量的贡献率最高,为 7.24%(表 4)。

两种方法共检测到 5 个位点与株高相关联,分别位于 2、4、6、7 和 8 号染色体,贡献率为 2.09%~3.94%(GLM 方法)和 3.15%~3.22%(MLM 方法),其中,8 号染色体 TC7268S 位点贡献率最高,在 GLM 和

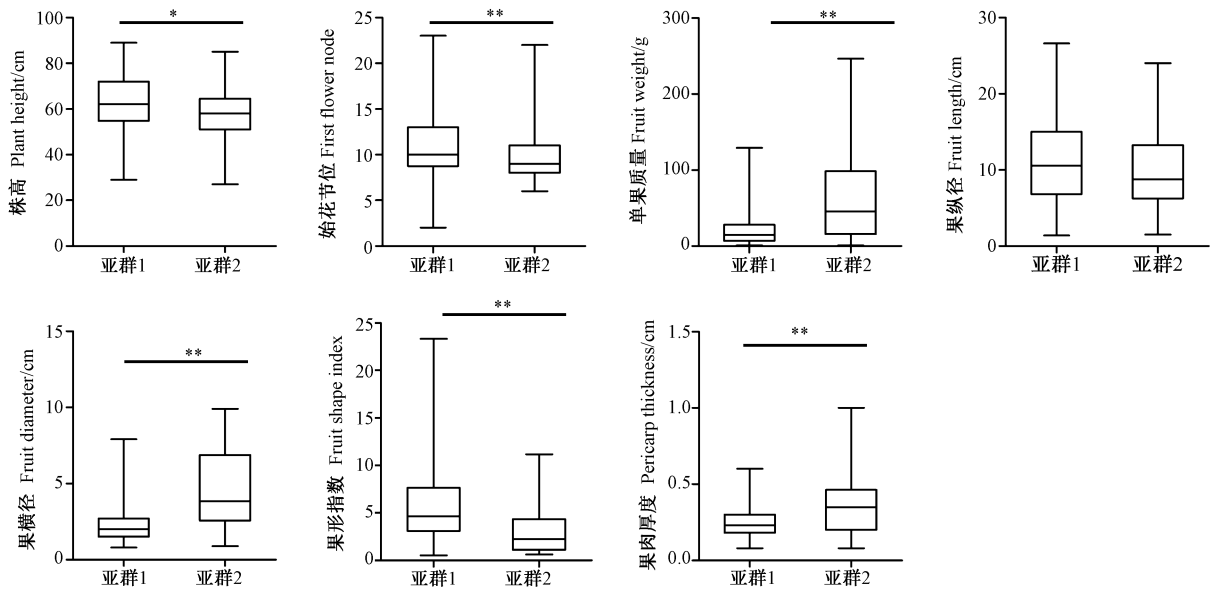
MLM 方法中均能检测到。

有 7 个位点与始花节位相关联,分别位于 1、2、5、8 和 11 号染色体,贡献率为 2.13%~7.69%(GLM 方法)和 2.31%~3.39%(MLM 方法),其中,8 号染色体的 TC7268S 位点贡献率最高,TC7268S 和 CAMS-327 位点用两种方法均能检测到。

有 13 个位点与单果质量相关联,分别位于 1、2、4、5、7、8、9 和 11 号染色体,贡献率为 3.69%~21.91%(GLM 方法)和 2.29%~7.24%(MLM 方法),其中,2 号染色体 CAMS-327 位点和 11 号染色体 HpmsE132 位点贡献率最高,分别为 21.91%和 12.35%。CAMS-327、HpmsE132、CAMS-454、AF039662、Hpms1-69 和 Hpms1-155 位点,在 GLM 和 MLM 方法中均能检测到。

有 12 个位点与果纵径相关联,分别位于 1、2、3、4、5、7、8 和 11 号染色体,贡献率为 2.40%~8.86%(GLM 方法)和 2.07%~5.29%(MLM 方法),其中,2 号染色体 ge35-141pmH0135C 位点贡献率最高。





注:箱图两端表示性状的极值范围;中间直线表示性状中位数;“\*”表示两亚群间存在显著性差异(0.01<P<0.05), “\*\*”表示两亚群间存在极显著性差异(P<0.01)。

Note: Both ends of boxplot indicate the extreme range of traits. The lines in the middle of boxplot indicate median.

“\*” indicates significant difference(0.01<P<0.05) between two subpopulation, “\*\*” indicate extremely significant difference(P<0.01) between two subpopulation.

图1 辣椒7个农艺性状盒形图  
Fig.1 Boxplot of 7 agronomic traits for pepper

ge35-141pmH0135C、HpmsE132 和 AF039662 位点在 GLM 和 MLM 方法中都能检测到。

两种方法共检测到 9 个位点与果横径相关联,分别位于 2、4、5、6、8、9 和 11 号染色体,贡献率为 3.65%~15.28% (GLM 方法) 和 2.22%~5.13% (MLM 方法),其中,2 号染色体 CAMS-327 位点和 5 号染色体 CAMS-454 位点贡献率最高,分别为 15.28% 和 11.71%。CAMS-327、CAMS-454、HpmsE132 和 Hpms2-24 位点用两种方法均能检测到。

有 6 个位点与果形指数相关联,分别位于 4、5、6、7、9 和 11 号染色体,贡献率为 2.33%~3.72% (GLM 方法) 和 2.13%~3.44% (MLM 方法),其中,11 号染色体 CAMS-844 位点和 5 号染色体 CAMS-454 位点贡献率最高。CAMS-844、CAMS-454、Hpms2-24、CAMS-173 和 CAMS-378 位点用两种方法均能检测到。

有 8 个位点与果肉厚度相关联,分别位于 2、7、8、9 和 11 号染色体,贡献率为 3.78%~20.48% (GLM 方法) 和 2.18%~6.63% (MLM 方法),其中,2 号染色体 CAMS-327 位点贡献率最高,达 20.48%。CAMS-327、HpmsE132 和 Hpms2-24 位点用两种方法均能检测到。

由表 5 可知,两种方法共检测到 24 个 SSR 关联位点,除 10、12 号染色体外,其他 10 条染色体上均有分

布,每个标记关联性状数量 1~6 个不等。

2.4 优异等位变异及其载体材料

利用检测到的主效 QTL 信息,可计算其等位基因的效应值。表型效应值为正值的,为增效等位变异,反之为减效等位变异,携带这些等位变异的种质即为相应载体材料。在 7 个农艺性状中,GLM 方法检测到的既有增效等位变异,也有减效等位变异;MLM 方法未检测到株高、始花节位的增效等位变异以及果肉厚度的减效等位变异(图 2)。

GLM 和 MLM 两种方法共同检测到的增/减效等位变异及其载体材料列于表 6,可根据育种要求选择合适位点及相应优异等位变异。增/减效等位变异共 12 个,即 AF039662b、CAMS-173b、CAMS-327a、CAMS-378b、CAMS-454c、CAMS-844b、ge35-141pmH0135Ca、Hpms1-155a、Hpms1-69a、Hpms2-24a、HpmsE132a 和 TC7268Sa,相应典型载体材料有 B003、B010、B015、B020、B022、B042、B048、B052、B097、B111、B134、B138、B166、B178、B351、B352、C005、C014、V06C007、V06C0285、V06C1082、V06C1187、V06C1321、V06C1600、V06C1707、V06C1717、V06C1838 和 V06C1898 等 28 个,这些都是辣椒 7 个农艺性状的优良载体材料。

表 4 与辣椒农艺性状显著相关的标记位点及对表型变异的贡献率  
Table 4 Marker loci associated with pepper agronomic traits and their contribution rate

性状 Traits	标记 Marker	染色体 Chromosome	物理位置 Physical location/Mb <sup>a</sup>	GLM		MLM	
				P 值 P value	贡献率 Contribution rate/%	P 值 P value	贡献率 Contribution rate/%
株高 Plant height	TC7268S	8	124.2	0.006 4	3.94	0.016 5	3.22
	CAMS-361	6	54.3	—	—	0.019 2	3.15
	CAMS-327	2	156.1	0.024 0	2.98	—	—
	CAMS-065	4	21.3	0.024 2	2.77	—	—
	CO911525S	7	182.9	0.044 5	2.09	—	—
始花节位 First flower node	TC7268S	8	124.2	0.000 1	7.69	0.014 6	3.39
	CAMS-327	2	156.1	0.000 4	7.10	0.017 6	3.30
	CAMS-020	5	215.8	—	—	0.044 0	2.31
	Hpms1-106	2	82.8	0.007 5	3.70	—	—
	HpmsE132	11	2.7	0.011 3	3.37	—	—
	CAMS-024	1	22.1	0.046 9	2.13	—	—
	ge35-141pmH0135C	2	104.4	0.049 9	2.20	—	—
	CAMS-327	2	156.1	3.43E-12	21.91	0.001 2	6.30
单果质量 Single fruit mass	HpmsE132	11	2.7	1.14E-07	12.35	0.000 4	7.24
	CAMS-454	5	144.8	2.51E-05	8.73	0.001 4	6.71
	ge35-141pmH0135C	2	104.4	6.20E-05	7.84	—	—
	AF039662	8	138	7.09E-05	7.07	0.037 1	2.39
	TC7268S	8	124.2	7.43E-05	7.14	—	—
	CO911525S	7	182.9	0.000 2	6.23	—	—
	Hpms1-106	2	82.8	0.000 2	6.32	—	—
	Hpms1-69	4	170.1	0.000 8	5.02	0.037 3	2.29
	CAMS-844	11	210.0	0.004 8	3.69	—	—
	Hpms1-155	8	106.4	0.004 8	4.15	0.017 3	3.39
果纵径 Fruit length	Hpms2-24	9	122.1	—	—	0.025 0	2.72
	CAMS-324	1	54.2	—	—	0.031 9	2.44
	ge35-141pmH0135C	2	104.4	7.95E-05	8.86	0.003 0	5.29
	CAMS-327	2	156.1	0.000 3	7.24	—	—
	HpmsE132	11	2.7	0.000 5	6.23	0.004 4	4.27
	CO911525S	7	182.9	0.001 6	4.97	—	—
	TC7268S	8	124.2	0.001 9	5.00	—	—
	PM22	3	0.2	0.003 1	5.58	—	—
	CAMS-075	5	227.2	—	—	0.040 4	2.15
	AF039662	8	138.0	0.003 3	4.39	0.047 3	2.07
	CAMS-855	1	22.9	0.008 1	4.59	—	—
	HpmsCaSIG19	7	221.2	0.025 5	3.05	—	—
	Hpms1-69	4	170.1	0.027 4	2.44	—	—
	pmc0491C	3	238.8	0.035 8	2.40	—	—

表 4(续)

性状 Traits	标记 Marker	染色体 Chromosome	物理位置 Physical location/Mb <sup>a</sup>	GLM		MLM	
				P 值 P value	贡献率 Contribution rate/%	P 值 P value	贡献率 Contribution rate/%
果横径 Fruit diameter	CAMS-327	2	156.1	2.40E-09	15.28	0.008 2	3.85
	CAMS-454	5	144.8	1.72E-07	11.71	0.002 6	5.13
	CAMS-173	6	43.0	-	-	0.013 1	2.94
	HpmsE132	11	2.7	4.00E-07	10.30	0.023 8	2.49
	Hpms1-106	2	82.8	0.000 2	5.73	-	-
	Hpms2-24	9	122.1	0.000 4	5.18	0.033 2	2.22
	CAMS-844	11	210.0	0.000 5	5.04	-	-
	TC7268S	8	124.2	0.001 5	4.14	-	-
	Hpms1-69	4	170.1	0.002 7	3.65	-	-
果形指数 Fruit shape index	CAMS-844	11	210.0	0.002 6	3.72	0.012 6	3.11
	CAMS-454	5	144.8	0.011 4	2.86	0.012 9	3.44
	CAMS-065	4	21.3	-	-	0.027 0	2.48
	Hpms2-24	9	122.1	0.010 3	2.64	0.028 1	2.37
	CAMS-173	6	43.0	0.014 0	2.33	0.034 1	2.13
	CAMS-378	7	183.7	0.022 5	2.45	0.044 6	2.24
果肉厚度 Pericarp thickness	CAMS-327	2	156.1	4.61E-11	20.48	0.000 9	6.63
	HpmsE132	11	2.7	9.53E-05	6.91	0.043 8	2.18
	CAMS-844	11	210.0	0.000 2	6.65	-	-
	CO911525S	7	182.9	0.000 6	5.26	-	-
	TC7268S	8	124.2	0.001 0	4.94	-	-
	ge35-141pmH0135C	2	104.4	0.001 4	5.18	-	-
	Hpms1-106	2	82.8	0.002 1	4.44	-	-
	Hpms2-24	9	122.1	0.004 5	3.78	0.010 8	3.62

注: <sup>a</sup>表示在辣椒 NCBI Zunla 1 Ref\_v1.0 参考基因组中的物理位置;“-”表示在该方法中未检测到该位点。  
Note: <sup>a</sup> indicates the physical location in the NCBI reference genome Zunla 1 Ref\_v1.0. ‘-’ indicates the marker was not detected by this method.

表 5 SSR 标记与关联性状数量

Table 5 SSR Markers and the No. of associated agronomic traits

序号 No.	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chromosome	关联性状数量 No.of associated traits	序号 No.	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chromosome	关联性状数量 No.of associated traits
1	AF039662	8	2	13	CAMS-855	1	1
2	CAMS-020	5	1	14	CO911525S	7	4
3	CAMS-024	1	1	15	ge35-141pmH0135C	2	4
4	CAMS-065	4	2	16	Hpms1-106	2	4
5	CAMS-075	5	1	17	Hpms1-155	8	1
6	CAMS-173	6	2	18	Hpms1-69	4	3
7	CAMS-324	1	1	19	Hpms2-24	9	4
8	CAMS-327	2	6	20	HpmsCaSIG19	7	1
9	CAMS-361	6	1	21	HpmsE132	11	5
10	CAMS-378	7	1	22	PM22	3	1
11	CAMS-454	5	3	23	pmc0491C	3	1
12	CAMS-844	11	4	24	TC7268S	8	6

表 6 GLM 和 MLM 方法共同关联到的 12 个显著性位点的增/减效等位变异及其表型效应和相应载体材料  
Table 6 Twelve positive/negative alleles at loci significantly associated with pepper agronomic traits by both GLM and MLM methods and their allelic effect and corresponding carrier materials

性状 Traits	增/减效等位变异 Positive/negative allele	效应 Allelic effect	效应 Allelic effect	典型载体材料 Typical materials
		GLM	MLM	
株高 Plant height	TC7268Sa	-5.66	-5.70	V06C1600、B138、B048
始花节位 First flower node	TC7268Sa	-0.64	-0.46	B003、V06C0007、V06C1321
	CAMS-327a	-0.55	-0.45	B003、V06C0007、V06C1321
单果质量 Single fruit mass	CAMS-327a	1.00	0.50	B048、B052、V06C1898
	HpmsE132a	0.91	0.58	B048、B052、V06C1898
	CAMS-454c	-0.71	-0.49	B138、V06C1707、B010
	AF039662b	-0.86	-0.39	B138、V06C1707、B010
	Hpms1-69a	-0.52	-0.26	B138、V06C1707、B010
	Hpms1-155a	0.48	0.34	B048、B052、V06C1898
果纵径 Fruit length	ge35-141pmH0135Ca	0.70	0.53	B020、B351、B097
	HpmsE132a	0.65	0.55	B020、B351、B097
	AF039662b	-0.67	-0.46	B138、B010、V06C1082
果横径 Fruit diameter	CAMS-327a	0.81	0.57	B052、B042、V06C1898
	CAMS-454c	-0.83	-0.67	B111、V06C1707、V06C1719
	HpmsE132a	0.84	0.51	B052、B042、B178
	Hpms2-24a	0.47	0.44	B052、B042、B178
果形指数 Fruit shape index	CAMS-844b	0.51	0.44	B015、B351、B352
	CAMS-454c	0.41	0.41	B111、C014、B134
	Hpms2-24a	-0.34	-0.29	V06C0295、B166、V06C1082
	CAMS-173b	1.07	0.92	B015、B351、B352
	CAMS-378b	0.59	0.53	V06C1088、C005、B022
果皮厚度 Pericarp thickness	CAMS-327a	0.95	0.59	B052、B042、V06C1187
	HpmsE132a	0.69	0.39	B052、B042、V06C1187
	Hpms2-24a	0.39	0.38	B052、B042、V06C1187

### 3 讨论

本研究利用 GLM 和 MLM 两种方法,共检测到 24 个 SSR 关联位点,分布于辣椒 1、2、3、4、5、6、7、8、9、11 号染色体上。两种方法各有优缺点,MLM 因同时考虑群体结构  $Q$  和亲缘关系  $K$  的影响,校正更严格,能更有效减少假阳性结果,但也可能因此而遗漏一些 QTL 位点。如本研究 GLM 检出的株高关联位点 CAMS-327、始花节位关联位点 Hpms1-106、单果质量关联位点 ge35-141pmH0135C 和果纵径关联位点 CAMS-327 等在前人基于家系的连锁分析中也均被检

出<sup>[2,10-11,22]</sup>,但本研究 MLM 方法未能检测到;GLM 具有较高的统计效率,但由于较宽松的校正条件,可能会产生假阳性结果<sup>[23]</sup>。因此,本研究同时运用 GLM 和 MLM 两种方法,可以互相验证与补充,获得的研究结果更准确全面。

本研究发现,不少位点与多个性状关联,且相关性显著的性状往往存在共同的关联位点。如 2 号染色体的 CAMS-327 和 8 号染色体的 TC7268S 分别与 6 个性状关联;11 号染色体的 HpmsE132 与 5 个性状关联;2 号染色体的 Hpms1-106、ge35-141pmH0135C、7 号染色体的 CO911525S、9 号染色体的 Hpms2-24,以及 11 号染色体的 CAMS-844 分别与 4 个性状关联;4 号

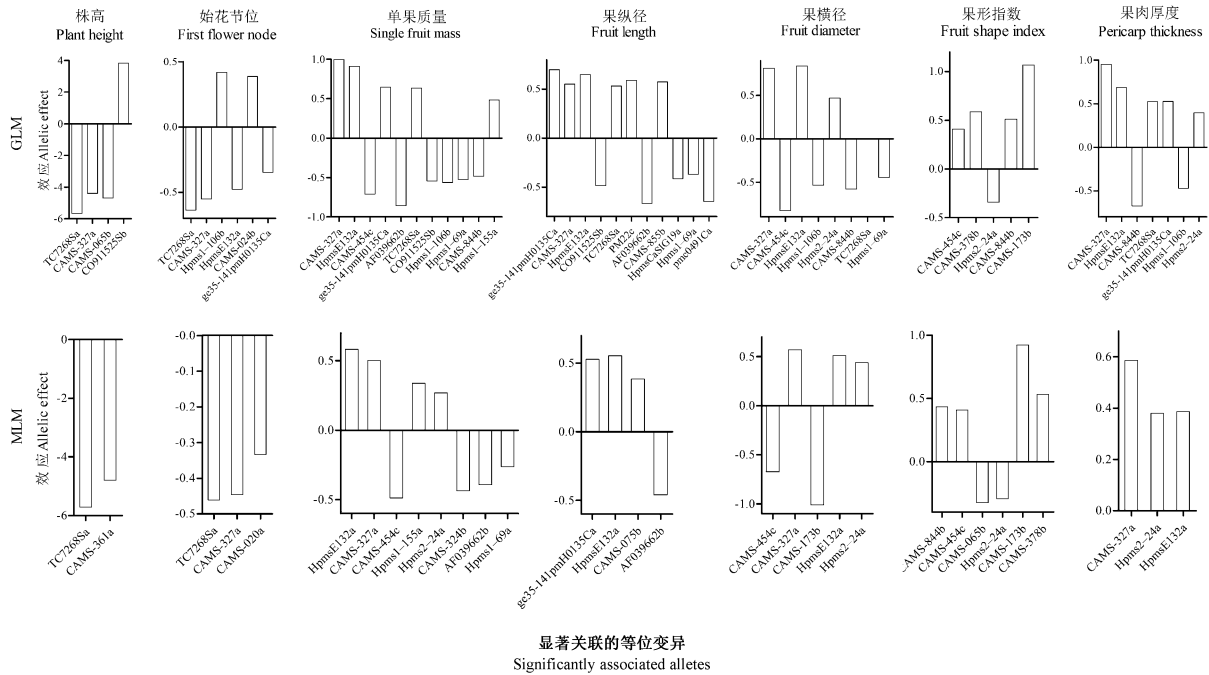


图2 与辣椒7个农艺性状显著关联位点的等位变异表型效应

Fig.2 Phenotypic effects of major alleles significantly associated with 7 agronomic traits of pepper

染色体的 Hpms1-69 和 5 号染色体的 CAMS-454 分别与 3 个性状相关联。这说明上述位点可能与多个功能基因存在连锁关系,或其附近存在“一因多效”的基因<sup>[24-26]</sup>。这些与多个性状关联或连锁的 SSR 位点,经进一步验证后,可望应用于多个目标性状的分子标记辅助选择与聚合育种<sup>[27]</sup>。

研究表明,关联分析检测到的位点,有相当一部分与连锁作图定位的 QTLs 在同一基因组区域<sup>[28-30]</sup>。经比较,本研究发现的部分关联位点与已报道的一些 QTL 位点位置相同或相近。例如,本研究与株高显著关联的 8 号染色体 TC7268S 位点、6 号染色体 CAMS-361 位点和 2 号染色体 CAMS-327 位点分别与株高 QTLs 位点 *PH-8.2*<sup>[10]</sup>、*PH13.1*<sup>[11]</sup>、*PH-2*<sup>[10]</sup> 和 *PH14.1*<sup>[11]</sup> 位置相近或相同;2 号染色体的始花节位关联位点 Hpms1-106 与 Tan 等<sup>[22]</sup>检测到的 QTL 位点 *Nle2.1* 位置相同,2 号染色体的另一个始花节位关联位点 CAMS-327 在不同的研究中均有报道<sup>[11, 22, 31-33]</sup>,说明这是一个调控辣椒始花节位的重要位点;单果质量 CAMS-327 位点与前人报道的 *fw21.1* 位点相同<sup>[32]</sup>,与 *FW-2.2* 位点位置相近<sup>[10]</sup>;果纵径关联位点 CAMS-327、PM22、CAMS-075 和 pmc0491C 分别与果纵径 QTLs *pauf12.2*<sup>[2]</sup>、*FL-3.1*<sup>[10]</sup>、*Qfl.iivr.3.2*<sup>[9]</sup> 和 *FL-3.5*<sup>[10]</sup> 的位置相近,TC7268S 位点与 Dwivedi 等<sup>[9]</sup>检测到的 *Qfl.iivr.3.2* 位置一致;果横径 HpmsE132 位点

与 *FD-11* 位置相近<sup>[10]</sup>;果形指数关联位点 CAMS-844 和 CAMS-065 分别与果形 2017 和果形 2016 位点相近<sup>[31]</sup>;果肉厚度关联位点 CAMS-327 与 QTL *PT14.1*<sup>[11]</sup> 位置一致。本研究还检测到一些鲜见报道的关联位点,可见基于自然群体的关联分析与基于家系群体的连锁作图分析结果,可以相互验证和补充<sup>[34]</sup>,有助于关联位点或 QTLs 的高效精准鉴定。

本研究解析了辣椒 7 个农艺性状关联位点,发掘出与株高、始花节位、单果质量、果纵径、果横径、果形指数和果肉厚度关联的优异等位变异,如 TC7268Sa、CAMS-327a、HpmsE132a、ge35-141pmH0135Ca、CAMS-454c 和 Hpms2-24a 等,筛选出 B003、B020、B042、B048、B052 和 V06C1707 等优良载体材料。本研究发掘的优良载体材料,既可作为 7 个农艺性状遗传分析的亲本材料,也可直接用于辣椒品种改良,如育种目标为果大肉厚的丰产型杂交品种时,可选择携带 CAMS-327a、HpmsE132a 和 Hpms1-155a 三个果重增效优异等位变异的 B048、B052 和 V06C1898 作亲本;育种目标为早熟辣椒杂交品种时,同时携带 TC7268Sa 和 CAMS-327a 两个始花节位减效优异等位变异的 B003、V06C0007 和 V06C1321 是理想亲本材料。本研究所指优异等位变异要根据特定育种目标而定,如选育早熟辣椒杂交品种时,始花节位减效等位变异为优异等位变异,选育晚熟辣椒杂交品种时,始花节位增效



等位变异为优异等位变异。在本研究中,一些贡献率较低的位点可能是微效 QTLs,也可能受分子标记数量所限,分子标记与目标基因较远,导致低估目标基因的贡献率,后期可通过在目标区域增加标记密度进行深入挖掘。

## 4 结论

本研究基于 194 份辣椒核心种质表型数据和 58 个 SSR 标记基因型数据,通过关联分析鉴定 7 个农艺性状关联位点。GLM 和 MLM 方法分别检测到 20 个和 17 个 SSR 关联位点,这些位点与连锁作图定位的 QTLs 可互相验证和补充。其中,有 12 个位点被两种方法同时检测到,基于其表型效应发掘出一系列优异等位变异和优良农艺性状载体材料,后期可在目标区域增加标记密度以提高定位精度。本研究结果对辣椒相关农艺性状的优异基因发掘、分子标记辅助选择与聚合育种具有重要的指导意义。

## 参考文献:

- [ 1 ] 王立浩, 马艳青, 张宝玺. 我国辣椒品种市场需求与育种趋势[J]. 中国蔬菜, 2019(8): 1-4
- [ 2 ] Arjun K, Dhaliwal M S, Jindal S K, Fakrudin B. Mapping of fruit length related QTLs in interspecific cross (*Capsicum annum* L. × *Capsicum galapagoense* Hunz.) of chilli[J]. Breeding Science, 2018, 68(2): 219-226
- [ 3 ] 魏家香, 俞佳虹, 程远, 叶青静, 王荣青, 阮美颖, 姚祝平, 周国治, 李志邈, 杨悦俭, 万红建. 辣椒遗传图谱的构建及主要农艺性状 QTL 定位的研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(13): 4390-4397
- [ 4 ] 宋钊, 夏碧波, 张白鸽, 李颖, 徐小万, 程蛟文, 曹健, 胡开林. 辣椒遗传图谱与基因定位研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(6): 1903-1922
- [ 5 ] Cui Z H, Xia A A, Ao Z, Luo J H, Yang X H, Zhang L J, Ruan Y Y, Yan H. Linkage mapping combined with association analysis reveals QTL and candidate genes for three husk traits in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(10): 2131-2144
- [ 6 ] Zhao X W, Luo L X, Cao Y H, Liu Y J, Li Y H, Wu W M, Lan Y Z, Jiang Y W, Gao S B, Zhang Z M, Shen Y O, Pan G T, Lin H J. Genome-wide association analysis and QTL mapping reveal the genetic control of cadmium accumulation in maize leaf[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 91
- [ 7 ] 曹英杰, 杨剑飞, 王宇. 全基因组关联分析在作物育种研究中的应用[J]. 核农学报, 2019, 33(8): 1508-1518
- [ 8 ] Rao G U, Chaim A B, Borovsky Y, Paran I. Mapping of yield-related QTLs in pepper in an interspecific cross of *Capsicum annum* and *C. frutescens*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(8): 1457-1466
- [ 9 ] Dwivedi N, Kumar R, Paliwal R, Kumar U, Kumar S, Singh M, Singh R K. QTL mapping for important horticultural traits in pepper (*Capsicum annum* L.) [J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2015, 24(2): 154-160
- [ 10 ] Han K, Jeong H J, Yang H B, Kang S M, Kwon J K, Kim S, Choi D, Kang B C. An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annum*) [J]. DNA Research, 2016, 23(2): 81-91
- [ 11 ] 周坤华, 雷刚, 方荣, 陈学军, 缪南生. 利用辣椒种间 F<sub>2</sub> 和 F<sub>2,3</sub> 两个群体进行其主要农艺性状 QTL 分析[J]. 园艺学报, 2015, 42(5): 879-889
- [ 12 ] Tabkhkar N, Rabiei B, Lahiji H S, Chaleshtori M H. Genetic variation and association analysis of the SSR markers linked to the major drought-yield QTLs of rice[J]. Biochemical Genetics, 2018, 56(4): 356-374
- [ 13 ] Mei Y J, Yu J W, Xue A L, Fan S L, Song M Z, Pang C Y, Pei W F, Yu S X, Zhu J. Dissecting genetic network of fruit branch traits in upland cotton by association mapping using SSR markers[J]. PLoS One, 2017, 12(1): e162815
- [ 14 ] 袁欣捷, 方荣, 周坤华, 马辉刚, 何烈干, 陈学军. 辣椒疫病抗性关联分析及优异等位变异挖掘[J]. 植物遗传资源学报, 2019, 4(20): 1026-1040
- [ 15 ] 吴茵. 基于 SRAP, SSR 标记的辣椒种质遗传多样性分析与核心种质构建[D]. 南昌: 江西农业大学, 2017
- [ 16 ] 袁欣捷, 周坤华, 吴茵, 方荣, 陈学军. 辣椒核心种质遗传多样性及群体结构分析[J]. 分子植物育种, 2019, 17(9): 3090-3104
- [ 17 ] Lee J M, Nahm S H, Kim Y M, Kim B D. Characterization and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(4): 619-627
- [ 18 ] Huang S W, Zhang B X, Dan M, Cardle L, Yang G M, Guo J Z. Development of pepper SSR markers from sequence databases[J]. Euphytica, 2001, 117(2): 163-167
- [ 19 ] Gibum Y, Je Min L, Sanghyeob L, Doil C, Byung-Dong K. Exploitation of pepper EST-SSRs and an SSR-based linkage map[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 114(1): 113-130
- [ 20 ] Minamiyama Y, Tsuru M, Hirai M. An SSR-based linkage map of *Capsicum annum* [J]. Molecular Breeding, 2006, 18(2): 157-169
- [ 21 ] Flavio B, Sorrells M E. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. [J]. Genetics, 2006, 172(2): 1165-1177
- [ 22 ] Tan S, Cheng J W, Zhang L, Qin C, Nong D G, Li W P, Tang X, Wu Z M, Hu K L. Construction of an interspecific genetic map based on InDel and SSR for mapping the QTLs affecting the initiation of flower primordia in pepper (*Capsicum* spp.) [J]. PLoS One, 2015, 10(3): e119389
- [ 23 ] 唐友, 王永江, 张继成, 许薇. 基于 MLM 混合线性模型的大豆全基因组关联分析可行性研究[J]. 大豆科学, 2019, 38(2): 212-216
- [ 24 ] 孙晓雪, 孙健, 王敬国, 刘化龙, 赵宏伟, 梁银培, 邹德堂. 水稻赖氨酸和总黄酮含量的 QTL 定位及环境互作分析[J]. 核农

- 学报, 2017, 31(9): 1684-1692
- [25] 翟俊鹏, 李海霞, 毕惠惠, 周思远, 罗肖艳, 陈树林, 程西永, 许海霞. 普通小麦主要农艺性状的全基因组关联分析[J]. 作物学报, 2019, 45(10): 1488-1502
- [26] 徐婷婷, 马杰, 迟天华, 叶丹, 管志勇, 房伟民, 陈发棣, 张飞. 切花菊苗期抗寒性评价及相关的分子标记挖掘[J]. 核农学报, 2019, 33(1): 199-207
- [27] 鲁秀梅, 张宁, 陈劲枫, 钱春桃. 作物基因聚合育种的研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, 15(4): 1445-1454
- [28] Wang H, Xu S T, Fan Y M, Liu N N, Zhan W, Liu H J, Xiao Y J, Li K, Pan Q C, Li W Q, Deng M, Liu J, Jin M, Yang X H, Li J S, Li Q, Yan J B. Beyond pathways: Genetic dissection of tocopherol content in maize kernels by combining linkage and association analyses [J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(8): 1464-1475
- [29] Wen T W, Wu M, Shen C, Gao B, Zhu D, Zhang X L, You C Y, Lin Z X. Linkage and association mapping reveals the genetic basis of brown fibre (*Gossypium hirsutum*) [J]. Plant Biotechnol Journal, 2018, 16(9): 1654-1666
- [30] 梁慧珍, 董薇, 许兰杰, 余永亮, 杨红旗, 谭政伟, 夏伟, 陈鑫伟. 不同营养水平水培条件下幼苗期大豆下胚轴性状 QTL 定位与上位互作分析[J]. 核农学报, 2018, 32(2): 227-235
- [31] 赵红. 我国辣椒核心种质评价及其主要园艺性状的全基因组关联分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018
- [32] 宗洪霞. 辣椒分子遗传图谱的构建与果实相关性状 QTL 分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2013
- [33] Yelena B, Sharma V K, Henk V, Ilan P. *CaAP2* transcription factor is a candidate gene for a flowering repressor and a candidate for controlling natural variation of flowering time in *Capsicum annuum* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(6): 1073-1082
- [34] 岳庆春, 傅迦得, 章辰飞, 吴月燕. 植物关联分析应用研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(18): 24-30

## Association Analysis of Important Agronomic Traits in Pepper (*Capsicum annuum* L.) and Mining of Elite Alleles

YUAN Xinjie FANG Rong ZHOU Kunhua LEI Gang HUANG Yueqin CHEN Xuejun\*

(Vegetable and Flower Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang, Jiangxi 330200)

**Abstract:** In order to explore the associated loci and elite alleles for important agronomic traits of pepper, including plant height, first flower node, fruit weight, fruit length, fruit diameter, fruit shape index and pericarp thickness, the genotyping data of 58 SSR markers which distributed on 12 chromosomes in 194 *Capsicum annuum* core collections were used to detect association with 7 phenotypic traits by using GLM (general linear model, GLM) and MLM (mixed linear model, MLM) methods. The results showed that 20 associated SSR loci were detected by GLM methods, which explain 2.09%~21.91% of the phenotypic variance; 17 associated SSR loci were detected by MLM methods, which explain 2.07%~7.24% of the phenotypic variance; 12 loci were detected by both methods; elite alleles such as TC7268Sa, CAMS-327a, HpmsE132a, ge35-141pmH0135Ca, CAMS-454c and Hpms2-24a were explored based on the phenotypic effect of each associated locus; 28 typical excellent carrier materials, including germplasm B003, B010, B015, B020, B022, B042, B048, B052, B097, B111, B134, B138, B166, B178, B351, B352, C005, C014, V06C0007, V06C0295, V06C1082, V06C1088, V06C1187, V06C1321, V06C1600, V06C1707, V06C1719 and V06C1898 were selected based on these elite alleles. The results in this study provided theoretical guidance and valuable natural resources for the excavation of excellent genes, marker-assisted selection breeding and pyramiding breeding for related agronomic traits in pepper.

**Keywords:** pepper, important agronomic traits, association analysis, elite alleles