

# 利用 *Solanum pennellii* LA0716 渐渗系群体初步定位番茄果实硬度 QTL

刘磊, 宋燕, 郑峥, 李君明

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘要:** 硬度是番茄仅次于风味的品质决定因子。利用来自番茄野生资源 *S. pennellii* LA0716 的渐渗系 (IL, introgression line) 群体, 采用穿刺法测定完全红熟期番茄的果实硬度。结果表明, 番茄果实果肩、中部和果蒂 3 个部位的硬度极显著正相关。根据渐渗系遗传图谱, 对影响果实硬度的位点进行了初步定位, 共检测到 5 个可明显提高番茄果实硬度的 QTL ( $qF-p-1$ 、 $qF-p-2$ 、 $qF-p-3$ 、 $qF-p-4$  与  $qF-p-11$ ), 分别位于第 1、2、3、4 和 11 号染色体上, 其中  $qF-p-4$  贡献率最大; 2 个可显著降低果实硬度的 QTL ( $qS-p-4$  和  $qS-p-10$ ), 分别位于第 4 和 10 号染色体上, 其中  $qS-p-10$  效应最大。通过比较分析发现, 本研究定位的多数 QTL 与前人在番茄野生种定位的影响硬度的 QTL 同位, 说明番茄硬度在遗传和进化上可能具有一定的保守性。研究结果为番茄硬度 QTL 的精细定位、克隆及遗传改良奠定了一定基础。

**关键词:** 番茄; 渐渗系; 果实硬度; QTL

## QTL Mapping of Fruit Firmness with an Introgression Line Population Derived from the Wild Tomato Species *Solanum pennellii* LA0716

LIU Lei, SONG Yan, ZHENG Zheng, LI Jun-ming

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

**Abstract:** Fruit firmness is considered as essential trait for tomato fruit quality and ranks as second importance of the tomato evaluation index after fruits flavor. In this study, by using the introgression line (IL) population derived from *S. pennellii* LA0716, the firmness of tomato were measured in three part of the red mature fruits including fruit shoulder, mid-part and pedicel through puncture test. Our results indicated that there was a significant correlation among different parts of the fruits for the firmness. Based on the genetic map of the introgression line, five QTLs named  $qF-p-1$ ,  $qF-p-2$ ,  $qF-p-3$ ,  $qF-p-4$  and  $qF-p-11$  for increasing the fruit firmness were located on chromosome 1, 2, 3, 4 and 11 respectively. In addition, two QTLs named  $qS-p-4$  and  $qS-p-10$  for reducing the firmness of tomato fruit were located on chromosome 4 and 12. Among these QTLs,  $qF-p-4$  accounted for the highest firm variation and  $qS-p-10$  accounted for the highest soft variation. Compared with the firm QTLs that previously identified from other wild tomato species, we found that most of the QTLs were co-localized on the tomato chromosomes. It indicated that the tomato fruit texture might be a trait which was been selected during the domestication. Results obtained in this study would be of great benefit for fine mapping and cloning of the major QTLs which controlled the tomato fruit firmness, and a foundation for the firmness improvement in tomato breeding.

**Key words:** tomato; introgression line; fruit firmness; QTL

收稿日期: 2014-07-08 修回日期: 2014-08-05 网络出版日期: 2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1642.014.html>

**基金项目:** 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目; 加工专用型蔬菜育种科研团队项目; 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (201303115); 科研支撑计划项目 (2012BA002B00)

第一作者研究方向为番茄遗传育种。E-mail: liulei02@caas.cn

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

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)果实硬度不仅决定其货架期和耐储运性,而且影响果实的风味,是决定果实品质的重要元素<sup>[1-2]</sup>。高可溶性固形物、高硬度和高色素等是番茄的重要加工性状<sup>[3]</sup>。番茄是呼吸跃变型果实,伴随果实成熟,硬度明显下降。成熟过程中相关基因的表达导致果胶溶解、细胞壁多糖解聚合与细胞壁溶胀的加快,最终导致果实质地的变化<sup>[4]</sup>。基于番茄全基因组序列,已注释了700多个与细胞壁功能有关的基因,其中50多个在果实成熟过程中有不同程度的表达<sup>[2]</sup>。

通过遗传学改良番茄硬度和耐贮运性已有30多年的历史,主要是利用抑制成熟(*rin*)、不成熟(*nor*)、永不成熟(*Nr*)及阿考帕卡(*alc*)等果实成熟突变体。这些突变体中乙烯与果实软化酶的合成受抑制,成熟过程无呼吸跃变或峰值很低,果实成熟缓慢。这些基因的利用虽然可增加果实的硬度并延长货架期,但也不同程度地影响了果实的品质,如番茄红素含量等明显降低<sup>[5-6]</sup>。

人们利用野生资源拓宽栽培种遗传背景和改良不同性状的同时,发现野生资源含多个可提高番茄果实硬度的位点。利用AB-QTL策略,分别从醋栗番茄(*S. pimpinellifolium*)、潘那利番茄(*S. Pennellii*)、秘鲁番茄(*S. Peruvianum*)等野生种中定位了许多控制果实硬度的QTL。其中从醋栗番茄LA1589鉴定了位于第2、3、4和8号染色体上可增加果实硬度的4个QTL<sup>[7]</sup>,从秘鲁番茄LA1706鉴定了位于第1、3、4、6、9和11号染色体上可增加果实硬度的6个QTL<sup>[8]</sup>,从潘那利番茄LA1657鉴定了位于第2和10号染色体上可增加果实硬度的3个QTL<sup>[9]</sup>,从樱桃番茄(*S. lycopersicon* var. *Cerasiforme*) Cervil定位了可增加或降低果实硬度的各5个QTL<sup>[10]</sup>,进一步研究还发现,来自Cervil的QTL9可增加果实的穿刺硬度,且遗传效应稳定<sup>[3]</sup>。利用潘那利番茄LA0716渐渗系群体,发现IL2-4和IL3-4包含的位点可增加果实硬度,其中IL2-4包含的QTL位于标记TG 453-TG567间约8.6 Mb区域内,共有5个QTL,其中QTL2.2调控一个乙烯响应因子,导致果实变软;QTL2.5调控一个果胶甲酯酶,可增加果实硬度<sup>[11]</sup>。利用*alc*突变体与栽培番茄Vaibhav的F<sub>2</sub>群体,发现了4个可增加果实硬度的QTL,其中*fr-fil*正向调控果实硬度的发育<sup>[12]</sup>。

渐渗系(IL, introgression line)是由供体亲本单

个小片段在一致的遗传背景下形成的近等基因系(NIL, near-isogenic line)群体。利用IL进行QTL定位,不仅可以消除上位效应,鉴定微效QTL,而且可以进行多年多点重复试验,最大程度地验证QTL与环境的互作。鉴定出的QTL,每一单片段均有侧翼标记,可直接用于辅助选育,也为其广泛应用提供一定的科学依据<sup>[13]</sup>。目前,已利用来自LA0716的渐渗系群体,定位了包括果实硬度<sup>[11]</sup>在内的大量可用于番茄遗传改良的基因和QTL<sup>[13]</sup>,但对于果实不同部位及可降低果实硬度的QTL尚未有相关报道。因此,本试验利用来自LA0716的渐渗系群体,对影响番茄果实不同部位硬度的QTLs进行了初步分析与定位。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

潘那利番茄LA0716的渐渗系群体由TGRC(Tomato Genetic Resource Center)提供。该渐渗系群体由最初渗入的较长片段的50个IL和渗入片段较小且与50个IL不同程度重叠的25个亚渐渗系组成。本研究利用能够涵盖所有片段的48个IL及其轮回亲本栽培番茄M82为材料。每个IL种植10株,选取发育正常完全红熟的果实20个,用于硬度测定。

### 1.2 试验方法

采用穿刺法测定果实硬度。硬度计为日本HM-1型手持果实硬度计,探头为圆锥形,分别测量果实的果肩、中部与果蒂3个部位的硬度。

### 1.3 数据统计与分析

采用DPS 7.5与Excel进行分析,当 $P < 0.05$ 或 $P < 0.01$ 时,认为该IL含有一个QTL。

### 1.4 相关QTL的定义

对鉴定的能够增加果实硬度的QTL定名为 $qF-p$ -(Quantitative loci of firmness from *S. pennellii*);对降低果实硬度的QTL定名为 $qS-p$ -(Quantitative loci of softness from *S. pennellii*),其后跟随染色体位置数字。如果一条染色体上有2个或2个以上的QTL,则用a、b、c等来区分<sup>[14]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 番茄果实不同部位硬度及相关性分析

方差分析表明,各渐渗系个体间果实果肩、中部及果蒂各部位的硬度均差异极显著( $P < 0.01$ )。图1所示为渐渗系群体不同个体及其轮回亲本M82果

实果肩部位的硬度平均值,共有 18 个 ILs 的果肩硬度高于对照 M82 ( $6.43 \text{ Kg/cm}^2$ ), 其中 IL4-2 ( $7.01 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最高, 平均较 M82 提高 9.02%; IL10-1 ( $5.32 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最低, 平均较 M82 降低 17.26%。图2 所示为果实中部的硬度平均值,共有 20 个 ILs 的果实中部硬度高于 M82 ( $5.96 \text{ Kg/cm}^2$ ), 其中 IL4-2 ( $6.90 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最高, 平均较 M82 提高 15.77%; IL10-1 ( $4.80 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最低, 平均较 M82 降低 19.46%。图3 为果实果蒂部位的硬度平均值,共有 34 个 ILs 的果蒂硬度高于 M82 ( $5.90 \text{ Kg/cm}^2$ ), IL4-2 ( $7.32 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最高, 平均较 M82 提高 24.07%;

IL10-1 ( $5.14 \text{ Kg/cm}^2$ ) 最低, 平均较 M82 降低 12.88%。

根据相关性分析,番茄果实不同部位之间的硬度,相关性均达极显著水平,果肩硬度与果实中部硬度相关性系数为 0.89,果肩与果蒂相关性系数为 0.80,其中果实中部硬度与果蒂硬度的相关性最高达 0.92。不同部位的硬度虽略有变化,但不同渐渗系之间的硬度差异及变化趋势基本一致,IL4-2 果实各部位的硬度均为最高,IL10-1 果实各部位的硬度均最低。

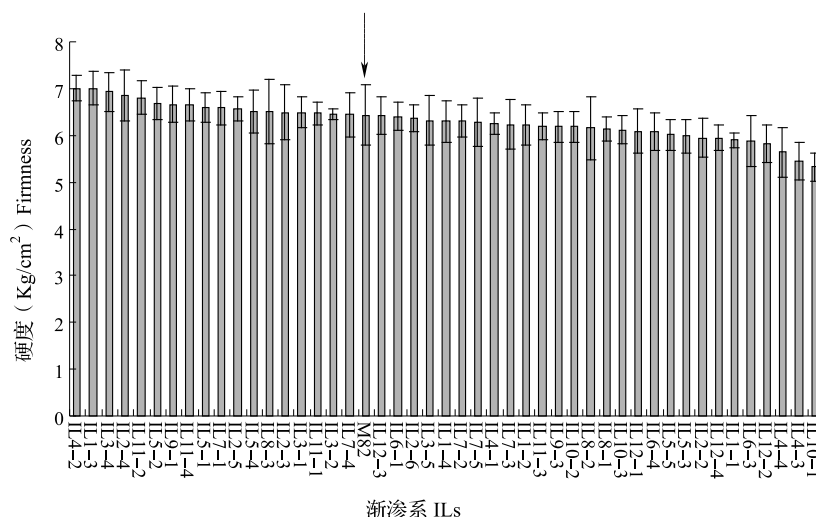


图 1 番茄果实果肩硬度

Fig.1 The firmness of tomato fruit shoulder

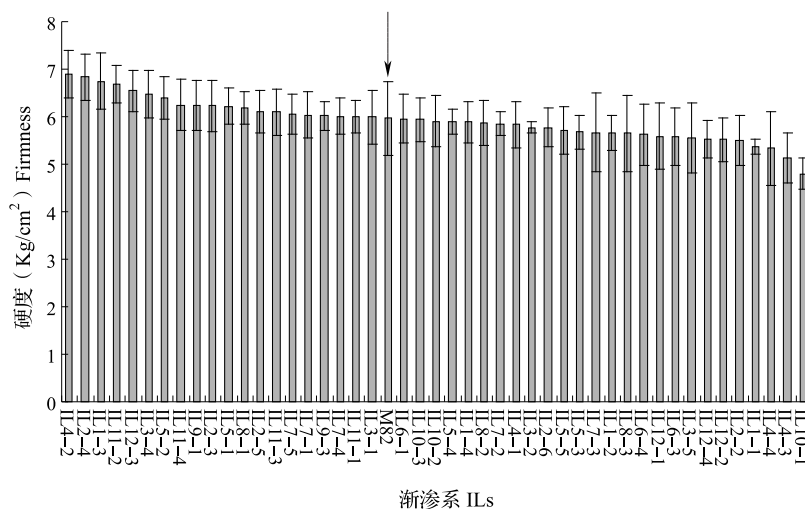


图 2 番茄果实中部硬度

Fig.2 The firmness of tomato fruit middle

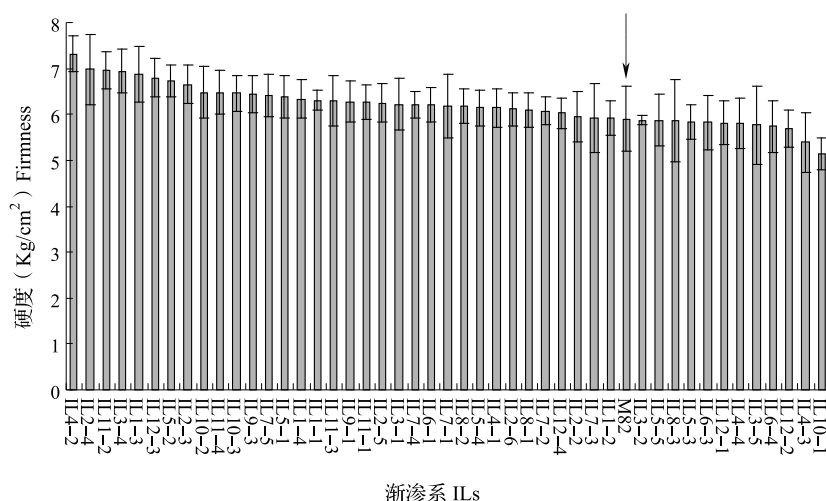


图3 番茄果实果蒂硬度

Fig. 3 The firmness of tomato fruit hilum

## 2.2 果实硬度 QTL 定位与分析

由于番茄果实不同部位间硬度具有很高的相关性,说明控制番茄果实不同部位硬度的位点基本相同,从而影响整个果实的硬度。因此,本研究综合番茄果实 3 个不同部位的硬度进行了方差分析。结果表明,25 个 ILs 的硬度较 M82 增加,其中 IL4-2、IL1-3、IL2-4、IL3-4 和 IL11-2 等 5 个 ILs 与 M82 达到了极显著差异( $P < 0.01$ ),含有可提高番茄果实硬度的 QTL,IL4-2 增加果实硬度的效应最大。21 个 ILs 较 M82 硬度降低,其中 IL4-3、IL10-1 与 M82 达到了极显著差异( $P < 0.01$ ),含有降低果实硬度的 QTL,IL10-1 效应最大。

基于 Y. Eshed 等<sup>[15]</sup>构建的 LA0716 与 M82 的 IL 遗传连锁图谱,Q. Pan 等<sup>[16]</sup>根据不同渗入片段重叠将其分为 120 个 bins 结果,共定位了 5 个可增加果实硬度的 QTL( $qF-p-1$ 、 $qF-p-2$ 、 $qF-p-3$ 、 $qF-p-4$  与  $qF-p-11$ )。在可增加果实硬度的 25 个 ILs 中,IL4-2 硬度最高,与之有重叠区域的 IL4-1 与 M82 差异不显著,IL4-3 果实硬度明显较低且与 M82 差异显著,可能由于 IL4-3 抑制了与 IL4-3 重叠区域的 IL4-2 内增加果实硬度的 QTL 的效应,该 QTL 可能位于 4-E 区,侧翼标记为 TG182-TG208,将其命名为  $qF-p-4$ ,但仍需要检测含有更小片段的 IL4-3-2 的果实硬度,以便进一步确定该 QTL 的位置。同理,分别定位了  $qF-p-1$ 、 $qF-p-2$ 、 $qF-p-3$  和  $qF-p-11$  等 QTL。

依据上述原则,定位了 2 个降低果实硬度的 QTL( $qS-p-4$  与  $qS-p-10$ ),分别位于第 4 和第 10 号染色体上。

## 3 讨论

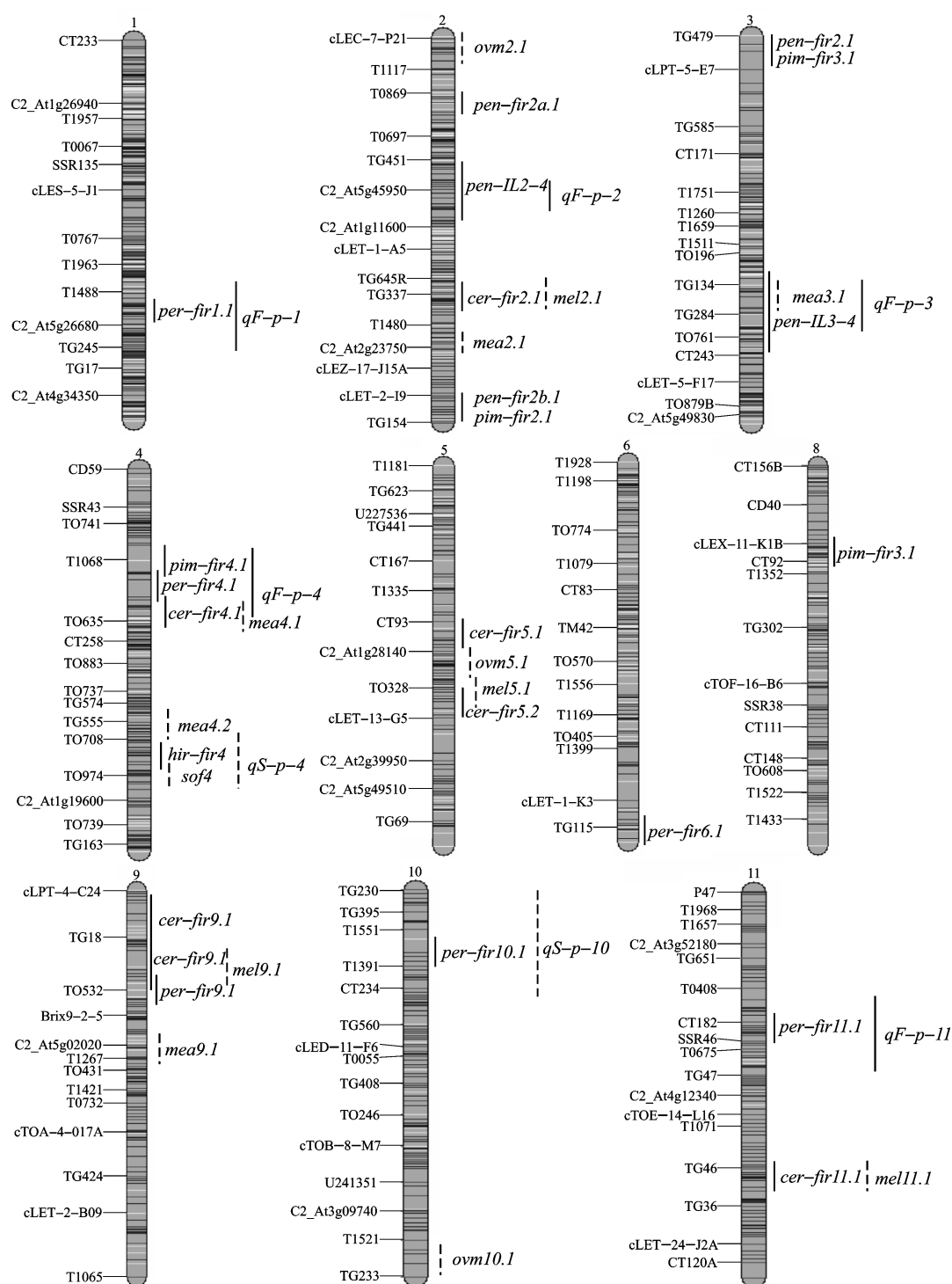
### 3.1 番茄果实硬度的测定方法

果实硬度是一个模糊概念,没有明确的定义和检测技术,其评价技术多为主观<sup>[17]</sup>。前人研究表明,采用仪器和感官检测具有明显的相关性<sup>[18]</sup>。目前,除用手直接感觉果实硬度外,多数通过压力法或穿刺法进行检测。穿刺硬度计广泛用于手感较硬果实硬度的测试<sup>[19]</sup>。1925 年 Magness 和 Taylor 制造的 MT 硬度计,最初目的是用来挑选成熟果实,之后广泛用于测试果实硬度<sup>[18,20]</sup>。围绕减少果实形变、减少震动以及空气影响,设计了多种快速非破坏性检测果实硬度的仪器,尽管有些试验的相关系数高达 0.94,但仍难以确定一种广泛接受的检测方法<sup>[20]</sup>。研究证明,果皮穿刺试验和整果压力试验均可测试硬度,圆形探针检测对随后的压力检测影响较小<sup>[21]</sup>。因此,本试验采用日本 HM-1 型手持果实硬度计,圆锥形探头,测定番茄果实硬度。

由于控制果实均匀成熟的基因影响果实的成熟特征<sup>[22]</sup>,因此本试验分别对番茄果实果肩、中部与果蒂 3 个部位测定其硬度。结果表明,不同部位相关性均极显著,其中果实中部和果蒂硬度的相关性最高,果肩与中部硬度的相关性次之,果肩与果蒂硬度的相关性最低。说明控制果实硬度的位点影响整个果实,可能为同一位点,但由于不同部位组织结构差异或者测试误差,导致不同部位存在一定的差异。

### 3.2 番茄果实硬度 QTL 定位及同位分析

番茄果实的硬度不仅决定于基因型,还受环境条件(如不同种植年份和地区等)影响<sup>[3,18]</sup>,如秘鲁



实线为增强果实硬度 QTL, 虚线为降低果实硬度 QTL

The solid lines mean firm QTLs, the dotted lines mean soft QTLs

图 4 番茄果实硬度相关 QTL 的定位及同位比较

Fig. 4 The co-localization of QTLs for tomato fruit firmness and softness

番茄 LA1708 第 4 号染色体上标记 CT50-CT73 间可显著降低硬度的 QTL, 在不同地区种植时效应变化较大<sup>[23]</sup>。本研究只进行了 1 年试验, 因此一些微弱或者受环境影响较大的 QTL 的鉴定可能会受到一

定的影响。本试验通过对果实不同部位的硬度测定, 发现不同部位影响果实硬度相关性均较高, 综合不同数据结果, 共鉴定出 5 个可提高果实硬度的 QTL, 其中 *qF-p-2* 和 *qF-p-3* 与前人利用 LA0716 所



定位的 *pen-IL-2-4* 和 *pen-IL-3-4*<sup>[11,24]</sup> 吻合,说明试验结果可靠。番茄高密度连锁图谱为不同遗传资源控制果实硬度的 QTL 同位分析提供了可能。通过比较采用 Sol genomics network Tomato-EXPEN 2000 建立的番茄果实硬度相关 QTL 的定位及同位(图 4)分析发现,*qF-p-1* 与来自 LA1706 第 1 号染色体上标记 CT267-TG465 间的 *per-fir1.1*<sup>[8]</sup> 同位,*qF-p-11* 与第 11 号染色体上标记 TG466 附近的 *per-fir11.1*<sup>[8]</sup> 同位;*qF-p-4* 与来自 LA1589 的 *pim-fir4.1*<sup>[7]</sup>、来自 LA1706 的 *per-fir4.1*<sup>[8]</sup> 以及来自 Cervil 控制果实变软、表皮、硬度与色素系数等性状的复合 QTL<sup>[10,25]</sup> 同位;来自 LA1589 的 *pim-fir3.1*<sup>[7]</sup> 与来自 LA1706 的 *per-fir3.1*<sup>[8]</sup> 同位。本研究还鉴定出 2 个可明显降低果实硬度的 QTL,其中 *qS-p-10* 前人未曾报道,为新发现的降低果实硬度的 QTL。本研究还发现,不同种间降低果实硬度的 QTL 也存在明显的同位,如 *qS-p-4* 与来自 Cervil 的 *mea4.2*<sup>[10,25]</sup> 及来自 LA1708 位于标记 CT50-CT73 间的 QTL<sup>[23]</sup> 同位。上述结果也说明,降低果实硬度的 QTL 在遗传和进化上具有较高的保守性。同时,还发现不同番茄野生种间,一些增强与降低果实硬度的 QTL 亦存在同位现象,如 *qF-p-3* 与来自 Cervil 的 *mea3.1*, *cer-fir4.1* 与 *mea4.1*, *cer-fir5.2* 与 *mel5.1*, *cer-fir9.1* 与 *mel9.1*<sup>[10,25]</sup>,以及来自 LA1657 的 *pen-fir10.1*<sup>[9]</sup> 与 *qS-p-10* 等。而且,IL2-4 渗入片段位于标记 TG453-TG567 间约 8.6 Mb 区域内,同时含有可使果实变软的 QTL2.2 和增加果实硬度的 QTL2.5<sup>[11]</sup>。说明增强与降低果实硬度的 QTL 可能存在类似的进化机制。

### 3.3 番茄果实硬度调控机制

番茄果实硬度取决于其组织结构和细胞壁的化学特性<sup>[26]</sup>,果实成熟软化即是细胞壁变薄、细胞间物质丧失与细胞间接触减少的过程<sup>[27]</sup>。果胶是植物细胞壁的主要成分,抑制果胶的降解可阻止果实的软化<sup>[27]</sup>。果实变软是多种细胞壁多糖酶协同,导致果胶降解,可溶性果胶增多<sup>[28]</sup>;多聚半乳糖醛酸酶(PG, polygalacturonase)是降解果实果胶的主要酶<sup>[29]</sup>。如 Cervil 第 9 号染色体上标记 Lin5-TG345 间,包含调控细胞壁半乳糖代谢的位点,从而影响果实的硬度<sup>[23,30]</sup>。因此,明确相关基因与细胞壁蛋白质组的功能,是改善果实硬度的基础<sup>[31-32]</sup>。目前,基于番茄基因组测序和成熟相关的转录组学,已注释了 700 多个与细胞壁功能有关的基因,发现 50 多个基因在果实成熟过程中不同程度的表达,编码与

细胞壁结构变化有关的蛋白质<sup>[33]</sup>。虽然相关研究表明,番茄果实质地由硬到软与成熟过程中细胞壁的降解有关,但动力学分析表明番茄果实硬度的差异在细胞膨胀期(开花后 14 d)就出现,并持续不变<sup>[18]</sup>,说明番茄果实硬度差异在发育早期也已存在。因此,结合基因遗传和表达调控、物理、化学和生理代谢等途径<sup>[10]</sup>,将有助于深入理解果实硬度的调控机制。

### 3.4 番茄果实硬度育种

番茄果实硬度由多基因控制,因此果实硬度的提高需要多个位点的累加<sup>[32,34]</sup>。特别是一些遗传效应稳定的 QTL,如来自 Cervil 的 *cer-fir4.1*<sup>[3]</sup> 及本研究与前人鉴定的包含在 IL2-4 和 IL3-4 的 QTL,具有较好的利用价值。在利用这些 QTL 进行果实硬度遗传改良时,还需要明确不同 QTL 的遗传效应,如来自 Cervil 位于标记 CT192-TG075 间的硬度相关 QTL 呈隐性遗传,只有在纯合条件下才可明显改善果实硬度<sup>[35]</sup>。本试验利用 IL 群体鉴定出系列增加和降低果实硬度的 QTL,为明确这些 IL 包含的 QTL 提供了便利条件。另外,由 QTL 同位分析还可以得知,一些增加和降低果实的 QTL 存在明显的同位,因此,在转育及利用不同野生资源时,也应明确不同野生资源的来源,以便于为改善果实硬度提供便利条件。

### 参考文献

- [1] Tu S S, Choi Y J, McCarthy M J, et al. Tomato quality evaluation by peak force and NMR spin-spin relaxation time[J]. Postharvest Biol Technol, 2007, 44: 157-164
- [2] Seymour G B, Chapman N H, Chew B L, et al. Regulation of ripening and opportunities for control in tomato and other fruits[J]. Plant Biotechnol J, 2013, 11: 269-278
- [3] Aurand R, Faurobert M, Page D, et al. Anatomical and biochemical trait network underlying genetic variations in tomato fruit texture[J]. Euphytica, 2012, 187: 99-116
- [4] Kaur P, Samuel D V K, Bansal K C. Fruit-specific over-expression of *LeEXPI* gene in tomato alters fruit texture[J]. Plant Biotechnol & Biotechnol, 2010, 19(2): 177-183
- [5] 薛玉梅, 穆欣, 许明. 番茄迟熟基因突变体的研究进展[J]. 中国蔬菜, 2006(10): 32-34
- [6] 田波涛, 李景富, 许向阳. 番茄不成熟基因 *nor* 的 AFLP 分子标记研究进展[J]. 中国瓜菜, 2009(3): 35-38
- [7] Tanksley S D, Grandillo S, Fulton T M, et al. Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium* [J]. Theor Appl Genet, 1996, 92: 213-224
- [8] Fulton T M, Beck-Bunn T, Emmatty D, et al. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 881-894
- [9] Frary A, Fulton T M, Zamir D, et al. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* - *L. pennellii* cross and identification of possible orthologs in the Solanaceae [J]. Theor Appl

- Genet, 2004, 108: 485-496
- [10] Causse M, Saliba-Colombani V, Lesschaeve I, et al. Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 2. Mapping QTLs for sensory attributes[J]. Theor Appl Genet, 2001, 102: 273-283
- [11] Chapman N H, Bonnet J, Grivet L, et al. High-resolution mapping of a fruit firmness-related quantitative trait locus in tomato reveals epistatic interactions associated with a complex combinatorial locus[J]. Plant Physiol, 2012, 159: 1644-1657
- [12] Yogendra K N, Gowda P H R. Phenotypic and molecular characterization of a tomato (*Solanum lycopersicum* L.) F<sub>2</sub> population segregation for improving shelf life[J]. Genet Mol Res, 2013, 12 (1): 506-518
- [13] 张春芝, 刘磊, 孙玉燕, 等. 番茄渐渗系群体及其利用研究进展[J]. 园艺学报, 2010, 37(11): 1863-1872
- [14] McCouch S R, Cho Y G, Yano M P E, et al. Report on QTL nomenclature[J]. Rice Genet Newslett, 1997, 14: 11-13
- [15] Eshed Y, Zamir D. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: A tool for fine mapping of genes[J]. Euphytica, 1994, 79: 175-179
- [16] Pan Q, Liu Y S, Budai H O, et al. Comparative genetics of nucleotide binding site-leucine rich repeat resistance gene homologues in the genomes of two dicotyledons: Tomato and *Arabidopsis*[J]. Genetics, 2000, 155: 309-322
- [17] Lesage P, Destain M F. Measurement of tomato firmness by using a non-destructive mechanical sensor[J]. Postharvest Biol Technol, 1996, 8: 45-55
- [18] Chalbi J, Devaux M F, Grotte M G, et al. Physiological relationships among physical, sensory, and morphological attributes of texture in tomato fruits[J]. J Exp Bot, 2007, 58(8): 1915-1925
- [19] Spears J, Correll R, Cain P. Relationship between ADH activity, ripeness and softness in six tomato cultivars[J]. Sci Hortic, 2002, 93: 137-142
- [20] Abbott J A. Quality measurement of fruits and vegetables[J]. Postharvest Biol Technol, 1999, 15: 207-225
- [21] Duprat F, Grotte M G, Pietri E, et al. A multi-purpose firmness tester for fruits and vegetables[J]. Comput Electron Agric, 1995, 12: 211-223
- [22] Powell L T, Nguyen C V, Hill T, et al. Uniform ripening encodes a golden 2-like transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development[J]. Science, 2012, 336(29): 1711-1715
- [23] Yates H E, Frary Anne, Doganlar Sami, et al. Comparative fine mapping of fruit quality QTLs on chromosome 4 introgressions derived from two wild tomato species[J]. Euphytica, 2004, 135: 283-296
- [24] Baxter C J, Chapman N H, Puddephat I, et al. Tomato fruit having increased firmness. Espacenet: WO2011051120 A1 [P]. 2011-05-05
- [25] Causse M, Saliba-Colombani V, Lecomte L, et al. QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits[J]. J Exp Bot, 2002, 53: 2089-2098
- [26] Lahaye M, Devaux M F, Poole M. et al. Pericarp tissue microstructure and cell wall polysaccharide chemistry are differently affected in lines of tomato with contrasted firmness[J]. Postharvest Biol Technol, 2013, 76: 83-90
- [27] 葛莘. 高级分子植物生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 451-452
- [28] Lahaye M, Quemener B, Causse M. et al. Hemicellulose fine structure is affected differently during ripening of tomato lines with contrasted texture[J]. Int J Biol Macromol, 2012, 51: 462-470
- [29] 李振刚. 分子遗传学[M], 2 版. 北京: 科学出版社, 2008: 412-413
- [30] Konozy E H E, Rogniaux H, Causse M, et al. Proteomic analysis of tomato (*Solanum lycopersicum*) secretome[J]. J Plant Res, 2013, 126: 251-266
- [31] Cao Y, Tang X F, Giovannoni J, et al. Functional characterization of a tomato COBRA-like gene functioning in fruit development and Ripening[J]. BMC Plant Biol, 2012, 211(12): 2-15
- [32] Konozy E H E, Causse M, Faurobert M. Cell wall glycosidase activities and protein content variations during fruit development and ripening in three texture contrasted tomato cultivars[J]. Saudi J Biol Sci, 2012, 19: 277-283
- [33] Seymour G B, Chapman N H, Chew B L, et al. Regulation of ripening and opportunities for control in tomato and other fruits[J]. Plant Biotechnol J, 2013, 11: 269-278
- [34] Zdravković J, Marković Z, Cvikić D, et al. Firmness of tomato fruit depends on trait accumulation and accumulation and incorporation of the ripening inhibitor gene[C]//XV Meeting of the EUCA-RPIA Tomato Working Group, Bari, Italy, 2008
- [35] Lecomte L, Duffé P, Buret M, et al. Marker-assisted introgression of five QTLs controlling fruit quality traits into three tomato lines revealed interactions between QTLs and genetic backgrounds[J]. Theor Appl Genet, 2004, 109: 658-668