

· 综 述 ·

茄子果实相关农艺性状全基因组关联分析研究进展与展望

黎成^{1#}, 杨婷^{2,3#}, 庄彬贤¹, 温永仙^{1,4*}

1 福建农林大学计算机与信息学院, 福建 福州 350002

2 福建农林大学农学院, 福建 福州 350028

3 福建省作物设计育种重点实验室, 福建 福州 350003

4 福建农林大学统计及应用研究所, 福建 福州 350002

黎成, 杨婷, 庄彬贤, 温永仙. 茄子果实相关农艺性状全基因组关联分析研究进展与展望[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 94-103.

LI Cheng, YANG Ting, ZHUANG Binxian, WEN Yongxian. Genome-wide association analysis of agronomic traits related to eggplant fruits: a review[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(1): 94-103.

摘 要: 茄子是重要的园艺作物, 也是茄科植物中种植最广泛的蔬菜之一。茄子果实相关农艺性状是一种复杂的数量性状, 传统育种选育效率低、周期长。高通量测序技术与生物信息学技术的快速发展, 使得全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)在解析茄子果实相关复杂农艺性状的遗传规律方面展现出巨大的应用前景。本文对全基因组关联分析在茄子的果形、果色等果实相关农艺性状中的研究进展进行了综述; 针对茄子数量性状遗传研究中普遍存在的“丢失遗传力”(missing heritability)问题, 从4个GWAS策略在茄子果实相关农艺性状研究中的应用热点出发, 提出了未来茄子GWAS的发展对策; 并结合当前茄子遗传改良的实践需求, 展望了GWAS策略在茄子分子育种领域的广阔应用前景。本文为今后利用GWAS解析各种茄子果实相关性状的遗传基础以及选育符合消费者需求的果实材料提供了理论依据和参考。

关键词: 全基因组关联分析; 系统遗传学; 遗传结构; 丢失遗传力; 分子育种

资助项目: 国家自然科学基金(32071892); 福建农林大学科技创新专项基金(CXZX2020109A)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32071892) and the Science and Technology Innovation Special Foundation of Fujian Agriculture and Forestry University (CXZX2020109A).

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. E-mail: wenyx9681@fafu.edu.cn

Received: 2023-03-02; Accepted: 2023-05-31; Published online: 2023-06-02

Genome-wide association analysis of agronomic traits related to eggplant fruits: a review

LI Cheng^{1#}, YANG Ting^{2,3#}, ZHUANG Binxian¹, WEN Yongxian^{1,4*}

1 College of Computer and Information Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China

2 College of Agronomy, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350028, Fujian, China

3 Fujian Key Laboratory of Crop Breeding by Design, Fuzhou 350003, Fujian, China

4 Institute of Statistics and Applications, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China

Abstract: Eggplant is an important horticultural crop and one of the most widely grown vegetables in the Solanaceae family. Eggplant fruit-related agronomic traits are complex quantitative traits with low efficiency and long cycle time for traditional breeding selection. With the rapid development of high-throughput sequencing technology and bioinformatics tools, genome-wide association study (GWAS) has shown great application potential in analyzing the genetic rules of complex agronomic traits related to eggplant fruits. This paper first reviews the progress of genome-wide association analysis in eggplant fruit shape, fruit color and other fruit-related agronomic traits. Subsequently, aiming at the problem of missing heritability, which is common in the genetic studies of eggplant quantitative traits, this paper puts forward the development strategies of eggplant GWAS in the future based on the hot spots of application of four GWAS strategies in the research of agronomics traits related to eggplant fruits. Lastly, the application of GWAS strategy in the field of eggplant molecular breeding is expected to provide a theoretical basis and reference for the future use of GWAS to analyze the genetic basis of various eggplant fruit-related traits and to select fruit materials that meet consumer needs.

Keywords: genome-wide association study; phylogenetics; genetic structure; missing heritability; molecular breeding

茄子(*Solanum melongena* L., $2n=2x=24$)属茄科(Solanaceae)茄属(*Solanum* L.), 一年生草本植物^[1], 是重要的茄科蔬菜。全球茄子产量约为每年 5 400 万 t, 价值超过 100 亿美元^[2]。茄子果实是其重要的食用器官, 其生产与消费具有很强的区域性, 只有符合本地消费习惯的商品外观品质的茄子才会被接受^[3]。故培育出符合不同区域消费习惯的果实外观性状新品种, 是茄子育种的重要方向^[4-5]。

茄子果实相关农艺性状包括果形、果色在内

的众多性状, 它们属于多基因控制的复杂性状, 其遗传变异效应包括基因的加-显效应、上位性效应以及与环境的互作效应等^[6]。已报道的基于家系群体的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位分析方法的应用, 在解析茄子果实相关农艺性状方面取得了较大进展, 但茄子家系作图群体大多为 F₂^[7-11]或 BC₁^[12]之类的低世代杂交群体, 这类群体遗传变异丰富度较低或染色体重组事件有限, 从而导致较低的 QTL 作图分辨率^[13]以及被高估的遗传效应。GWAS 策略的提

出,可以为解析数量性状的遗传基础提供新的途径。它可以利用自然群体缩小候选区域,同时对多个性状进行分析,以降低分析误差,极大地提高育种效率,从而在一定程度上克服 QTL 分析的局限性^[14]。

“遗传力丢失”(missing heritability)是指通过 GWAS 发现的所有相关基因所贡献的遗传力总和以及通过遗传标记估计的遗传力低于实际的遗传力。找回这些“丢失的遗传力”,将有助于理解复杂性状的遗传机制,为相关的育种工作提供理论支持。Zhou 等^[15]利用图泛基因组,找到了番茄“丢失的遗传力”,为利用图泛基因组促进作物的复杂性状遗传解析及育种遗传改良提供了新思路。

近年来,茄子基因组学技术飞速发展。自 2014 年 Hirakawa 等^[16]公布了茄子的第一个基因组序列以来,科学家们又推出了多个版本的高质量茄子参考基因组^[17-18]。茄子基因组版本的不断更新,使得因仅参考单个基因组导致的数量性状遗传研究中“丢失的遗传力”的问题得到了弥补。转录组、代谢组、蛋白质组等多组学技术的快速发展,同样为茄子复杂性状的研究带来了新的机遇。在 GWAS 分析中将多组学数据和新的遗传学策略进行融合,使得鉴定的关键基因位点更加准确,并在此基础上对数量遗传调控网络进行阐明,是当前目标性状遗传改良面临的科学难题^[19]。

本文对 GWAS 策略在茄子果实相关复杂性状研究中的应用及最新研究成果进行了综述,并以“丢失的遗传力”问题为切入点,从 4 个当今 GWAS 主要研究热点出发,对 GWAS 策略在茄子果实相关农艺性状的发展和分子设计育种的广阔应用前景进行了展望,以期对茄子果实相关复杂农艺性状遗传改良提供理论参考与技术支持。

1 GWAS 在茄子果实相关农艺性状中的研究进展

GWAS 是一种对复杂性状进行功能定位的正向遗传学分析策略。GWAS 分析可以直接利用自然群体中丰富的表型和基因组变异,找到控制数量性状的目标基因,其中来源复杂、表型丰富且 DNA 序列变异的群体材料,是进行 GWAS 分析的理想材料。连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)是全基因组关联分析的基础,它是指群体内不同位点上等位基因间的非随机关联^[20-21],受遗传连锁、选择、遗传漂变和群体结构等多因素的影响。不同物种间基因组中连锁不平衡也存在显著差异,高 LD 水平的群体, GWAS 分析所需要群体样本较少。近年来,随着以单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)为代表的第 3 代分子标记技术的发展, GWAS 的发展速度也不断加快,在植物复杂性状遗传研究中已取得丰硕成果^[22-24]。

目前,研究人员已经在茄子果实相关农艺性状的 GWAS 研究中鉴定了一批与目标性状显著关联的功能基因位点,这些研究为茄子目标性状遗传改良提供了重要的理论与应用价值。

1.1 茄子果实相关农艺性状的 GWAS 研究进展

茄子是我国重要的设施栽培作物,对茄子果实相关性状遗传机制的研究是茄子复杂性状研究的热点领域。Ge 等^[25]首先在茄子果实中开展了关联作图研究,以 141 份茄子种质资源材料作为关联群体,用 105 个简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)标记对果实重量、果实长度、果实直径等 9 个与果实外观相关的农艺性状进行关联分析,共鉴定出 49 个与 8 个表型性状相关的标记。此后,研究人员又先后系统发掘了上百个与茄子果实相关农艺性状显著关联

的功能 SNP 位点。Cericola 等^[26]和 Portis 等^[27]基于 191 份茄子材料和 384 个 SNP, 通过全基因组关联分析, 分别关联到与果皮颜色和果实形状相关的 SNP 位点。Liu 等^[28]基于 45 个茄子材料组成的关联群体, 以及 219 个 SNP 形成的分子标记, 对茄子果实长度进行了 GWAS 分析, 找到了 5 个在控制果实形状方面具有保守功能的 SNP 位点和 1 个控制果实长度的 QTL 区域, 并将 SUN 基因家族 *Smechr0301963* 确定为调节茄子果实长度的关键候选基因。Arrones 等^[29]和 Mangino 等^[30]对 420 个材料组成的 Magic 群体进行果皮颜色的关联分析, 最终分别关联到一个 *MYB* 基因和一个 *APRR2* 基因, 其中 *MYB* 基因通过参与花青素生物合成途径而控制茄子果皮颜色, *APRR2* 基因则通过影响果皮的叶绿素积累而影响其颜色形成。Ro 等^[31]以 288 份来自不同国家的茄子种质资源和 114 981 个 SNP 为研究对象, 进行全基因组关联分析分别找到 20 个与果实宽度和 42 个与果实颜色相关联的 SNP 位点。这项研究将有助于开发与茄子遗传资源最重要的农业形态性状相关的标记, 并支持茄子育种计划中理想性状的选择。

1.2 茄子 GWAS 研究中常用的软件与模型

TASSEL^[25-30]和 GAPIT^[31]是茄子 GWAS 分析中应用比较广泛的软件(表 1)。其中, TASSEL 软件是一款使用 Java 编写的开源软件, 具有用户友好的图形用户界面。TASSEL 可以处理多种类型的基因组数据, 包括 SNP、SSR 和 Indel 等, 支持多种不同的全基因组关联分析方法, 并提供了丰富的统计功能和可视化工具^[32]。TASSEL 的优点在于其易于使用和广泛的应用范围, 但对于大规模的数据集可能需要较长的计算时间。GAPIT 是一个基于 R 语言的开源全基因组分析软件^[33], 主要基于混

合线性模型(mixed linear model, MLM)进行全基因组关联分析, 具有较高的计算效率和准确性, 但对初学者来说可能有一定的学习门槛, 需要具备一定的编程能力, 并且部分功能需要使用者具备统计学和机器学习相关知识。此外, GAPIT 还提供了许多有用的功能, 如自动选择最优的模型、样本标记随机化、GWAS 结果的后续分析等。

茄子 GWAS 分析用到的模型主要有 2 种, 分别是一般线性模型(general linear model, GLM)和混合线性模型(mixed linear model, MLM)。其中, GLM 模型以群体结构(population structure, Q)矩阵或主成分分析(principal component analysis, PCA)矩阵为协变量, 提高结果准确度; MLM 模型则在 Q 或 PCA 的基础上联合应用了亲缘关系(kinship, K)矩阵开展关联作图分析^[34]。GLM 模型简单易懂、适用范围广且计算速度快, 但忽略了个体之间的基因型连锁效应以及不同亲缘关系所带来的影响, 当存在种族结构或家族结构时, 可能导致假阳性结果增加; 而 MLM 模型能够同时考虑固定效应和随机效应, 从而更准确地鉴定与表型相关的基因, 相比 GLM 模型, 当涉及复杂的群体结构、小效应量时, MLM 模型能够更好地控制假阳性率并且表现更优^[35-36]。此外, MLM 模型还可以更好地处理数据中的噪声和误差, 并在不同类型的数据集中获得更稳健的结果, 但计算复杂度高, 对于大规模数据集可能需要较长的计算时间。综上所述, 选择 GLM 模型还是 MLM 模型需要根据具体问题而定, 如果群体结构和亲缘关系简单, 可以使用 GLM 模型; 如果存在复杂的群体结构和亲缘关系、小效应量等情况, 则需要使用 MLM 模型。

表 1 茄子果实相关农艺性状分析中常用的 GWAS 分析软件及关联分析模型

Table 1 Commonly used GWAS analysis software and association analysis model in the analysis of agronomic traits related to eggplant fruit

Software	Pros and cons		Mark Type; Number	Model	References and year
	Pros	Cons			
TASSEL ^[32]	Interface good operation, processing data types and a wide range of uses	Big data samples take a long time	SSR; 105	GLM	[25]; 2013
			SNP; 384	GLM	[26]; 2014
				MLM	[27]; 2015
			SNP; 219	MLM	[28] ^a ; 2019
		SNP; 7 724	MLM	[29] ^a , [30] ^a ; 2022	
GAPIT ^[33]	High efficiency of computing big data;	Users need an R foundation	SNP; 114 981	MLM	[31]; 2022
	High accuracy				

^a indicates that the SNP loci identified in this article can be identified to the candidate gene.

以上软件中使用的模型考虑的只有单标记的加-显性效应, 较少考虑标记间的上位性效应, 而上位性效应对于提高数量性状遗传基础的解析精度极其重要^[37-38], 因此, 需要建立数量性状加-显性-上位性联合解析模型, 用以进一步推动数量性状基因组学的发展。

2 未来 GWAS 策略在茄子果实相关农艺性状研究中的发展对策

GWAS 策略在动植物中的广泛应用, 使得大量数量性状显著关联位点得以鉴定。然而这些位点, 仅能解释部分表型变异, “丢失的遗传力”问题在当今数量遗传学研究中依然存在^[39]。因此, 本文从茄子关联群体的选择、泛基因组的组装、高通量表型组学的建立和多组学联合分析这 4 个 GWAS 研究应用热点进行探讨, 为系统解析茄子果实相关农艺性状, 解决“丢失的遗传力”问题提供理论参考。

2.1 关联群体的选择

作为 GWAS 的第一步, 关联群体的选择对最终能否找到关联位点影响重大。自然变异群体可以被直接用于作物的 GWAS 分析, 其主要包括育种群体、地方品种群体或者二者混合群体等。在进行关联群体选择时, 应选择形态差异较

大、遗传变异丰富、遗传基础较广泛且具有地域代表性的材料^[40]。

茄子种质资源数量庞大, 例如中国台湾的世界蔬菜中心保存有世界上最大的栽培茄子及其野生近缘种种质资源库, 包含了来自 90 个国家的 3 000 多个品种^[1], 除此之外, 美国的植物遗传资源保护中心、荷兰瓦赫宁根大学遗传资源中心、俄罗斯瓦维洛夫植物遗传资源研究所、印度国家植物遗传资源局和中国农业科学院蔬菜花卉研究所都拥有大量的茄子种质资源^[41]。对所有茄子种质资源进行研究难度较大, 参考 Frankel^[42]提出的核心种质概念, 研究者在进行茄子 GWAS 分析时, 可以通过对搜集的不同表型性状茄子种质间的相关关系及遗传多样性进行评价, 筛选出茄子核心种质。以茄子核心种质作为关联群体进行 GWAS 分析, 能够在省时省力的同时, 最大限度提高全基因组关联分析的分辨率。

2.2 泛基因组组装

基因型(genotype)是 GWAS 分析中的重要支撑要素之一, 是将个体材料与参考基因组比较得到的。然而, 当参考基因组中不存在控制 GWAS 目标性状的功能基因时, 会出现 GWAS 定位区间与实际功能基因之间偏差较大甚至检测不到

的情况^[43]。泛基因组是将一个物种内所有基因组信息进行组合后得到的,相较于单一参考基因组而言,其涵盖的遗传信息更加丰富。

目前,还未见茄子泛基因组组装工作的报道。通过高通量测序技术和生物信息学手段,获得遗传多样性丰富的茄子种质资源的遗传信息,并有效利用已公布茄子基因组信息^[16-18],构建茄子的泛基因组。以泛基因组为参考基因组,提取研究材料的 SNP 数据,将其作为基因型数据用于 GWAS 分析,可以有效解决因单一参考基因组而导致的 GWAS 结果偏差或错误问题^[44],能有效地找到茄子育种中“丢失的遗传力”。

2.3 高通量表型检测技术的开发与建立

表型(phenotype)是 GWAS 研究中的另一大支撑要素,是基因型与环境共同作用的结果,对了解进化和遗传变异有重要意义^[45]。

目前,茄子果形、果色相关农艺性状的测量多采用目测法,该方法费时费力,且存在较强的主观性,获得表型数据误差较大。深入茄子果实相关农艺性状遗传基础研究,建立一个能快速、精确获取不同环境、群体、时间点的表型数据搜集平台是重要前提。

近几年,研究人员基于人工智能、计算机视觉、深度学习等技术,开发出了应用于植物的高通量的表型组分析平台,并已经实现了植物表型高精度的采集与分析^[46-47]。在已有高通量测序平台基础上开发适合茄子的表型算法,提取目标性状表型数据用于茄子 GWAS 研究,不仅能够使科研工作者从繁琐重复的体力劳动中解放出来,而且能大幅度提高关联分析结果的准确性,从而有力推动茄子新品种选育。

2.4 多组学数据的系统分析与应用

传统的基于表型评价的育种方法存在茄子表型测量准确性差,无法在茄子果实达到生理成熟之前对茄子品质和产量进行评估等问题。快速

且高效的育种方法对于推动茄子产业的发展和满足茄子市场的需求具有重要意义。

多组学的发展能够推动茄子育种进程,提高茄子育种效率。从基因组到转录组、蛋白质组和代谢组,即从基因到表型的调控,是多层次、多水平的协同调控过程^[19]。新一代测序技术、高分辨质谱技术、多组学整合分析方法及数据库的发展为单一组学向多组学技术发展提供了便利条件^[48]。多组学技术的特点是将基因组、转录组、蛋白质组及代谢组等多维度的信息进行有机整合,构建基因的调控网络,全面且深层次探索各生物分子之间的调控及因果关系。将转录组数据和基因组数据结合进行研究,可以在全基因组水平理解基因、转录和表型 3 个层面的转换关系,并为基因-基因、基因-环境的互作关系提供重要证据,使得科研人员对茄子数量性状的分子机理和遗传基础的认识更加深化,例如:将转录组数据作为“表型”应用于 GWAS 研究的表达数量性状基因位点作图法^[24],可有效解析基因组变异调控基因表达水平的作用机制;将转录组数据作为“基因型”应用于 GWAS 研究,用于分析该基因型在表达调控、代谢和表型变异中的作用^[23]。除此之外,蛋白组和代谢组也能作为表型数据与基因组结合进行 GWAS 研究,从生理生化层次解读基因组与蛋白组或代谢组之间的关联结果,有助于阐明候选基因涉及的功能通路^[49-50]。

利用不断发展的生物信息学分析方法对多组学数据进行挖掘,将 DNA、RNA、蛋白质和表型变异进行有机结合,实现对茄子果实相关农艺性状的系统解析,为其分子设计育种奠定理论基础,使得茄子遗传学领域的发展更加系统^[51-52]。

3 基于 GWAS 的茄子分子育种研究存在的问题与展望

迄今为止,关于茄子果实相关农艺性状的

GWAS 研究较少,且相较于番茄、辣椒等其他茄科作物来说,依然处于起步阶段。

虽然,相较于传统的 QTL 作图, GWAS 分析在检测范围、分辨率、材料来源丰富度等方面占据优势。但是 GWAS 分析手段也有其自身的局限性。例如,基因与环境的互作效应、大规模研究群体中新基因座与性状表型间的微效关联效应、种群结构的存在等都会对 GWAS 分析结果造成影响。因此,开展不同商品表现的茄子果实 GWAS 研究工作,需要制定严格的试验标准,仔细选择种质资源并进行种群结构评估,在全基因组范围内系统地发掘影响目标性状变异的显著 QTLs 及其候选基因位点,并通过茄子遗传转化体系对其进行功能验证,为基因组定向选择育种提供关键功能位点。同时,利用基于模块聚合的分子模块设计育种策略^[53]和覆盖全基因组的高密度遗传标记,计算个体基因组估计育种值的全基因组选择育种策略^[54],形成完整的茄子分子设计育种理论。最后,开发一系列适宜茄子育种实践的育种技术也是必不可少的。

随着研究的不断深入,当前 GWAS 研究存在的不足之处和实际应用中的局限性会被不断克服。将 GWAS 策略与“分子设计育种”的手段和技术方法进行结合,构建茄子果实相关农艺性状分子设计育种体系,为实现从传统的“经验育种”向定向高效的“精准育种”转化,满足现代消费者对优异多元化茄子品种的需求提供帮助。

REFERENCES

- [1] TAHER D, SOLBERG SØ, PROHENS J, CHOU YY, RAKHA M, WU TH. World vegetable center eggplant collection: origin, composition, seed dissemination and utilization in breeding[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1484.
- [2] FAOSTAT. Crops data for 2018[OL]. [2023-05-25] <http://faostat3.fao.org>.
- [3] 李植良, 黎振兴, 黄智文, 孙保娟. 我国茄子生产和育种现状及今后育种研究对策[J]. *广东农业科学*, 2006, 33(1): 24-26.
- [4] LI ZL, LI ZX, HUANG ZW, SUN BJ. Development of eggplant production and breeding and strategies for future eggplant breeding in China[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2006, 33(1): 24-26 (in Chinese).
- [4] 乔军. 茄子果实性状遗传研究及果形 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2011.
- [5] QIAO J. Genetic study of eggplant fruit traits and QTL mapping of fruit shape[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011 (in Chinese).
- [5] SUN L, RODRIGUEZ GR, CLEVINGER JP, ILLA-BERENGUER E, LIN JS, BLAKESLEE JJ, LIU WL, FEI ZJ, WIJERATNE A, MEULIA T, van der KNAAP E. Candidate gene selection and detailed morphological evaluations of fs8.1, a quantitative trait locus controlling tomato fruit shape[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(20): 6471-6482.
- [6] 乐素菊, 汪文毅, 邵光金, 汪国平. 茄子果形性状的主基因+多基因混合模型遗传分析[J]. *华南农业大学学报*, 2011, 32(3): 27-31.
- [6] YUE SJ, WANG WY, SHAO GJ, WANG GP. Analysis on mixed major gene and polygene inheritance of fruit morphological traits in eggplant[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2011, 32(3): 27-31 (in Chinese).
- [7] PORTIS E, BARCHI L, TOPPINO L, LANTERI S, ACCIARRI N, FELICIONI N, FUSARI F, BARBIERATO V, CERICOLA F, VALÈ G, LEONARDO ROTINO G. QTL mapping in eggplant reveals clusters of yield-related loci and orthology with the tomato genome[J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89499.
- [8] DOĞANLAR S, FRARY A, DAUNAY MC, LESTER RN, TANKSLEY SD. A comparative genetic linkage map of eggplant (*Solanum melongena*) and its implications for genome evolution in the Solanaceae[J]. *Genetics*, 2002, 161(4): 1697-1711.
- [9] WU FN, EANNETTA NT, XU YM, TANKSLEY SD. A detailed synteny map of the eggplant genome based on conserved ortholog set II (COSII) markers[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118(5): 927-935.
- [10] FRARY A, FRARY A, DAUNAY MC, HUVENAARS K, MANK R, DOĞANLAR S. QTL hotspots in eggplant (*Solanum melongena*) detected with a high

- resolution map and CIM analysis[J]. *Euphytica*, 2014, 197(2): 211-228.
- [11] DOĞANLAR S, FRARY A, DAUNAY MC, HUVENAARS K, MANK R, FRARY A. High resolution map of eggplant (*Solanum melongena*) reveals extensive chromosome rearrangement in domesticated members of the Solanaceae[J]. *Euphytica*, 2014, 198(2): 231-241.
- [12] GRAMAZIO P, PROHENS J, PLAZAS M, ANDÚJAR I, HERRAIZ FJ, CASTILLO E, KNAPP S, MEYER RS, VILANOVA S. Location of chlorogenic acid biosynthesis pathway and polyphenol oxidase genes in a new interspecific anchored linkage map of eggplant[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 1-15.
- [13] SIMKO I, JIA MY, VENKATESH J, KANG BC, WENG YQ, BARCACCIA G, LANTERI S, BHATTARAI G, FOOLAD MR. Genomics and marker-assisted improvement of vegetable crops[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2021, 40(4): 303-365.
- [14] SONG B, SONG Y, FU Y, KIZITO EB, KAMENYA SN, KABOD PN, LIU H, MUTHEMBA S, KARIBA R, NJUGUNA J, MAINA S, STOMEIO F, DJIKENG A, HENDRE PS, CHEN XL, CHEN WB, LI XL, SUN WJ, WANG SB, CHENG SF, et al. Draft genome sequence of *Solanum aethiopicum* provides insights into disease resistance, drought tolerance, and the evolution of the genome[J]. *GigaScience*, 2019, 8(10): 1-16.
- [15] ZHOU Y, ZHANG ZY, BAO ZG, LI HB, LYU YQ, ZAN YJ, WU YY, CHENG L, FANG YH, WU K, ZHANG JZ, LYU HJ, LIN T, GAO Q, SAHA S, MUELLER L, FEI ZJ, STÄDLER T, XU SZ, ZHANG ZW, et al. Graph pangenome captures missing heritability and empowers tomato breeding[J]. *Nature*, 2022, 606(7914): 527-534.
- [16] HIRAKAWA H, SHIRASAWA K, MIYATAKE K, NUNOME T, NEGORO S, OHYAMA A, YAMAGUCHI H, SATO S, ISOBE S, TABATA S, FUKUOKA H. Draft genome sequence of eggplant (*Solanum melongena* L.): the representative *Solanum* species indigenous to the old world[J]. *DNA Research*, 2014, 21(6): 649-660.
- [17] LI DD, QIAN J, LI WJ, JIANG YQ, WANG YK. Genome sequence and analysis of the eggplant (*Solanum melongena* L.)[J]. *BioRxiv*, 2019: 824540.
- [18] WEI QZ, WANG JL, WANG WH, HU TH, HU HJ, BAO CL. A high-quality chromosome-level genome assembly reveals genetics for important traits in eggplant[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7: 153.
- [19] 李鹏, 卢文杰, 肖亮, 权明洋, 李连政, 杜庆章, 张德强. 林木全基因组关联分析研究进展与展望[J]. *中国科学(生命科学)*, 2020, 50(2): 144-153.
- LI P, LU WJ, XIAO L, QUAN MY, LI LZ, DU QZ, ZHANG DQ. Research progress and prospect of genome-wide association analysis of forest trees[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2020, 50(2): 144-153 (in Chinese).
- [20] 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.
- CAO YJ, YANG JF, WANG Y. The application of GWAS in crop breeding[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, 33(8): 1508-1518 (in Chinese).
- [21] ABECASIS GR, COOKSON WO. GOLD: graphical overview of linkage disequilibrium[J]. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 2000, 16(2): 182-183.
- [22] VISSCHER PM, WRAY NR, ZHANG Q, SKLAR P, MCCARTHY MI, BROWN MA, YANG J. 10 years of GWAS discovery: biology, function, and translation[J]. *The American Journal of Human Genetics*, 2017, 101(1): 5-22.
- [23] XIAO YJ, LIU HJ, WU LJ, WARBURTON M, YAN JB. Genome-wide association studies in maize: praise and stargaze[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 359-374.
- [24] PORTH I, KLAPŠTE J, SKYBA O, HANNEMANN J, MCKOWN AD, GUY RD, DIFAZIO SP, MUCHERO W, RANJAN P, TUSKAN GA, FRIEDMANN MC, EHLTING J, CRONK QCB, EL-KASSABY YA, DOUGLAS CJ, MANSFIELD SD. Genome-wide association mapping for wood characteristics in *Populus* identifies an array of candidate single nucleotide polymorphisms[J]. *New Phytologist*, 2013, 200(3): 710-726.
- [25] GE HY, LIU Y, ZHANG J, HAN HQ, LI HZ, SHAO WT, CHEN HY. Simple sequence repeat-based association analysis of fruit traits in eggplant (*Solanum melongena*) [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12(4): 5651-5663.
- [26] CERICOLA F, PORTIS E, LANTERI S, TOPPINO L, BARCHI L, ACCIARRI N, PULCINI L, SALATA, ROTINO GL. Linkage disequilibrium and genome-wide association analysis for anthocyanin pigmentation and fruit color in eggplant[J]. *BMC*

- Genomics, 2014, 15(1): 896.
- [27] PORTIS E, CERICOLA F, BARCHI L, TOPPINO L, ACCIARRI N, PULCINI L, SALATA, LANTERI S, LEONARDO ROTINO G. Association mapping for fruit, plant and leaf morphology traits in eggplant[J]. PLoS One, 2015, 10(8): e0135200.
- [28] LIU WL, QIAN ZW, ZHANG J, YANG JJ, WU MS, BARCHI L, ZHAO HY, SUN HH, CUI YL, WEN CL. Impact of fruit shape selection on genetic structure and diversity uncovered from genome-wide perfect SNPs genotyping in eggplant[J]. Molecular Breeding, 2019, 39(10/11): 1-13.
- [29] ARRONES A, MANGINO G, ALONSO D, PLAZAS M, PROHENS J, PORTIS E, BARCHI L, GIULIANO G, VILANOVA S, GRAMAZIO P. Mutations in the *SmAPRR2* transcription factor suppressing chlorophyll pigmentation in the eggplant fruit peel are key drivers of a diversified colour palette[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1025951.
- [30] MANGINO G, ARRONES A, PLAZAS M, POOK T, PROHENS J, GRAMAZIO P, VILANOVA S. Newly developed MAGIC population allows identification of strong associations and candidate genes for anthocyanin pigmentation in eggplant[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 847789.
- [31] RO N, HAILE M, KIM B, CHO GT, LEE J, LEE YJ, HYUN D. Genome-wide association study for agro-morphological traits in eggplant core collection[J]. Plants, 2022, 11(19): 2627.
- [32] BRADBURY PJ, ZHANG ZW, KROON DE, CASSTEVENS TM, RAMDOSS Y, BUCKLER ES. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples[J]. Bioinformatics, 2007, 23(19): 2633-2635.
- [33] LIPKA AE, TIAN F, WANG QS, PEIFFER J, LI M, BRADBURY PJ, GORE MA, BUCKLER ES, ZHANG ZW. GAPIT: genome association and prediction integrated tool[J]. Bioinformatics, 2012, 28(18): 2397-2399.
- [34] GRATTAPAGLIA D, RESENDE MDV. Genomic selection in forest tree breeding[J]. Tree Genetics & Genomes, 2011, 7(2): 241-255.
- [35] YU JM, PRESSOIR G, BRIGGS WH, BI IV, YAMASAKI M, DOEBLEY JF, MCMULLEN MD, GAUT BS, NIELSEN DM, HOLLAND JB, KRESOVICH S, BUCKLER ES. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness[J]. Nature Genetics, 2006, 38(2): 203-208.
- [36] ZHANG ZW, ERSOZ E, LAI CQ, TODHUNTER RJ, TIWARI HK, GORE MA, BRADBURY PJ, YU JM, ARNETT DK, ORDOVAS JM, BUCKLER ES. Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies[J]. Nature Genetics, 2010, 42(4): 355-360.
- [37] COCKERHAM CC. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present[J]. Genetics, 1954, 39(6): 859-882.
- [38] WANG XY, FU AQ, MCNERNEY ME, WHITE KP. Widespread genetic epistasis among cancer genes[J]. Nature Communications, 2014, 5: 4828.
- [39] LI Y, HUANG Y, BERGELSON J, NORDBORG M, BOREVITZ JO. Association mapping of local climate-sensitive quantitative trait loci in *Arabidopsis thaliana*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(49): 21199-21204.
- [40] 任生林, 吴才文, 经艳芬, 刘家勇. 全基因组关联分析在作物中的研究进展[J]. 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210929.1449.008.html>.
- REN SL, WU CW, JING YF, LIU JY. Research progress of genome-wide association analysis in crops[J]. 2023. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210929.1449.008.html> (in Chinese).
- [41] GENESYS. The global gateway to genetic resources[OL]. [2023-05-25]. <https://www.genesys-pgr.org>.
- [42] FRANKEL O. Genetic perspectives of germplasm conservation[J]. Genetic Manipulation: Impact on Man and Society, 1984, 161: 170.
- [43] 赵均良, 张少红, 刘斌. 泛基因组及其在植物功能基因组学研究中的应用[J]. 植物遗传资源学报, 2021, 22(1): 7-15.
- ZHAO JL, ZHANG SH, LIU B. Research progress on pangenome and its application in plant functional genetics[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(1): 7-15 (in Chinese).
- [44] HURGOBIN B, EDWARDS D. SNP discovery using a pangenome: has the single reference approach become obsolete?[J]. Biology, 2017, 6: 21.
- [45] PIGLIUCCI M, MURREN CJ, SCHLICHTING CD. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. Journal of Experimental Biology, 2006, 209(12): 2362-2367.
- [46] 张冬. 基于机器视觉的红枣分级检测技术研究[D]. 银川: 宁夏大学硕士学位论文, 2008.

- ZHANG D. Research on grading detection technology of jujube based on machine vision[D]. Yinchuan: Master's Thesis of Ningxia University, 2008 (in Chinese).
- [47] 辛华健. 计算机视觉在芒果品质检测中的应用研究[J]. 农机化研究, 2019, 41(9): 190-193.
XIN HJ. Application of computer vision in mango quality testing[J]. Journal of Agricultural Mechanization Research, 2019, 41(9): 190-193 (in Chinese).
- [48] 刘景芳, 李维林, 王莉, 李娟, 李二伟, 罗元明. 多组学技术及其在生命科学研究中应用概述[J]. 生物工程学报, 2022, 38(10): 3581-3593.
LIU JF, LI WL, WANG L, LI J, LI EW, LUO YM. Multi-omics technology and its applications to life sciences: a review[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2022, 38(10): 3581-3593 (in Chinese).
- [49] ZHANG FT, ZHU ZH, TONG XR, ZHU ZX, QI T, ZHU J. Mixed linear model approaches of association mapping for complex traits based on omics variants[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 10298.
- [50] FABRES PJ, COLLINS C, CAVAGNARO TR, RODRÍGUEZ LÓPEZ CM. A concise review on multi-omics data integration for terroir analysis in *Vitis vinifera*[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1065.
- [51] LIU DJ, PELOSO GM, ZHAN XW, HOLMEN OL, ZAWISTOWSKI M, FENG S, NIKPAY M, AUER PL, GOEL A, ZHANG H, PETERS U, FARRALL M, ORHO-MELANDER M, KOOPERBERG C, MCPHERSON R, WATKINS H, WILLER CJ, HVEEM K, MELANDER O, KATHIRESAN S, et al. Meta-analysis of gene-level tests for rare variant association[J]. Nature Genetics, 2014, 46(2): 200-204.
- [52] WANG LX, DU QZ, XIE JB, ZHOU DL, CHEN BB, YANG HJ, ZHANG DQ. Genetic variation in transcription factors and photosynthesis light-reaction genes regulates photosynthetic traits[J]. Tree Physiology, 2018, 38(12): 1871-1885.
- [53] 郝怀庆, 刘丽丽, 姚远, 冯雪, 李志刚, 晁青, 夏然, 刘宏涛, 王柏臣, 秦峰, 谢旗, 景海春. 分子模块设计育种技术在玉米育种中的应用及前景展望[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(9): 923-931.
HAO HQ, LIU LL, YAO Y, FENG X, LI ZG, CHAO Q, XIA R, LIU HT, WANG BC, QIN F, XIE Q, JING HC. Application and prospect of molecular module-based crop design technology in maize breeding[J]. Bulletin of the Chinese Academy of Sciences, 2018, 33(9): 923-931 (in Chinese).
- [54] LAMARA M, RAHERISON E, LENZ P, BEAULIEU J, BOUSQUET J, MACKAY J. Genetic architecture of wood properties based on association analysis and co-expression networks in white spruce[J]. New Phytologist, 2016, 210(1): 240-255.

(本文责编 陈宏宇)