

黄瓜渐渗后代遗传变异分析及 QTL 检测

史建磊^{1,2}, 陈劲枫^{1,*}, 娄群峰¹, 钱春桃¹, 孟佳丽¹

(¹南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095; ²温州科技职业学院(温州市农科院)农业与生物技术系, 浙江温州 325006)

摘要: 为了探讨栽培黄瓜 (*Cucumis sativus* L., $2n = 14$) 渐渗酸黄瓜 (*C. hystrix* Chakr., $2n = 24$) 遗传物质后的遗传变异情况, 以 12 个黄瓜—酸黄瓜渐渗系及其受体亲本栽培黄瓜‘北京截头’为试验材料, 对表现酸黄瓜主要特征的生物学性状进行调查分析和相关 QTL 检测。结果表明: 各渐渗系的变异系数介于 6.17% ~ 46.26%, 平均为 20.81%, 在多数性状上与受体亲本差异极显著, 表现出酸黄瓜的遗传特性。通过 *t* 测验, 以 $P \leq 0.001$ 为阈值, 在 10 个性状上共检测到 87 个 QTL, 平均每个性状 9.67 个 QTL, 每个渐渗系 7.25 个 QTL, 每个导入 DNA 片段 0.8 个 QTL。上述结果证明控制相关性状的野生酸黄瓜遗传物质已渐渗进入栽培黄瓜, 且使其遗传基础有所扩大。

关键词: 黄瓜; 渐渗系; 生物学性状; 遗传变异; QTL

中图分类号: S 642.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 04-0687-08

Analysis of Genetic Variation and QTL Detection in Cucumber Introgression Progenies

SHI Jian-lei^{1,2}, CHEN Jin-feng^{1,*}, LOU Qun-feng¹, QIAN Chun-tao¹, and MENG Jia-li¹

(¹State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Department of Agriculture and Biotechnology, Wenzhou Technology Vocational College (Wenzhou Research Institute of Agricultural Sciences), Wenzhou, Zhejiang 325006, China)

Abstract: To explore the genetic variations in cucumber (*Cucumis sativus* L., $2n = 14$) —sour cucumber (*C. hystrix* Chakr., $2n = 24$) introgression lines, twelve introgression lines and their recipient parent cultivated cucumber ‘Beijing Jietou’ were used in analysis of biological traits derived from sour cucumber and detection of the relevant QTLs. The results indicated that coefficient of variation among different introgression lines ranged from 6.17% to 46.26%, with an average of 20.81%. And the majority of QTL traits had significant difference between recipient parent and 12 different introgression lines, showing the genetic characters of sour cucumber. By *t* test to $P \leq 0.001$ as the threshold value, a total of 87 QTLs were detected in 10 traits, an average of 9.67 QTLs per trait, 7.25 QTLs each introgression line and 0.8 QTL each introgressed DNA segment. Above results proved that the sour cucumber genetic material, which controlled related traits, had introgressed into cultivated cucumber, and the cucumber genetic basis had been expanded.

收稿日期: 2011 - 12 - 26; **修回日期:** 2012 - 03 - 12

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (30830079); 国家重点基础研究发展计划项目 (2012CB113900); 国家‘863’计划专项 (2011AA10A108, 2012AA100202); 江苏省科技支撑计划项目 (BE2009310); 江苏省农业科技自主创新基金项目 [CX (11) 1002]

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: jfchen@njau.edu.cn)

Key words: cucumber; introgression line; biological trait; genetic variation; QTL

作物的许多农艺性状是由多基因控制的数量性状,因此,鉴定和定位数量性状位点(Quantitative trait loci, QTL)是进行遗传改良的基础。但当前相关农艺性状 QTL 定位所用的初级作图群体,如双单倍体 DH、F₂、BC₁ 或重组自交系 RILs 等,遗传背景与基因间相互干扰,很难进行精确定位(Alpert & Tanksley, 1996)。渐渗系(Introgression lines, IL)也称导入系或代换系,是通过系统回交和自交,并借助标记辅助选择使供体亲本片段导入轮回亲本而得到的永久性群体。其基因组绝大部分与轮回亲本相同,仅含少数供体亲本染色体片段,因而任何表型差异均由导入片段所引起,最大限度排除了遗传背景的干扰,是对 QTL 进行精细定位与克隆的良好材料,在番茄和水稻上已有成功应用,如番茄果实大小、对晚疫病的抗性、单性结实,水稻产量和品质等相关性状 QTL 的定位(Frary et al., 2000; Beraldi et al., 2004; Brouwer & Clair, 2004; Tian et al., 2006; Xie et al., 2006; 郝伟等, 2006)。

黄瓜(*Cucumis sativus* L., 2n = 14)的遗传基础狭窄, QTL 定位研究相对落后。已经定位的基因/QTL 主要有雌性基因、有限生长基因,侧枝及始花节位、果肉颜色、单性结实、对白粉病的抗性 etc QTL (Fazio et al., 2003; 王刚等, 2004; 潘俊松等, 2005; Sakata et al., 2006; Sun et al., 2006; 宋慧, 2009; 张圣平等, 2011), 这些都是基于 F₂、RILs 等初级群体,定位精确度有待进一步提高。

酸黄瓜(*C. hystrix* Chakr., 2n = 24)具栽培黄瓜所需的多种优良性状,且在远缘杂交早期世代已出现其典型特征的分离植株(庄飞云等, 2006)。利用野生资源构建黄瓜种内渐渗系已有报道(李学峰等, 2011),但利用野生种间渐渗系进行相关 QTL 检测定位还未见报道。本研究中对已构建黄瓜渐渗系进行生物学性状调查,通过差异显著性分析,进一步证明酸黄瓜遗传物质已进入栽培黄瓜,且导致其遗传基础的扩大,同时进行相关 QTL 检测,为转移利用黄瓜属野生优异资源奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供体亲本酸黄瓜(*Cucumis hystrix* Chakr., 2n = 24)为黄瓜属珍稀野生种,叶小,果小,黑刺,节间短,分枝多,具有多种优良性状(Chen et al., 1997);受体亲本栽培黄瓜(*C. sativus* L., 2n = 14)‘北京截头’(CC3)综合性状优良,但个别性状急需改良(图 1)。供、受体亲本经远缘杂交及染色体加倍获得异源四倍体(Chen & Kirkbride, 2000)后,再以受体黄瓜为轮回亲本进行 2 代回交和 3~5 代自交,获得黄瓜片段渐渗系(史建磊等, 2011)。选取其中的 12 个株系(表 1),连同受体亲本栽培黄瓜‘北京截头’于 2009 年秋季经室内催芽育苗后定植在南京农业大学蔬菜试验基地,用于性状调查分析。每个株系种植 1 个小区,栽培黄瓜‘北京截头’种植 3 个小区,各小区随机排列,按常规方法进行管理。

表 1 用于 QTL 鉴定的 12 个黄瓜渐渗系
Table 1 Twelve introgression lines used for identification of QTLs

渐渗系 Introgression lines	片段数 Segments number	片段均长/cM Average segment length	片段总长/cM Total segment length	覆盖率/% Coverage rate	渐渗系 Introgression lines	片段数 Segments number	片段均长/cM Average segment length	片段总长/cM Total segment length	覆盖率/% Coverage rate
IL1	12	5.4	65.0	11.3	IL9	13	5.9	76.7	13.4
IL2	5	4.3	21.4	3.7	IL10	8	4.7	37.9	6.6
IL3	18	6.1	109.7	19.1	IL11	1	4.7	4.7	0.8
IL4	16	6.0	95.2	16.6	IL12	14	4.5	62.3	10.9
IL6	2	3.9	7.9	1.4	IL15	10	4.1	40.6	7.1
IL8	3	4.2	12.5	2.2	IL16	6	4.4	26.4	4.6



图 1 黄瓜渐渗系及其双亲野生酸黄瓜和栽培黄瓜

A: 野生酸黄瓜 (*C. hystrix*); B: 渐渗系; C: 栽培黄瓜。

Fig. 1 Cucumber introgression lines and their parents wild sour cucumber and cultivated cucumber

A: Wild sour cucumber (*C. hystrix*); B: Introgression line; C: Cultivated cucumber.

1.2 农艺性状调查

各试验材料分别取 5 株进行农艺性状调查, 包括第一雌花节位、分枝数、节间长、茎粗、叶片大小、花冠长、商品果长度直径比等。

在植株结果初期, 调查主蔓上第一雌花着生的节位; 结果盛期, 以分枝长度大于或等于 5 cm, 其上有两片真叶完全展开为准调查一级侧枝的总数, 测量主蔓中部最大叶片的基部至叶先端的长度和最宽处的宽度及正常商品瓜瓜蒂至瓜顶的长度和距瓜顶 1/3 处的直径; 结果末期, 测量主蔓中部最粗节间的横径。植株的节间长以第 1、5、10、15 和 20 节测定为准; 花冠直径以选取每植株上 3~5 朵花为准; 果实的长度和直径以每株 1~3 个测定为准。具体参照李锡香和朱德蔚 (2005) 的方法进行, 采用 SPSS16.0 进行数据分析。

1.3 叶绿素含量的测定

供体亲本野生酸黄瓜采集于云南西双版纳, 耐弱光性强 (Chen et al., 1997)。为研究该特性在后代中的遗传变异情况, 以选育耐弱光新品种, 参照沈伟其 (1988) 的方法 (略加修改) 测定叶片叶绿素含量 ($\times 10^{-2} \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)。每个样品重复 3 次, 取平均值。

1.4 QTL 的鉴定

通过 *F* 测验分析受体亲本 3 个重复间的差异显著性, 以判断试验区环境对鉴定性状的影响。通过 *t* 测验分析片段渐渗系与受体亲本间的差异显著性, 以 $P \leq 0.001$ 作为判定 QTL 存在的阈值。受体亲本 3 个重复小区的植株合并成一个群体进行分析。

2 结果与分析

2.1 渐渗系相关农艺性状分析

第一雌花节位和分枝数是与黄瓜作物产量相关的重要农艺性状, 第一雌花节位还和早熟性有关; 叶片大小、茎粗和节间长与植株长势相关, 花大小影响植物授粉受精, 果实长度直径比关系果实的外观和商品性。野生酸黄瓜的多分枝、短节间、小叶、小果等特性利于产量的提高, 并能有效利用土地和空间, 有利于通风透光和生长发育, 同时可从中选育加工型和鲜食型黄瓜新品种。

对所用的 12 个渐渗系进行方差分析, 利用 *LSD* 法进行各株系与受体亲本‘北京截头’间多重比较, 结果见表 2。在统计的 7 个性状中, 各渐渗系几乎所有性状都与受体亲本存在显著差异。第一雌花节位, 除 IL6 和 IL9 与亲本差异不显著外, 其它均极显著; 亲本分枝数是 1.2 个, 除 IL1 差异不显著, IL12 显著, 其它均极显著; 节长 IL6 差异显著, 其它均极显著; IL6 和 IL12 的花冠长与亲本差异不显著, IL10 显著, 其它均极显著; 在叶片大小、果实长度直径比和茎粗等方面, 各渐渗系均与受体亲本达到极显著水平。IL6 与亲本差异最小, 但 7 个农艺性状中仍有 4 个与亲本达到极显著水平。与受体亲本相比, 各渐渗系表现出高节位、多分枝、小叶、小果、短节间等酸黄瓜的遗传特性, 证明通过种间远缘杂交, 野生种的一些性状已转移进入栽培黄瓜。

表 2 12 个渐渗系相关农艺性状分析

Table 2 Analysis of related agronomic traits of 12 introgression lines

渐渗系 Introgression lines	第一雌花节位 First female flower node	分枝数 Lateral branches number	节间长 Inter-node length	茎粗 Stem diameter	叶片大小 Leaf size	花冠长 Corolla length	果实长度直径比 Fruit length/ diameter ratio
CC3 (CK)	5.8	1.2	12.6	0.83	731.7	5.2	9.29
IL1	12.6	2.4	7.6**	0.64**	480.2**	4.2**	3.51**
IL2	19.2	9.8**	8.8**	0.51**	413.6**	3.8**	3.23**
IL3	19.6**	10.2**	9.3**	0.55**	400.3**	3.8**	3.13**
IL4	26.2**	11.4**	7.9**	0.48**	352.5**	3.4**	2.92**
IL6	5.4	7.8**	13.7*	0.48**	306.0**	5.0	3.99**
IL8	26.6**	8.8**	9.0**	0.51**	311.1**	4.0**	4.96**
IL9	4.6	7.0**	8.3**	0.58**	263.3**	4.4**	3.15**
IL10	9.6**	6.2**	10.5**	0.60**	454.8**	4.6*	6.88**
IL11	13.8**	7.8**	10.0**	0.59**	418.8**	4.6**	5.53**
IL12	14.0**	3.2*	10.4**	0.64**	492.7**	4.8	5.09**
IL15	22.2**	7.6**	7.4**	0.47**	254.2**	3.7**	3.68**
IL16	23.6**	6.6**	9.7**	0.47**	327.4**	3.7**	3.58**

注: * 和 ** 分别表示差异显著 (5%水平) 和极显著 (1%水平)。下同。

Note: * and ** indicate significant difference (5% level) and very significant difference (1% level) respectively. The same below.

2.2 渐渗系叶片叶绿素含量分析

野生酸黄瓜正常功能叶片呈墨绿色, 栽培黄瓜‘北京截头’叶片呈深绿色, 而两者经远缘杂交和染色体加倍获得的异源四倍体却呈黄绿色。对该异源四倍体与受体亲本栽培黄瓜多代回交和自交的后代群体进行叶绿素含量测定, 结果发现多数株系的叶绿素含量偏低, 与受体亲本差异显著, 12 个渐渗系中只有 IL12 与受体亲本接近。但各渐渗系叶绿素 a/b 值均接近受体亲本, IL9、IL11、IL15 超过亲本, 只有 IL8、IL12 显著偏低。说明 IL8、IL12 更适应弱光条件, 偏向野生酸黄瓜的耐弱光性遗传 (Chen et al., 1997)。

表 3 12 个渐渗系叶片叶绿素含量分析

Table 3 Analysis of chlorophyll content of 12 introgression lines

/ ($\times 10^{-2}$ mg · cm⁻²)

渐渗系 Introgression lines	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	总叶绿素 Chlorophyll (a + b)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	类胡萝卜素 Carotenoid
CC3 (CK)	5.436	2.149	7.584	2.534	0.914
IL1	3.907**	1.620**	5.526**	2.426	0.651**
IL2	4.012**	1.601**	5.613**	2.506	0.713**
IL3	4.464**	1.952	6.417**	2.287	0.725**
IL4	4.765*	1.927	6.692*	2.473	0.775*
IL6	4.953	1.997	6.951	2.480	0.837
IL8	4.317**	1.949	6.266**	2.215*	0.674**
IL9	4.047**	1.557**	5.604**	2.599	0.728**
IL10	4.487**	1.783*	6.269**	2.515	0.818
IL11	3.711**	1.456**	5.167**	2.549	0.661**
IL12	5.129	2.398	7.527	2.198*	0.823
IL15	4.621**	1.712**	6.333**	2.704	0.855
IL16	3.716**	1.514**	5.230**	2.459	0.655**

2.3 不同渐渗系间生物性状变异分析

通过方差分析, 各渐渗系之间差异显著, 变异系数介于 6.17% ~ 46.26%, 平均为 20.81% (表 4)。第一雌花节位变异最大, 叶绿素 a/b 变异最小。除叶绿素 a/b 外, 所有性状均差异极显著, 说明通过远缘杂交导入野生酸黄瓜外源遗传物质丰富了后代变异类型, 扩大了栽培黄瓜的遗传基础。

表 4 不同渐渗系间相关生物学性状变异分析

Table 4 Variation analysis of related biological traits among different introgression lines

性状 Trait	平均值 Mean	标准差 Std. deviation	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数/% Coefficient of variation	F 值 F-value	显著性 Significance
第一雌花节位 First female flower node	16.45	7.61	26.6	4.6	46.26	117.82	0
分枝数 Lateral branches number	7.40	2.64	11.4	2.4	35.68	25.56	0
叶片大小 Leaf size	372.91	82.00	492.7	254.2	21.99	18.83	0
果实长度直径比 Fruit length/diameter ratio	4.14	1.22	6.88	2.92	29.47	148.66	0
节间长 Inter-node length	9.38	1.72	13.7	7.4	18.34	33.42	0
茎粗 Stem diameter	0.54	0.06	0.64	0.47	12.04	24.25	0
花冠长 Corolla length	4.17	0.51	5.0	3.4	12.20	15.55	0
叶绿素 a Chl.a	4.344	0.473	5.129	3.711	10.89	8.210	0
叶绿素 b Chl.b	1.789	0.269	2.398	1.456	15.03	7.417	0
叶绿素 a/b Chl.a/b	2.451	0.151	2.704	2.198	6.17	2.048	0.061

2.4 各性状的 QTL 检测

经 F 测验, 受体亲本栽培黄瓜 (对照) 在试验区内的 3 个重复间各性状均达到 $\alpha = 0.01$ 的显著水平。根据这一结果, 可以认为试验中片段渐渗系与受体亲本间在 $\alpha = 0.001$ 水平上的差异不是受环境影响造成的, 而是基因型差异的真实反映, 因此 $P \leq 0.001$ 可以作为判定 QTL 存在的阈值。

10 个检测性状中, 叶绿素 a/b 没有检测到 QTL, 其余 9 个性状共检测到 87 个 QTL, 平均每个性状检测到 9.67 个 QTL。其中, 叶片大小、果实长度直径比和茎粗检测到的 QTL 最多, 共 36 个; 叶绿素 b 检测到的 QTL 最少, 为 5 个; 第一雌花节位、分枝数、节长、花冠长和叶绿素 a 检测到的 QTL 为 7 ~ 11 个。各渐渗系检测到的 QTL 基本接近, 平均为 7.25 个, 最少的 IL6 为 4 个, 最多的 IL2 和 IL16 分别为 9 个, 其它各株系 5 ~ 8 个不等 (表 5)。研究渐渗系共导入 108 个外源片段 (史建磊 等, 2011), 由于染色体片段渐渗系与受体亲本差异仅来自导入片段, 所以各渐渗系检测到

表 5 相关生物学性状 QTL 在不同渐渗系内的分布

Table 5 QTLs distribution of related biological traits in different introgression lines

性状 Trait	IL1	IL2	IL3	IL4	IL6	IL8	IL9	IL10	IL11	IL12	IL15	IL16	总计 Total
第一雌花节位 First female flower node	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	10
分枝数 Lateral branches number	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	10
叶片大小 Leaf size	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
果实长度直径比 Fruit length/diameter ratio	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
节间长 Inter-node length	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	11
茎粗 Stem diameter	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
花冠长 Corolla length	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	8
叶绿素 a Chl.a	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	7
叶绿素 b Chl.b	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	5
总计 Total	8	9	8	7	4	8	8	6	8	5	7	9	87
每个片段所含 QTL 数 QTL of each segment	0.7	1.8	0.4	0.4	2.0	2.7	0.6	0.8	8.0	0.4	0.7	1.5	

QTL 对应分布于供体相应片段中, 平均每个片段测到 0.8 个 QTL。以渐渗系 IL6 为例, 导入的 2 个外源片段分别为 m387 和 m647, 检测到的分枝数 (LBN)、叶片大小 (LS)、果实长度直径比 (LDR) 和茎粗 (SD) 4 个相关 QTL 则可初步定位在 2 号和 6 号染色体片段上 (图 2), 但对于多数渐渗系而言, 因为多个片段分布在不同染色体上, 现在还不能将其与各 QTL 对应起来。

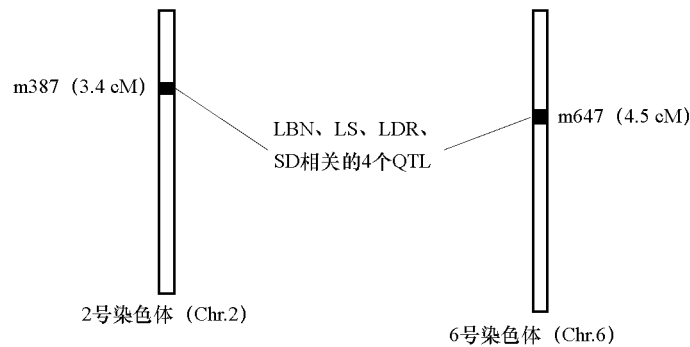


图 2 渐渗系 IL6 检测到的 QTL 在染色体上的分布

Fig. 2 The distribution of QTL detected in introgression line IL6 in chromosomes

3 讨论

本研究中所利用的渐渗系是在黄瓜首个种间远缘杂交新种 (Chen & Kirkbride, 2000) 基础上培育而来的, 其克服了种间杂交障碍, 获得了大量变异后代, 并且遗传背景较一致, 这为转移利用野生酸黄瓜优良性状奠定了相应基础。

通过对黄瓜属种间染色体片段渐渗系群体的 12 个株系进行生物学性状调查与分析发现, 各渐渗系在绝大多数性状上与受体亲本栽培黄瓜差异极显著, 明显表现出野生酸黄瓜的遗传特性, 进一步证明了外源遗传物质的进入。同时, 在 10 个性状上检测到 87 个 QTL, 平均每个性状 9.67 个 QTL。分析表明节间长、分枝数、果实长度直径比、第一雌花节位等检测到的 QTL 比前人 (Serquen et al., 1997; 王刚 等, 2004; 李效尊, 2007; 袁晓君, 2008; 嵇怡 等, 2009; 沈镛, 2009) 用 $F_{2:3}$ 或 RILs 检测到的多, 但分枝数少于 Fazio 等 (2003) 和蒋苏等 (2008) 的结果, 第一雌花节位少于李婉钰 (2007) 的结果。不仅说明染色体片段渐渗系, 尤其是单片段渐渗系在 QTL 检出率上的优越性, 即尽可能排除遗传背景的干扰, 可以检测到更多微效 QTL。同时, 受本试验材料导入片段较多、研究群体较小的限制, 一些性状 QTL 检出数量较少。但考虑到本研究只检测了部分渐渗系, 仍可看到渐渗系与其它群体相比能检测到更多 QTL。

因为笔者构建的并非是单片段渐渗系, 故只能确定这些 QTL 在哪些片段上, 还不能确定其在哪个具体区段上, 进而明确在哪个连锁群上, 但外源片段 (5.3 cM) 远小于已有研究 (34.72 cM) (李学峰 等, 2011; 史建磊 等, 2011), 平均每个片段检测到 0.8 个 QTL, 渐渗系导入片段的大小整体上较为理想。作为对黄瓜远缘种间渐渗系的初次研究和应用, 相关 QTL 定位范围已缩小到已知的少数片段上, 并且获得了一些优良单株 (IL8、IL12), 将对黄瓜相关 QTL 的鉴定和定位起到积极推动作用。目前, 本试验室正在继续进行回交转育、次级分离群体和新渐渗系的构建, 以期获得黄瓜属染色体单片段渐渗系, 进而对黄瓜重要农艺性状 QTL 精细定位, 为通过远缘杂交转移利用野生优异基因改良黄瓜品种和种质创新提供强有力的材料平台。另外, 在转移利用外源有利性状的同时, 如何避免连锁或产生新的不良性状也是育种实践亟待考虑的问题。

References

- Alpert K B, Tanksley S D. 1996. High-resolution mapping and isolation of a yeast artificial chromosome contig containing *fw2.2*: A major fruit weight quantitative trait locus in tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93: 15503 - 15507.
- Beraldi D, Picarella M E, Soressi G P, Mazzucato A. 2004. Fine mapping of the *parthenocarpic fruit (pat)* mutation in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 108: 209 - 216.
- Brouwer D J, Clair D A S. 2004. Fine mapping of three quantitative trait loci for late blight resistance in tomato using near isogenic lines (NILs) and sub-NILs. *Theoretical and Applied Genetics*, 108: 628 - 638.
- Chen J F, Kirkbride J J R. 2000. A new synthetic species of *Cucumis* (Cucurbitaceae) from interpecific hybridization and chromosome doubling. *Brittonia*, 52 (4): 315 - 319.
- Chen J F, Staub J E, Tashiro Y, Isshiki S, Miyazaki S. 1997. Successful interspecific hybridization between *Cucumis sativus* L. and *C. hystrix* Chakr. *Euphytica*, 96 (3): 413 - 419.
- Fazio G, Staub J E, Stevens M R. 2003. Genetic mapping and QTL analysis of horticultural traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 107: 864 - 874.
- Frary A, Nesbitt T C, Frary A, Grandillo S, Knaap E, Cong B, Liu J, Meller J, Elber R, Alpert K B, Tanksley S D. 2000. *fw2.2*: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 289: 85 - 88.
- Hao Wei, Jin Jian, Sun Shi-yong, Zhu Mei-zhen, Lin Hong-xuan. 2006. Construction of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of the whole wild rice genome and identification of quantitative trait loci for rice quality. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 32 (3): 354 - 362. (in Chinese)
- 郝伟, 金健, 孙世勇, 朱美珍, 林鸿宣. 2006. 覆盖野生稻基因组的染色体片段替换系的构建及其米质相关数量性状基因座位的鉴定. *植物生理与分子生物学学报*, 32 (3): 354 - 362.
- Ji Yi, Xu Qiang, Miao Min-min, Liang Guo-hua, Gao Hai-jie, Luo Jing-jing, Chen Xue-hao. 2009. Construction of genetic linkage map and QTLs analysis for the related traits of plant height in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (10): 1450 - 1456. (in Chinese)
- 嵇怡, 徐强, 缪旻珉, 梁国华, 高海洁, 罗晶晶, 陈学好. 2009. 黄瓜遗传图谱构建及株高相关性状的 QTL 定位. *园艺学报*, 36 (10): 1450 - 1456.
- Jiang Su, Yuan Xiao-jun, Pan Jun-song, He Huan-le, Cai Run. 2008. QTL mapping analysis of cucumber lateral branch-related traits by recombinant inbred lines. *Science in China Series C: Life Sciences*, 38 (10): 982 - 990. (in Chinese)
- 蒋苏, 袁晓君, 潘俊松, 何欢乐, 蔡润. 2008. 利用重组自交系群体对黄瓜侧枝相关性状进行 QTL 定位分析. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 38 (10): 982 - 990.
- Li Wan-yu. 2007. Study on quantitative trait loci (QTL) mapping of recombinant inbred lines (RIL) of cucumber under the condition of greenhouse [M. D. Dissertation]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University. (in Chinese)
- 李婉钰. 2007. 日光温室条件下黄瓜 RIL 群体产量相关性状 QTL 定位研究[硕士论文]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学.
- Li Xi-xiang, Zhu De-wei. 2005. Descriptors and data standard for cucumber (*Cucumis sativus* L.). Beijing: China Agriculture Press: 51 - 97. (in Chinese)
- 李锡香, 朱德蔚. 2005. 黄瓜种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社: 51 - 97.
- Li Xiao-zun. 2007. QTL mapping and analysis of important traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 李效尊. 2007. 黄瓜重要性状的 QTL 定位与分析[博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Li Xue-feng, Hu Xiao-wen, Zhang Sheng-ping, Gu Xing-fang, Zhang Zhong-hua, Huang San-wen. 2011. Construction of wild cucumber substitution lines. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (5): 886 - 892. (in Chinese)
- 李雪峰, 胡晓文, 张圣平, 顾兴芳, 张忠华, 黄三文. 2011. 野生黄瓜代换系的构建. *园艺学报*, 38 (5): 886 - 892.
- Pan Jun-song, Wang Gang, Li Xiao-zun, He Huan-le, Wu Ai-zhong, Cai Run. 2005. SRAP genetic linkage map construction and gene mapping of the start bit of the flower festival in cucumber. *Progress in Natural Science*, 15 (2): 167 - 172. (in Chinese)
- 潘俊松, 王刚, 李效尊, 何欢乐, 吴爱忠, 蔡润. 2005. 黄瓜 SRAP 遗传连锁图的构建及始花节位的基因定位. *自然科学进展*, 15 (2): 167 - 172.

- Sakata Y, Kubo N, Morishita M, Kitadani E, Sugiyama M, Hirai M. 2006. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 243 - 250.
- Serquen F C, Bacher J, Staub J E. 1997. Mapping and QTL analysis of horticultural traits in a narrow cross in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using random-amplified polymorphic DNA markers. *Molecular Breeding*, 3: 257 - 268.
- Shen Di. 2009. Analysis of population genetic diversity in *Cucumis sativus* L. var. *xishuangbannanensis* and study on the QTL mapping of fruit flesh color in cucumber [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 沈 颖. 2009. 西双版纳黄瓜群体遗传多样性分析及黄瓜果肉色 QTL 定位研究[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Shen Wei-qi. 1988. Extraction of mixed solution for determination of chlorophyll content in rice leaf blade. *Plant Physiology Communications*, (3): 62 - 64. (in Chinese)
- 沈伟其. 1988. 测定水稻叶片叶绿素含量的混合液提取法. *植物生理学通讯*, (3): 62 - 64.
- Shi Jian-lei, Lou Qun-feng, Qian Chun-tao, Wan Hong-jian, Zhou Xiao-hui, Chen Jin-feng. 2011. Construction and genetic evaluation of chromosome segment introgression lines in cucumber. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 34 (1): 20 - 24. (in Chinese)
- 史建磊, 娄群峰, 钱春桃, 万红建, 周晓慧, 陈劲枫. 2011. 黄瓜染色体片段导入系的构建与遗传评价. *南京农业大学学报*, 34 (1): 20 - 24.
- Song Hui. 2009. Anther culture, QTL analyses of orange flesh and mapping of carotenoid biosynthesis genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 宋 慧. 2009. 黄瓜花药培养及橙色果肉 QTL 分析和类胡萝卜素合成酶基因定位研究[博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Sun Z, Staub J E, Chung S M, Lower R L. 2006. Identification and comparative analysis of quantitative trait loci associated with parthenocarpy in processing cucumber. *Plant Breeding*, 125: 281 - 287.
- Tian F, Zhu Z F, Zhang B S, Tan L B, Fu Y C, Wang X K, Sun C Q. 2006. Fine mapping of a quantitative trait locus for grain number per panicle from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113: 619 - 629.
- Wang Gang, Pan Jun-song, Li Xiao-zun, He Huan-le, Wu Ai-zhong, Cai Run. 2004. SRAP genetic linkage map construction and collateral gene mapping in cucumber. *Science in China Series C: Life Sciences*, 34 (6): 510 - 516. (in Chinese)
- 王 刚, 潘俊松, 李效尊, 何欢乐, 吴爱忠, 蔡 润. 2004. 黄瓜 SRAP 遗传连锁图的构建及侧枝基因定位. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 34 (6): 510 - 516.
- Xie X B, Song M H, Jin F X, Ahn S N, Suh J P, Hwang H G, McCouch S R. 2006. Fine mapping of a grain weight quantitative trait locus on rice chromosome 8 using near-isogenic lines derived from a cross between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*. *Theoretical and Applied Genetics*, 113: 885 - 894.
- Yuan Xiao-jun. 2008. QTL mapping and analysis of fruit and flower related traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 袁晓君. 2008. 黄瓜永久群体遗传图谱的构建及花、果相关性状的 QTL 定位[博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Zhang Sheng-ping, Liu Miao-miao, Miao Han, Zhang Su-qin, Yang Yu-hong, Xie Bing-yan, Gu Xing-fang. 2011. QTL mapping of resistance genes to powdery mildew in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 44 (17): 3584 - 3593. (in Chinese)
- 张圣平, 刘苗苗, 苗 晗, 张素勤, 杨宇红, 谢丙炎, 顾兴芳. 2011. 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位. *中国农业科学*, 44 (17): 3584 - 3593.
- Zhuang Fei-yun, Chen Jin-feng, Wolucau J, Lou Qun-feng, Qian Chun-tao, Luo Xiang-dong. 2006. Introgressive hybridization between the synthetic allotetraploid in *Cucumis* and cultivated cucumber and assessment of the genetic variation in the progenies. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (2): 266 - 271. (in Chinese)
- 庄飞云, 陈劲枫, Wolucau J, 娄群峰, 钱春桃, 罗向东. 2006. 甜瓜属人工异源四倍体与栽培黄瓜渐渗杂交及其后代遗传变异研究. *园艺学报*, 33 (2): 266 - 271.