

## 评述与展望

### Review and Progress

# 瓜类作物果实品质性状的分子基础研究进展

宋蒙飞 魏庆镇 付文苑 陈劲枫 娄群峰\*

南京农业大学园艺学院, 南京, 210095

\* 通讯作者, qflou@njau.edu.cn

**摘要** 瓜类是人类膳食结构中不可或缺的重要组成部分,瓜类作物果实的品质性状和改良一直都是育种者关注的重点。本综述围绕近年来瓜类作物果实品质性状在遗传规律、分子标记、基因克隆以及表达等分子生物学上取得的研究结果,论述了瓜类作物果实品质性状在分子基础方面最新的研究进展,旨在为以后瓜类果实高品质育种提供参考和依据。

**关键词** 葫芦科作物, 果实品质, 分子标记, 基因克隆

## Research Progress of Molecular Basis of Fruit Quality Traits in Cucurbits

Song Mengfei Wei Qingzhen Fu Wenyuan Chen Jingfeng Lou Qunfeng\*

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095

\* Corresponding author, qflou@njau.edu.cn

DOI: 10.13271/j.mpb.014.003195

**Abstract** Cucurbit fruit shares an indispensable part of human diet. The fruit quality traits and improvement have been the focus of attention of breeding scientists. This study reviewed the research progress on the molecular basis of the cucurbit fruit quality traits through analyzing the researches of genetic principle, molecular markers, gene cloning, and expression of cucurbits fruit quality traits in recent years. This review will provide reference and basis for cucurbits fruit quality breeding in the future.

**Keywords** Cucurbits, Fruit quality, Molecular markers, Gene cloning

瓜类作物主要指葫芦科所属的一些富含营养、品种多样的蔬菜作物,包括黄瓜、甜瓜、南瓜、西瓜等重要经济作物。随着人们生活水平的提高,培育优质、营养、无公害的瓜类新品种已成为必然趋势。

通过传统的育种技术来培育优质瓜类作物已取得了显著成果。近年来,分子生物学技术的发展和应用使得研究者可以从基因组学的角度分析果实品质形成的分子机制,进而提高了果实品质育种的选择效果,同时对未来瓜类作物果实品质的分子育种提供了重要的启示。瓜类作物果实品质相关的分子基础研究主要涉及遗传机制、分子标记、基因克隆及表达分析等,本综述就以上几个方面对近年来有关瓜类果实品质性状的分子基础研究成果进行了探讨,并对未来瓜类果实品质育种的研究方向进行了展望,希望能为今后瓜类果实品质育种提供

参考和依据。

### 1 瓜类作物的果实品质

根据研究角度的不同,可以把瓜类作物的果实品质分为外观(商品)品质、营养品质以及风味品质三类。果实的大小、表面色泽、刺瘤的有无等为外观品质,可溶性固形物、维生素以及矿物质的含量等为营养品质,而果肉厚度、质地、苦味以及酸甜度等为风味品质。其中,一部分品质性状是由单基因控制的质量性状,而更多则是由多基因控制,并受基因型和环境共同作用的数量性状。对于不同的性状,采取的研究和分析方法也有所差异。质量性状主要通过图位克隆的方法克隆相应基因,而对于数量性状,常在分析其遗传规律的基础上进行遗传图谱的构建,再结合统计软件来进行QTL定位分析。

基金项目:本研究由国家自然科学基金项目(31272174)资助

## 2 果实品质的分子基础研究历程

瓜类作物果实品质性状分子基础研究历程主要包括以下几个阶段。首先,分子标记的应用,一些调控质量性状的基因首先被定位,例如 Kennard 和 Heang 分别获得了与黄瓜黑刺基因紧密连锁的 RFLP 标记(Kennard and Havey, 1995)和 AFLP 标记(Heang et al., 2008);其后,数量性状分析方法的提出和分子生物学技术的发展,使得数量性状的遗传规律得到解释,研究者构建了较为紧密的连锁图谱并开展了果实性状调控基因的 QTL 定位,比如黄瓜果形的 QTL 定位(Fazio et al., 2003),甜瓜果肉颜色的 QTL 定位(Monforte et al., 2004)等;近年来,随着测序技术的不断发展,黄瓜(Huang et al., 2009)、西瓜(许勇等, 2009)、甜瓜(Garcia-Mas et al., 2012)等瓜类作物的全基因组测序,使得瓜类作物的分子基础研究得到了迅猛发展,构建更加饱和的分子遗传图谱成为可能,果实品质性状调控基因的定位也变得更加精准,候选基因的选定与功能的验证也得到保证,如黄瓜饱和图谱的构建(Ren et al., 2009),甜瓜饱和图谱的构建(Diaz et al., 2011),近年来,基因克隆、转录组的研究已逐渐成为热点。

## 3 黄瓜果实品质的分子基础研究进展

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是中国重要蔬菜作物,在中国蔬菜栽培生产中占有重要地位。黄瓜因其口味清香、口感脆爽、营养丰富,深受消费者的喜爱。生活水平的提高使人们对黄瓜果实品质育种越来越重视,品质育种也成为黄瓜育种的重点。黄瓜作为模式植物,近些年来国内外对其分子育种方面的研究逐渐增多,以下按照果实性状分类对近几年黄瓜果实品质性状的分子基础研究进行了总结。

### 3.1 外观品质

#### 3.1.1 果实形态的分子基础研究

果实形态由果长、果径、果重、果把长以及果形指数等多个性状决定,是衡量果实外观品质的重要指标。它不仅决定着瓜类蔬菜的产量,影响其经济效益,同时也作为辨别不同品种的主要参照。关于果实形态的研究一直都是瓜类蔬菜育种工作的重点。

黄瓜果长、果径及果形指数方面,国内外的报道中已经定位了多个主效 QTL 位点,但因为所选取材料以及定位方法的差异,所定位的 QTL 位点有所不同。Weng 等(2015)用三张遗传图谱对黄瓜果实

大小进行了 QTL 分析,获得了 5 个与成熟瓜果实直径相关的 QTLs 以及 3 个与果长相关的 QTLs,并通过对黄瓜不同时期果实形成进行动态分析,阐释了黄瓜果实的形成机理。Jiang 等(2015)利用 RNA-Seq 测序方法比较分析了两个果长差异明显的近等基因系,发现调控微管和细胞周期的基因可能参与了黄瓜果实长度的调控。Tan 等(2015)通过精细定位,发现 *CsACS2* 基因(表 1)与黄瓜两性花的形成和果实狭长性状相关,通过序列比对分析发现该基因与野生黄瓜同源基因相比存在一段 14 bp 的缺失,并通过转录生成了在羟基末端丢失了 74 个氨基酸的截短蛋白,此蛋白丧失了 ACS 酶活性,从而导致了性状的改变。众多的研究也表明,果长与果径不仅受复杂的基因调控,并且极容易受到环境因素的影响,目前的研究在相关分子基础上还难以达成一致的定论。

果实重量不仅是决定蔬菜作物单位产量的直接因素,同时也是影响消费者购买意愿的因素之一。在黄瓜果重方面,前人在 2、4、6 号连锁群上发现了 3 个与果重相关的 QTLs 位点(Bo et al., 2015)。Wei 等(2014)采用 SLAF-seq 技术构建了一张含有 1 800 个 SNP 标记的遗传图谱,同时检测到 2 个与黄瓜果重相关的 QTLs 位点(表 1),最大贡献率为 28.3%。

黄瓜瓜把为黄瓜形态学上端的基部部分,瓜把的长短同样是黄瓜外观品质性状的重要组成部分。瓜把长度在不同品种间差异较大,例如,华北型黄瓜瓜把较长,而欧洲温室型黄瓜则不存在瓜把。研究证实,瓜把为多基因所调控的数量性状,且其遗传主要为加性效应(顾兴芳和方秀娟, 1994)。Yuan 等(2008)最早将控制瓜把的主效 QTL 位点(表 1)定位于 4 号连锁群,贡献率达 30%,并定位了 6 个瓜长/瓜把长 QTLs 位点;王敏等(2014)利用 SSR 标记技术和区间作图法(IM)检测到 4 个与黄瓜瓜把长相关的 QTLs 位点,最大贡献率为 24.1%。这些黄瓜瓜把分子层面的研究将有助于促进无瓜把黄瓜品种选育的进程。

#### 3.1.2 果实表面色泽的分子基础研究

果实颜色是黄瓜重要的外观性状之一,黄瓜的果色是由多基因控制的复合性状,且极容易受到环境和栽培条件的影响。在过去的几十年里,育种者对其进行了大量的研究。研究者普遍认为商品黄瓜果实可分为亮绿色、绿色、深绿色、黄色和白色 5 个种类。而成熟黄瓜果色分为红色、橘色、黄色和奶油色四个等级, R 和 C 两个基因调控着这些颜色的表达。随后的研究证实果色基因不仅包含 R 和 C 基因,也有其它例如控制白色果皮性状的基因 w 杂色基因 u 等。

表 1 定位克隆的瓜类作物果实品质性状相关基因  
Table 1 Mapping-cloning genes related to fruit quality traits in Cucurbits

物种 Species	基因 Gene	调控性状 Controlling trait	定位位置 Locating position	参考文献 Reference
黄瓜 Cucumber	<i>CsA CS2</i>	果形 Fruit shape	1 号染色体 Chr 1	Tan et al., 2015
	<i>fw3.1/fw3.2</i>	果实重量 Fruit weight	3 号连锁群 LG 3	Wei et al., 2014
		瓜把长度 Fruit-stalk length	4 号连锁群 LG 4	Yuan et al., 2008
	<i>Fsl4.3</i>	瓜把长度 Fruit-stalk length	4 号连锁群 LG 4	Yuan et al., 2008
	<i>PSP</i>	白色果皮 White fruit color	3 号染色体 Chr 3	Liu et al., 2015
		亮绿色果皮 Light green peel	7 号染色体 Chr 7	Zhou et al., 2015
	<i>Dld</i>	表面光泽/无光泽 Dull fruit skin	4 号染色体 Chr 4	Yang et al., 2014b
		果瘤 Tuberculate fruit	5 号染色体 Chr 5	Yang et al., 2014a
	<i>Tu</i>	果瘤 Tuberculate fruit	5 号染色体 Chr 5	Yang et al., 2014a
		黑刺 Black spine	4 号染色体 Chr 4	Li et al., 2013
	<i>B</i>	黑刺 Black spine	4 号染色体 Chr 4	Li et al., 2013
		表皮毛相关 Trichome	3 号染色体 Chr 3	李强, 2013 Li, 2013
	<i>Gl-1</i>	表皮毛相关 Trichome	3 号染色体 Chr 3	李强, 2013 Li, 2013
		<i>Orf</i>	$\beta$ -胡萝卜素含量 Beta-carotene content	3 号染色体 Chr 3
	<i>Bi</i>	果实苦味 Bitterness	6 号染色体 Chr 6	张慧敏等, 2014 Zhang et al., 2014
果实苦味 Bitterness		6 号染色体 Chr 6	张慧敏等, 2014 Zhang et al., 2014	
甜瓜 Melon	<i>Fdqs 12.1</i>	果实长度 Fruit length	8 号染色体 Chr 8	Diaz et al., 2014
		果糖含量 Fructose content	4 号连锁群 LG 4	张宁等, 2015 Zhang et al., 2015
	<i>Fru4.1</i>	果糖含量 Fructose content	4 号连锁群 LG 4	张宁等, 2015 Zhang et al., 2015
		网纹 Net	2 号连锁群 LG 2	Herman et al., 2008
	<i>N</i>	网纹 Net	2 号连锁群 LG 2	Herman et al., 2008
		果肉 pH Fruit pH	8 号染色体 Chr 8	Sherman et al., 2013
	<i>ph</i>	果肉 pH Fruit pH	8 号染色体 Chr 8	Sherman et al., 2013
<i><math>\beta</math>cr6.1/<math>\beta</math>cr2.1</i>		B 胡萝卜素含量 Beta-carotene content	6 号连锁群 LG 6	Harel-Beja et al., 2010
西瓜 Watermelon	<i>Fsi11.1</i>	果形 Fruit shape	11 号连锁群 LG 11	Sandlin et al., 2012
		边缘果肉硬度 Edge flesh firmness	6 号连锁群 LG 6	刘传奇, 2014 Liu, 2014
	<i>QEFF</i>	边缘果肉硬度 Edge flesh firmness	6 号连锁群 LG 6	刘传奇, 2014 Liu, 2014
		中心果肉硬度 Center flesh firmness	6 号连锁群 LG 6	刘传奇, 2014 Liu, 2014
	<i>QCFF</i>	中心果肉硬度 Center flesh firmness	6 号连锁群 LG 6	刘传奇, 2014 Liu, 2014

而 Liu 等(2015)利用 F<sub>2</sub> 和 BC<sub>1</sub> 群体为材料将控制白色果皮的基因 w 定位到 3 号染色体上两个 SNP 标记 ASPCR39262 和 ASPCR39229 之间, 并在这个区域定位了一个可调控过氧化物酶活性的候选基因 PSP 基因(表 1), 通过两个品种间的明显差异序列比

对发现该基因上某位点的缺失或突变导致商品瓜色由深绿色转为白色。Zhou 等(2015)则定位到了控制亮绿色果皮隐性基因 lgp 的一个候选基因 *Csa7G01-5430* (表 1), 该基因在拟南芥中的同系物可以编码调控叶绿素分裂的 ARC5 酶, 并指出该基因上的一个

SNP位点(SNP7G3286953)的突变会导致该基因功能的丧失/激活。Lun等(2015)通过构建突变体基因库结合基因重测序的方法,定位到调控果实及叶片亮绿色的候选基因 *Csa6G133820*,并证实基因上某一碱基的突变(SNP6G9285631)激活了这个基因,从而编码了 Ycf54 酶的相似蛋白 CsYcf54 参与叶绿素的生物合成路径。

黄瓜果实表面的光泽程度影响着黄瓜的市场价值,色泽较亮的黄瓜品种更易受到消费者的青睐。前人研究发现,果实光泽是由单基因控制的质量性状,无光泽(D)对有光泽(d)为显性。Zhang等(2012)通过整合图谱发现,控制果瘤(Tu)、果实无光泽(d)、嫩果果皮杂色(u)基因存在连锁关系,并将该连锁基因座定位在黄瓜四号染色体长度为 1.1 cM 物理图距的基因片段上。而 Yang等(2014b)通过初定位,将 D/d 基因(表 1)定位在 0.9 cM 的基因片段上,随后在此片段间开发新的标记进行精细定位,最终将该基因定位在图距为 244.9 kb 的物理片段之间。

### 3.1.3 其他外观性状(表皮毛,刺瘤)的分子基础研究

果瘤是黄瓜特有的性状,由 Tu 基因控制,且有瘤对无瘤为显性。Zhang等(2010)将 Tu 基因初步定位到 5 号染色体上,位于 SSR 标记 SSR16203 和 SCAR 标记 C\_SC933 之间,遗传距离分别为 1.4 cM 和 5.9 cM。而 Yang等(2014a)则在该基础上重新设计了新的 SSR 标记,通过精细定位克隆到 Tu 基因(表 1),得到它的候选基因 -*Csa016861*,并证实该基因可编码 C2H2 型锌指蛋白。

作为黄瓜重要的外观性状,果刺颜色会对黄瓜的销售产生一定影响,而目前市场上销售黄瓜主要以白刺品种为主。在黄瓜刺色的遗传上,黑刺对白刺为显性。现如今国内外有大量的文献对黑刺基因进行了报道,已报道的黑刺基因包括 B、B-2、B-3、B-4。近几年 Li等(2013)将黑刺基因 B(连锁 R 基因,表 1)定位在 4 号染色体的短臂 50 kb 区间上,并确认了它的候选基因 -*Csa4G003095*,它可以编码 R2R3-MYB 转录因子,而 MYB 家族转录因子可参与植物中类黄酮物质生物合成途径,目前在其他物种中发现这个家族的多个基因调控着果实颜色的改变。彭佳林等(2015)同样证实该基因在白刺群体和黑刺群体间所编码氨基酸序列存在明显差异,进一步确认该基因即为黄瓜黑刺基因 B,并将 B 基因定位在标记 SSRB-130 和 SSRB-107 之间。

黄瓜植株的茎、叶、花、卷须、子房上一般均有表皮毛。研究者通过观察发现营养器官上的毛状组织

和黄瓜果刺具有相同的形态结构,同样为多细胞无腺体的表皮毛组织,因此调控表皮毛基因即果刺形成相关基因(关媛,2008)。而果刺是影响果实外观品质的重要性状之一,无刺型黄瓜清洗较为方便,是选育无公害蔬菜的理想类型。所以,研究表皮毛形成调控基因也显得尤为重要。目前报道的控制毛状基因共有两个 -G1、G1-2。李强(2013)将 gl-1 基因(表 1)定位在 3 号染色体间距约为 311 kb 的物理区域内,并在该区段多个候选基因中克隆到与拟南芥表皮毛调控基因 -GL1 同源性较高的基因 -CsGL1-like。

### 3.2 营养品质

生活品质的提升使人们对蔬菜供应的要求呈现多样化的趋势,不仅要求有菜吃,还要求蔬菜营养丰富,品种多样。瓜类蔬菜的营养功能主要为供给人类所需的各种纤维素、维生素以及膳食植物化学物等。近年来瓜类蔬菜高营养品质育种逐渐成为育种家研究的重点。

瓜类果实中含有丰富的  $\beta$ -胡萝卜素, $\beta$ -胡萝卜素是维持人体健康不可缺少的营养元素,在抗癌,防老化和抗衰老等方面有显著的功效。在黄瓜  $\beta$ -胡萝卜素含量的分子研究方面,Bo等(2012)用 124 株  $F_7$  代重组自交系验证到温室黄瓜的  $\beta$ -胡萝卜素含量由单基因 ore(表 1)所调控,并把它定位到第 3 连锁群上,确定了与它连锁的 7 个 SSR 标记,最近标记为 SSR07706,遗传图距 1.9 cM。王柬人(2012)等通过 RACE 技术(rapid amplification of cDNA ends)克隆到  $\zeta$ -胡萝卜素脱氢酶(ZDS)基因 -CsZds,并推测该基因可能与黄瓜果实  $\beta$ -胡萝卜素的积累有关。

### 3.3 风味品质

风味一般指瓜类果实特有的气味或滋味,包括质地、味道、酸甜度等。以往育种者的重点都放在蔬菜的产量性状、外观性状、抗病性状等能够直接影响产品销售的主观性状上。而近年来,在满足产量供给充分的同时,人们对蔬菜风味品质的要求也不断提高。在黄瓜中,解决苦味问题一直都是育种的热点,因苦味的产生会对黄瓜的销售产生致命的损失,因此培育无苦味黄瓜品种对于提高黄瓜销售效益意义非凡。

在过去十几年里,国内外对黄瓜的苦味基因遗传规律进行了细致的研究。前人研究表明,控制黄瓜果实苦味基因主要为 Bt/bt 基因,而在纯合 BiBi(黄瓜营养器官苦味基因)背景下,Bt 是独立遗传的,但纯合隐性基因型 bibi 对 Bt 基因存在隐性上位作用。Shang等(2014)利用遗传和生物化学的方法确定了

关于黄瓜苦味素 - 葫芦素 C 合成相关的 11 个基因 (9 个参与合成, 2 个作为调控开关), 并阐述了黄瓜苦味产生物质 - 葫芦素 C 的生物合成步骤。张慧敏等 (2014) 克隆到 Bi (表 1) 的启动子序列, 并发现可以调控 Bi 表达的转录因子, 初步证明转录因子 CsERF 可以激活 Bi 基因的启动子, 使其进行转录形成苦味素。对于黄瓜苦味的分子研究意义非凡, 不仅可以为选育无苦味黄瓜品种提供理论基础, 而且研究表明黄瓜苦味素 - 葫芦素 C 可能具有抗肿瘤、增加免疫力的功效 (Horie et al., 2007), 但葫芦素 C 难以获得, 对于它的分子遗传以及代谢研究能够为大量生产葫芦素 C 提供理论依据。

## 4 甜瓜果实品质的分子基础研究进展

甜瓜 (*Cucumis melon* L.) 因其味道香甜、汁多肉脆等优点而广泛受到大众的喜爱, 中国同样也是甜瓜栽培大国。果实品质性状的有关研究一直都是甜瓜育种的重点, 以下按照外观、营养、风味果实品质分类对近些年甜瓜果实品质性状分子基础的研究进行总结。

### 4.1 外观品质

甜瓜果长、果径以及果形指数不仅直接影响着产量大小, 还会左右消费者的购买意愿。在甜瓜果实形态方面 Fernandez-Silva 等 (2010) 采用 ‘Piel de Sapo’ 与 ‘PI161375’ 品种杂交后的近等基因系结合 SSR 标记定位到与果形相关 QTL 位点 2 个。Diaz 等 (2014) 以甜瓜品系 ‘Piel de Sapo’ 与 PI124112 杂交后代为材料定位到 5 个与果长相关的 QTLs 位点, 其中主效 QTL 为 flqs8.1, 贡献度 34%。2 个与果径相关的 QTLs 位点, 其中主效 QTL 为 fdqs12.1 (表 1), 贡献度 11%。Ramamurthy 等 (2015) 通过 SSR 标记构建甜瓜的遗传图谱, 定位到与果形相关的 QTL 位点 6 个, 最高贡献度 33.2%, 果长相关 QTL 位点 2 个, 最高贡献度 34%, 果径相关 QTL 位点 3 个, 最高贡献度 37%。

甜瓜表皮密布宽窄不一的条纹和网纹, 这些瓜纹的颜色、宽窄以及密集程度是甜瓜重要的外观品质。在瓜纹的研究上, Paris 等 (2008) 用栽培品种 ‘USDA-846-1’ 和 ‘Top Mark’ 为材料确定了与瓜纹密度相关 QTL 位点 5 个, 能够解释 10%~18% 的变异度。Herman (2008) 以网纹分离群体, 将网纹基因 (N) 定位于 2 号连锁群上 (表 1), 并认为它是调控网纹形成的主效基因。而 Harel-Beja (2010) 通过重组自交系构建了甜瓜的遗传图谱, 获得了两个与瓜纹相关

QTLs 位点, 分别位于 9、10 连锁群上, 最高贡献度 61.7%。3 个与网纹覆盖度相关的 QTLs 位点, 最高贡献度 43.5%。4 个与网纹密度相关的 QTLs 位点, 最高贡献度 40.8%。

### 4.2 营养品质

甜瓜不仅香甜可口, 它还富含多种矿物质、碳水化合物、氨基酸以及维生素等, 对人类健康益处颇大。对于这些营养品质性状的分子研究, 将有助于培育高营养品质的甜瓜品种。

甜瓜含有大量的可溶性固形物。可溶性固形物在瓜类蔬菜中主要包括蔗糖、果糖、葡萄糖 3 类糖物质, 这几类可溶性固形物含量、比例是影响甜瓜营养品质的重要因素。历来选育可溶性固形物含量高的甜瓜品种都是培育优质品种的关键, 因此开展瓜类蔬菜可溶性固形物含量相关研究具有重要意义。Tian 等 (2009) 通过 RT-PCR 以及 RACE 技术 (the rapid amplification of cDNA ends) 克隆到甜瓜中蔗糖酸性转化酶相关基因 -CmS-AIV1, 并证实该基因在甜瓜果实逐渐成熟时转录产物含量逐渐增加, 说明该基因参与调控甜瓜成熟时果实中蔗糖含量的积累。Tomason 等 (2013) 利用混合线性模型 (MIM) 定位到与甜瓜可溶性固形物关联的 7 个不同标记。张宁等 (2015) 进行了甜瓜糖含量相关的 QTL 分析, 检测到相关 QTL 位点 2 个 (表 1), 贡献率分别为 14.89% 和 13.02%。

甜瓜同样富含  $\beta$ -胡萝卜素, Cuevas 等 (2009) 通过构建及整合得到了一张高密度遗传图谱, 定位到 4 个与  $\beta$ -胡萝卜素含量调控基因相关的 QTLs 位点, 它们分别最高可以解释 94.7% 的变异度。Harel-Beja (2010) 以甜瓜 RILs 群体为材料, 结合多种分子标记 (SSR, SNP, AFLP) 检测到 2 个与  $\beta$ -胡萝卜素调控基因相关的 QTLs 位点 (表 1), 分别可以解释 17.7% 和 17.5% 的变异度, 并推测 6 号连锁群上可能存在调控  $\beta$ -胡萝卜素含量的主效基因。

### 4.3 风味品质

有机酸的含量是影响甜瓜果实风味品质的一大因素, 适当的酸甜度才能得到食用者的青睐, 因此有关甜瓜酸甜度性状的研究将有助于选育甜瓜优质风味品种。Cohen 等 (2012) 采用重组自交系构建遗传图谱, 检测到与柠檬酸含量相关的 QTL 位点 5 个, 与果肉 pH 相关的 QTL 位点 3 个, 与苹果酸含量有关的 QTL 位点 2 个, 并且这三个酸性主效 QTL 位点都

位于 8 号连锁群上,最高可解释 89.30%的变异度。Sherman 等(2013)结合 BSA 法和自己设计的微阵列将甜瓜 pH 调控基因(表 1)定位在标记 MU18571 和 MU11512 之间,遗传图距分别为 0.5 cM、0.4 cM。而 Zhang 等(2016)则采用 SLAF-Seq 结合 super-BSA 技术对风味甜瓜品种进行了 QTL 分析,绘制了含有 4 480 个多态性标记的遗传图谱,在 2、3、4、5、9 以及 12 号染色体上均定位到与甜瓜酸味相关的 QTL 位点。

## 5 其他瓜类

瓜类蔬菜品种多样,除了黄瓜、甜瓜外,还包括西瓜、南瓜、苦瓜、丝瓜、罗汉果、西葫芦以及吊瓜等其他瓜类蔬菜,这些瓜类蔬菜的果实品质分子基础研究虽不如在黄瓜、甜瓜上研究的广泛深入,但同样也取得了一些显著的研究成果。

### 5.1 外观品质

在果实形态方面,Estéras 等(2012)采用高通量重测序技术在 6 号连锁群上定位到两个与南瓜果形指数相关的 QTLs 位点,贡献度皆大于 25%。Sandlin 等(2012)分别利用 3 个作图群体构建西瓜连锁图谱,结合表型统计检测到果形相关 QTL 位点 3 个,解释变异度范围 2.8%~56.6%,其中位于 11 号连锁群上的 QTL 位点(表 1)在多个群体内被重复检测到,因此认为它是主效位点。Wang 等(2013)以苦瓜自交系 'Z-1-4' 为母本, '189-4-1' 为父本构建苦瓜连锁图谱,在 4、5、9、11 号连锁群上共检测到控制果形指数的 QTL 位点 5 个,解释变异度最高为 23.3%。

在果色(包括皮色以及瓢色)方面, Bang 等(2007)以黄瓢西瓜自交系 'PI 165002' 和红瓢自交系 'PI593380' 杂交构建  $F_2$  分离群体及 BC 回交群体,通过构建图谱克隆到西瓜瓢色基因,并认为该基因上 3 个 SNP 位点的改变导致了该基因的激活/抑制,并将其中一个 SNP 位点 Phe226 转化为 CAPS 标记。周庆友等(2013)以 '粤优大肉' 和 '株杂二号白丝瓜' 为亲本,以回交世代 BC<sub>2</sub> 世代为作图群体,通过 COS 标记构建丝瓜分子遗传图谱,初步定位将丝瓜种皮颜色基因定位在 6 号连锁群。葛宇等(2015)以印度南瓜高代自交系 '06820-1' 为父本, '98-2-351' 为母本进行杂交,以  $F_2$  代分离群体为材料构建遗传图谱,检测到与灰色果皮基因紧密连锁的 SSR 标记两个,与白色果肉基因紧密连锁的 SSR 标记 1 个。

### 5.2 营养品质

可溶性固形物既是西瓜营养价值所在,其含量

的多少又会决定西瓜的风味品质。可溶性固形物含量越高,甜度越大,反之可溶性固形物含量低则含糖量较小,适应糖尿病人食用。因此,对可溶性固形物含量相关基因的挖掘将有利于培育更广泛的西瓜品种。而在分子领域, Hashizume 等(2003)以  $F_2$  代群体为材料,结合 RAPD、RFLP、ISSR 和同工酶标记构建西瓜遗传图谱,在 8 号连锁群上定位到一个可影响果肉含糖量的 QTL 位点,贡献度 19%。Sandlin 等(2012)在 7、8、9 号连锁群上定位到 4 个与糖含量相关的 QTLs 位点,解释变异度范围为 7.0%~21.6%。刘识等(2013)以高糖品系与低糖品系西瓜杂交  $F_2$  代作为作图群体构建连锁图谱,结合性状统计检测到与果肉含糖量相关的 QTL 位点 2 个,表型贡献率为 6.56%、7.90%。Ren 等(2014)将西瓜的 4 张遗传图谱整合成一张高密度遗传图谱,将以前 12 个性状相关的 58 个 QTLs 位点固定到整合图谱上,并重新定位了与果肉糖含量相关的 QTLs 位点 10 个。

瓜类作物中富含类胡萝卜素,对于瓜类类胡萝卜素代谢相关基因的挖掘一直都是研究者兴趣所在。Tuan 和 Park (2013)采用 RACE 技术在苦瓜中克隆到类胡萝卜素的氧化分解酶 - CCD 基因(类胡萝卜素双加氧酶基因),该酶可使类胡萝卜素分解形成更广泛的色素或激素等次生代谢产物。吕品等(2014)以相同的方法克隆出西瓜果实中参与调控类胡萝卜素代谢途径基因 - 八氢番茄红素合成酶(PSY)基因,并通过定量实验检测它在不同品种间表达量的大小,为深入研究 PSY 基因功能提供了参考。

### 5.3 风味品质

除了可溶性固形物、酸性物质含量的多少能够直接决定瓜类蔬菜的风味品质外,果皮、果肉的厚度比、坚固度同样影响着西瓜果实的口感,目前在这些性状的研究上还处于起步阶段。Juarez 等(2012)采用 SNP 标记技术将与西瓜果肉硬度相关的 QTL 位点定位于 9 号连锁群的两个标记 NW0251864 与 NW0250266 之间。Wang 等(2013)则在构建的苦瓜遗传图谱 1 号连锁群上检测到控制瓜肉厚度的 QTL 位点 2 个,表型贡献率分别为 8.9%、12.1%。

## 6 展望

综上所述,目前瓜类果实品质育种主要集中于黄瓜、甜瓜、西瓜的研究上,而对于其它瓜类的研究还很匮乏。再者目前的分子研究主要集中在瓜类商品(外观)品质性状上,而营养品质与风味品质的研究

较少,且一些商品品质性状基因的定位还远未达到精细定位和基因克隆的目的。所以瓜类果实品质性状的分子基础研究应向营养品质与风味品质上实行转变,以实现优质、营养、无公害三位一体的果实品质育种目标。

以往用于瓜类果实品质育种研究的标记(RFLP, RAPD, AFLP)所构建的遗传图谱因为定位群体小、标记缺乏等原因达不到精细定位所要求的饱和图谱状态,致使前人和后人对同一性状的研究有所偏差,所定位的基因位点也有所不同。目前普遍以BSA法结合SSR标记技术构建瓜类的遗传图谱并进行基因或QTL定位,与大田作物相比其他分子标记利用较少,尤其EST-SSR标记以及SNP标记。EST-SSR标记本身作为转录组基因的一部分,具有开发成本低,开发周期短等优点,比较适用于瓜类蔬菜育种。而SNP标记一般只有两种等位基因型,可以较为容易的区分纯合基因型和杂合基因型,具有数量巨大、分布密度大、检测快速等优点。近几年来,高通量测序技术的发展(SLAF-Seq, BSA-Seq, RAD-Seq等),瓜类蔬菜各类EST文库的建立,使得EST-SSR、SNP标记的开发更加简便,相信定会加快瓜类果实品质育种的进程。

而不论EST-SSR、SNP标记的开发,或者基因克隆的实现,都要依靠大量的基因组和转录组序列信息的支持。黄瓜、甜瓜、西瓜基因组的测序完成为这几类瓜类蔬菜的分子育种研究提供了完善的基因组信息,但在转录组序列信息的研究上,瓜类蔬菜还处于起步阶段。关于转录组学的研究既可以体现基因的表达状况,又能为基因功能的验证提供序列信息。随着测序技术的不断进步,尤其RNA-Seq技术的应用,瓜类蔬菜转录组学研究正在迅速发展,相信瓜类蔬菜果实品质育种也会因此不断进步。

## 作者贡献

宋蒙飞是本篇综述的主要执行人,完成相关文献的收集查阅以及论文的写作,魏庆镇和付文苑参与该论文的构思并对文章进行多次修改,娄群峰和陈劲枫是综述的负责人,指导论文的写作,并进行修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由国家自然科学基金项目(31272174)资助。

## 参考文献

Bang H., Kim S., Leskovar D., and King S., 2007, Development of a

codominant CAPS marker for allelic selection between canary yellow and red watermelon based on SNP in lycopene beta-cyclase (LCYB) gene, *Molecular Breeding*, 20(1): 63-72

Bo K.L., Ma Z., Chen J.F., and Weng Y.Q., 2015, Molecular mapping reveals structural rearrangements and quantitative trait loci underlying traits with local adaptation in semi-wild Xishuangbanna cucumber (*Cucumis sativus* L. var. Xishuangbannanensis Qi et Yuan), *Theor. Appl. Genet.*, 128(1): 25-39

Bo K.L., Song H., Shen J., Qian C.T., Staub J.E., Simon P.W., Lou Q.F., and Chen J.F., 2012, Inheritance and mapping of the ore gene controlling the quantity of beta-carotene in cucumber (*Cucumis sativus* L.) endocarp, *Molecular Breeding*, 30(1): 335-344

Cohen S., Tzuri G., Harel-Beja R., Itkin M., Portnoy V., Sa'ar U., Lev S., Yeselson L., Petrikov M., Rogachev I., Aharoni A., Ophir R., Tadmor Y., Lewinsohn E., Burger Y., Katzir N., and Schaffer A., 2012, Co-mapping studies of QTLs for fruit acidity and candidate genes of organic acid metabolism and proton transport in sweet melon (*Cucumis melo* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 125(2): 343-353

Cuevas H.E., Staub J.E., Simon P.W., and Zalapa J.E., 2009, A consensus linkage map identifies genomic regions controlling fruit maturity and beta-carotene-associated flesh color in melon (*Cucumis melo* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 119(4): 741-756

Diaz A., Fergany M., Formisano G., Ziarsolo P., Blanca J., Fei Z., Staub J.E., Zalapa J.E., Cuevas H.E., Dace G., Oliver M., Boissot N., Dogimont C., Pitrat M., Hofstede R., Koert P., Harel-Beja R., Tzuri G., Portnoy V., Cohen S., Schaffer A., Katzir N., Xu Y., Zhang H., Fukino N., Matsumoto S., Garcia-Mas J., and Monforte A.J., 2011, A consensus linkage map for molecular markers and Quantitative Trait Loci associated with economically important traits in melon (*Cucumis melo* L.), *BMC Plant Biology*, 11(1): 1

Diaz A., Zarouri B., Fergany M., Eduardo I., Alvarez J.M., Pico B., and Monforte A.J., 2014, Mapping and introgression of QTL involved in fruit shape transgressive segregation into 'Piel de Sapo' melon (*Cucumis melo* L.), *PLoS One*, 9(8): e104188

Esteras C., Gomez P., Monforte A.J., Blanca J., Vicente-Dolera N., Roig C., Nuez F., and Pico B., 2012, High-throughput SNP genotyping in *Cucurbita pepo* for map construction and quantitative trait loci mapping, *BMC Genomics*, 13(1): 1

Fazio G., Staub J.E., and Stevens M.R., 2003, Genetic mapping and QTL analysis of horticultural traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred lines, *Theor. Appl. Genet.*, 107(5): 864-874

Fernandez-Silva I., Moreno E., Essafi A., Fergany M., Garcia-Mas J., Montserrat M.A., Maria A.J., and Monforte A.J.,

- 2010, Shaping melons: agronomic and genetic characterization of QTLs that modify melon fruit morphology, *Theor. Appl. Genet.*, 121(5): 931-940
- Garcia-Mas J., Benjak A., Sanseverino W., Bourgeois M., Mir G., González V.M., Hénaff E., Câmara F., Cozzuto L., and Lowy E., 2012, The genome of melon (*Cucumis melo* L.), *Proc. Nati. Acad. of Sci. USA*, 109(29): 11872-11877
- Ge Y., Li X., Yang X.L., Xu W.L., Cui C.S., and Qu S.P., 2015, Genetic analysis and gene mapping of rind and flesh color of *Cucurbita maxima*, *Xibeizi Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica)*, 35(8):1524-1529 (葛宇, 李雪, 杨晓霞, 徐文龙, 崔崇士, 屈淑平, 2015, 印度南瓜果皮和果肉颜色遗传分析及基因定位, *西北植物学报*, 35(8): 1524-1529)
- Gu X.F., and Fang X.J., 1994, Preliminary report of inheritance of carpodium length in cucumber, *Zhongguo Shucai (China Vegetables)*, (2): 33-34 (顾兴芳, 方秀娟, 1994, 黄瓜瓜把长度遗传规律研究初报, *中国蔬菜*, (2): 33-34)
- Guan Y., 2008, Mapping and cloning of related gene for fruit spines formation in cucumber, Dissertation for Ph.D., Shanghai Jiao Tong University, Supervisor: Wu A.Z., pp.2-83 (关媛, 2008, 黄瓜果刺形成相关基因的定位与克隆, 博士学位论文, 上海交通大学, 导师: 吴爱忠, pp.2-83)
- Harel-Beja R., Tzuri G., Portnoy V., Lotan-Pompan M., Lev S., Cohen S., Dai N., Yeselson L., Meir A., and Libhaber S., 2010, A genetic map of melon highly enriched with fruit quality QTLs and EST markers, including sugar and carotenoid metabolism genes, *Theor. Appl. Genet.*, 121(3): 511-533
- Hashizume T., Shimamoto I., and Hirai M., 2003, Construction of a linkage map and QTL analysis of horticultural traits for watermelon *Citrullus lanatus* (THUNB.) MATSUM & NAKAI using RAPD, RFLP and ISSR markers, *Theor. Appl. Genet.*, 106(5): 779-785
- Heang D., Sato H., Sassa H., and KobaT., 2008, Detection of two QTLs for fruit weight in cucumber (*Cucumis sativus*), In: *Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae*, Avignon, France, pp.511-514
- Herman R., Zvirin Z., Kovalski I., Freeman S., Denisov Y., Zuri G., Katzir N., and Perl-Treves R., 2008, Characterization of Fusarium race 1.2 resistance in melon and mapping of a major QTL for this trait near a fruit netting locus, In: *Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae*, Avignon, France, pp.149-156
- Horie H., Ito H., Ippoushi K., Azuma K., Sakata Y., and Igarashi I., 2007, CucurbitacinC-bitter principle in cucumber plants, *Japan Agricultural Research Quarterly*, 41(1): 65-68
- Huang S., Li R., Zhang Z., Li L., Gu X.F., Fan W., Lucas W. J., Wang X.W., Xie B.Y., Ni P.X., Ren Y.Y., Zhu H.M., Li J., Lin K., Jin W.W., Fei Z.J., Li G.C., Staub J., Kilian A., van der Vossen E.A.G., Wu Y., Guo J., He J., Jia Z.Q., Ren Y., Tian G., Lu Y., Ruan J., Qian W.B., Wang M.W., Huang Q. F., Li B., Xuan Z.L., Cao J.J., Asan, Wu Z.G., Zhang J.B., Cai Q.L., Bai Y.Q., Zhao B.W., Han Y.H., Li Y., Li X.F., Wang S.H., Shi Q.X., Liu S.Q., Cho W.K., Kim J.Y., Xu Y., Heller-Uszynska K., Miao H., Cheng Z.C., Zhang S.P., Wu J., Yang Y.H., Kang H.X., Li M., Liang H.Q., Ren X.L., Shi Z.B., Wen M., Jian M., Yang H.L., Zhang G.J., Yang Z.T., Chen R., Liu S.F., Li J.W., Ma L.J., Liu H., Zhou Y., Zhao J., Fang X.D., Li G.Q., Fang L., Li Y.R., Liu D.Y., Zheng H. K., Zhang Y., Qin N., Li Z., Yang G.H., Yang S., Bolund L., Kristiansen K., Zheng H.C., Li S.C., Zhang X.Q., Yang H. M., Wang J., Sun R.F., Zhang B.X., Jiang S.Z., Wang J., Du Y.C., and Li S.G., 2009, The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L., *Nat. Genet.*, 41(12): 1275-1281
- Jiang L., Yan S.S., Yang W.C., Li Y.Q., Xia M.X., Chen Z.J., Wang Q., Yan L.Y., Song X.F., Liu R.Y., and Zhang X.L., 2015, Transcriptomic analysis reveals the roles of microtubule-related genes and transcription factors in fruit length regulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Scientific Reports*, 5: 8031
- Juarez B., King J.J., Bachlava E., Wentzell A.M., and Mills J.M., 2012, Methods and compositions for watermelon firmness, U.S. Patent, US2013/0055466A1
- Kennard W.C., and Havey M.J., 1995, Quantitative trait analysis of fruit quality in cucumber: QTL detection, confirmation, and comparison with mating-design variation, *Theor. Appl. Genet.*, 91(1): 53-61
- Li Q., 2013, Mapping, homologous cloning and functional analysis of trichome-related genes in cucumber, Dissertation for Ph.D., Shandong Agricultural University, Supervisor: Ren Z.H., pp.10-12 (李强, 2013, 黄瓜表皮毛相关基因的定位、同源克隆与功能研究, 博士学位论文, 山东农业大学, 导师: 任仲海, pp.10-12)
- Li Y., Wen C., and Weng Y., 2013, Fine mapping of the pleiotropic locus B for black spine and orange mature fruit color in cucumber identifies a 50 kb region containing a R2R3-MYB transcription factor, *Theor. Appl. Genet.*, 126(8): 2187-2196
- Liu C.Q., Gao P., and Luan F.S., 2014, Construction of a genetic linkage map and QTL analysis of fruit-associated traits in watermelon, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 47(14): 2814-2829 (刘传奇, 高鹏, 栾非时, 2014, 西瓜遗传图谱构建及果实相关性状 QTL 分析, *中国农业科学*, 47(14): 2814-2829)
- Liu H.Q., Meng H.W., Pan Y.P., Liang X.J., Jiao J.Q., Li Y.H., Chen S.X., and Cheng Z.H., 2015, Fine genetic mapping of the white immature fruit color gene w to a 33.0 kb region in

- cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Theor. appl. genet.*, 128 (12): 2375-2385
- Liu S., Wang X.Z., Luan F.S., and Zhu Z.C., 2013, QTL analysis for total sugar content in watermelon, *Guoshu Xuebao* (Journal of Fruit Science), (1): 13 (刘识, 王学征, 栾非时, 朱子成, 2013, 西瓜果实总糖含量 QTL 分析, *果树学报*, (1): 13)
- Lun Y.Y., Wang X., Zhang C.Z., Yang L., Gao D.L., Chen H.M., and Huang S.W., 2015, A *CsYcf54* variant conferring light green coloration in cucumber, *Euphytica*, 208(3): 509-517
- Lv P., Li N., Liu H., and Zhao W.E., 2014, Cloning and expression analysis of phytoene synthase gene in watermelon (*Citrullus lanatus*), *Zhengzhou Daxue Xuebao* (J. Zhengzhou Univ.), (2): 104-108 (吕品, 李娜, 刘慧, 赵文恩, 西瓜八氢番茄红素合成酶基因全长的克隆与表达分析, 2014, *郑州大学学报(理学版)*, (2): 104-108)
- Monforte A.J., Oliver M., Gonzalo M., Alvarez J., Dolcet-Sanjuan R., and Arus P., 2004, Identification of quantitative trait loci involved in fruit quality traits in melon (*Cucumis melo* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 108(4): 750-758
- Paris M.K., Zalapa J.E., McCreight J.D., and Staub J.E., 2008, Genetic dissection of fruit quality components in melon (*Cucumis melo* L.) using a RIL population derived from exotic x elite US Western Shipping germplasm, *Molecular Breeding*, 22(3): 405-419
- Peng J.L., Nie J.Q., Qu M.L., Pan J.S., He H.L., and Cai R., 2015, Gene mapping and candidate gene diversity of black spine on fruit in cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Shanghai Jiaotong Daxue Xuebao* (Journal of Shanghai Jiaotong University), 33(4): 12-19 (彭佳林, 聂京涛, 曲美玲, 潘俊松, 何欢乐, 蔡润, 2015, 黄瓜果实黑刺基因定位及候选基因多样性研究, *上海交通大学学报*, 33(4): 12-19)
- Ramamurthy R.K., and Waters B.M., 2015, Identification of fruit quality and morphology QTLs in melon (*Cucumis melo*) using a population derived from flexuosus and cantalupensis botanical groups, *Euphytica*, 204(1): 163-177
- Ren Y., McGregor C., Zhang Y., Gong G.Y., Zhang H.Y., Guo S.G., Sun H.H., Cai W.T., Zhang J., and Xu Y., 2014, An integrated genetic map based on four mapping populations and quantitative trait loci associated with economically important traits in watermelon (*Citrullus lanatus*), *BMC Plant Biology*, 14(1): 1
- Ren Y., Zhang Z.H., Liu J.H., Staub J.E., Han Y.H., Cheng Z.C., Li X.F., Lu J.Y., Miao H., Kang H.X., Xie B.Y., Gu X.F., Wang X.W., Du Y.C., Jin W.W., and Huang S.W., 2009, Integrated genetic and cytogenetic map of the cucumber genome, *PLoS One*, 4(6): e5795
- Sandlin K., Prothro J., Heesacker A., Khalilian N., Okashah R., Xiang W., Bachlava E., Caldwell D.G., Taylor C.A., Seymour D.K., White V., Chan E., Tolla G., White C., Safran D., Graham E., Knapp S., and McGregor C., 2012, Comparative mapping in watermelon *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai, *Theor. Appl. Genet.*, 125(8): 1603-1618
- Shang Y., Ma Y.S., Zhou Y., Zhang H.M., Duan L.X., Chen H.M., Zeng J.G., Zhou Q., Wang S.H., Gu W.J., Liu M., Ren J.W., Gu X.F., Zhang S.P., Wang Y., Yasukawa K., Bouwmeester H.J., Qi X.Q., Zhang Z.H., Lucas W.J., and Huang S.W., 2014, Biosynthesis, regulation, and domestication of bitterness in cucumber, *Plant Science*, 346(6213): 1084-1088
- Sherman A., Eshed R., Harel-Beja R., Tzuri G., Portnoy V., Cohen S., Rubinstein M., Schaffer A.A., Burger J., and Ophir R., 2013, Combining bulk segregation analysis and microarrays for mapping of the pH trait in melon, *Theor. Appl. Genet.*, 126(2): 349-358
- Tan J.Y., Tao Q.Y., Niu H.H., Zhang Z., Li D.D., Gong Z.H., Weng Y.Q., and Li Z., 2015, A novel allele of monoecious (m) locus is responsible for elongated fruit shape and perfect flowers in cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 128(12): 2483-2493
- Tian H.M., Kong Q.G., Feng Y.Q., and Yu X.Y., 2009, Cloning and characterization of a soluble acid invertase-encoding gene from muskmelon, *Molecular Biology Reports*, 36(3): 611-617
- Tomason Y., Nimmakayala P., Levi A., and Reddy U.K., 2013, Map-based molecular diversity, linkage disequilibrium and association mapping of fruit traits in melon, *Molecular Breeding*, 31(4): 829-841
- Tuan P.A., and Park S.U., 2013, Molecular cloning and characterization of cDNAs encoding carotenoid cleavage dioxygenase in bitter melon (*Momordica charantia*), *Journal of plant Physiology*, 170(1): 115-120.
- Wang J.R., Li C.X., Wang H.P., Qiu Y., Song J.P., Zhang X.H., and Shen D., 2012, Molecular cloning and expression analysis of  $\zeta$ -carotene desaturase gene from *Cucumis sativus* L., *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 10(5): 520-527 (王柬人, 李锡香, 王海平, 邱杨, 宋江萍, 张晓辉, 沈镛, 2012, 黄瓜  $\zeta$ -胡萝卜素脱氢酶基因克隆及表达分析, *分子植物育种*, 10(5): 520-527)
- Wang M., Liu S.L., Zhang S.P., Miao H., Wang Y., Tian G.L., Lu H.W., and Gu X.F., 2014, Quantitative trait loci associated with fruit length and stalk length in cucumber using RIL population, *Xibe Zhiwu Xuebao* (Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica), 34(9): 1764-1770 (王敏, 刘书林, 张圣平, 苗晗, 王焜, 田桂丽, 鲁宏伟, 顾兴芳, 2014, 黄瓜 RIL 群体瓜长和把长的 QTL 定位分析, *西北植物学报*, 34(9): 1764-1770)
- Wang Z., and Xiang C., 2013, Genetic mapping of QTLs for horticulture traits in a  $F_{2-3}$  population of bitter melon (*Momordica charantia* L.), *Euphytica*, 193(2): 235-250

- Wei Q.Z., Wang Y.Z., Qin X.D., Zhang Y.X., Zhang Z.T., Wang J., Li J., Lou Q.F., and Chen J.F., 2014, An SNP-based saturated genetic map and QTL analysis of fruit-related traits in cucumber using specific-length amplified fragment (SLAF) sequencing, *BMC Genomics*, 15(1): 1
- Weng Y.Q., Colle M., Wang Y.H., Yang L.M., Rubinstein M., Sherman A., Ophir R., and Grumet R., 2015, QTL mapping in multiple populations and development stages reveals dynamic quantitative trait loci for fruit size in cucumbers of different market classes, *Theor. Appl. Genet.*, 128 (9): 1747-1763
- Xu X.W., Xu R.X., Zhu B.Y., Yu T., Qu W.Q., Lu L., Xu Q., Qi X.H., and Chen X.H., 2015, A high-density genetic map of cucumber derived from specific length amplified fragment sequencing (SLAF-Seq), *Frontiers in Plant Science*, 5: 768
- Xu Y., Guo S.G., Zhang H.Y., Ren Y., Zhao H.Y., Lv G.Y., and Gong G.Y., 2009, The latest research progress of international genome project of watermelon Yuanyi Xuebao, (*Acta Horticulturae*), 36(S): 2034 (许勇, 郭绍贵, 张海英, 任毅, 赵泓, 吕桂云, 宫国义, 国际西瓜基因组计划最新研究进展, *园艺学报*, 36(S): 2034)
- Yan P., Gao X.Z., Shen W.T., and Zhou P., 2011, Cloning and expression analysis of phytoene desaturase and  $\zeta$ -carotene desaturase genes in *Carica papaya*, *Molecular Biology Reports*, 38(2): 785-791
- Yang X.Q., Zhang W.W., He H.L., Nie J.T., Bie B.B., Zhao J.L., Ren G.L., Li Y., Zhang D.B., Pan J.S., and Cai R., 2014a, Tuberculate fruit gene Tu encodes a C2H2 zinc finger protein that is required for the warty fruit phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Plant Journal*, 78(6): 1034-1046
- Yang X.Q., Zhang W.W., Li Y., He H.L., Bie B.B., Ren G.L., Zhao J.L., Wang Y.L., Nie J.T., Pan J.S., and Cai R., 2014b, High-resolution mapping of the dull fruit skin gene D in cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Molecular Breeding*, 33(1): 15-22
- Yuan X.J., Li X.Z., Pan J.S., Wang G., Jiang S., Li X.H., Deng S.L., He H.L., Si M.X., Lai L., Wu A.Z., Zhu L.H., and Cai R., 2008, Genetic linkage map construction and location of QTLs for fruit-related traits in cucumber, *Plant Breeding*, 127(2): 180-188
- Zalapa J.E., Staub J.E., McCreight J.D., Chung S.M., and Cuevas H., 2007, Detection of QTL for yield-related traits using recombinant inbred lines derived from exotic and elite US western shipping melon germplasm, *Theor. Appl. Genet.*, 114(7): 1185-1201
- Zhang H., Yi H.P., Wu M.Z., Zhang Y.B., Zhang X.J., Li M.H., and Wang G.Z., 2016, Mapping the Flavor Contributing Traits on "Fengwei Melon" (*Cucumis melo* L.) Chromosomes using parent resequencing and super bulked-segregant analysis, *PLoS One*, 11(2): e0148150
- Zhang H.M., Zhang L., Ma Y.Y., Shang Y., Wang S.H., Yang Q., and Huang S.W., 2014, Studies of an AP2/ERF transcriptional factor regulating Bi gene of *Cucumis sativus*, *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae)*, 41(4): 672-680 (张慧敏, 张雷, 马永硕, 尚轶, 王深浩, 杨清, 黄三文, 2014, 调控黄瓜苦味基因 Bi 的 AP2/ERF 家族转录因子, *园艺学报*, 41(4): 672-680)
- Zhang W.W., He H.L., Guan Y., Du H., Yuan L.H., Li Z., Yao D.Q., Pan J.S., and Cai R., 2010, Identification and mapping of molecular markers linked to the tuberculate fruit gene in the cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 120(3): 645-654
- Zhang W.W., Pan J.S., He H.L., Zhang C., Li Z., Zhao J.L., Yuan X.J., Zhu L.H., Huang S.W., and Cai R., 2012, Construction of a high density integrated genetic map for cucumber (*Cucumis sativus* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 124(2): 249-259
- Zhang N., Zhang X., Zhang Y., Ma J., Yang X.Z., and Wang Y., 2015, QTL analysis of fruit sugar content correlated traits in melon, Xibei Zhiwu Xuebao (*Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*), 35(2): 252-257 (张宁, 张显, 张勇, 马建祥, 杨小振, 王永琦, 2015, 甜瓜果实糖含量相关性状 QTL 分析, *西北植物学报*, 35(2): 252-257)
- Zhou Q., Wang S.H., Hu B.W., Chen H.M., Zhang Z.H., and Huang S.W., 2015, An accumulation and replication of chloroplasts 5 gene mutation confers light green peel in cucumber, *Journal of Integrative Plant Biology*, 57 (11): 936-942
- Zhou Q.Y., 2013, Genetic analysis of main agronomic traits and gene localization of seed coat color in luffa spp., Thesis for M.S., Jiangxi Agriculture University, Supervisor: Yang Y.G., and Wang G.P., pp.1-23 (周庆友, 2013, 丝瓜主要农艺性状的遗传分析及种皮颜色基因定位, 硕士学位论文, 江西农业大学, 导师: 杨寅桂, 汪国平, pp.1-23)

简介：本文主要综述了近年来瓜类作物果实品质性状在遗传规律、分子标记、基因克隆以及表达等分子生物学上取得的研究结果，论述了瓜类作物果实品质性状在分子基础面最新的研究进展。