

黄瓜复雌花性状 QTL 定位分析

苗 晗¹, 顾兴芳^{2,*}, 张圣平², 武 剑², 方智远^{1,2}, 张振贤¹

(¹ 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193; ² 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 利用具有复雌花性状的华北保护地类型黄瓜材料 9930 和具有单雌花性状的欧洲温室类型黄瓜材料 9110Gt 构建的含 148 个株系的 F₂ 代 RILs 群体进行 QTL 定位分析。利用已构建的遗传图谱, 使用 MapQTL4.0 软件进行多座位 QTL 模型 (MQM) 检测。共检测到 8 个控制复雌花性状的 QTL, 分布在第 1、2、3、6、7 染色体上。各 QTL 的 LOD 值在 3.62~8.37 之间, 可解释 8.2%~20.0% 的表型变异。6 个 QTL 贡献率超过 10%, 位于第 3 染色体的 *Mp3.2* 贡献率 (2007 秋季 20.0%, LOD = 8.37) 最大; 位于第 6 染色体的 *Mp6.2* (2006 春季 13.9%, LOD = 5.95; 2007 秋季 11.9%, LOD = 5.10; 2009 春季 11.5%, LOD = 4.38) 在两季的位置都很稳定。获得紧密连锁 (< 10 cM) 的特异标记 (SSR04635、SSR13466、SSR00584、SSR10449) 为将来进行 QTL 精细定位提供了参考。

关键词: 黄瓜; 复雌花; QTL; 重组自交系

中图分类号: S 642.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2010) 09-1449-07

Mapping QTLs for Multiple Pistillate Flowers in Cucumber

MIAO Han¹, GU Xing-fang^{2,*}, ZHANG Sheng-ping², WU Jian², FANG Zhi-yuan^{1,2}, and ZHANG Zhen-xian¹

(¹ College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ² Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Multiple pistillate flowers trait is related closely to cucumber (*Cucumis sativus* L.) production. This study was made to map and analyze QTLs of multiple pistillate flowers traits in cucumber, so as to provide information for molecular marker assisted selection of cucumber breeding for high yield. A linkage map of cucumber was constructed using 148 F₂ recombinant inbred lines (RILs) originated from a narrow-cross between 9110Gt (single pistillate flower, SP) and 9930 (multiple pistillate flowers, MP) in the experiment. Total of 8 QTLs were detected using the genetic map and multiple QTL model (MQM) method of software package MapQTL version 4.0. These QTLs were mapped on chromosome 1, 2, 3, 6, 7, respectively. Their LOD values varied between 3.62 and 8.37 which explaining 8.2%–20.0% of the phenotypic variation. Six QTLs explained phenotypic variation more than 10% which *Mp3.2* explained highest phenotypic variation (2007 autumn 20.0%, LOD = 8.37) and *Mp6.2* (2006 spring 13.9%, LOD = 5.95; 2007 autumn 11.9%, LOD = 5.10; 2009 spring 11.5%, LOD = 4.38) was detected in the two seasons. The tight linkage markers (SSR04635, SSR13466, SSR00584 and SSR10449) can be

收稿日期: 2010-03-22; 修回日期: 2010-05-21

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项; 国家 '948' 项目 (2008-Z42); 国家 '973' 计划项目 (2009CB119004); 国家 '863' 计划项目 (2006AA100108, 2006AA10Z1A8, 2008BADB1B05); 农业部园艺作物遗传改良重点开放实验室项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: guxf@mail.caas.net.cn)

used in fine mapping of multiple pistillate flowers in cucumber.

Key words :cucumber ;multiple pistillate flowers ;quantitative trait locus(QTL);recombinant inbred lines (RILs)

目前我国普遍栽培的黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 品种多为雌雄异花同株 (monoecious), 在同一植株上分别长有雄花和雌花。普通黄瓜材料通常是每节生有一个雌花 (single pistillate flower, SP), 然而有些材料则每节生有 2 个雌花 (double pistillate flowers, DP) 或多个雌花 (multiple pistillate flowers, MP)。黄瓜复雌花性状 (multiple pistillate flowers) 即是植株单个节位上开有 2 个或 2 个以上的雌花, 在黄瓜遗传育种中具有重要的应用价值。具有这一特性的黄瓜植株, 比普通的单雌花型植株雌花数多, 结果数多, 早熟性强。在黄瓜杂交制种中, 较多的雌花数也有利于提高杂交授粉的效果和提高种子产量。在日本每节双雌花类型的黄瓜是栽培中的首选品种, 几乎成为标准的栽培类型。因为这种双雌花类型品种既可以减轻田间管理和植株修剪工作量, 还可提高产量 (Fujieda et al., 1982)。在美国也有报道, 多雌花的黄瓜品种可以增加淹渍黄瓜的产量 (Uzcategui & Baker, 1979)。因此, 复雌花性状是与黄瓜产量密切相关的性状, 它对于如何在有限的土地资源条件下提高黄瓜产量, 具有重要的现实意义。

Nandgaonkar 和 Baker (1981) 报道, 黄瓜复雌花性状由 1 对隐性主基因 *mpmp* 和一些修饰基因所支配。1974 年 Tharton 又报道了 *Mp-2* 基因, 并认为它是显性单基因, 还有几个修饰基因控制复雌花性状 (Tharton, 1974)。日本学者的研究结果表明黄瓜植株的这种复雌花开花习性是由复等位基因控制的, 大多数为显性或不完全显性, 控制这一性状的位点被命名为 *pf*, 而控制单雌花 SP、双雌花 DP、复雌花 MP 的基因分别被命名为 *pf^{cs}*, *pf^d*, *pf^m* (Fujieda et al., 1982)。刘进生和 Wehner (2000) 对黄瓜复雌花等 6 对基因间遗传连锁关系进行了研究, 结果表明, 复雌花性状基本符合单基因的遗传特点, 并且复雌花基因 *mp* 与有限生长基因 *de* 之间具有连锁关系。迄今为止仅有少数科研工作者对黄瓜复雌花性状进行了研究, 而且主要集中在该性状的遗传规律方面。

本研究中利用栽培黄瓜永久群体构建的 SSR 标记遗传图谱, 对复雌花性状进行 QTL 分析, 找到与其紧密连锁的分子标记, 并将该基因定位在黄瓜染色体上, 将有助于了解该基因在染色体上的位置, 为基因的精细定位及克隆奠定基础, 还可提高育种选择的效率, 加速黄瓜育种进程。

1 材料与方法

1.1 永久群体和图谱的构建

黄瓜材料 9110Gt (欧洲温室类型), 全雌, 单雌花。纯合自交系 9930 (华北保护地类型), 雌雄异花同株, 复雌花。以 9110Gt 为母本、9930 为父本, 通过单粒传 (single-seed descent, SSD) 的方法构建永久作图。具体流程如下: 由双亲杂交获得 F_1 , F_1 再自交得到 F_2 , F_2 随机选取单株, 单株自交产生株系, 每株系保留 1 个单株, 连续自交 7 代, 最终获得含 148 个株系的 F_9 代 RILs 群体。

将获得的含 148 个株系的 F_9 群体用于图谱构建。使用 JoinMAP3.0 软件 (van Ooijen & Voorrips, 2001) 绘制遗传图谱; 设定 LOD 4.0, 采用 Kosambi (1944) 函数构建连锁图谱。本图谱所使用的分子标记均为据黄瓜基因组开发的 SSR (simple sequence repeat) 标记 (Ren et al., 2009), 图谱含有 255 个标记位点 (其中有 248 个 SSR 标记, 7 个形态学标记), 全长 711.5 cM, 标记平均间距 2.79 cM, 包含 7 个连锁群且可与黄瓜 7 条染色体一一对应。

1.2 试验设计

试验于 2006—2009 年在在中国农业科学院蔬菜花卉所温室中进行。试验分为 2006、2007 年秋冬茬和 2006、2009 年冬春茬。秋冬茬于 2006、2007 年 8 月播种，9 月定植，12 月结束观测；冬春茬于 2006、2009 年 1 月播种，2 月定植，6 月结束观测。试验采用完全随机区组设计，3 次重复，每次重复含 148 个品系，每个品系栽植 5 株。植株种植密度为：行距 80 cm，株距 40 cm。常规栽培管理。

1.3 性状调查

在黄瓜植株的生长期和结果期进行复雌花性状的测定和记载，具体测定方法如下：统计主蔓上前 20 节（从第 1 片真叶到第 21 片真叶之间）着生雌花节位的最大雌花数（即植株主蔓上着生雌花数最多一节中的雌花数，不算侧枝雌花），每个株系调查 5 株，计算平均值（单位为朵/节，精确到小数点后一位）。

1.4 遗传分析及 QTL 定位分析

使用 Microsoft[®] Excel 2003 软件进行数据统计分析，并获得频率分布柱形图；利用 MapQTL4.0 软件进行 QTL 分析，首先利用置换测验做 1 000 次重复，估算基因组范围内 $\alpha = 0.05$ 水平上的 LOD 阈值。在本研究中复雌花性状的阈值为 LOD = 3.0。然后，利用区间作图法（Interval mapping, IM）进行 QTL 分析，在每一条染色体上每隔 1 cM 对 QTL 存在的可能性扫描 1 次。对于 IM 分析检测到的 QTL，将最高 LOD 值所在位置的标记或与其紧密连锁的标记作为协同因子，再对 IM 检测到的 QTL 进行多座位 QTL 模型（Multiple-QTL model, MQM）检测。以连锁群上 LOD 值最高的位置作为 QTL 的位置，以 2-LOD 的区间作为 95% 的置信区间（van Ooijen & Voorrips, 2001）。QTL 的命名规则如下：性状的英文缩写+连锁群号 + QTL 编号。

2 结果与分析

2.1 遗传分析

由表 1 可知，复雌花性状在 RILs 群体中表现出明显的分离。2006 秋季、2007 秋季和 2009 春季 3 次调查的结果均显示复雌花性状在 RILs 群体中分布的峰度和偏度均小于 2，说明其数量性状遗传的典型分布，在等效多基因假设下，次数分布应该是正态的。2006 春季的复雌花性状在 RILs 群体中分布的偏度小于 2，而峰度 Kurtosis = 3.92 > 2，表现出右尾过长，呈现偏态分布，频率分布图也验证了这一结论（图 1）；分析得出该季节复雌花性状仍表现出较为明显的单峰分布，接近于正态分布，属于多基因控制。

表 1 黄瓜 9110Gt 和 9930 的单节最大雌花数及 RIL 群体的部分遗传参数
Table 1 The number of pistillates in each node of cucumber 9110Gt and 9930, and some genetic parameters of cucumber RILs population

时间 Time	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population						
	9110Gt	9930	平均值 Mean	范围 Range	标准误 Stdev.	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis		
2006春季 2006 spring	1.2	2.5	2.2	1.0 ~ 7.0	1.02	1.49	3.92		
2006秋季 2006 autumn	1.0	2.2	2.4	1.0 ~ 5.0	0.88	0.80	0.50		
2007秋季 2007 autumn	1.1	2.0	3.4	1.0 ~ 6.0	1.31	-0.01	-0.65		
2009春季 2009 spring	1.1	2.8	2.6	1.0 ~ 5.0	0.67	0.44	0.86		

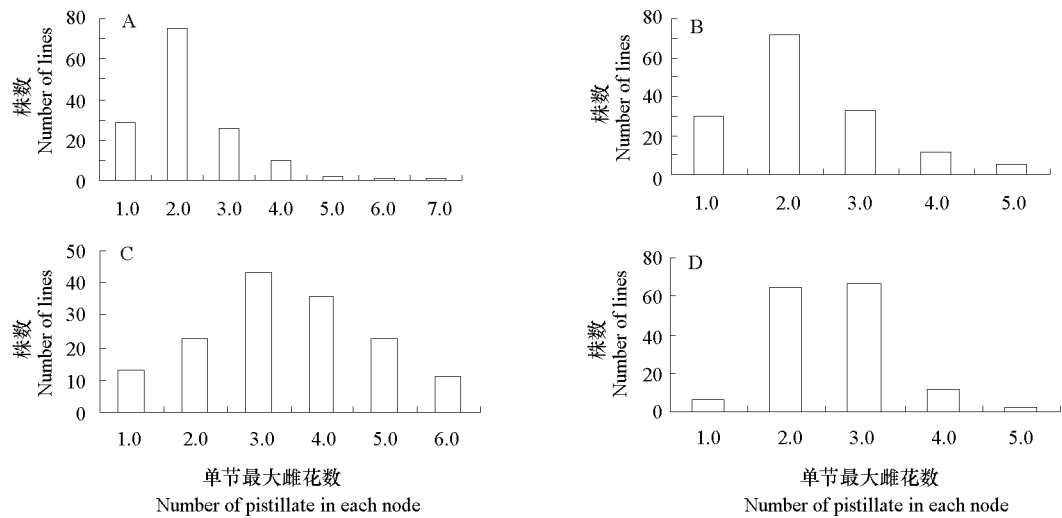


图 1 黄瓜 RIL 群体单节最大雌花数的分布

A : 2006 春 ; B : 2006 秋 ; C : 2007 秋 ; D : 2009 春。

Fig. 1 Segregation of number of pistillate in each node in cucumber RIL population

A : 2006 spring ; B : 2006 autumn ; C : 2007 autumn ; D : 2009 spring.

2.2 复雌花性状的 QTL 定位

利用 9110Gt × 9930RIL 群体构建的遗传连锁图，结合 2006 年春季和秋季、2007 年秋季及 2009 年春季 4 次复雌花性状调查结果进行 QTL 定位分析。于 2006 年春、秋两季和 2007 年秋季、2009 年春季，分别在第 1、2、3、6、7 等 5 条染色体上，检测到 8 个与复雌花性状相关的 QTL (图 2)。其单个贡献率在 8.2%~20.0%之间，QTLs 的分布及贡献率见表 2。

表 2 黄瓜复雌花性状的 QTL 及其贡献率

Table 2 QTL controlling multiple pistillate flowers and its effect in cucumber

时期 Time	QTL 位点 QTL (MQM)	染色体 Chr.	位置/ cM Position	标记区间 Marker interval	LOD	贡献率% R ²	加性效应 Additive effect
06S	<i>Mp1.1</i>	1	98.0	SSR22638 ~ SSR16695	3.62	8.20	0.30
06A	<i>Mp2.1</i>	2	71.9	SSR00204 ~ SSR03070	5.84	13.40	0.35
09S	<i>Mp2.2</i>	2	75.8	SSR15110 ~ SSR17631	3.48	8.40	0.23
06A	<i>Mp3.1</i>	3	86.7	SSR04635 ~ SSR13466	5.02	11.20	-0.31
07A	<i>Mp3.2</i>	3	85.4	SSR04635 ~ SSR13466	8.37	20.00	-0.61
06A	<i>Mp6.1</i>	6	30.3	SSR23401 ~ SSR00584	5.16	11.80	0.32
06S	<i>Mp6.2</i>	6	32.8	SSR00584 ~ SSR10449	5.95	13.90	0.41
07A	<i>Mp6.2</i>	6	32.8	SSR00584 ~ SSR10449	5.10	11.90	0.50
09S	<i>Mp6.2</i>	6	32.8	SSR00584 ~ SSR10449	4.38	11.50	0.28
09S	<i>Mp7.1</i>	7	13.4	SSR30647 ~ SSR20018	4.26	11.80	0.28

在检测到的 8 个 QTLs 中，贡献率大于 10%的 QTL 有 6 个，其中 2007 年秋季检测到位于第 3 染色体上的 QTL*Mp3.2* 贡献率最大为 20.0%，加性效应为 -0.61；2006 年秋季在第 3 染色体上还检测到一个 QTL*Mp3.1*。这两个 QTL 在秋季的贡献率总合为 31.2%，均为减效位点，表明来自母本 9110Gt 的等位基因表现为降低复雌花出现的效应。

在第 6 染色体上检测到两个与复雌花性状相关的 QTL，其中在 2006、2009 年春季和 2007 年秋季 3 次检测到位于 SSR00584 ~ SSR10449 之间的 QTL*Mp6.2*，贡献率分别为 13.9%、11.9%和 11.5%。2006 年秋季还检测到 QTL*Mp6.1*，位于 SSR23401 ~ SSR00584 之间，与 *Mp6.2* 距离较近 (2.5 cM)。这两个 QTL 的总贡献率为 49.1%，并且均为增效位点，表明来自父本 9930 的等位基因表现为提高复雌花出现的效应。上述两个 QTL 与作者已定位的雌性 *F* 基因的连锁距离分别为 7.9 cM 和 10.4 cM 说明 *Mp* 基因与 *F* 基因具有一定的连锁关系。

此外，2006 年秋季在第 2 染色体上检测到 QTL*Mp2.1* 贡献率较高为 13.4%，定位在 SSR00204 和 SSR03070 两个标记之间。2009 年春季在第 2 染色体上检测到 QTL*Mp2.2* 贡献率为 8.4%，上述两个 QTL 均是增效位点。2006 年春季在第 1 染色体上检测到一个 QTL*Mp1.1*，贡献率为 8.2%。2009 年春季在第 7 染色体上检测到一个 QTL*Mp7.1*，贡献率为 11.8%。

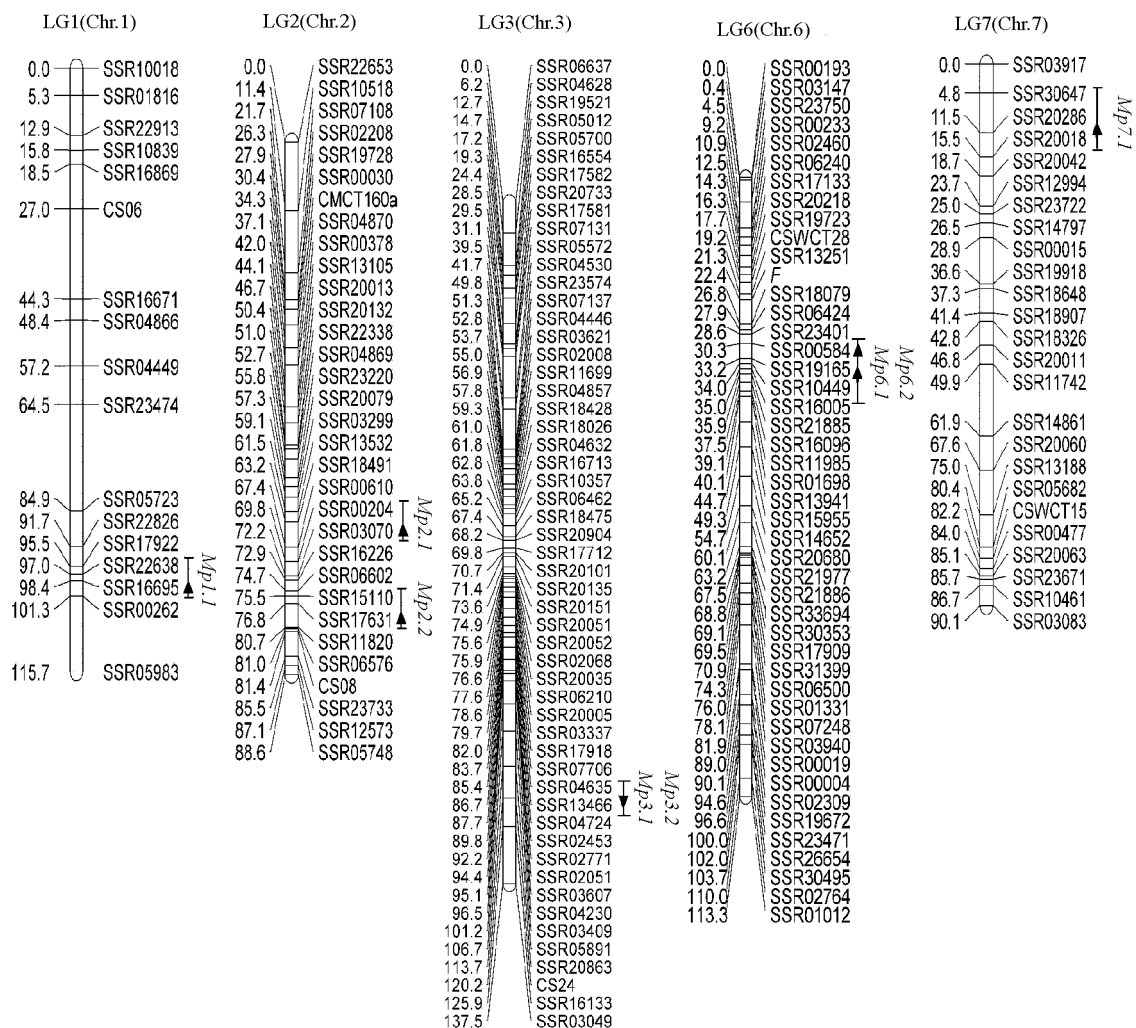


图 2 黄瓜复雌花性状 QTL 在染色体上定位

“ ” 表示正的加性效应；“ ” 表示负的加性效应。

Fig. 2 Mapping of QTL controlling multiple pistillate flowers in cucumber chromosomes

“ ” means positive effect ; “ ” means negative effect.

3 讨论

黄瓜是植物性别表达研究的模式植物(Tanurdzic & Banks, 2004; 徐纪明和向太和, 2007; Huang et al., 2009)。有关于性别决定基因如 *F/f* (雌性)、*A/a* (雄性)、*M/m* (两性花)(Kubicki, 1969a, 1969b, 1969c, 1969d; Mibus & Tatlioglu, 2004; 陈惠明等, 2005; Li et al., 2009; 时秋香等, 2009), 以及性别表达机制如乙烯对黄瓜性别影响的分子生物学研究等(Stepanova & Alonso, 2005)一直是研究的热点。而复雌花性状的相关研究则较为落后, 已有研究中也主要是针对复雌花性状的遗传规律进行分析, 对该性状的 QTL 研究尚属空白阶段。本研究首次对控制黄瓜复雌花性状的 QTL 进行了定位; 并检测到控制复雌花性状的 8 个 QTL, 且分别定位在黄瓜第 1、2、3、6、7 这 5 条染色体上。

本试验中第 3 染色体上两个 QTL 位点 *Mp3.1* 和 *Mp3.2* 均只在秋季被检测到, 且位置相邻(3 cM), 2-LOD 置信区间重叠, 推测这两个 QTL 有可能是同一个 QTL; 而第 6 染色体上的 QTL *Mp6.2* 则分别在 2006、2009 春季和 2007 秋季被检测到, 且位置和 LOD 值均很稳定, 它与另一个 QTL *Mp6.1* 的 2-LOD 置信区间也发生重叠, 因此推测这两个 QTL 也有可能是同一个 QTL, 只是由于受到环境影响而导致了相对位置的微小变化。

以往研究结果大多表明复雌花性状主要是由隐性主基因 *mp* 或显性单基因 *Mp-2* 控制, 此外还有一些修饰基因(Tharton, 1974; Nandgaonkar & Baker, 1981)。本研究中遗传分析发现该性状不符合单基因遗传模式, 而是由多基因控制。研究结果显示, 共有 5 个位点控制黄瓜复雌花性状。其中第 3 染色体和第 6 染色体上的两个 QTL 是主效位点, 而第 1、2、7 染色体上的 3 个 QTL 是微效位点; 第 3 染色体上的位点仅在秋季被检测到, 且是减效位点, 说明该位点受环境条件影响较大, 只有在秋季才表现出减少复雌花出现的作用; 第 6 染色体上的位点在春、秋两季均被检测到, 表明该位点受环境影响较小, 而且它与黄瓜雌性基因具有连锁关系, 所以推测雌性 *F* 基因有可能也同时控制黄瓜复雌花性状, 存在基因的“一因多效”现象。

黄瓜复雌花性状与产量密切相关, 但是由于黄瓜的开花结果期持续时间长, 对复雌花性状进行表型选择极为耗时。而通过分子标记辅助育种, 利用与复雌花性状相连锁的分子标记在植株生长早期进行选择, 则能大大缩短育种周期, 提高育种效率。本研究中 QTL 定位结果为进行分子标记辅助选择, 实现复雌花优良等位基因的快速转移奠定了基础。不仅如此, 自从 1996 年 Alpert 和 Tanksley (1996) 首次将控制番茄果重的 QTL *fw2.2* 成功克隆以来, 人们发现一些效应较大、可重复性较强的 QTL 可以通过精细定位、图位克隆等方法, 如同质量性状基因一样被克隆出来(Salvi & Tuberosa, 2005)。本试验中定位的 QTL 中也存在这种贡献率较大并且重复性较好的 QTL, 如 QTL *Mp6.2*, 这为将来进行 *Mp* 基因 QTL 精细定位乃至克隆提供了参考, 同时为进一步研究黄瓜复雌花性状的分子遗传机理等工作奠定了一定的研究基础。

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. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93 (26): 15503–15507.
- Chen Hui-ming, Lu Xiang-yang, Xu Liang, Yi Ke, Tian Yun. 2005. Sex determination genes and sex expression mechanism in cucumber. *Plant Physiology Communications*, 41 (1): 7–13. (in Chinese)
- 陈惠明, 卢向阳, 许亮, 易克, 田云. 2005. 黄瓜性别决定相关基因和性别表达机制. *植物生理学通讯*, 41 (1): 7–13.
- Fujieda K, Fujita Y, Gunji Y, Takahashi K. 1982. The inheritance of plural-pistillate flowering in cucumber. *J Jap Soc Hort Sci*, 51: 172–176.
- Huang S W, Li R Q, Zhang Z H, Li L, Gu X F, Fan W, William J L, 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 , Katarzyna H U , Miao H , Cheng Z C , Zhang S P , Wu J , Yang Y H , Kang H X , Man L , 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 , Li Y G , 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 , Li S G. 2009. The genome of the cucumber , *Cucumis sativus* L. Nature Genetic , doi : 10.1038/ng. 475 : 1 – 7.
- Kosambi D D. 1944. The estimation of map distance from recombination values. Ann Eugen , 12 : 172 – 175.
- Kubicki B. 1969a. Investigations on sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) III. Variability of sex expression in the monoecious and gynoeious lines. Genet Pol , 10 : 5 – 22.
- Kubicki B. 1969b. Investigations on sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) . V. Genes controlling intensity of femaleness. Genet Pol , 10 : 69 – 86.
- Kubicki B. 1969c. Investigations on sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) . VI. Androecism. Genet Pol , 10 : 87 – 100.
- Kubicki B. 1969d. Investigations on sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) . VII. Andromonoecism and hermaphroditism. Genet Pol , 10 : 101 – 122.
- Li Z , Liu S Q , Pan J S , Zhang Z H , Tao Q Y , Shi Q X , Jia Z Q , Zhang W W , Chen H M , Si L T , Zhu L H , Huang S W , Cai R. 2009. Molecular isolation of the *M* gene suggests that a conserved-residue conversion induces the formation of bisexual flowers in cucumber plants. Genetics , 182 : 1381 – 1385.
- Liu Jin-sheng , Wehner T C. 2000. Linkag inheritance among 6 genes in cucumber. Hereditas (Beijing) , 22 (3) : 137 – 140. (in Chinese)
- 刘进生 , Wehner T C. 2000 . 黄瓜复雌花等 6 对基因间连锁遗传关系的研究. 遗传 , 22 (3) : 137 – 140 .
- Miao H , Gu X F , Zhang S P , Wang X W , Zhang Z H , Li M , Mu S Q , Cheng Z C , Zhang R W , Huang S W , Xie B Y , Fang Z Y , Zhang Z X , Weng Y Q. 2009. Construction of a SSR genetic map and gene mapping for domestic cucumber (*Cucumis sativus* L.) . (submitted to Theor Appl Genet) .
- Mibus H , Tatlioglu T. 2004. Molecular characterization and isolation of the *F/f* gene for femaleness in cucumber (*Cucumis sativus* L.) . Theor Appl Genet , 109 (8) : 1669 – 1676.
- Nandgaonkar A K , Baker L R. 1981. Inheritance of multi-pistillate flowering habit in gynoeious pickling cucumber. J Amer Soc Hort Sci , 106 : 755 – 757.
- Ren Y , Zhang Z H , Liu J H , Staub J E , Han Y H. 2009. An integrated genetic and cytogenetic map of the cucumber genome. PloS One , 4 : e5795
- Salvi S I , Tuberosa R. 2005. To clone or not to clone plant QTLs : Present and future chanllenges. Trends Plant Sci , 10 (6) : 297 – 304.
- Shi Qiu-xiang , Liu Shi-qiang , Li Zheng , Cao Chen-xing , Li Ying , Huang San-wen. 2009. Three co-dominant markers linked to *M* gene in *Cucumis sativus*. Acta Horticulturae Sinica , 36 (5) : 737 – 742. (in Chinese)
- 时秋香 , 刘世强 , 李 征 , 曹辰兴 , 李 颖 , 黄三文. 2009. 与黄瓜 *M* 基因连锁的三个共显性标记 . 园艺学报 , 36 (5) : 737 – 742 .
- Stepanova A N , Alonso J M. 2005. Ethylene signaling pathway. Science , 306 : 1513 – 1515.
- Tanurdzic M , Banks J A. 2004. Sex-determining mechanisms in land plants. Plant Cell , 16 : 61 – 71.
- Thaxton P M. 1974. A genetic study of the clustering characteristic of pistillate flowers in the cucumber , *Cucumis sativus* L. [M S Thesis]. Texas A & M Univ College Station.
- Uzcategui N A , Baker L R. 1979. Effects of multiple -pistillate flowering on yields of gynoeious pickling cucumbers. J Amer Soc Hort Sci , 104 : 148 – 151.
- van Ooijen J W , Voorrips R E. 2001. JoinMap Version 3.0 , Software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Research International , Wageningen.
- van Ooijen J W. 1992. Accuracy of mapping quantitative trait loci in autogamous species. Theor Appl Genet , 84 : 803 – 811.
- Xu Ji-ming , Xiang Tai-he. 2007. Progress of studies on sex determination in three model plants. Subtropical Plant Science , 36 (2) : 68 – 72. (in Chinese)
- 徐纪明 , 向太和 . 2007 . 三种模式植物性别决定的研究进展 (综述) . 亚热带植物科学 , 36 (2) : 68 – 72.