

弱光胁迫下黄瓜幼苗下胚轴性状 QTL 分析

张冠英, 司龙亭*, 李丹丹

(沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 110866)

摘 要: 用黄瓜耐弱光品系 M₂₂ 和弱光敏感品系 M₁₄ 杂交衍生的 152 个 F₂ 单株为作图群体, 利用 21 个 SSR 多态性标记和 135 个 SRAP 多态性标记构建遗传图谱, 结合 2008 年秋季和 2009 年春季弱光胁迫下 123 株 F_{2:3} 家系 (F₂ 代单株衍生为 F_{2:3} 的家系) 的下胚轴性状进行 QTL 定位分析。结果在两季共检测到 15 个控制下胚轴性状的 QTLs, 贡献率在 5.5% ~ 19.8%, 分别定位在 LG1、LG2、LG4、LG6 和 LG7 连锁群上。2008 年秋季分别检测到 6 个控制下胚轴长和 2 个控制下胚轴粗的 QTLs, 总贡献率分别为 58.2% 和 27.7%; 2009 年春季分别检测到 4 个控制下胚轴长和 3 个控制下胚轴粗的 QTLs 位点, 总贡献率分别为 34.6% 和 34.7%。

关键词: 黄瓜; 弱光胁迫; 下胚轴; QTL 分析

中图分类号: S 642.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 02-0295-08

QTL Analysis for Hypocotyl Traits of Cucumber Seedlings Under Low Light Stress

ZHANG Guan-ying, SI Long-ting*, and LI Dan-dan

(College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: A linkage map of cucumber was constructed using 152 progenies of F₂ generation derived from a cross between the low light stress tolerance line M₂₂ and the low light sensitivity line M₁₄ in the experiment. The effects of low light stress on the hypocotyl traits of cucumber were investigated in a set of 123 F_{2:3} lines in the seeding stage in the autumn of 2008 and spring of 2009. QTL analysis was undertaken on the basis of a genetic linkage map of the corresponding F₂ population that was constructed using composite interval mapping. F_{2:3} - based QTL analysis of the hypocotyl length and hypocotyl thick in the two environments revealed 15 QTLs were located in five linkage groups, i.e., the 1st, 2nd, 4th, 6th, and 7th, each accounted for 5.5% - 19.8% of the phenotypic variation. In the autumn of 2008, the total phenotypic variation among the F_{2:3} lines accounted for by the QTLs for hypocotyl length and hypocotyl thick were 52.8% and 27.7%, respectively. In the spring of 2009, 7 QTLs were identified, the total phenotypic variation were 34.6% and 34.7%, respectively.

Key words: cucumber; *Cucumis sativus* L.; low light stress; hypocotyl; QTL analysis

弱光抑制黄瓜植株的生长, 随着光照强度的减弱, 植株的株高、下胚轴粗、叶面积、叶片数及

收稿日期: 2010-08-22; 修回日期: 2011-01-11

基金项目: 辽宁省“十五”科技攻关项目 (2002215004)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: silongting@hotmail.com)

株幅等形态指标的生长降低(韩丽平, 2006)。在北方设施生产中, 一般不注重苗期光照管理, 而苗期(冬春季)又恰恰是光照最弱的时候(战吉成等, 2002)。至今对蔬菜作物耐弱光性的鉴定指标被科学界公认的是光合补偿点, 但是, 这项指标在实际应用过程中有相当的难度, 因此, 对耐弱光性的鉴定指标应该是方便、准确、可行的方法(吴晓雷等, 1997)。

目前, 对黄瓜品种进行耐低温弱光或耐弱光的鉴定通常在苗期进行(李建吾等, 2006)。黄瓜苗期的一些性状与耐低温弱光等特性有一定的关系, 常作为耐低温弱光的鉴定指标(Dennijs & Smeets, 1987)。李建吾等(2004)认为在低温弱光条件下黄瓜幼苗下胚轴长及下胚轴粗显性效应显著, 特殊配合力高, 适合杂种优势育种, 是鉴定黄瓜耐低温弱光的重要指标。李丹丹(2010)应用多元统计分析方法确定了5种黄瓜弱光评价的综合指标, 指出下胚轴长和下胚轴粗为壮苗因子, 可以在耐弱光指数的基础上结合壮苗因子进行黄瓜耐弱光性鉴定筛选, 并指出受到弱光胁迫时下胚轴伸长是黄瓜幼苗应对弱光胁迫的一种适应性反应, 通过下胚轴伸长来获取尽可能多的光能补充光合作用所需的光强, 维持植株正常的生长发育。因此, 可以通过筛选下胚轴的性状以达到耐弱光胁迫筛选的目的。

顾兴芳等(2002)指出控制黄瓜苗期株高和下胚轴的遗传以加性效应为主, 可以通过连续选择获得所需性状, 适于重组育种。然而传统的耐弱光育种受诸多因素的影响, 选择周期长, 并且黄瓜的耐弱光性状属于数量性状, 表现型与基因型间缺乏明显的对应关系(王桂玲等, 2008), 选择效率不高。随着分子标记检测技术的不断发展以及高密度遗传图谱的构建, 能够对数量性状位点进行精确定位(徐鹏等, 2007)。目前为止, 黄瓜耐弱光性的分子标记研究鲜见报道, 有关这方面的 QTL 定位分析也较少。本研究应用黄瓜高代自交系 M₂₂ 与 M₁₄ 杂交产生的 F₂ 群体构建遗传图谱, 结合弱光胁迫下 F_{2:3} 家系下胚轴相关性状, 对弱光胁迫下黄瓜幼苗 QTL 位点进行连锁分析, 以期找到与耐弱光性状紧密连锁的分子标记位点, 以加快分子标记辅助选择育种进程。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以耐弱光性强的黄瓜品系 M₂₂ 和弱光敏感品系 M₁₄ (沈阳农业大学园艺学院黄瓜育种课题组提供) 为亲本杂交获得 F₁ 代。弱光胁迫下 M₂₂ 生长良好, 而 M₁₄ 生长严重受阻, 植株矮小。将 F₁ 自交得 152 株 F₂ 代群体, 随机选择 123 株 F₂ 代植株以单粒传法获得 F_{2:3} 家系。将亲本、F₁ 及 F_{2:3} 家系同时种植, 待幼苗两片真叶时取亲本及 F₂ 代植株嫩叶提取 DNA, 并对亲本及 F_{2:3} 家系进行遮光处理。

1.2 试验设计与指标测定

本研究中田间试验均在沈阳农业大学园艺学院温室内进行。将亲本、F₁ 及 F_{2:3} 家系单株播种于 8 cm × 8 cm 营养钵中, 营养钵间距 5 cm, F₁ 代除外, 亲本及 F_{2:3} 家系随机区组设计, 2 次重复, 每次重复 4 株, 设置保护行。2008 年秋季和 2009 年春季分别在亲本及 F_{2:3} 家系植株长至一片真叶时用双层黑色遮阳网进行遮光处理, 日平均光强为 80 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 对照为 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。处理 20 d 后除去边株进行下胚轴性状的测定。下胚轴长用直尺测量, 下胚轴粗用游标卡尺测量。

1.3 引物筛选

取亲本及 F₂ 代植株的嫩叶, 按 CTAB 法提取基因组 DNA (Clark, 1997)。用琼脂糖凝胶电泳估测 DNA 浓度。应用 200 对 SSR 引物和 676 对 SRAP 引物 (SRAP 正向引物 26 个, 反向引物 26 个) 分别在亲本间进行多态性筛选, 引物均由上海生工生物工程技术服务有限公司合成。SSR 扩增产物在

6%变性聚丙烯酰胺凝胶（含尿素 7 mol · L⁻¹）中电泳分离，SRAP 扩增条件参考 Li 和 Quiro（2000），扩增产物在 4%变性聚丙烯酰胺凝胶（含尿素 7 mol · L⁻¹）中电泳分离，电泳缓冲液为 1 × TBE，50 W 恒功率，电泳 1.5 ~ 2.0 h，银染显色。

1.4 QTL 定位分析

本研究中使用 JionMap 3.0 基因作图软件，设定 $LOD \geq 2.5$ ，采用 Kosambi 函数构建连锁图谱。应用 WinQTL Cart 2.5（Basten et al., 2001）软件进行 QTL 分析，每个 QTL 的 LOD 值在显著水平 $P = 0.05$ 上经过 1 000 次排列测验确定。选择复合区间作图法，用模型 6 进行定位运算。用 1 cM 的步移速度进行全基因组扫描，背景控制参数为：控制标记数，15；窗口大小，3 cM；回归方法，正向。QTL 的显著性阈值设为 $LOD = 2.5$ ，但在某区间 LOD 值最大所对应的位点即为假设的 QTL 所处的位置。同时计算每个 QTL 对表型性状的贡献率和遗传效应。

2 结果与分析

2.1 耐弱光性与下胚轴性状相关分析

相关分析结果如表 1 所示，在同一季节下胚轴长、下胚轴粗间存在显著的相关。其中耐弱光指数和下胚轴粗（ $r = 0.61$ ； $r = 0.72$ ）具有正的相关性，耐弱光指数与下胚轴长（ $r = -0.49$ ； $r = -0.42$ ）具有负的相关性。因此，通过筛选下胚轴的性状可以达到耐弱光胁迫筛选的目的。

表 1 F_{2:3}家系相关性状在季节内和季节间的相关分析
Table 1 Correlation coefficients between the low-light tolerance traits in two seasons in F_{2:3} times

相关系数 Correlation index	耐弱光指数/秋 LLTI/A	耐弱光指数/春 LLTI/S	下胚轴长/秋 HL/A	下胚轴长/春 HL/S	下胚轴粗/秋 HT/A	下胚轴粗/春 HT/S
耐弱光指数/秋 LLTI/Autumn	1	-	-	-	-	-
耐弱光指数/春 LLTI/Spring	0.89*	1	-	-	-	-
下胚轴长/秋 HL/Autumn	- 0.49*	- 0.37*	1	-	-	-
下胚轴长/春 HL/Spring	0.53	- 0.42*	0.59	1	-	-
下胚轴粗/秋 HT/Autumn	0.61*	0.75*	- 0.09	- 0.29	1	-
下胚轴粗/春 HT/Spring	0.68	0.72**	- 0.21	- 0.76*	0.94**	1

注：绝对值在 0.14 以上的存在显著相关性；*表示 0.05 水平（ $P < 0.05$ ）；“-”表示数据省略。
Note: Absolute values above 0.14 are significant; * indicates significant difference at $P < 0.05$ level;“-”means date not shown; S means spring; A means autumn.

2.2 下胚轴性状表型变异分析及正态性检验

由表 2 可知，两季内亲本间幼苗下胚轴长及下胚轴粗差异均达极显著和显著水平，说明亲本间幼苗下胚轴长及下胚轴粗存在着真实的遗传差异；而同一亲本在不同季节间，下胚轴长之间和下胚轴粗之间均无明显差异。因此，可以将幼苗下胚轴长和下胚轴粗作为耐弱光性的评价指标，并且用此双亲构建群体有可能获得控制耐弱光相关性状的 QTLs。

表 2 亲本间春秋两季下胚轴性状的变异
Table 2 Variance for hypocotyl traits of parental lines in two seasons

性状 Traits	秋季 Autumn			春季 Spring		
	M ₂₂	M ₁₄	F-value	M ₂₂	M ₁₄	F-value
下胚轴长 HL	3.600 ± 0.080	6.590 ± 0.143	157.248**	4.100 ± 0.243	6.850 ± 0.67	87.226*
下胚轴粗 HT	0.553 ± 0.007	0.388 ± 0.009	41.087*	0.563 ± 0.011	0.361 ± 0.13	26.383*

注：**表示 0.01 水平显著性差异，*表示 0.05 水平显著性差异。
Note: ** means difference at 1% level; * means difference at 5% level.

由表 3 可以看出, $F_{2:3}$ 家系下胚轴长和下胚轴粗在两季变幅均较大, 但这两个性状的平均数均介于双亲之间, 并且表现出明显的超亲分离 (表 2, 表 3)。

表 3 $F_{2:3}$ 家系下胚轴性状变异分析表
Table 3 Variance analysis of hypocotyl traits in $F_{2:3}$ times

性状 Traits	秋季 Autumn					春季 Spring				
	变幅 Range	均值 Means	方差 Variances	标准差 Standard deviation	CV/%	变幅 Range	均值 Means	方差 Variances	标准差 Standard deviation	CV/%
下胚轴长 HL	2.220 ~ 5.150	5.81	3.570	1.886	32.5	1.600 ~ 8.750	3.42	0.416	0.654	18.9
下胚轴粗 HT	0.187 ~ 0.860	0.36	0.003	0.050	13.9	0.120 ~ 0.642	0.54	0.003	0.059	10.9

对两季的这两个性状分别进行正态性分布检验 (图 1, 图 2), 结果表明, 春秋两季的性状分布大体相同, 其中下胚轴粗呈偏正态分布, 表明受多基因控制; 下胚轴长大致符合 1:3 分离。这两个性状分离均都偏向于多基因分布特征, 并且各个性状的分布中心存在差别, 符合 QTL 作图的要求。

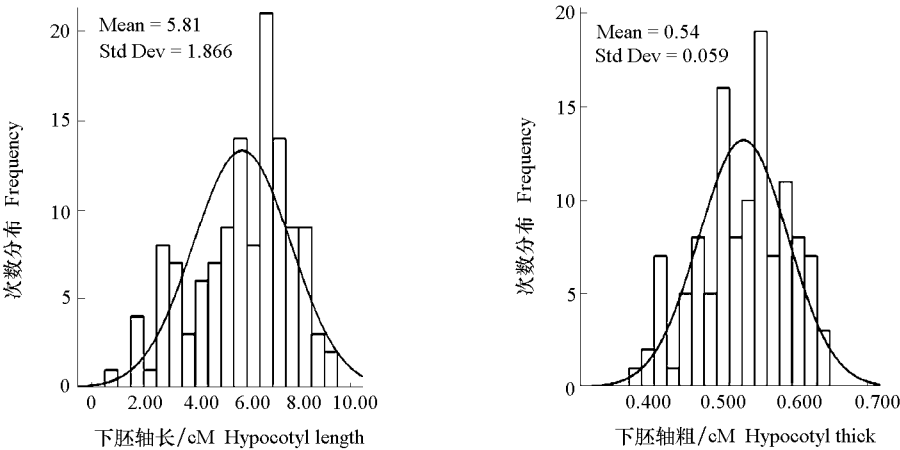


图 1 2008年秋季下胚轴性状的正态性检验
Fig. 1 Normality test of hypocotyl traits in the autumn of 2008

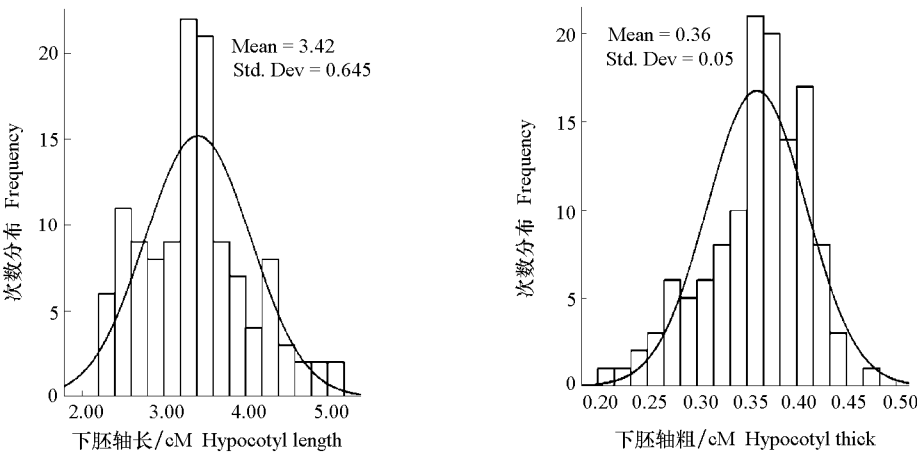


图 2 2009年春季下胚轴性状的正态性检验
Fig. 2 Normality test of hypocotyl traits in the spring of 2009

2.3 引物多态性筛选及图谱构建

用200对SSR引物对亲本进行多态性筛选, 其中155对引物组合能从黄瓜基因组中扩增出清晰条带, 占77.5%。这155对SSR引物组合中有21对在亲本间存在多态性, 多态性引物比例为13.5%。用676对SRAP引物组合对亲本进行多态性筛选, 每对引物组合从黄瓜基因组中扩增出8~40条清晰条带, 其中强带占60%以上。筛选得到135对引物组合能在亲本间扩增出多态性条带, 多态性引物比例为20.1%。利用获得的156个多态性标记位点(包括SSR标记与SRAP标记位点)进行构图, 最终构建了一张包括5个连锁群, 总图距483.9 cM, 平均标记间距为4.1 cM的遗传图谱。

2.4 弱光胁迫后下胚轴相关性状的 QTL 定位及分析

在春、秋两季对下胚轴长和下胚轴粗进行 QTL 定位分析, 结果在 5 个连锁群上共获得 15 个 QTLs (图 3)。其中控制下胚轴长的 QTLs 为 10 个, 控制下胚轴粗的 QTLs 为 5 个(表 4)。

在秋季的 $F_{2:3}$ 家系中, 共检测到 8 个控制下胚轴性状的 QTLs, 贡献率(R^2)变幅为 5.5%~19.8%, 其中检测到控制下胚轴长的 QTLs 有 6 个, 贡献率总和为 58.2%; 控制下胚轴粗的 QTLs 有 2 个, 贡献率总和为 27.7%。有 4 个 QTL 的贡献率大于 10%, 其中控制下胚轴长的 QTLs 中 *Hyl6.1* 贡献率最大(19.8%), $LOD = 8.7$, 是增效位点; *Hyl2.3* 的贡献率最小(5.5%), $LOD = 3.5$, 是增效位点。控制下胚轴粗的 QTLs 中 *Hyt6.1* 的贡献率最大(16.5%), $LOD = 4.2$, 是减效位点; *Hyt1.1* 的贡献率最小(11.2%), $LOD = 11.5$, 是减效位点。

在春季的 $F_{2:3}$ 家系中, 共检测到 7 个控制下胚轴性状的 QTLs, 贡献率变幅为 5.9%~16.3%, 其中检测到 4 个控制下胚轴长的 QTLs, 贡献率总和为 34.6%; 3 个控制下胚轴粗的 QTLs, 贡献率总和为 34.7%。控制下胚轴长的 QTLs 中 *Hyl6.2* 的贡献率最大(10.4%), $LOD = 9.7$, 是增效位点; *Hyl2.4* 的贡献率最小(5.9%), $LOD = 3.4$, 是减效位点; 控制下胚轴粗的 QTLs 中 *Hyt6.2* 的贡献率最大(16.3%), $LOD = 4.2$, 为减效位点; *Hyt2.1* 的贡献率最小(7.9%), $LOD = 6.1$, 为增效位点。

表 4 $F_{2:3}$ 家系中耐弱光相关性状 QTL 定位
Table 4 QTL analysis of low-light tolerance related traits in $F_{2:3}$ controlling times of two seasons

性状 Traits	QTLs	连锁群 LG	侧翼标记 Flanking loci	图谱位置 /cM Position	秋季 Autumn				春季 Spring			
					LOD	$R^2/\%$	Add	DOM	LOD	$R^2/\%$	Add	DOM
下胚轴长 Hypocotyl length	<i>Hyl1.1</i>	1	ME23OD17-ME22EM9b	2.1	6.2	12.2	0.45	-0.30	-	-	-	-
	<i>Hyl2.1</i>	2	ME4EM4-ME8EM1	3.1	-	-	-	-	8.3	9.4	0.75	-0.27
	<i>Hyl2.2</i>	2	ME8EM1-ME1EM8	4.2	6.4	7.4	-0.33	0.36	-	-	-	-
	<i>Hyl2.3</i>	2	ME3EM8-ME7SA18	16.6	3.5	5.5	-0.39	0.21	-	-	-	-
	<i>Hyl2.4</i>	2	ME1EM6-ME2EM3	17.2	-	-	-	-	3.4	5.9	0.82	-2.68
	<i>Hyl4.1</i>	4	SSR07550-E23GA2	7.1	-	-	-	-	2.7	8.9	0.70	-0.62
	<i>Hyl4.2</i>	4	SSR07550-E23GA2	7.6	2.8	6.9	-0.50	0.69	-	-	-	-
	<i>Hyl6.1</i>	6	ME10EM14-M80EM3	3.0	8.7	19.8	-0.67	0.87	-	-	-	-
	<i>Hyl6.2</i>	6	ME21EM9a-ME7EM5d	8.6	-	-	-	-	9.7	10.4	0.81	0.90
下胚轴粗 Hypocotyl thick	<i>Hyl7.1</i>	7	ME9EM14b-ME3EM2	10.0	3.3	6.4	0.47	-0.34	-	-	-	-
	<i>Hyt1.1</i>	1	ME8OD3-ME3EM6	40.9	11.5	11.2	0.16	-0.07	-	-	-	-
	<i>Hyt1.2</i>	1	PM8EM5c-ME8OD15	47.8	-	-	-	-	11.1	10.5	0.12	-0.09
	<i>Hyt2.1</i>	2	ME1EM8-ME2EM8	5.9	-	-	-	-	6.1	7.9	0.09	0.06
	<i>Hyt6.1</i>	6	M42OD15-M42EM3a	14.3	4.2	16.5	0.12	-0.08	-	-	-	-
	<i>Hyt6.2</i>	6	ME22OD17-SSR12502	24.7	-	-	-	-	4.2	16.3	0.10	-0.08

注: 正值表示其加性效应来自于亲本 M_{22} ; “-”表示其加性效应来自于亲本 M_{14} ; “-”表示没有数据。

Note: The add-effect derived from the parental line M_{22} ; “-”: The add-effect derived from the parental line M_{14} ; “-”: Data not detected.

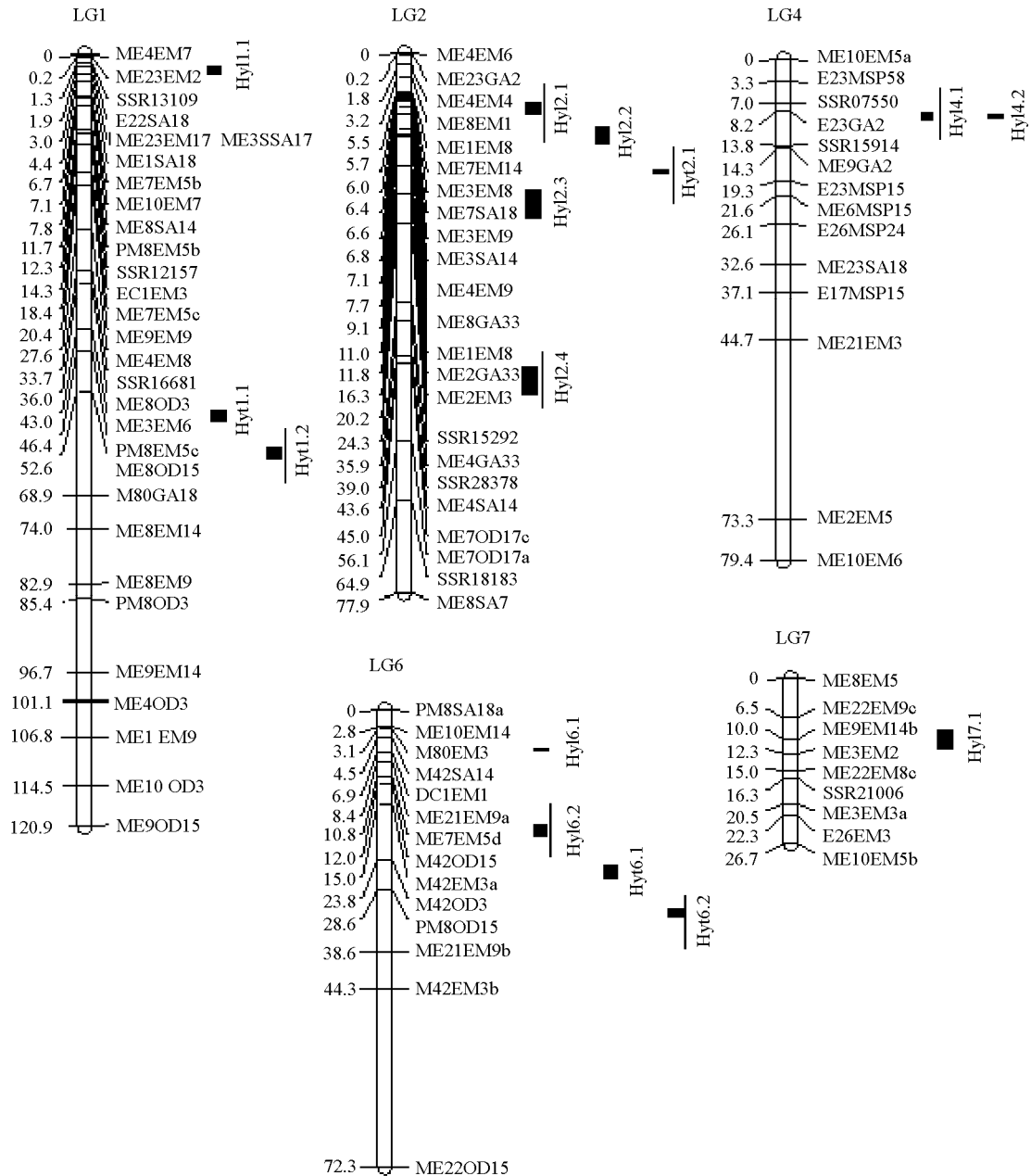


图 3 黄瓜耐弱光相关下胚轴性状QTL在连锁群上的定位

LG 代表连锁群，其后的数字表示第几连锁群；连锁群上标记为 SSR 和 SRAP 标记；“■”和“—”分别代表秋季（2008）和春季（2009）检测到的标记位点；QTL 矩形长度为两标记区间。

Fig. 3 Map locations of QTLs for low-light tolerance related hypocotyl traits in cucumber

Linkage groups are designated as LG followed by the linkage group number. Starred markers are SRAP and SSR markers. Bars and underlined bars indicate QTLs of hypocotyl traits in the autumn of 2008 and spring of 2009, respectively. QTLs are presented as bars to the right of the linkage group with the length of the bar representing the interval of the markers.

3 讨论

黄瓜的耐弱光性状属于数量性状，受多基因控制。杜永丽（2009）对黄瓜幼苗下胚轴性状进行调查统计，结果显示下胚轴性状呈正态分布，属数量性状遗传，可为苗期的早期耐性筛选提供重要依据。李丹丹等（2009a）认为耐弱光指数是鉴定黄瓜幼苗耐弱光性强弱最主要、最直观的评价指标。

本研究中耐弱光性与下胚轴性状的相关分析结果表明, 黄瓜幼苗耐弱光指数与下胚轴性状显著相关, 可以通过下胚轴性状的 QTL 定位分析来反映黄瓜耐弱光性的基因连锁关系。弱光胁迫下黄瓜幼苗下胚轴长和下胚轴粗遗传均受 1 对加性主基因—加性—显性多基因控制, 以主基因遗传为主, 且下胚轴性状在 F_2 代群体中分离程度较小, 受环境影响较大, 不宜在 F_2 代中进行此性状的选择, 应进行晚代选择 (李丹丹 等, 2009b)。本试验选取 $F_{2:3}$ 家系做弱光相关下胚轴性状的研究, 研究得出亲本 M_{22} 和 M_{14} 幼苗间下胚轴长及下胚轴粗存在着真实稳定的遗传差异, 说明以幼苗下胚轴长及下胚轴粗作为耐弱光性的评价指标是切实可行的。

黄瓜是遗传背景狭窄的蔬菜作物 (Kennard et al., 1994), 自交系间基因组差异小, 分子标记多态性的比率低。本试验结果在 200 对 SSR 引物中仅筛选到 21 对引物在亲本间存在多态性, 比例为 13.5%; 在 676 对 SRAP 引物中仅筛选出 135 对引物在亲本间存在多态性, 比例为 20.1%, 远远低于芸薹属作物 (Li & Quiros, 2000) 和棉花 (林忠旭 等, 2004)。

本研究中选择了复合区间作图方法, 它可使一个被检标记区间内任一点上的检测在统计上都不受该区间之外的 QTL 影响, 可减少剩余方差, 提高了发现和定位 QTL 的灵敏度和精确性 (王桂玲 等, 2008), 克服了区间作图法定位的 QTL 区间太宽, 而一个性状在同一染色体上有多个 QTL 时常会标错 QTL 的位置, 致使 QTL 定位不准确等缺点, 提高了作图的精度和效率 (肖炎农, 2005), 目前, 在国内外已构建了许多高密度的黄瓜基因图谱 (Fazio et al., 2003; Pan et al., 2005)。尤其是 2009 年公布了黄瓜整个基因组序列 (Ren et al., 2009)。张海英等 (2004) 在国内外首次开展了对控制黄瓜耐弱光的数量性状基因 QTL 的研究, 共定位了 5 个控制叶面积增长量的 QTLs, 其遗传贡献率 7.3%~20.2%。Li 等 (2010) 对弱光胁迫下黄瓜叶绿素含量进行了 QTL 分析, 共定位了 21 个控制 Chl.a, Chl.b 及 Chl. (a + b) 的 QTLs, 可解释 4.8%~17.3% 的表型变异。

本研究中利用获得的 156 个多态性标记位点 (包括 SSR 标记与 SRAP 标记位点) 进行构图, 最终构建了一张包括 5 个连锁群, 总图距 483.9 cM, 平均标记间距为 4.1 cM 的遗传图谱, 在 5 个连锁群上获得了 15 个耐弱光相关下胚轴性状的 QTL 位点, 贡献率在 5.5%~19.8% 之间。因试验采用不同年份的田间试验数据, 提高了 QTL 定位的稳定性与准确性, 这为今后的黄瓜耐弱光性鉴定、筛选及品种选育提供了参考, 也为进一步开展相关 QTL 的精细定位和图位克隆打下基础。

References

- Basten C J, Weir B S, Zeng Z B. 2001. QTL cartographer version 1.15. North Carolina: Bioinformatics Research Center, North Carolina State University.
- Clark M S. 1997. Plant molecular biology - A laboratory manual. Heidelberg: Springer-Verlag Berlin: 4 - 6.
- Dennijs A P M, Smeets L. 1987. Analysis of differences in growth of cucumber genotypes under low light conditions in relation to night temperature. *Euphytica*, 36: 19 - 31.
- Du Yong-li. 2009. Genetic analysis and molecular marking of cucumber internode length by SRAP [M. D. Dissertation]. Changsha: Hunan Agricultural University. (in Chinese)
- 杜永丽. 2009. 黄瓜节间性状的遗传分析与 SRAP 标记 [硕士论文]. 长沙: 湖南农业大学.
- 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 Applied Genetics*, 107: 864 - 874.
- Gu Xing-fang, Zhang Chun-zhen, Feng Lin-lin, Fang Xiu-juan, Zhang Tian-ming. 2002. Genetic analysis of some seedling characters in protected cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (5): 443 - 446. (in Chinese)
- 顾兴芳, 张春震, 封林林, 方秀娟, 张天明. 2002. 保护地黄瓜苗期性状遗传分析. *园艺学报*, 29 (5): 443 - 446.
- Kennard W C, Poetter K, Dijkhuizen A. 1994. Linkages among RFLP, RAPD, isozyme, disease-resistance, and morphological markers in narrow and wide crosses of cucumber. *Theoretical Applied Genetics*, 89: 42 - 48.
- Han Li-ping. 2006. Study on the effects of weak light on cucumber growth [M. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 韩丽平. 2006. 弱光对黄瓜生长发育的影响研究 [硕士论文]. 重庆: 西南大学.

- Li Dan-dan, Si Long-ting, Luo Xiao-mei, Li Tao. 2009a. Genetic analysis of hypocotyl in cucumber seedlings under low-light stress. Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition, 37 (11): 113 - 119. (in Chinese)
- 李丹丹, 司龙亭, 罗晓梅, 李 涛. 2009a. 弱光胁迫下黄瓜苗期下胚轴性状的遗传分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 37 (11): 113 - 119.
- Li Dan-dan, Si Long-ting, Niu Hai-chen, Gao Ling-na, Jin Zheng-ai. 2009b. Multiple statistics analysis of low-light tolerance in cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 36 (4): 501 - 506. (in Chinese)
- 李丹丹, 司龙亭, 牛海臣, 高凌娜, 金正爱. 2009b. 黄瓜耐弱光性的多元统计分析. 园艺学报, 36 (4): 501 - 506.
- Li Dan-dan. 2010. Genetic characteristics and QTL mapping of low-light intensity tolerance in cucumbers [Ph. D. Dissertation]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. (in Chinese)
- 李丹丹. 2010. 黄瓜苗期耐弱光性遗传及QTL定位研究[博士论文]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- Li Dan-dan, Si Long-ting, Zhang Guan-ying, Zhang Sheng-ju, Tian Li-bo. 2010. QTL analysis of chlorophyll content of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under low-light intensity stress. African Journal of Biotechnology, 9 (30): 4692 - 4699.
- Li G, Quiros C F. 2001. Sequence related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: Its application to mapping and gene tagging in *Brassica*. Theoretical Applied Genetics, 103: 455 - 461.
- Li Jian-wu, An Hong-wei, Yu Ji-zhu, Mao Guang-zhi, Jin Hai-jun. 2006. Genetic analysis of several physiological indexes of cucumber seedlings under low light. Acta Agriculturae Shanghai, 22 (1): 25 - 30. (in Chinese)
- 李建吾, 安红伟, 余纪柱, 毛光志, 金海军. 2006. 弱光下黄瓜苗期几个生理指标的遗传分析. 上海农业学报, 22 (1): 25 - 30.
- Li Jian-wu, Mao Guang-zhi, Yu Ji-zhu, An Hong-wei, Pang Zhen-ya. 2004. Analysis on the combining ability of characters of cucumber in seedling stage under adversity stress on protected land. Journal of Henan Agricultural Sciences, (12): 55 - 59. (in Chinese)
- 李建吾, 毛光志, 余纪柱, 安红伟, 庞震亚. 2004. 保护地逆境黄瓜苗期性状配合力分析. 河南农业科学, (12): 55 - 59.
- Lin Zhong-xu, Zhang Xian-long, Nie Yi-chun. 2004. Applicability analysis of new marker SRAP in cotton F₂ separate population and evaluation of genetic diversity. Acta Genetica Sinica, 31 (6): 622 - 626. (in Chinese)
- 林忠旭, 张献龙, 聂以春. 2004. 新型标记 SRAP 在棉花 F₂ 分离群体及遗传多样性评价中的适用性分析. 遗传学报, 31 (6): 622 - 626.
- Pan Jun-sun, Wang Gang, Li Xiao-zun, Wu Ai-zhong, Cai Run. 2005. Construction of a genetic map with SRAP markers and localization of the gene responsible for the first-flower-node trait in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Prog Nat Sci, 15: 407 - 410.
- Ren Yi, Zhang Zhong-hua, Liu Jin-hua, Jack E. Stab, Han Yong-hua, Cheng Zhou-chao, Xue Feng, Lu Jing-yuan, Han Miao, Kang Hou-xiang, Xie Bing-yan, Gu Xing-fang, Wang Xiao-wu, Li Yong-chen, Jin Wei-wei, Huang San-wen. 2009. An integrated genetic and cytogenetic map of the cucumber genome. PLOS ONE, 4 (6): 1 - 85.
- Wang Gui-ling, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan, Zhao Zhi-yun. 2008. Study on QTL location of cucumber carpopodium length. Acta Horticulturae Sinica, 35 (4): 543 - 546. (in Chinese)
- 王桂玲, 秦智伟, 周秀艳, 赵贻云. 2008. 黄瓜瓜把长度QTL定位的研究. 园艺学报, 35 (4): 543 - 546.
- Wu Xiao-lei, Shang Chun-ming, Zhang Xue-dong, Lu Fu-cheng, Yu Guo-wei. 1997. Comprehensive evaluation of tomato tolerance to weak-light. Acta Agriculture Boreali-Sinica, 12 (2): 97 - 101. (in Chinese)
- 吴晓雷, 尚春明, 张学东, 鲁福成, 于国威. 1997. 番茄品种耐弱光性的综合评价. 华北农学报, 12 (2): 97 - 101.
- Xiao Yan-nong. 2005. QTL location and genetic analysis of maize under drought stress [Ph. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 肖炎农. 2005. 玉米耐旱 QTL 定位和遗传分析[博士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Xu Peng, Wang Hui, Li Qun, Gai Jun-yi, Yu De-yue. 2007. Mapping QTLs related to oil content of soybeans. Hereditas, 29 (1): 92 - 96. (in Chinese)
- 徐 鹏, 王 慧, 李 群, 盖钧镒, 喻德跃. 2007. 大豆油份含量QTL的定位. 遗传, 29 (1): 92 - 96.
- Zhang Hai-ying, Chen Qing-jun, Wang Yong-jian, Xu Yong, Zhang Feng. 2004. QTL location of cucumber under low-light stress. Molecular Plant Breeding, 2 (6): 795 - 799. (in Chinese)
- 张海英, 陈青君, 王永健, 许 勇, 张 峰. 2004. 黄瓜耐弱光性的 QTL 定位. 分子植物育种, 2 (6): 795 - 799.
- Zhan Ji-cheng, Huang Wei-dong, Wang Zhi-long, Wang Li-jun. 2002. Morphological and growth response of young grape plants to low light environment. Chinese Agricultural Science Bulletin, 18 (2): 1 - 2, 17. (in Chinese)
- 战吉成, 黄卫东, 王志龙, 王利军. 2002. 葡萄幼苗对弱光环境的形态和生长反应. 中国农学通报, 18 (2): 1 - 2, 17.