

# 瓜类遗传连锁图谱构建的研究现状及比较分析

刘子记, 杨 衍\*, 詹园凤

(中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 农业部华南作物基因资源与种质创制重点开放实验室, 海南儋州 571737)

**摘 要:** 截至目前, 西瓜、黄瓜及甜瓜的全基因组测序工作已经基本完成, 利用高密度饱和遗传连锁图谱将基因组序列锚定到染色体的具体位置并确定其在染色体上的方向, 这为进一步开展基因组分析研究奠定了基础。本文中综述了瓜类遗传连锁图谱构建的研究现状并对遗传连锁图谱进行了比较分析。

**关键词:** 葫芦科; 瓜类; 遗传连锁图谱; 分子辅助选择; 分子标记

**中图分类号:** S 642; S 65

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 09-1757-10

## The Research Progress and Comparative Analysis of Cucurbits Genetic Linkage Maps

LIU Zi-ji, YANG Yan\*, and ZHAN Yuan-feng

(Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Enhancement in Southern China, Ministry of Agriculture, China, Danzhou, Hainan 571737, China)

**Abstract:** So far, the whole genome sequencing of watermelon, cucumber and melon have been generally completed. High-density saturated genetic linkage maps were successfully used for anchoring and orienting the assembled genome sequences, which laid a solid foundation for performing further analysis of genomes. This paper reviewed the research status and comparative analysis of the cucurbits genetic linkage maps.

**Key words:** Cucurbitaceae; cucurbit; genetic linkage map; molecular assisted selection; molecular marker

葫芦科(Cucurbitaceae)作物包括3个重要的属, 南瓜属(*Cucurbita* Linnaeus)、西瓜属(*Citrullus* Schrader ex Ecklon et Zeyher)和甜瓜属(*Cucumis* Linnaeus)。其中南瓜(*Cucurbita moschata* Duchesne)、西葫芦(*Cucurbita pepo* Linnaeus)、西瓜[*Citrullus lanatus* (Thunberg) Matsumura et Nakai]、黄瓜(*Cucumis sativus* Linnaeus)和甜瓜(*Cucumis melo* Linnaeus)是重要的园艺经济作物。甜瓜( $2n = 2x = 24$ , 480 Mb)与西瓜( $2n = 2x = 22$ , 430 Mb)染色体数及基因组大小相当, 黄瓜( $2n = 2x = 14$ , 367 Mb)基因组较小, 染色体数较少, 南瓜属作物( $2n = 2x = 40$ , 539 Mb)所含染色体数几乎是甜瓜的2倍, 而基因组大小与甜瓜相当(Ren et al., 2009)。尽管这些物种基因组的大小存在一定差异, 但基因组间具有一定的保守性。构建遗传连锁图谱有助于开展目标基因的定位、

收稿日期: 2012-06-26; 修回日期: 2012-08-14

基金项目: 海南省自然科学基金项目(312025, 311072); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(1630032012007)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yzjq@126.com)

分子辅助育种及图位克隆重要农艺性状基因。

近年来,南瓜、西葫芦、西瓜、黄瓜及甜瓜遗传连锁图谱的构建工作取得了较大进展,大大促进了瓜类作物重要农艺性状基因的定位研究,笔者对部分已构建的瓜类作物遗传连锁图谱进行了总结(表1)。

表 1 已构建的瓜类遗传连锁图谱  
Table 1 The genetic linkage maps of cucurbits

作物名称 Crop name	作图亲本材料 Parent material	群体类型 Population type	标记类型 Marker type	参考文献 Reference
西葫芦 Squash	Nigerian Local, A0449	BC <sub>1</sub>	RAPD	Brown & Myers, 2002
西葫芦 Squash	SZG1, True French Resistant, Lady Godiva, Bianco Friulano	F <sub>2</sub>	RAPD, AFLP	Zraidi et al., 2007
西葫芦 Squash	Lady Godiva, Bianco Friulano	F <sub>2</sub>	SSR	Gong et al., 2008
西瓜 Watermelon	<i>C. colocynthis</i> -10, <i>C. colocynthis</i> -2, Mallali	BC <sub>1</sub>	同工酶 Isozyme	Navot & Zamir, 1986
西瓜 Watermelon	<i>C. colocynthis</i> -10, <i>C. colocynthis</i> -2, Mallali	BC <sub>1</sub>	同工酶 Isozyme, 形态 Morphological	Navot et al., 1990
西瓜 Watermelon	H-7, SA-1	BC <sub>1</sub>	RAPD	Hashizume et al., 1996
西瓜 Watermelon	New Hampshire Midget, 296341-FR	F <sub>2</sub>	RAPD	Hawkins et al., 2001
西瓜 Watermelon	PI 296341-FR, New Hampshire Midget	BC <sub>1</sub>	RAPD	Levi & Thomas, 2001
西瓜 Watermelon	H-7, SA-1	F <sub>2</sub> , BC <sub>1</sub>	RAPD, RFLP	Hashizume et al., 2003
西瓜 Watermelon	97103, PI 296341-FR	RILs	SSR, InDel	Ren et al., 2012
黄瓜 Cucumber	Plant introductions (PIs) from the U. S. cucumber germplasm collection	F <sub>2</sub> , BC <sub>1</sub>	同工酶 Isozyme	Knerr & Staub, 1992
黄瓜 Cucumber	Gyl4, 432860	F <sub>2</sub>	RFLP, RAPD	Kennard et al., 1994
黄瓜 Cucumber	Seven hundred and fifty-three <i>C. sativus</i> and 4 <i>C. sativus</i> var 'hardwickii' R. Alef accessions	F <sub>2</sub> , BC <sub>1</sub>	同工酶 Isozyme	Meglic & Staub, 1996
黄瓜 Cucumber	G421, H-19	F <sub>2</sub>	RAPD	Serquen et al., 1997
黄瓜 Cucumber	Straight 8, TMG1	RILs	AFLP, RFLP	Park et al., 2000
黄瓜 Cucumber	G421, H-19, WI 1983, Straight 8, ZUDM, PI 183967	F <sub>2</sub>	AFLP	Bradeen et al., 2001
黄瓜 Cucumber	G421, H-19	RILs, F <sub>2</sub>	RAPD, AFLP	Fazio et al., 2003
黄瓜 Cucumber	Santou, PI197088-1	RILs	AFLP	Sakata et al., 2006
黄瓜 Cucumber	S94, S06	F <sub>2</sub>	SRAP	Yuan et al., 2007
黄瓜 Cucumber	S94, S06	RILs	SRAP	Yuan et al., 2008
黄瓜 Cucumber	Santou, PI197088-1	RILs	SSR	Fukino et al., 2008b
黄瓜 Cucumber	Gyl4, PI 183967, 9930, 9110 Gt	RILs	SSR	Ren et al., 2009
黄瓜 Cucumber	Gyl7, H-19	RILs	SSR	Weng et al., 2010
黄瓜 Cucumber	9110Gt, 9930	RILs	SSR	Miao et al., 2011
甜瓜 Melon		F <sub>2</sub>	形态 Morphological	Pitrat, 1991
甜瓜 Melon	Védrantais, Songwhan Charmi	F <sub>2</sub>	RAPD, RFLP	Baudracco-Arnas & Pitrat, 1994
甜瓜 Melon	Védrantais, Songwhan Charmi	F <sub>2</sub>	RAPD, RFLP	Baudracco-Arnas & Pitrat, 1996
甜瓜 Melon	MR-1, Ananas Yokneum	BC <sub>1</sub>	AFLP	Wang et al., 1997
甜瓜 Melon	Pinyonet Piel de Sapo, PI161375	F <sub>2</sub>	RFLP	Oliver et al., 2001
甜瓜 Melon	PI161375, PI414723, Védrantais	RILs	AFLP	Périn et al., 2002
甜瓜 Melon	PI414723, Dulce	F <sub>2</sub>	SSR	Danin-Poleg et al., 2002
甜瓜 Melon	PI414723, TopMark	F <sub>2</sub>	RAPD, AFLP, RFLP	Silberstein et al., 2003
甜瓜 Melon	CNPH 82015, CNPH 84201	F <sub>2</sub>	SSR	Ritschel et al., 2004
甜瓜 Melon	PI124112, Védrantais	RILs	AFLP	Perchepied et al., 2005
甜瓜 Melon	Piel de Sapo, PI161375	F <sub>2</sub>	SSR	Gonzalo et al., 2005
甜瓜 Melon	USDA 846-1, Top Mark	RILs	RAPD, SSR, AFLP	Zalapa et al., 2007
甜瓜 Melon	Piel de Sapo, PI161375	DHLs	SSR	Fernandez-Silva et al., 2008
甜瓜 Melon	AR5, Harukei 3	RILs	SSR	Fukino et al., 2008a
甜瓜 Melon	PI161375, T111	DHLs	EST-SNP	Deleu et al., 2009
甜瓜 Melon	TGR-1551, Bola de Oro	F <sub>2</sub>	SSR, AFLP, RAPD	Yuste-Lisbona et al., 2011
甜瓜 Melon	TGR-1551, Bola de Oro	RILs	SSR	Palomares-Rius et al., 2011
甜瓜 Melon	3-2-2, TopMark	RILs	SSR, AFLP	盛云燕 等, 2011
甜瓜 Melon	WI998, TopMark	RILs	SSR	朱子成 等, 2011
甜瓜 Melon	WI998, 3-2-2	RILs	SSR	高美玲 等, 2011
甜瓜 Melon	Piel de Sapo, PI161375	DHLs	SNP	Garcia-Mas et al., 2012

## 1 南瓜属作物遗传图谱构建研究现状

目前人们对南瓜栽培利用的研究相对较多（屈淑平等，2011），而对其主要性状遗传规律的研究较少，遗传连锁图谱的构建工作进展比较缓慢。Brown 和 Myers（2002）利用西葫芦和南瓜种间杂交群体构建了遗传连锁图谱，图谱包括 148 个 RAPD（random amplified polymorphic DNA, RAPD）标记，全长 1 954 cM。Zraidi 等（2007）以西葫芦种内杂交产生的 F<sub>2</sub> 群体为材料，其中一个群体来自亚种内的杂交（Pumpkin 和 Zucchini），一个群体来自亚种间的杂交（Pumpkin 和 Crookneck），利用 RAPD、AFLP（amplified fragment length polymorphism, AFLP）及形态标记构建了西葫芦的 2 幅遗传连锁图谱，Pumpkin-Zucchini 图谱全长 2 140 cM，Pumpkin-Crookneck 图谱全长 2 234 cM。这 2 幅遗传图谱具有 62 个相同的标记位点，标记在图谱上的排列顺序绝大多数是保守的，但存在 2 个明显的重排现象，可能是由于作图群体的大小、运算法则或基因型统计错误引起的。由于 Pumpkin 和 Zucchini 属于同一亚种，Pumpkin 和 Crookneck 属于不同的亚种，Pumpkin 和 Zucchini 间的多态性显著低于 Pumpkin 和 Crookneck 间的多态性。Zraidi 等（2007）构建的图谱标记间的平均距离约为 6.6 cM，而 Brown 和 Myers（2002）利用西葫芦回交群体构建的遗传图谱标记间的平均距离为 13 cM，造成这种差异的主要原因可能是由于利用回交作图群体缩减了多态性标记的数量。Brown 和 Myers（2002）及 Zraidi 等（2007）构建的图谱主要基于 RAPD 和 AFLP 标记，由于这 2 类标记通用性较差，限制了它们在图谱比较分析方面的应用。

为了进一步构建西葫芦高密度遗传连锁图谱及加强图谱间的比较分析，Gong 等（2008）利用西葫芦品种 Gleisdorfer Ölkürbis 和南瓜品种 Soler 构建了南瓜属富含 SSR（simple sequence repeat）的部分基因组文库并对 2 400 个克隆进行了测序，共设计 532 对 SSR 引物，其中 500 对引物的扩增片段大小与期望值一致，187 个 SSR 标记在品种 Lady Godiva（O5）和 Bianco Friulano（CN）之间表现明显的多态性，该研究进一步更新了西葫芦遗传连锁图谱，更新后的图谱包括 178 个 SSR 标记，244 个 AFLP 标记，230 个 RAPD 标记，5 个 SCAR（sequence characterized amplified region, SCAR）标记和 2 个形态标记，共包括 20 个连锁群，基因组覆盖率为 86.8%。这些新开发的 SSR 标记可以用于研究西葫芦和南瓜基因组间的线性关系。

## 2 西瓜遗传图谱构建研究现状

Navot 和 Zamir（1986）利用西瓜野生种和栽培种 Mallali 配制杂交组合构建了西瓜的第一幅遗传连锁图谱，该图谱描述了 19 种编码蛋白基因的关系。随后，Navot 等（1990）拓展了该遗传图谱，增加了 3 个同工酶位点，1 个控制果实苦味的位点和 1 个控制果肉颜色的位点，包括 7 个连锁群，图谱全长 354 cM。

Hashizume 等（1996）以西瓜自交系 H-7 和野生西瓜品系 SA-1 杂交产生的 BC<sub>1</sub> 群体为材料，主要基于 RAPD 分子标记构建了西瓜遗传连锁图谱，共包括 11 个连锁群，图谱全长 524 cM，位于第 7 连锁群上的 RAPD 标记存在严重的偏分离现象。Hawkins 等（2001）构建了西瓜的 2 幅遗传连锁图谱，分别包括 26 和 13 个 RAPD 标记，图谱长分别为 112.9 cM 和 139 cM。Levi 和 Thomas（2001）以 BC<sub>1</sub> 回交作图群体为研究对象，亲本材料为 PI296341-FR，对枯萎病表现抗病，轮回亲本为 New Hampshire Midget，对枯萎病表现感病，利用 RAPD 分子标记构建了西瓜的遗传连锁图谱，该遗传图谱包括 155 个 RAPD 标记和一个 SCAR 标记，共 17 个连锁群，图谱全长 1 295 cM，其中 9 个连锁群含有重组率较低的区域，这些区域可能位于着丝粒附近，或是由异染色质引起的。

Hashizume 等（2003）以栽培西瓜自交系 H-7 和非洲野生种西瓜 SA-1 杂交产生的 F<sub>2</sub> 及 BC<sub>1</sub> 回

交群体为材料, 利用 RAPD、RFLP (restriction fragment length polymorphism)、ISSR (inter-simple sequence repeats) 和同工酶标记构建了 2 幅遗传连锁图谱, 其中以  $F_2$  作图群体构建的遗传图谱包括 11 个连锁群, 图谱全长 2 384 cM。位于 2 幅遗传连锁图谱上的标记的顺序基本上是一致的。西瓜起源于南非, 栽培种西瓜的变异率较低, 同工酶及 DNA 标记的多态性水平不高, 该研究进一步表明栽培种西瓜和野生种西瓜的基因组间存在较大差异。

以往构建的西瓜遗传连锁图谱主要基于 RAPD 分子标记, 该标记技术具有操作简单, 检测位点多, DNA 用量少等优点, 但重复性、稳定性和可靠性较差, 不能完全覆盖西瓜基因组的主要区域。为此, 需要进一步开发通用性较好, 多态性较高, 在染色体上分布较为均匀的 SSR 分子标记, 构建西瓜高密度遗传连锁图谱。以往作图群体主要基于  $F_2$  和  $BC_1$  回交群体, 具有一定的局限性, 应进一步加强重组自交系等永久作图群体的应用。

Ren 等 (2012) 通过对西瓜品系 97103 和野生西瓜品系 PI 296341-FR 进行基因组测序, 开发了大量的 SSR、InDel 和 SV 分子标记, 利用 97103 和 PI 296341-FR 杂交产生的重组自交系群体构建了西瓜高密度遗传连锁图谱, 包括 698 个 SSR 标记, 219 个插入缺失标记及 36 个结构变异标记, 共 11 个连锁群, 图谱全长 800 cM, 利用该图谱锚定了 234 个西瓜基因组序列框架, 应用荧光原位杂交技术将西瓜染色体与连锁群进行了整合。该研究涉及的 SSR、InDel 及 SV 标记是基于 DNA 序列的共显性的分子标记, 是对测序的基因组序列进行锚定的理想标记类型。

### 3 黄瓜遗传图谱构建研究现状及比较分析

黄瓜具有基因组小, 染色体数少, 生长周期短等特点, 是进行遗传分析研究的理想材料。Knerr 和 Staub (1992) 将黄瓜 12 个同工酶位点定位于 4 个连锁群, 图距为 215 cM。Staub 和 Meglic (1993) 预测黄瓜基因组包括 7 个连锁群, 遗传距离为 750 ~ 1 000 cM。Meglic 和 Staub (1996) 鉴定了 21 个多态性的同工酶位点及 9 个形态标记, 进一步拓展了先前构建的遗传图谱, 共包括 4 个连锁群, 图距为 584 cM。

近年来, 随着分子标记相关技术的发展, 加快了作物遗传图谱构建的进程, 分子标记技术的应用加深了研究者对黄瓜基因组的认识。Kennard 等 (1994) 分别利用栽培种黄瓜品系 Gyl4 和 432860 杂交产生的  $F_2$  群体及 Gyl4 和野生种黄瓜品系 18396 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 利用 RFLP、RAPD、同工酶及形态标记构建了黄瓜的遗传图谱, 图谱长分别为 766 cM 和 480 cM。Serquen 等 (1997) 以黄瓜品系 G421 和 H-19 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 利用 RAPD 和形态标记构建了黄瓜遗传图谱, 图谱包括 9 个连锁群, 全长 600 cM, 该图谱大约覆盖黄瓜基因组 85% 的区域。Park 等 (2000) 以黄瓜  $F_6$  重组自交系群体为材料, 利用 AFLP、RFLP 和 RAPD 分子标记构建了黄瓜遗传连锁图谱, 包括 12 个连锁群, 其中 RFLP 标记在图谱上的排列顺序与以往的研究一致, 然而 RAPD 标记在图谱上的排列顺序与以往结果存在一定差异。Bradeen 等 (2001) 在已有黄瓜图谱的基础上, 进一步开发了 AFLP 标记, 将黄瓜遗传图谱进行了整合, 构建了黄瓜整合遗传图谱, 包括 10 个连锁群。Fazio 等 (2003) 利用黄瓜品系 G421 和 H-19 杂交产生的重组自交系群体及  $F_2$  群体主要基于 RAPD 和 AFLP 标记构建了遗传连锁图谱, 并对黄瓜重要农艺性状进行了 QTL 分析, 图谱包括 7 个连锁群, 131 个标记位点, 全长 706 cM。Sakata 等 (2006) 以黄瓜品系 Santou (高感白粉病) 和 PI197088-1 (高抗白粉病) 杂交产生的重组自交系群体为材料, 主要基于 AFLP 标记构建了遗传连锁图谱, 图谱包括 9 个连锁群, 全长 533.3 cM, 图谱总长比估计值稍短 (750 ~ 1 000 cM) (Staub & Meglic, 1993), 该图谱主要基于 AFLP 标记, 不能同黄瓜其他遗传图谱进行整合。Yuan 等 (2007) 以 S94 和 S06 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 主要基于 SRAP (sequence-related amplified polymorphism, SRAP) 标记构

建了黄瓜遗传连锁图谱, 包括 173 个分子标记, 均衡分布于 7 个连锁群上。Yuan 等 (2008) 以中国黄瓜品系 S94 与北欧黄瓜品系 S06 杂交配制的重组自交系群体为材料, 主要基于 SRAP 标记构建了遗传连锁图谱, 共包括 7 个连锁群, 图谱全长 1 005.9 cM, 与黄瓜全基因组遗传距离的估计值 (800 ~ 1 000 cM) (Meglic & Staub, 1996) 相当。

以往构建的黄瓜遗传连锁图谱主要基于 RFLP、RAPD 和 AFLP 标记 (Kennard et al., 1994; Serquen et al., 1997; Park et al., 2000; Fazio et al., 2003), RFLP 标记程序比较繁琐并且不适合进行高通量分析, RAPD 和 AFLP 标记属于显性标记, 通用性较差, 定位的重要农艺性状基因或 QTL 较少。

与其它标记相比, SSR 标记多态性较高, 共显性遗传, 易于操作, 更适合进行连锁图谱的构建、分子辅助选择、遗传多样性及高通量分析, 并且可以作为锚定标记进行连锁图谱间的比较研究。Fukino 等 (2008b) 利用黄瓜基因组文库开发了 101 个 SSR 标记, 构建了黄瓜首幅基于 SSR 标记的遗传连锁图谱, 包括 8 个连锁群, 图谱全长 625.7 cM, 标记在连锁图谱上的排列顺序及标记间的遗传距离与以往研究基本一致。该遗传连锁图谱的构建有助于开展作图群体间的比较、重要农艺性状的 QTL 分析及系统发生分析研究。

以往构建的遗传图谱饱和度较低, 很难筛选到与目标性状紧密连锁的分子标记, 限制了其在作物改良中的应用。黄瓜全基因组测序的完成为构建高密度黄瓜分子标记遗传图谱奠定了基础 (Huang et al., 2009)。种间杂交不亲和导致黄瓜的遗传基础比较狭窄, 限制了黄瓜饱和遗传连锁图谱的构建。Ren 等 (2009) 采用全基因组鸟枪测序策略开发了大量的 SSR 标记, 以亚种间杂交及亚种内杂交产生的重组自交系群体为材料, 构建了黄瓜高密度的遗传连锁图谱, 图谱包括 995 个 SSR 标记, 7 个连锁群, 图谱全长 573 cM, 并且利用荧光原位杂交技术成功将遗传图谱与细胞学图谱进行了整合, 原位杂交结果显示在 5 号染色体上存在一个臂内倒位现象, 导致该区域遗传重组抑制现象比较严重, 标记成簇存在。该研究进一步证明了黄瓜的 SSR 标记在甜瓜和西瓜基因组研究中具有一定的通用性。

Weng 等 (2010) 以黄瓜自交系 Gy7 和 H-19 杂交产生的重组自交系群体为材料, 主要基于 SSR 标记构建了黄瓜遗传连锁图谱。Miao 等 (2011) 以栽培黄瓜自交系 9110Gt 和 9930 杂交产生的重组自交系群体为材料, 利用 SSR 标记构建了黄瓜遗传连锁图谱, 图谱包括 248 个 SSR 标记位点, 7 个连锁群, 图谱长 711.9 cM, 与根据细胞学证据估计的遗传距离 (750 ~ 1 000 cM) (Ramachandran & Seshadri, 1986) 相近, 成功地将遗传连锁图谱与黄瓜的染色体进行了整合。

由 Miao 等 (2011) 与 Weng 等 (2010) 构建的图谱中发现, 定位于 1 号与 4 号染色体上的标记数明显偏少。与 Ren 等 (2009) 构建的遗传图谱相比, 位于 Miao 等 (2011) 构建图谱上的标记均匀分布, 不存在明显的抑制重组和标记成簇存在的现象。Miao 等 (2011) 构建的图谱与 Ren 等 (2009) 和 Weng 等 (2010) 构建的图谱分别存在 149 和 39 个相同的标记位点。由于相同标记位点数有限, Miao 等 (2011) 构建的连锁群很难与以往构建的图谱进行整合。

## 4 甜瓜遗传图谱构建的研究现状及比较分析

Pitrat (1991) 利用形态标记构建了甜瓜首幅遗传连锁图谱, 共包括 8 个连锁群, 由于缺乏三体和单体植株, 没能将连锁群与染色体进行整合。Baudracco-Arnas 和 Pitrat (1994) 利用 RAPD 和 RFLP 分子标记构建了甜瓜分子标记连锁图谱, 包括 12 个连锁群和 77 个 DNA 标记。Baudracco-Arnas 和 Pitrat (1996) 以甜瓜品系 Védraçais 和 Songwhan Charmi 杂交产生的 F<sub>2</sub> 群体为材料, 利用 RFLP、RAPD、同工酶及形态标记进一步拓展了甜瓜遗传图谱, 图谱全长 1 390 cM, 包括 14 个连锁群, RAPD 和 RFLP 标记的多态性水平相当。Wang 等 (1997) 以甜瓜 BC<sub>1</sub> 回交作图群体为材料, 其中亲本 MR-1

对枯萎病、白粉病和霜霉病表现高抗, 轮回亲本 *Ananas Yokneum* 表现高度感病, 主要基于 AFLP 标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 图谱全长 1 942 cM, 共包括 20 个连锁群, 标记间的平均遗传距离为 10 cM。

Oliver 等 (2001) 以西班牙甜瓜品种 *Pinyonet Piel de Sapo* (PS) 和韩国甜瓜品系 PI161375 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 构建了甜瓜第 1 幅主要基于共显性标记的连锁图谱, 主要包括 12 个连锁群, 图谱全长 1 197 cM, 这些共显性的标记可用于葫芦科作物图谱的整合及比较研究。尽管图谱的长度与估计值相当, 但在某些区域仍然存在较大的缺口, 为了增加图谱的饱和度, 仍需开发大量的分子标记。RFLP 探针杂交结果表明甜瓜基因组存在高频率的重复序列, 甜瓜与黄瓜的 DNA 序列具有高度的同源性。由于 RFLP 标记操作比较繁琐, 限制了其在甜瓜遗传作图中的广泛应用。

Périn 等 (2002) 利用两个重组自交系群体构建了甜瓜的复合遗传连锁图谱, 图谱全长 1 654 cM, 包括 12 个连锁群, 除连锁群 VII 外, 分子标记在其余连锁群上的分布比较均匀, AFLP 标记多分布于连锁群的中间区域, IMA (inter microsatellite amplification) 标记多分布于染色体的末端。由于 AFLP 标记属于显性标记并且通用性较差, 在遗传作图研究中具有一定的局限性。Silberstein 等 (2003) 以甜瓜品系 PI414723 和 TopMark 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 主要利用 RAPD、AFLP、RFLP 及形态标记构建了甜瓜遗传图谱, 包括 24 个连锁群, 图谱长 1 421 cM, 标记间的平均距离为 7.9 cM, 图谱全长与 Baudracco-Arnas 和 Pitrat (1996) (1 390 cM) 及 Périn 等 (2002) (1 654 cM) 构建的图谱全长相当。Percepied 等 (2005) 以甜瓜品系 PI124112 (对霜霉病和白粉病表现抗病) 和 Védrañtais (对霜霉病和白粉病表现感病) 杂交产生的重组自交系群体为材料主要基于 AFLP 标记构建了甜瓜遗传图谱, 共包括 36 个连锁群, 图谱全长 1 150 cM, 标记间的平均距离为 4.2 cM, 对霜霉病和白粉病抗性位点进行了 QTL 分析, 其中 1 个主效抗霜霉病位点与 1 个抗白粉病基因存在连锁关系。

Baudracco-Arnas 和 Pitrat (1996)、Wang 等 (1997)、Périn 等 (2002)、Silberstein 等 (2003) 及 Percepied 等 (2005) 构建的甜瓜遗传连锁图谱主要基于显性的 RAPD 和 AFLP 标记, 这些标记类型尽管可以加速图谱构建的进程, 但通用性较差。利用显性标记构建遗传连锁图谱会过分估计连锁群的长度, 扩大作图群体并不断添加共显性的标记, 将会减少样本方差、缩减连锁群的长度及合并小的连锁群。AFLP、RAPD 及 ISSR 标记属于显性标记不能有效地应用于遗传图谱的整合。

SSR 标记特异性较高、数量丰富、在基因组中均衡分布, Beckmann 和 Soller (1990) 曾建议利用 SSR 标记构建真核生物基因组的饱和遗传图谱。Peakall 等 (1998) 的研究表明 SSR 标记具有一定的保守性, 可以成功地应用于种间基因组的比较分析。

Danin-Poleg 等 (2000) 检测了 34 个 SSR 标记在甜瓜和黄瓜中的多态性水平, 其中 18、23 和 16 个 SSR 标记被分别定位于甜瓜的 3 幅遗传图谱上, 14 个 SSR 标记被定位于黄瓜遗传图谱上, SSR 标记在甜瓜和黄瓜基因组中随机分布, 这些被定位的 SSR 标记可以作为锚定位点进行甜瓜图谱的整合及甜瓜与黄瓜的比较作图研究。Danin-Poleg 等 (2002) 以甜瓜材料 PI414723 和 Dulce 杂交产生的  $F_2$  群体为材料, 主要利用 SSR 标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 包括 14 个连锁群, 图谱长 610 cM。开发 SSR 标记对甜瓜进行遗传分析、构建饱和的遗传图谱及进行标记辅助育种具有重要影响, Ritschel 等 (2004) 首次根据甜瓜富含微卫星序列的基因组文库设计了 144 对 SSR 引物, 大大降低了开发 SSR 标记的成本, 利用不同的甜瓜品系检测了 SSR 标记的多态性水平, 并对 SSR 标记的通用性进行了研究, 选取 55 个新开发的 SSR 标记进行连锁分析, 结果表明, 31 个 SSR 标记分布在 9 个连锁群, 图谱全长 583.6 cM, 该研究对于甜瓜开展遗传分析及构建饱和的遗传连锁图谱提供了重要资源。

Gonzalo 等 (2005) 以 *Piel de Sapo* (PS) 和 PI161375 杂交产生的  $F_2$  群体及双单倍体群体为材料, 主要基于 SSR 标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 两幅图谱存在良好的共线性关系, 与  $F_2$  作图群

体相比, 位于 DHLs (double haploid lines) 作图群体上的标记存在明显的偏分离现象, 但构建的遗传图谱不存在显著差异, 这也进一步证明了利用 DHLs 作图群体构建甜瓜遗传连锁图谱是可行的, 进一步根据相同的 SSR 标记位点构建了甜瓜整合遗传连锁图谱, 图谱包括 12 个连锁群, 全长 1 021 cM。Zalapa 等 (2007) 以甜瓜品系 USDA 846-1 和 Top Mark 杂交产生的重组自交系群体为材料, 利用 RAPD、SSR、AFLP 及形态标记技术构建了甜瓜遗传连锁图谱, 包括 15 个连锁群, 图谱全长 1 116 cM, 共检测到 37 个与产量相关的 QTL 位点。与 Gonzalo 等 (2005) 构建的连锁图谱相比, 有 10 个连锁群存在对应关系。为了进一步加密 Gonzalo 等 (2005) 构建的遗传连锁图谱, Fernandez-Silva 等 (2008) 开发了一系列 gSSR 和 EST-SSR 引物, 为了改善遗传作图效率, 采用 bin 作图策略构建了甜瓜 bin 图谱, 该图谱包括 122 个 bins 及 212 个 SSR 标记, SSR 标记间的平均距离为 5.9 cM。定位的 EST-SSR 标记可以用于比较基因组学分析、基因组结构的进化分析、品种鉴定及分子辅助选择。Fukino 等 (2008a) 以甜瓜品系 AR5 (高抗白粉病) 和 Harukei 3 (高感白粉病) 杂交产生的重组自交系群体为材料, 基于 SSR 标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 图谱全长 877 cM, 包括 167 个标记, 20 个连锁群, Fukino 等 (2008a) 构建的图谱与 Gonzalo 等 (2005) 构建的图谱存在 36 个相同的 SSR 标记位点, 其中 17 个连锁群与 Gonzalo 等 (2005) 构建的连锁群存在对应关系, 相同标记的排列顺序及标记间的遗传距离十分相似。Gonzalo 等 (2005) 和 Fukino 等 (2008a) 构建的遗传图谱多基于共显性的分子标记, 这些共显性的分子标记可以作为锚定位点进行图谱的比较分析。

甜瓜具有丰富的 EST 序列资源, 利用 EST 序列开发 SNP 标记便于加密甜瓜的遗传连锁图谱、进行品种鉴定及高通量的基因组分析。Deleu 等 (2009) 利用 Bin 作图策略将 200 个 EST-SNP 标记定位于甜瓜的遗传连锁图谱, 结合 SSR 和 RFLP 标记, 进一步加密了甜瓜的遗传连锁图谱, 为甜瓜物理图谱的构建和全基因组测序奠定了基础。Yuste-Lisbona 等 (2011) 以甜瓜品系 TGR-1551 和西班牙甜瓜品种 Bola de Oro 杂交产生的 F<sub>2</sub> 群体为材料, 利用 SSR、AFLP、RAPD 及形态标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 图谱长 1 284.9 cM, 包括 14 个连锁群, 该遗传图谱与 Gonzalo 等 (2005) 构建的图谱存在 42 个相同的 SSR 标记位点, 这些相同的 SSR 标记位点可以作为锚定位点进行线性分析及遗传图谱的整合研究。Palomares-Rius 等 (2011) 以甜瓜品系 TGR-1551 和西班牙甜瓜品种 Bola de Oro 杂交产生的重组自交系群体为材料, 主要利用 SSR 标记构建了甜瓜遗传图谱, 该图谱包括 204 个标记位点, 24 个连锁群, 图谱全长 830.61 cM, 基于与其它遗传图谱的共线性关系, 这 24 个连锁群被整合命名为 LG I-XII, 代表了甜瓜的 12 条染色体。

盛云燕等 (2011) 以甜瓜品系 3-2-2 与 TopMark 杂交产生的重组自交系群体为材料, 构建了甜瓜分子遗传图谱, 该图谱包括 71 个 SSR 标记和 94 个 AFLP 标记, 由 17 个连锁群组成, 图谱全长 1 222.9 cM, 标记之间平均距离为 7.41 cM。朱子成等 (2011) 以 WI998 和 TopMark 杂交产生的重组自交系群体为材料, 利用 SSR 分子标记构建了甜瓜遗传连锁图谱, 该连锁图谱包含 19 个连锁群, 图谱全长 1 414.2 cM, 标记间平均距离为 10.2 cM。高美玲等 (2011) 以甜瓜品系 WI998 和 3-2-2 杂交产生的重组自交系群体为材料, 利用 SSR 标记构建了甜瓜遗传图谱, 包括 18 个连锁群, 图谱长 937.1 cM, 标记间平均距离为 4.4 cM, 将与性别表达密切相关的纯雌性基因定位到第 1 连锁群上。

Garcia-Mas 等 (2012) 对甜瓜双单倍体品系 DHL92 进行了全基因组测序。利用 Piel de Sapo 和 PI161375 杂交产生的双单倍体作图群体构建了甜瓜遗传连锁图谱, 该图谱包括 602 个 SNP 标记, 将每个 SNP 标记与基因组序列进行序列比对分析, 成功将基因组序列锚定到遗传图谱上, 当两个以上的 SNP 标记位于相同的序列框架时便可以确定序列框架在图谱上的方向, 其中 5 个序列框架分别被定位到 2 个不同的基因组位点, 证明这 5 个序列框架拼接存在错误, 因此利用遗传连锁图谱对测序

序列进行锚定时可以检测拼接组装的准确性。

## 5 讨论

高密度的遗传连锁图谱方便了目标基因的定位、分子辅助选择和图位克隆重要农艺性状基因，对于理解复杂性状和现象的生物学基础提供有用的线索 (Lee, 1995)。遗传连锁图谱在植物育种中的应用决定于图谱的饱和程度及标记的类型 (Zalapa et al., 2007)。西瓜、黄瓜及甜瓜饱和遗传连锁图谱的构建取得了较好的进展 (Ren et al., 2009; Weng et al., 2010; Garcia-Mas et al., 2012; Ren et al., 2012)。基因组作图是一个连续过程，利用  $F_2$  群体和  $BC_1$  群体构建遗传连锁图谱进行 QTL 分析具有一定的局限性，不适合进行长期的作图研究，RILs 及 DHLs 永久作图群体可以在不同年份不同地点对性状进行考察，大大降低试验误差，提高 QTL 分析的准确度和精确度，并且 RILs 及 DHLs 群体可以通过种子进行繁殖，适合进行长期的作图研究 (Fazio et al., 2003)。因此为了提高图谱的精确度和准确度，在葫芦科作物遗传图谱的构建过程中，RILs 及 DHLs 群体是首选群体类型。为了进一步增加遗传图谱的密度，一方面可以开发新的多态性的分子标记；另外一方面可以将现有的遗传图谱进行比较整合，最终构建高密度的遗传图谱，为分子辅助选择及图位克隆基因奠定基础。

## References

- Baudracco-Arnas S, Pitrat M. 1994. Molecular polymorphism between two *Cucumis melo* lines and linkage groups//Lester G E, Dunlap J R. Proceedings: Cucurbitaceae 94-evaluation and enhancement of cucurbit germplasm. Edinburg, Texas, USA: Gateway Printing: 197 - 200.
- Baudracco-Arnas S, Pitrat M. 1996. A genetic map of melon (*Cucumis melo* L.) with RFLP, RAPD, isozyme, disease resistance and morphological markers. *Theor Appl Genet*, 93: 57 - 64.
- Beckmann J S, Solter M. 1990. Toward a unified approach to genetic mapping of eukaryotes based on sequence tagged microsatellite sites. *Nature Biotechnology*, 8: 930 - 932.
- Bradeen J M, Staub J E, Wye C, Antonise R, Peleman J. 2001. Towards an expanded and integrated linkage map of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Genome*, 44: 111 - 119.
- Brown R N, Myers J R. 2002. A genetic map of squash (*Cucurbita* sp.) with randomly amplified polymorphic DNA markers and morphological markers. *J Am Soc Hortic Sci*, 127: 568 - 575.
- Danin-Poleg Y, Reis N, Baudracco-Arnas S, Pitrat M, Staub J E, Oliver M, Arus P, deVicente C M, Katzir N. 2000. Simple sequence repeats in *Cucumis* mapping and map merging. *Genome*, 43: 963 - 974.
- Danin-Poleg Y, Tadmor Y, Tzuri G, Reis N, Hirschberg J, Katzir N. 2002. Construction of a genetic map of melon with molecular markers and horticultural traits, and localization of genes associated with ZYMV resistance. *Euphytica*, 125: 373 - 384.
- Deleu W, Esteras C, Roig C, González-To M, Fernández-Silva I, Gonzalez-Ibeas D, Blanca J, Aranda M A, Arús P, Nuez F, Monforte A J, Picó M B, Garcia-Mas J. 2009. A set of EST-SNPs for map saturation and cultivar identification in melon. *BMC Plant Biol*, 9: 90.
- 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. *Theor Appl Genet*, 107: 864 - 874.
- Fernandez-Silva I, Eduardo I, Blanca J, Esteras C, Picó B, Nuez F, Arús P, Garcia-Mas J, Monforte A J. 2008. Bin mapping of genomic and EST-derived SSRs in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 118: 139 - 150.
- Fukino N, Ohara T, Monforte A J, Sugiyama M, Sakata Y, Kunihisa M, Matsumoto S. 2008a. Identification of QTLs for resistance to powdery mildew and SSR markers diagnostic for powdery mildew resistance genes in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 118: 165 - 175.
- Fukino N, Yoshioka Y, Kubo N, Hira M, Sugiyama M, Sakata Y, Matsumoto S. 2008b. Development of 101 novel SSR markers and construction of an SSR-based genetic linkage map in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Breed Sci*, 58: 475 - 483.
- Gao Mei-ling, Zhu Zi-cheng, Gao Peng, Luan Fei-shi. 2011. A microsatellite-based genetic map of melon and localization of gene for gynoecious sex expression using recombinant inbred lines. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (7): 1308 - 1316. (in Chinese)



- 高美玲, 朱子成, 高 鹏, 栾非时. 2011. 甜瓜重组自交系群体 SSR 遗传图谱构建及纯雌性基因定位. 园艺学报, 38 (7): 1308 - 1316.
- Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, Bourgeois M, Mir G, González V M, Hénaff E, Câmara F, Cozzuto L, Lowy E, Alioto T, Capella-Gutiérrez S, Blanca J, Cañizares J, Ziarsolo P, Gonzalez-Ibeas D, Rodríguez-Moreno L, Droege M, Du L, Alvarez-Tejado M, Lorente-Galdos B, Melé M, Yang L, Weng Y, Navarro A, Marques-Bonet T, Aranda M A, Nuez F, Picó B, Gabaldón T, Roma G, Guigó R, Casacuberta J M, Arús P, Puigdomènech P. 2012. The genome of melon (*Cucumis melo* L.). Proc Natl Acad Sci USA, 109: 11872 - 11877.
- Gong L, Stift G, Kofler R, Pachner M, Lelley T. 2008. Microsatellites for the genus *Cucurbita* and an SSR-based genetic linkage map of *Cucurbita pepo* L. Theor Appl Genet, 117: 37 - 48.
- Gonzalo M J, Oliver M, Garcia-Mas J, Monfort A, Dolcet-Sanjuan R, Katzir N, Arús P, Monforte A J. 2005. Simple-sequence repeat markers used in merging linkage maps of melon (*Cucumis melo* L.). Theor Appl Genet, 110: 802 - 811.
- Hashizume T, Shimamoto I, 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: 779 - 785.
- Hashizume T, Skimamoto I, Harushima Y, Yui M, Sato T, Imai T, Hirai M. 1996. Construction of a linkage map for watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum & Nakai] using random amplified polymorphic DNA (RAPD). Euphytica, 90: 265 - 273.
- Hawkins L K, Dane F, Kubisiak T L, Rhodes B B, Jarret R L. 2001. Linkage mapping in a watermelon population segregating for fusarium wilt resistance. J Amer Soc Hort Sci, 126: 344 - 350.
- 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, 41: 1275 - 1281.
- Kennard W C, Poetter K, Dijkhuizen A, Meglic V, Staub J E, Havey M J. 1994. Linkages among RFLP, RAPD, isozyme, disease-resistance, and morphological markers in narrow and wide crosses of cucumber. Theor Appl Genet, 89: 42 - 48.
- Knerr L D, Staub J E. 1992. Inheritance and linkage relationships of isozyme loci in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Theor Appl Genet, 84: 217 - 224.
- Lee M. 1995. DNA markers and plant breeding programs. Adv Agron, 55: 265 - 344.
- Levi A, Thomas C E. 2001. A genetic linkage map for watermelon based on randomly amplified polymorphic DNA markers. J Amer Soc Hort Sci, 126 (6): 730 - 737.
- Meglic V, Staub J E. 1996. Inheritance and linkage relationships of isozyme and morphological loci in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Theor Appl Genet, 92: 865 - 872.
- Miao H, 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, Gu X F. 2011. A linkage map of cultivated cucumber (*Cucumis sativus* L.) with 248 microsatellite marker loci and seven genes for horticulturally important traits. Euphytica, 182: 167 - 176.
- Navot N, Sarfatti M, Zamir D. 1990. Linkage relationships of genes affecting bitterness and flesh color in watermelon. J Hered, 81: 162 - 165.
- Navot N, Zamir D. 1986. Linkage relationships of 19 protein-coding genes in watermelon. Theor Appl Genet, 72: 274 - 278.
- Oliver M, Garcia-Mas J, Cardus M, Pueyo N, López-Sesé A L, Arroyo M, Gómez-Paniagua H, Arús P, de Vicente M C. 2001. Construction of a reference linkage map for melon. Genome, 44: 836 - 845.
- Palomares-Rius F J, Viruel M A, Yuste-Lisbona F J, López-Sesé A I, Gómez-Guillamón M L. 2011. Simple sequence repeat markers linked to QTL for resistance to *Watermelon mosaic virus* in melon. Theor Appl Genet, 123: 1207 - 1214.
- Park Y H, Sensoy S, Wye C, Antonise R, Peleman J, Havey M J. 2000. A genetic map of cucumber composed of RAPDs, RFLPs, AFLPs, and loci conditioning resistance to papaya ringspot and zucchini yellow mosaic viruses. Genome, 43: 1003 - 1010.
- Peakall R, Gilmore S, Keys W, Morgante M, Rafalski A. 1998. Cross-species amplification of soybean (*Glycine max*) simple sequence repeats

- (SSRs) within the genus and other legume genera: Implication for the transferability of SSRs in plants. *Mol Biol Evol*, 15: 1275 – 1287.
- Perchepe L, Bardin M, Dogimont C, Pitrat M. 2005. Relationship between loci conferring downy mildew and powdery mildew resistance in melon assessed by quantitative trait loci mapping. *Phytopathology*, 95: 556 – 565.
- Périn C, Hagen S, De Conto V, Katzir N, Danin-Poleg Y, Portnoy V, Baudracco-Arnas S, Chadoeuf J, Dogimont C, Pitrat M. 2002. A reference map of *Cucumis melo* based on two recombinant inbred line populations. *Theor Appl Genet*, 104: 1017 – 1034.
- Pitrat M. 1991. Linkage groups in *Cucumis melo* L. *J Hered*, 82: 406 – 411.
- Qu Shu-ping, Qin Jun-fen, Jin Nan-nan, Gui Ming-zhu, Cui Chong-shi. 2011. Comparison of testa development in normal and hull-less strains of *Cucurbita pepo*. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (8): 1547 – 1552. (in Chinese)
- 屈淑平, 秦俊芬, 靳楠楠, 桂明珠, 崔崇士. 2011. 美洲南瓜种皮发育的比较解剖学观察. *园艺学报*, 38 (8): 1547 – 1552.
- Ramachandran C, Seshadri V S. 1986. Cytological analysis of the genome of cucumber (*Cucumis sativus* L.) and muskmelon (*Cucumis melo* L.). *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 96: 25 – 38.
- 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, Huang S W. 2009. An integrated genetic and cytogenetic map of the cucumber genome. *PLoS One*, 4: e5795.
- Ren Y, Zhao H, Kou Q H, Jiang J, Guo S G, Zhang H Y, Hou W J, Zou X H, Sun H H, Gong G Y, Levi A, Xu Y. 2012. A high resolution genetic map anchoring scaffolds of the sequenced watermelon genome. *PLoS One*, 7: e29453.
- Ritschel P S, Lins T C, Tristan R L, Buso G S C, Buso J A, Ferreira M E. 2004. Development of microsatellite markers from an enriched genomic library for genetic analysis of melon (*Cucumis melo* L.). *BMC Plant Biol*, 4: 9.
- Sakata Y, Kubo N, Morishita M, Kitadani E, Sugiyama M, Hirai M. 2006. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theor Appl Genet*, 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. *Mol Breed*, 3: 257 – 268.
- Sheng Yun-yan, Wang Yan-hong, Luan Fei-shi. 2011. Distribution of simple sequence repeat and AFLP marker on melon genetic map. *China Vegetables*, (8): 39 – 45. (in Chinese)
- 盛云燕, 王彦宏, 栾非时. 2011. SSR 与 AFLP 标记在甜瓜连锁图谱上的分布. *中国蔬菜*, (8): 39 – 45.
- Silberstein L, Kovalski I, Brotman Y, Périn C, Dogimont C, Pitrat M, Klingler J, Thompson G, Portnoy V, Katzir N, Perl-Treves R. 2003. Linkage map of *Cucumis melo* including phenotypic traits and sequence-characterized genes. *Genome*, 46: 761 – 773.
- Staub J E, Meglic V. 1993. Molecular genetic markers and their legal relevance for cultivar discrimination: A case study in cucumber. *HortTechnology*, 3: 291 – 300.
- Wang Y H, Thomas C E, Dean R A. 1997. A genetic map of melon (*Cucumis melo* L.) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Theor Appl Genet*, 95: 791 – 798.
- Weng Y Q, Johnson S, Staub J E, Huang S W. 2010. An extended microsatellite genetic map of cucumber, *Cucumis sativus* L. *HortScience*, 45: 880 – 886.
- 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, Cai R. 2007. Genetic linkage map construction and location of QTLs for fruit-related traits in cucumber. *Plant Breed*, 127: 180 – 188.
- Yuan X J, Pan J S, Cai R, Guan Y, Liu L Z, Zhang W W, Li Z, He H L, Zhang C, Si L T, Zhu L H. 2008. Genetic mapping and QTL analysis of fruit and flower related traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred lines. *Euphytica*, 164: 473 – 491.
- Yuste-Lisbona F J, Capel C, Sarria E, Torreblanca R, Gómez-Guillamón M L, Capel J, Lozano R, López-Sesé A I. 2011. Genetic linkage map of melon (*Cucumis melo* L.) and localization of a major QTL for powdery mildew resistance. *Mol Breeding*, 27: 181 – 192.
- Zalapa J E, Staub J E, McCreight J D, Chung S M, 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: 1185 – 1201.
- Zhu Zi-cheng, Gao Mei-ling, Gao Peng, Luan Fei-shi. 2011. QTL analysis of the first fertile flower node of *Cucumis melo* L. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (9): 1753 – 1760. (in Chinese)
- 朱子成, 高美玲, 高 鹏, 栾非时. 2011. 甜瓜结实花初花节位 QTL 分析. *园艺学报*, 38 (9): 1753 – 1760.
- Zraidi A, Stift G, Pachner M, Shojaeiyan A, Gong L, Lelley T. 2007. A consensus map for *Cucurbita pepo*. *Mol Breed*, 20: 375 – 388.