

甜瓜性别分化的研究进展

张慧君¹, 王学征¹, 高 鹏¹, 高美玲², 栾非时^{1,*}

(¹东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030; ²齐齐哈尔大学生命科学与农林学院, 黑龙江齐齐哈尔 161006)

摘 要: 甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 是植物性别分化研究的重要模式植物, 近年来虽然其性别分化的机制研究取得了一定的成果, 但其性别分化的调控机制尚未完全阐明。本文综述了近几年在甜瓜性别遗传规律、性别决定基因、内源激素、分子标记等方面的研究进展, 并加以讨论。

关键词: 甜瓜; 遗传规律; 性型分化; 内源激素; 性别

中图分类号: S 652

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 09-1773-08

Progress of Study on Sex Differentiation in Melon

ZHANG Hui-jun¹, WANG Xue-zheng¹, GAO Peng¹, GAO Mei-ling², and LUAN Fei-shi^{1,*}

(¹College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ²College of Life Science, Agriculture and Forest, Qiqihaer University, Qiqihaer, Heilongjiang 161006, China)

Abstract: Melon (*Cucumis melo* L.) is a model in the study of unisexual flower development. In recent years, significant progress has been made in the study of sexual differentiation in melon, but the regulation mechanisms of its sexual differentiation has not yet been fully clarified. In this article, we reviewed sex determination genes, endogenous hormones, and sexual differentiation hypothesis in melon.

Key words: melon; inheritance; sexual differentiation; endogenous hormone; sexual

自然界中高等植物性型分化的多样性和特异性是自然选择和物种繁衍的结果, 也是供人们对花器官发育研究的天然试验系统, 对其进行研究不仅可以丰富人们对植物花发育机理的认识, 而且有利于进一步探索作物最终性别与产量之间的关系。雄性不育是作物杂种优势利用的一个重要途径。在蔬菜作物中, 雄性不育系的选育和应用主要在十字花科的白菜、大白菜、结球甘蓝、花椰菜、萝卜、茎用芥菜(榨菜), 茄科的辣椒, 豆科的大豆等作物上。雄性不育机理的研究是生产实践中提出的植物性别分化与表达领域的一个新的课题。近年来, 这方面的工作主要包括蛋白质(如组蛋白)、氨基酸(如脯氨酸)和同工酶等生理生化特性与雄性不育的关系, 以及植物激素对胞质雄性不育的调控和雄性不育基因的分离等。陈竹君等(1995)认为 IAA 和玉米素(ZT)亏缺可能是导致榨菜胞质雄性不育系的小孢子败育和不育基因表达的原因。在葫芦科作物中还没有克隆到雄性不育基因。由于雄性不育是一种复杂的自然现象和生物性状, 并有不同的类型, 目前关于雄性不育机理的各种解释都还处于假说阶段。今后需从更多的植物上分离不育基因, 并研究不育基因表达与不育性状表达的关系, 而雄性不育机理的揭示将为杂种优势利用提供简便有效和安全可靠的手段。

收稿日期: 2012-07-31; **修回日期:** 2012-08-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071812); 国家西甜瓜产业技术体系分子育种岗位专家项目(CARS-26-02)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: luanfeishi@sina.com; Tel: 0451-55190443)

甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 是葫芦科 (Cucurbitaceae) 的重要作物, 其性别遗传比较复杂, 根据花在同一植株上着生的情况不同, 分为雄花两性花同株 (雄全同株)、雌花两性花同株 (雌全同株)、雌雄同花同株 (两性花株)、雌雄异花同株 (单性花同株)、全雌性花株、三性花同株和雌雄异株等不同类型。目前商业栽培的甜瓜绝大多数为雄全同株品种。用雄全同株作母本, 在杂交一代种子生产过程中, 必须严格执行蕾期摘除两性花上的雄蕊, 套袋, 授粉, 再套袋等操作规程, 程序繁琐, 劳动强度大, 制种成本高。用全雌系制种可以大大降低制种成本。而性别分化机理的揭示必将加快全雌系育种的进程。近年来, 随着甜瓜中两个性别决定基因的相继克隆, 甜瓜性型分化的研究进入了一个新的阶段。本文综述了甜瓜性别遗传规律、性别决定基因、内源激素、性型分化相关假说等方面取得的最新研究进展, 为今后研究提供参考。

1 甜瓜性别分化的遗传基础

Rosa (1928) 最早应用厚皮甜瓜开展性别遗传规律的研究, 发现雌花对完全花呈显性, 并受一对显性基因的控制。Poole 和 Grimball (1939) 利用中国保定府的薄皮甜瓜样本, 该品种每节都着生两性花 (全两性系), 用它与一个雌雄异花同株系杂交, 后代分离出 4 种性型, 即 9 株雌雄异花同株 (AG): 3 株雄两性花同株 (aG): 3 株雌两性花同株 (Ag): 1 株全两性 (ag)。表明了: ①中国保定原产的全两性系甜瓜是由双隐性 *a*、*g* 基因控制; ②雌花两性花同株性型很不稳定, 仍易再分离成雌两性同株 (*A_ggMm*), 全雌株 (*A_ggmm*) 及三型混合株 (*AaggMM*, 雄花、雌花、两性花同株)。由于甜瓜全雌系及三性系的表现受到环境条件的影响, 研究结果也指出, 甜瓜性别分化受到微效基因的影响。此后, Wall (1967) 报道, 雌雄异花同株的性别是由显性单基因 *A* 所决定的, 它的等位隐性基因 *a* 控制着雄花两性花同株性型, 在以上两种性型的 F_2 和 BC_1 代的比值充分支持了 Rosa (1928) 的结论。但是, Rowe (1969) 利用雌性系与雌雄异花同株、完全花及雄全同株品系进行杂交, 结果显示除了 *A* 与 *G* 主效基因外, 还存在微效基因与环境互作, 与其他人研究结果一致 (Rosa, 1928; Poole & Grimball, 1939; Kubicki, 1969)。Kenigsbuch 和 Cohen (1990) 利用 WI-998 分离群体中雌雄异花同株与完全花品系杂交, 研究纯雌花在群体中的遗传, 验证了早期的研究结果中 *A*、*G* 为主效基因的说法, 并提出 *M* 的隐性基因 (*mm*) 与 *Aagg* 互作, 将出现稳定的纯雌株。据 2005 年 Zalapa 报道, 性别表达有 2 或 3 对主效基因, *A*、*G* 或 *M* 控制甜瓜性别分化, 同时存在微效基因与环境互作的影响。Zalapa (2005) 在研究甜瓜遗传图谱的构建过程中确定了 *A*、*G* 和 *M* (*gy*) 3 个基因控制甜瓜性别分化, 提出存在微效基因与环境互作影响三性花株与雌全同株的转化。Michel Pitra (2002) 发表的甜瓜基因目录中表明甜瓜性别分化表达主要受 3 个位点 (*a*, *g*, *gy*) 上等位基因协同控制: *a* 为隐性基因控制表现雄全同株, 遗传作用于大多数单性雄花, 少数两性完全花; 在 *A* 基因型植株上, 雌花无雄蕊 (单性雌花), 对 *g* 上位。*g* 为隐性基因控制雌两性同株性状, 作用于大多数单性雌花, 少数两性完全花。在下列情况下 *g* 对 *a* 上位: 基因型 *A_G* 表现为雌雄异花同株; 基因型 *A_gg* 表现为雌两性同株。*gy* 为隐性基因, 控制全雌株性状, 与 *a* 和 *g* 互作。基因型为 *A_gggygy* 时, 形成稳定全雌株, 这种观点也是目前普遍的结论。

2 性别决定基因与甜瓜的性别

植物性型决定过程涉及多种机制, 而“单一基因位点控制非完全花的发育”为葫芦科植物所特有, 其中以黄瓜和甜瓜研究最为深入。2008 年 Boualem 利用甜瓜遗传图谱上距离 *a* 基因 25.2 cM 的 RFLP 标记, 通过染色体步移方法, 明确了控制甜瓜性别分化雄全同株基因 *a* 即为控制 ACC 合成酶

基因 *ACS7*, 并成功克隆了该基因; Antoine Martin 等 (2009) 报道了在甜瓜花芽分化第 6 阶段 *a*、*g* 基因表达量最高, 利用雌雄异花同株品系 (单株上有雌花和雄花) 和雌性系 (单株全部为雌花) 杂交, 图位克隆得到了引起雄花向雌花过渡的基因位点, 并鉴定出全雌系与一个基因家族的转座子插入有关, 引起 *WIP1* (*G*) 基因启动子的甲基化。*WIP1* 编码一个转录因子, 阻止雌性器官发育。在雌性系中, *WIP1* 基因的甲基化使 *WIP1* 基因表达沉默, 形成雌花。另外, *WIP1* 抑制直接导致了另一个基因活化, 即 *ACS7* 基因, *a* 基因编码一个乙烯合成酶基因 *ACS7*, 它阻止了雄性器官发育, 形成单性的雌花。雄性器官是因为 *WIP1* 的抑制和一个无功能 *ACS7* 基因的出现而形成。*WIP1* 和 *ACS7* 相互作用可以解释雄花、雌花和完全花的形成机理。但也提出了不同环境条件会引起性别基因的特异表达, 由此看出, 甜瓜性型分化的过程受很多因素的影响, 这给甜瓜植株优良品系的选育带来很大困难, 所以在今后的研究中一定要综合考虑影响甜瓜性型分化的因素, 为甜瓜育种打下坚实的理论基础。

3 植物生长物质对甜瓜性别分化的影响

3.1 乙烯与甜瓜性别的关系

乙烯对甜瓜雌花亦有诱导作用 (Alvarez, 1989), 内源乙烯能促进甜瓜雄全同株开成雌雄异花同株 (Papadopoulou & Grumet, 2005; Holly et al., 2007)。李晓明等 (2010) 的研究表明, 在春季日光温室条件下甜瓜的 3~4 叶期, 施用乙烯利 $100 \sim 200 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 2 次, 可以在开花初期有效抑制母本两性花雄蕊发育, 杂交制种时不必去雄, 利于提高杂交种子纯度, 乙烯利处理存在一定有效期, 有效期之后则雄蕊恢复发育。随乙烯利处理浓度增大, 甜瓜 4 叶期生长点内源激素 IAA、 GA_3 含量呈现下降趋势, Chernys 和 Zeevaart (2000) 认为植物生长调节剂除了通过调节内源激素的水平, 还参与调节相关酶的活性来影响瓜类性别分化。

ACC 合成酶与植物性别的关系研究已开始受到人们的关注。在甜瓜上, 现已报道的乙烯合成酶基因有 4 个, 即 *ACS1*、*ACS2*、*ACS3* 和 *ACS7*。而关于 *ACS7* 基因 (*A/a* 基因), Boualem 等 (2008) 已经获得 *A/a* 基因序列, 并揭示出雄花两性花是由 ACC 合成酶的一个活性位点突变引起, 证明 ACC 合成酶是甜瓜性别分化中一个非常重要的酶。另外, 研究表明乙烯与黄瓜雌花形成密切相关 (Takahshi & Suge, 1982; Kende, 1993; 姜群峰, 2004), 也可诱导瓠瓜形成更多雌花 (应振土和李曙轩, 1989)。

3.2 其他植物生长物质与甜瓜性别的关系

研究已经证明生长素、萘乙酸 (NAA)、玉米素 (ZT)、脱落酸 (ABA)、多胺 (polyamines)、油菜素内酯 (BR) 等对黄瓜有促雌性化作用 (Rudich & Halevy, 1974; Fujii et al., 2000; Papadopoulou et al., 2005), 而赤霉素 (GA) 对有促雄性化作用, 玉米赤霉烯酮 (Zearalenone, ZEN) 等也与性别分化有关。赤霉素可能对玉米雌性发育尤为关键, 其重要性甚至与性别决定基因相当 (Irish et al., 1994)。根据前人研究内外源激素试验表明, 吲哚乙酸在雌雄异株植物中起到雌化作用, 可以促使雄株转变为雌株。

张建农和李计红 (2007) 报道, 相对较高的 GA 含量有利于甜瓜雌蕊形成。ZT/GA 值在含有雌蕊的花蕾中相对较低的结果也证明了这一点, 这与汪俏梅和曾广文 (1997) 对苦瓜的研究结果一致。

多胺被认为是植物生长发育的调节物质, 作为激素作用的媒介, 类似于 cAMP 起着第二信使的作用。自 1989 年以来, 多胺在植物方面的研究取得了很大的进步。汪俏梅和曾广文 (1997) 认为苦

瓜中多胺很可能以其含量变化调节性别分化诱导信号—植物激素，从而参与调控苦瓜性别分化程序的表达：徐继忠等（2004）的研究表明，喷施外源多胺能明显提高核桃叶片 ZT 和 ABA 含量，降低 GA 和 IAA 含量。但关于多胺究竟如何影响内源激素，继而影响性别分化和发育却鲜见报道。张建农和李计红（2007）研究发现，不同甜瓜性别花蕾尸胺（cad）和 ABA 含量的变化趋势相近，即雄蕊在后期发育中 cad 和 ABA 含量均较高，而在雌蕊的发育过程中二者大多呈下降的趋势。

植物激素的作用机理十分复杂，不同的试验材料往往会得出不同的结果。如细胞分裂素在黄瓜中的性别决定作用与在山嵛的相同，而在玉米中其作用却恰恰相反。白麦瓶草的情况更为特殊，外源植物激素对其性别决定几乎没有任何影响（Chen et al., 2002）。因此，综合各个角度的成果，作者认为，在甜瓜性型分化过程中可能存在一种“激素和基因协控的花器官凋亡”的新假说，这种假说更能结合内源激素、性别决定基因的调节机制，从新的角度来解释甜瓜的花型和株型的变化过程。

4 甜瓜性别多样性的形态、生化及分子标记研究

4.1 形态及生化标记

形态标记是指那些能够明确显示遗传多态性的外观性状，典型的形态标记用肉眼即可识别和观察，广义的形态标记还包括那些借助简单测试即可识别的某些性状如生理特性、生殖特性、抗病虫性等。王强等（2009）结果表明：甜瓜花芽分化先要经过一个两性期阶段，在两性期之前，雌、雄、两性花花芽不存在明显的形态学差异；两性期之后，雄花原基体积快速增大，雌花和两性花原基中心开始凹陷形成下位子房，此时是最早出现形态差异的时期；在此之后，雌、雄蕊沿着不同的发育程序分化，直至形成成熟的性器官；在发育过程中，雌、雄花从两性期到产生大、小孢子所经历的时间不同，雌花所经历时间较长，雄花则较短；在此基础上，依据不同直径花芽的显微结构观察及各个发育时期花芽特征的描述，对雌、雄、两性花的发育步骤进行了精细划分。李计红（2006）SDS-PAGE 研究结果发现 30、27 和 38 kD 蛋白可能是甜瓜花芽分化的“关键蛋白”；25 kD 的蛋白可能是雌蕊表达的“关键蛋白”；12 kD 的蛋白可能是雄蕊程序表达的“关键蛋白”；18 kD 和 27 kD 蛋白可能与雄花的发育有关。这与汪俏梅和曾广文（1998）研究苦瓜结果相似，这也说明了甜瓜性别分期间，可能存在一种特异蛋白来决定雌蕊与雄蕊的发育。作者也认为，存在一种特异蛋白来决定甜瓜花性别的发育。

4.2 DNA 分子标记

分子标记在植物性别的苗期辅助选择及进行性别相关基因的克隆、推动植物发育生物学研究方面起到了很大的作用。广义的分子标记（molecular marker）是指可遗传的并可检测的 DNA 序列或蛋白质。狭义的分子标记仅是指 DNA 标记，是指 DNA 水平上遗传多态性的直接反映，表现为 DNA 序列变异，有 DNA 重排，碱基替换、缺失、插入、倒位、易位和序列重复等多种形式，甚至是单个核苷酸变异。1996 年以来，世界各国学者运用各种标记形式（RFLP, RAPD, AFLP, SSR 等）和作图群体构建了多张甜瓜遗传图谱（Baudracco-Arnas & Pitrat, 1996; Wang et al., 1997; Liou et al., 1998; Oliver et al., 2001; Dogimont & Pitrat, 2002; Périn et al., 2002a; Silberstein et al., 2003; Monforte et al., 2004; Gonzalo et al., 2005, 王建设 等, 2007; Fukino et al., 2008; Cuevas et al., 2009; 陆芳 等, 2009; 马海财 等, 2010）。上述图谱连锁群数 12~29 不等，图谱长度 806~2 077.1 cM，图谱密度 2.5~17.7 cM。

Park 等（2004）使用 ms-3 × Mission 和 ms-3 × TAM Dulce 两个 F₂ 群体，获得了与甜瓜雄性不

育的 *ms-3* 基因连锁的 RAPD 标记 OAM08.650。在 *ms-3* × TAM Dulce 群体中, 该标记与 *ms-3* 基因连锁距离为 2.1 cM, 在 *ms-3* × Mission 群体中与 *ms-3* 的连锁距离为 5.2 cM。Silberstein 等 (2003) 利用 F_2 群体绘制了一张包含 179 个标记、覆盖基因组 1 421 cM 的甜瓜分子遗传图谱, 并将抗蚜虫基因 (*Vat*)、雄全同株性型基因 (*a*) 和控制种子颜色的基因 (*Wt-2*)、心皮数性状等基因定位在图谱上。雌雄同株的表现型由显性等位基因雄全同株型基因 (*a*) 控制, 隐性纯合体表现为雄全同株。张桂芬等 (2011) 以甜瓜雄全同株和雌雄异花同株近等基因系为试验材料, 选用 300 条随机引物进行性型性状的 RAPD 标记, 研究发现 S152 号引物经多次重复均能扩增出清晰、稳定且有差异的 DNA 条带, 在雄全同株的植株中能扩增出一条分子量约为 550 bp 的特异条带, 标记为 S152550 在 F_2 代分离群体中, 根据特异标记在田间实际雄全同株与雌雄异花同株各单株的表现计算得该标记与该性型性状的重组率为 11%。Noguera 等 (2005) 在 38 个双单倍体株系上得到一个与基因 *a* 连锁的 AFLP 标记, 连锁距离为 3.3 cM。此外利用 530 个株系的回交群体将得到的 SCAR 标记定位到了距 *a* 基因 5.5 cM 处。

2004 年至今, 东北农业大学西甜瓜分子育种实验室开展了甜瓜遗传多样性、甜瓜分子连锁图谱构建与基因定位、基因克隆与基因聚合育种等相关领域的研究 (Luan et al., 2010)。分别选择美国雌性系厚皮甜瓜 WI-998 为母本, 本研究室的雌雄异花同株薄皮甜瓜品系 3-2-2, 美国甜瓜连锁图谱构建中通用的雄全同株品系 Top Mark 为父母本, 配制了 WI-998 × Top Mark、WI-998 × 3-2-2、3-2-2 × Top Mark 等 3 套杂交组合, 分别自交和回交, 获得 F_2 、 F_3 及 BCP₁、BCP₂ 共 6 个世代群体材料, 进而配制三套重组自交系群体 F_2S_6 。通过对 3 套 6 世代群体开花类型调查结果表明: 甜瓜性别决定主要受两对主效基因控制, 确定了甜瓜不同表现型的基因型, 即基因型为 *A_G_* 时, 开花类型为雌雄异花同株; 基因型为 *A_gg* 时, 开花类型为纯雌株; 基因型为 *aaG_* 时, 为雄全同株; 基因型为 *aagg* 时, 开花类型为雌全同株。上述研究与 Martin Antoine 等 (2009) 的报道内容相一致。利用 3-2-2 × Top Mark 杂交组合构建了一个甜瓜遗传连锁图谱。该图谱包括 70 个 SSR 标记, 100 个 AFLP 标记及 1 个形态标记, 图谱由 17 个连锁群构成, 覆盖基因组总长度 1 222.9 cM, 标记之间平均距离为 7.19 cM; 10 个标记与 *a* 基因在同一连锁群上, 该连锁群覆盖基因组长度 55.7 cM, 找到与雌雄异花同株性状连锁的分子标记 MU13328-3、E33M43-1, 与 *a* 基因的遗传距离分别为 4.8 cM 和 6.0 cM (盛云燕, 2009; 路绪强, 2010)。刘威等 (2010) 的研究结果表明, 控制甜瓜性别表达的基因有 3 个, 分别为: 雄全同株基因 *a*、雌全同株基因 *g* 和纯雌系基因 *gy*, 初步构建了一个包括 31 个 SSR 标记和 2 个形态学标记的甜瓜遗传图谱, 找到了两个与性别表达基因相关的 SSR 分子标记, 其中 MU55491 与 *a* 基因的遗传距离为 13.5 cM, MU147232 与 *gy* 基因的遗传距离为 11.6 cM。高美玲等 (2011) 研究纯雌性状的遗传规律表明, 纯雌株主要由一对隐性基因控制, 与前人研究结果一致, 利用重组自交系群体筛选到与纯雌性基因距离为 1.2 cM 的 1 个 SSR 标记, 并将其定位在第 1 连锁群上。Feng 等 (2009) 在 *A* 基因序列基础上开发了一个共显性标记。对纯雌性基因的精细定位将有助于加快甜瓜纯雌系杂交种的选育进程。总之, 随着分子标记技术的应用, 会大大增加甜瓜分子遗传图谱的饱和度, 加速甜瓜分子标记辅助育种与分子聚合育种进程。更全面的揭示甜瓜雌性性别表达的机制, 为实现对甜瓜雌性性状的遗传操控及纯雌系分子标记辅助选择育种奠定基础, 以加速纯雌系甜瓜育种进程。

5 甜瓜性别研究展望

性别分化是植物生长和发育过程的重要组成, 不仅决定于性别特异基因, 而且在发育过程中还受到多种微效基因的调控。性别分化机理的阐述将最终依赖于性别决定基因以及各种微效基因的分离和深入研究。在不同的性别分化系统中, 挖掘新的性别决定上游基因和性别决定的下游基因, 完

善其调控通路, 为研究甜瓜性别分化机理提供理论基础。

激素与甜瓜性别分化存在明显的关系, 目前对激素控制性别分化的分子基础了解还很少。高等植物雌雄生殖器官的发育是不同发育阶段特定基因表达的结果, 外源激素之所以能逆转性别也可能与特定基因表达改变有关。对雌雄特异表达的基因分离, 克隆与鉴定, 从分子水平上研究高等植物雌、雄花基因的时空表达过程, 对揭示高等植物性别表达的激素调控机理是非常重要的, 从而构建一个更加精细、更加完整的甜瓜性型分化调控的网络图, 来阐明其性别分化机理。

目前部分与甜瓜性别分化相关的基因已经得到分离, 但其具体的时空表达特性及作用机制还有待研究。因此, 只有明确其机理, 才能更好地应用于生产, 解决在一代杂种种子生产过程中甜瓜植株性别调控是研究甜瓜性型分化和调控的最终目标。相信随着试验技术的改进、研究手段的创新、研究体系的成熟和理论知识的深入, 甜瓜性别决定机制的研究必将取得更多的成果, 为人类的生产和生活做出更大的贡献。

References

- Alvarez J. 1989. Effect of sowing date on ethephon-caused feminization in musk melon. *Journal of Horticultural Science*, 64 (5): 639 – 642.
- Antoine Martin, Christelle Troadec, Adnane Boualem, Mazen Rajab, Ronan Fernandez, Halima Morin, Michel Pitrat, Catherine Dogimont, Abdelhafid Bendahmane. 2009. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*, (461): 1134 – 1139.
- 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 (1-2): 57 – 94.
- Boualem A, Fergany M, Fernandez R, Troadec C, Martin A, Morin H, Marie-Agnes Sari, Collin F, Jonathan M, Flowers, Pitrat M, Michael D, Purugganan, Dogimont C, Bendahmane A. 2008. A conserved mutation in an ethylene biosynthesis enzyme leads to andromonoecy in melons. *Science*, (321): 836 – 838.
- Chen Xue-hao, Zeng Guang-wen, Cao Bei-sheng. 2002. Relationship between endogenous plant hormones and floral sex differentiation in cucumber (*Cucumis sativus*). *Plant Physiology Communications*, 38 (4): 317 – 320. (in Chinese)
- 陈学好, 曾广文, 曹培生. 2002. 黄瓜花性别分化和内源激素的关系. *植物生理学通讯*, 38 (4): 317 – 320.
- Chen Zhu-jun, Zhang Ming-fang, Wang Bing-liang, Dong Wei-min, Huang Su-qing. 1995. A study on fertility and agronomic characters of CMS lines for tuber mustard. *Acta Horticulturae Sinica*, 22 (1): 40 – 46. (in Chinese)
- 陈竹君, 张明方, 汪炳良, 董伟敏, 黄素青. 1995. 榨菜胞质雌性不育及其农艺性状的研究. *园艺学报*, 22 (1): 40 – 46.
- Chernys J T, Zeevaart J A. 2000. Characterization of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene family and the regulation of abscisic acid biosynthesis in avocado. *Plant Physiol*, 124 (1): 343 – 353.
- Cuevas H E, Staub J E, Simon P W, Zalapa J E. 2009. A consensus linkage map identified genomic regions controlling fruit maturity and beta-carotene-associated flesh color in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 119: 741 – 756.
- Dogimont C, Pitrat M. 2002. A reference map of *Cucumis melo* based on two recombinant inbred line population. *Theor Appl Genet*, 104: 1017 – 1034.
- Fukino N, Ohara T, Monforte A J, Sugiyama M, Sakata Y, Kunihiya M, Matsumoto S. 2008. 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.
- Feng Hui, Li Xiao-ming, Liu Zhi-yong, Wei Peng, Ji Rui-qin. 2009. A co-dominant molecular marker linked to the monoecious gene *CmACS-7* derived from gene sequence in *Cucumis melo* L. *African Journal of Biotechnology*, 8 (14): 3168 – 3174.
- Fujii N, Kamada M, Yamasaki S. 2000. Differential accumulation of Aux/IAA mRNA during seedling development and gravity response in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Mol Biol*, 42 (5): 731 – 740.
- Gao Mei-ling, Zhu Zi-cheng, Gao Peng, Luan Fei-shi. 2011. A microsatellite-based genetic map of melon and localization of gene for gynodioecious 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.
- Gonzalo M J, Oliver M, Garcia-Mas J, Monfort A, Dolcet-Sanjuan R, Katzir N, Arus P, Monforte A J. 2005. Simple-sequence repeat markers used in merging linkage maps of melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 110 (5): 802 – 811.
- Holly L, Ekaterina P, Sue H, Rebecca G. 2007. The influence of ethylene perception on sex expression in melon (*Cucumis melo* L.) as assessed by

- expression of the mutant ethylene receptor, *At-etr1-1*, under the control of constitutive and floral targeted promoters. *Sex Plant Reproduction*, 20: 123 – 136.
- Irish E E, Langdale J A, Nelson T. 1994. Interactions between sex determination and inflorescence development loci in maize. *Devel Genet*, 15: 155 – 171.
- Kende H. 1993. Ethylene biosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 44 (1): 283 – 307.
- Kenigsbuch D, Cohen Y. 1990. The inheritance of gynoecey in muskmelon. *Genome*, 33: 317 – 320.
- Kubicki B. 1969. Inheritance of some characters in muskmelon (*Cucumis melo* L.). *Genet*, 3: 265 – 274.
- Li Ji-hong. 2006. Study of physiological and biochemical properties on sexual differentiation of melon [M. D. Dissertation]. Lanzhou: Gansu Agricultural University. (in Chinese)
- 李计红. 2006. 甜瓜性别分化的生理生化特性研究 [硕士论文]. 兰州: 甘肃农业大学.
- Liou P C, Chang Y M, Hsu W S, Cheng Y H, Chang H R, Hsiao C H. 1998. Construction of a linkage map in *Cucumis melo* L. using random amplified polymorphic DNA markers. *Acta Hort*, 461: 123 – 131.
- Liu Wei, Sheng Yun-yan, Ma Hong-yan, Luan Fei-shi. 2010. Genetic analysis and initial location of melon (*Cucumis melo* L.) of andromonecious and gynoeceious genes. *China Vegetables*, (4): 24 – 30. (in Chinese)
- 刘 威, 盛云燕, 马鸿艳, 栾非时. 2010. 甜瓜雄全同株与纯雌株基因遗传分析及初步定位. *中国蔬菜*, (4): 24 – 30.
- Li Xiao-ming, Wei Bao-dong, Liu Ai-qun, Zhang Jia-wang, Feng Hui. 2010. Female flowers were induced by ethephon in andromonoecious *Cucumis melo* L. *China Vegetables*, (4): 67 – 70. (in Chinese)
- 李晓明, 魏宝东, 刘爱群, 张家旺, 冯 辉. 2010. 乙烯利诱导雄全同株甜瓜形成雌花. *中国蔬菜*, (4): 67 – 70.
- Lou Qun-feng. 2004. Molecular markers linked to gynoeceious loci and cloning and expression annalyse of ACC synthase gene in *Cucumis sativs* L. [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 娄群峰. 2004. 黄瓜全雌性基因分子标记及 ACC 氧化酶基因克隆与表达研究 [博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Luan Feishi, Sheng Yunyan, Wang Yuhan, Staub Jack E. 2010. Performance of melon hybrids derived from parents of diverse geographic origins. *Euphytica*, 173: 1 – 16.
- Lu Fang, Xu Yong, Zhao Yue, Cao Di, Feng Jian-ming, Guo Shao-gui, Gong Guo-yi, Yi Hong-ping, Wu Ming-zhu, Zhang Hai-ying. 2009. Construction of permanent genetic map and comparative analysis of Xinjiang Hami melon [*Cucumis melo* L. ssp. *melo* convar. *ameri* (Pang.) Greb]. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (12): 1767 – 1774. (in Chinese)
- 陆 芳, 许 勇, 赵 越, 曹 迪, 冯建明, 郭绍贵, 宫国义, 伊鸿平, 吴明珠, 张海英. 2009. 新疆哈密瓜永久遗传图谱构建及比较分析. *园艺学报*, 36 (12): 1767 – 1774.
- Lu Xu-qiang, Ma Hong-yan, Liu Hong-yu, Luan Fei-shi. 2010. Genetic analysis of controlling staminate expression gene and preliminary mapping of melon. *Journal of Northeast Agricultural University*, 41 (7): 51 – 55. (in Chinese)
- 路绪强, 马鸿艳, 刘宏宇, 栾非时. 2010. 控制甜瓜雄花分化基因的遗传分析及初步定位. *东北农业大学学报*, 41 (7): 51 – 55.
- Ma Hai-cai, Ma Xiong, Liu Jian-li, Gong Hong-dong. 2010. Construction of a molecular genetic map for melon with SSR markers. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 39 (1): 47 – 51. (in Chinese)
- 马海财, 马 雄, 柳剑丽, 巩红冬. 2010. 利用 SSR 分子标记构建甜瓜遗传图谱. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 39 (1): 47 – 51.
- Martin Antoine, Troadec Christelle, Boualem Adnane, Rajab Mazen, Fernandez Ronan, Morin Halima, Pitrat Michel, Dogimont Catherine, Bendahmane Abdelhafid. 2009. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*, 461: 1135 – 1139.
- Michel Pitrat. 2002. Gene list for melon. *Cucurbit Genetics Cooperative Report*, 25: 76 – 93.
- Monforte A J, Oliver M, Gonzalo M J. 2004. Identification of quantitative trait loci involved in fruit quality traits in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 108: 750 – 758.
- Noguera F J, Capel J, Alvarez J I, Lozano R. 2005. Development and mapping of a codominant SCAR marker linked to the andromonoecious gene of melon. *Theor Appl Genet*, 110 (4): 714 – 720.
- Oliver M, Garcia-Mas J, Cardus M, Pueyo N, López-Sesé A I, Arroyo M, Gómez-Paniagua H, Arús P, Vicente M C. 2001. Construction of a reference linkage map for melon. *Genome*, 44: 836 – 845.
- Papadopoulou E, Grumet R. 2005. Brassinosteroid-induced fe-maleeness in cucumber and relationship to ethylene production. *Hort Sci*, 409 (6): 1763 – 1767.
- Papadopoulou E, Little H A, Hammar S A, Grumet R. 2005. Effect of modified endogenous ethylene production on sex expression, bisexual flower development and fruit production in melon (*Cucumis melo* L.). *Sex Plant Reprod*, 18: 131 – 142.

- Park S O, Crosby K M, Huang R F, Mirkov T E. 2004. Identification and confirmation of RAPD and SCAR markers linked to the ms-3 gene controlling male sterility in melon (*Cucumis melo* L.). Journal of the American Society for Horticultural Science, 129 (6): 819 – 825.
- Poole C F, Grimball P C. 1939. Inheritance of new sex forms in melon (*Cucumis melo* L.). Hered, 30: 21 – 25.
- Périn C, Hagen L 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* L. based on two recombinant inbred line population. Theor Appl Genet, 104: 1017 – 1034.
- Rosa J T. 1928. The inheritance of flower types in *Cucumis* and *Citrullus*. Hilgardia, 3: 235 – 250.
- Rowe P R. 1969. The genetics of sex expression and fruit shape, staminate flower induction, and F₁ hybrid feasibility of gynoecious muskmelon [Ph. D. Dissertation]. Michigan State University.
- Rudich J, Halevy A H. 1974. Involvement of abscisic acid in the regulation of sex expression in the cucumber. Plant Cell Physiol, 15 (4): 635 – 642.
- Sheng Yun-yan. 2009. Research on inheritance of monoecious and gene map on melon (*Cucumis melo* L.) [Ph. D. Dissertation]. Harbin: Northeast Agricultural University. (in Chinese)
- 盛云燕. 2009. 甜瓜雌雄异花同株遗传分析与基因定位 [博士论文]. 哈尔滨: 东北农业大学.
- Silberstein L, Kovalski I, Brotman Y, Perin 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.
- Takahshi H, Suge H. 1982. Sex expression and ethylene production in cucumber plants as affected by 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 51 (1): 51 – 55.
- Wall J R. 1967. Correlated inheritance of sex expression and fruit shape in *Cucumis*. Euphytica, 16: 199 – 208.
- Wang Jian-she, Yao Jian-chun, Liu Ling, Wang Yong-jian, Li Wei. 2007. Construction of a molecular genetic map for melon (*Cucumis melo* L.) based on SRAP. Acta Horticulturae Sinica, 34 (1): 135 – 140. (in Chinese)
- 王建设, 姚建春, 刘 玲, 王永健, 李 唯. 2007. 利用中国香瓜与哈密瓜的双群体构建 SRAP 连锁遗传图谱. 园艺学报, 34 (1): 135 – 140.
- Wang Qiang, Zhang Jian-nong, Li Ji-hong. 2009. Histological observation of sex differentiation on melon. Journal of Gansu Agricultural University, (6): 79 – 84. (in Chinese)
- 王 强, 张建农, 李计红. 2009. 甜瓜性别分化的显微结构观察. 甘肃农业大学学报, (6): 79 – 84.
- Wang Qiao-mei, Zeng Guang-wen. 1997. Hormonal regulation of sex differentiation on *Momordica charantia* L. Journal of Zhejiang Agricultural University, 23 (5): 551 – 556. (in Chinese)
- 汪俏梅, 曾广文. 1997. 苦瓜性别分化的激素调控. 浙江农业大学学报, 23 (5): 551 – 556.
- Wang Qiao-mei, Zeng Guang-wen. 1998. Study of specific protein on sex differentiation of *Momordica charantia*. Acta Botanica Sinica, 40 (3): 241 – 246. (in Chinese)
- 汪俏梅, 曾广文. 1998. 苦瓜性别分化的特异蛋白质研究. 植物学报, 40 (3): 241 – 246.
- 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 (5 – 6): 791 – 798.
- Xu Ji-zhong, Chen Hai-jiang, Li Xiao-dong, Zhang Zhi-hua, Wang Yan-hui. 2004. Effect of exogenous polyamines on female and male flower differentiation and content of endogenous polyamines in leaves of walnut. Acta Horticulturae Sinica, 31 (4): 437 – 440. (in Chinese)
- 徐继忠, 陈海江, 李晓东, 张志华, 王艳辉. 2004. 外源多胺对核桃雌雄花芽分化及叶片内源多胺含量的影响. 园艺学报, 34 (4): 437 – 440.
- Ying Zhen-tu, Li Shu-xuan. 1989. Antagonistic effects of GAs and STS on induction of female flowers by ethephon in *Lagenaria leucantha*. Journal of Zhejiang Agricultural University, 15 (3): 247 – 252. (in Chinese)
- 应振土, 李曙轩. 1989. GAs 和 STS 对乙烯利诱导瓠瓜产生雌花的拮抗. 浙江农业大学学报, 15 (3): 247 – 252.
- Zalapa J E. 2005. Inheritance and mapping of plant architecture and fruit yield in melon (*Cucumis melo* L.) [Ph.D. Dissertation]. Madison: University of Wisconsin.
- Zhang Jian-nong, Li Ji-hong. 2007. Changes and analysis of hormones and polyamines in different sexual flower buds of melon. Acta Horticulturae Sinica, 34 (5): 1195 – 1200. (in Chinese)
- 张建农, 李计红. 2007. 甜瓜不同性别花蕾发育中激素和多胺的变化. 园艺学报, 34 (5): 1195 – 1200.
- Zhang Gui-fen, Li Ji-hong, Zhang Jian-nong. 2011. The RAPD marker for melon andromonoecy and monoecy. Journal of Gansu Agricultural University, 46 (3): 35 – 37. (in Chinese)
- 张桂芬, 李计红, 张建农. 2011. 甜瓜雄全同株和雌雄异花同株的 RAPD 标记. 甘肃农业大学学报, 46 (3): 35 – 37.