

# 黄瓜果实品质性状遗传及相关基因分子标记研究进展

王 敏, 董邵云, 张圣平, 苗 晗, 王 烨, 顾兴芳\*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘 要:** 对黄瓜果实品质性状的遗传规律和影响因素进行了综述, 并阐述了果实品质性状的基因定位与相关基因转化的研究进展, 对未来该领域的研究方向进行了展望。

**关键词:** 黄瓜; 果实品质; 遗传; 分子标记; 基因; 克隆; 转化

**中图分类号:** S 642.2

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2013) 09-1752-15

## Research Progress on Inheritance and Molecular Markers of Relative Genes in Cucumber

WANG Min, DONG Shao-yun, ZHANG Sheng-ping, MIAO Han, WANG Ye, and GU Xing-fang\*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** In this review, inheritance and factors affecting cucumber fruit quality were summarized. Moreover, the paper focused on gene localization and relative gene transformation progress on fruit quality of fresh cucumber. Lastly, the direction of future research on the field was prospected.

**Key words:** cucumber; fruit quality; inheritance; molecular markers; gene; cloning; transformation

黄瓜果实品质包括商品品质、营养品质与风味品质(吕家龙, 1992)。果实品质是影响消费者对黄瓜购买需求的主要因素之一, 因此品质育种一直是黄瓜育种的重要方向之一。本文对黄瓜果实品质性状的遗传规律与影响因素等进行了综述, 重点阐述了黄瓜果实品质性状的基因定位以及相关性状基因的克隆与转化, 对黄瓜果实品质未来的研究方向进行了展望。

## 1 果实品质性状遗传规律

### 1.1 商品品质性状遗传

#### 1.1.1 果皮颜色、果肉颜色、光泽、蜡粉、果瘤、刺色、表皮毛性状的遗传分析

王建科等(2013)通过目测法将黄瓜嫩果皮色分为乳白、黄白、白绿、浅绿、绿、深绿和墨绿7种, 以深绿色和乳白色果皮材料为亲本, 研究嫩果果皮颜色遗传规律。结果表明, 果皮颜色性状

**收稿日期:** 2013-05-13; **修回日期:** 2013-08-29

**基金项目:** 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-25); 国家重点基础研究发展计划(‘973’)项目(2012CB113900); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

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

符合两对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型。Cochran (1938) 报道, 控制白色果皮基因 (*w*) 隐性于绿色果皮基因。孙晓丹等 (2011) 和董邵云等 (2012) 均报道白色果皮颜色由 1 对隐性基因 “*ww*” 控制, 深绿色对白色为显性。Lawrence 和 Todd (1990) 认为黄瓜果皮颜色中黄绿色 “*yg*” 隐性于深绿色, 上位于淡绿色。此结论与 Younger (1952) 的报道一致。

Kooistra (1971) 对黄瓜果肉色遗传规律进行分析, 认为黄瓜果肉色 (白色、黄色和橙色) 由 “*V*” 和 “*W*” 两对基因控制。李博等 (2010) 以绿色果肉 649 和白色果肉 D0351 为亲本的  $F_2$  分离群体, 遗传分析表明, 黄瓜果肉颜色性状是由多基因控制的数量性状, 以显性效应为主, 存在一定的加性效应, 广义遗传力较高。沈镐等 (2011) 以 1 份橙黄肉色西双版纳黄瓜和 2 份浅肉色普通黄瓜自交系为试验材料研究果肉色遗传, 结果表明果肉色相关指标呈单峰偏态或双峰分布, 基本符合两对主基因+多基因模型。

关于黄瓜果皮光泽遗传规律研究的报道较少。有研究表明黄瓜果皮无光泽性状由单基因控制, 无光泽对有光泽为显性 (Pierce & Wehner, 1990; 杜辉, 2008)。但董邵云等 (2013) 报道, 黄瓜果皮有光泽由显性单基因 *G* 控制, 有光泽对无光泽为显性。此外, 关于黄瓜果实光泽遗传学特性研究的报道还主要集中在 *D* (果皮无光泽基因) 与 *ss* (果刺大小基因)、*u* (果色一致基因)、*Bt* (果实苦味基因) 等基因之间的连锁关系分析 (Walters et al., 2001; 顾兴芳 等, 2005; Zhang et al., 2012)。Walters 等 (2001) 发现 *Bt-2* (另一控制黄瓜果实苦味的基因) 与 *u*、*D*、*ss* 存在连锁关系。顾兴芳等 (2005) 的研究结果表明, *bi* (营养器官无苦味基因) 与 *F* (雌性基因)、*D*、*u*、*ss*、*dg* 之间没有连锁关系。该结论与 Cowen 和 Helsel (1983) 及 Vakalounakis (1992) 的报道一致。

蜡粉是一种覆盖在果皮表面的白色粉状物。颗粒多体积大的蜡粉会降低果实商品性 (刘青 等, 2012)。藤枝国光 (1988) 认为黄瓜有无蜡粉性状由一对主基因控制, 有蜡粉表现为显性或部分显性。

黄瓜果皮有瘤性状由 *Tu* 基因控制, 黄瓜果皮有瘤对无瘤为显性 (Wellington, 1913; Strong, 1931; Poole, 1944; Andeweg & Debruyn, 1959)。王桂玲等 (2007) 报道果瘤基因 *Tu* 是独立遗传的, 有瘤对无瘤为显性, 与前人研究结果一致。

黄瓜果刺颜色研究较早, Wellington (1913) 发现了第一个控制黄瓜果刺颜色的基因 (*B*)。据报道, 黄瓜黑刺对白刺为显性, 由一对等位基因所控制 (Strong, 1931; Tkachenkon, 1935; 郁映君和司龙亭, 2010)。研究还发现了与 *B* 基因不同的 *B-2* 基因 (Shanmugasundarum et al., 1971), 与 *B*、*B-2* 基因不同的 *B-3*、*B-4* 基因 (Cowen & Helsel, 1983)。

一般黄瓜植株茎叶、卷须均覆短刚毛, 果实表面有刺, 手摸表面有轻微扎手感觉。且黄瓜茎叶、卷须上的刚毛和果实上的果刺形态结构一样, 均为多细胞无腺体的表皮毛。研究报道, 黄瓜的无毛性状由单隐性基因控制 (曹辰兴 等, 2002; 马德华 等, 2002; 杨双娟 等, 2011)。刘进生和 Wehner (2000) 利用遗传公式和生物信息程序分析叶片皱缩基因 (*cr*)、无毛基因 (*gl-2*)、果瘤基因 (*Tu*) 等性状的遗传连锁关系, 表明 *gl-2* 与 *cr*、*gl-2* 与 *Tu* 间存在遗传连锁关系, 皮毛基因 *Gl* 参与果实表面性状的表达, 与果瘤基因 *Tu* 共同作用, 使果实表面出现有瘤有刺、无瘤有刺、无瘤无刺 3 种类型, 符合 9:3:4 比例, 表明无毛基因对果瘤基因存在隐性上位作用 (曹辰兴 等, 2001)。

#### 1.1.2 瓜长、把长、瓜粗、匀直度等性状遗传

黄瓜果长、把长、瓜粗等性状一直是商品品质研究的重点。黄瓜果实数量性状遗传分析, 一般采用多基因总体效应的世代平均数法 (Mather & Harrison, 1949) 和多世代联合数量性状分离法 (盖均镒 等, 2003)。据报道, 瓜长度由 6 组以上基因或多基因控制, 还可能受到微效多基因的影响 (尹维娜和司龙亭, 2006; 张磊 等, 2012)。瓜把的研究结果不一, 马德华等 (1994) 通过配合力分析, 发现瓜把长度属于数量性状。瓜把长度的遗传以加性效应为主, 受环境条件的影响较小 (顾兴芳 等, 1994; 尹维娜和司龙亭, 2006)。但近些年的研究表明, 黄瓜把长的加性效应占主要地位, 受环境影

响较大(张文新 等, 2005; 曹齐卫 等, 2009; 马娟 等, 2010; 赵鹏, 2011)。瓜粗的遗传主要受加性-显性遗传效应控制, 受环境影响较大, 为数量性状(曹齐卫 等, 2009; 孙洪涛 等, 2010)。黄瓜果实弯曲性状是多基因控制的数量遗传。黄瓜果实弯曲性状主要是由基因加性效应所控制, 其狭义遗传力和广义遗传力均较高(张鹏 等, 2010a)。

## 1.2 风味品质性状遗传分析

风味品质包括果实质地和风味。其中质地又包括硬度、坚韧度、紧密度, 风味一般是指黄瓜特有的气味和滋味。黄瓜硬度、坚韧度、紧密度等性状目前还未开展系统地遗传分析与基因定位研究。

黄瓜果实苦味是风味品质性状中的研究热点。且研究表明瓜类作物的苦味产生是由葫芦素(Cucurbitacins)引起(Rice et al., 1981; Balkema et al., 2003)。葫芦素属于葫芦烷型四环三萜化合物, 对大多数生物体有毒(Smyth et al., 2002)。前人研究认为, 控制黄瓜果实苦味的 *Bt* 和 *Bt-2* 基因均符合单基因显性遗传, 果实苦味对不苦为显性(Barham, 1953; Inggamer & Deponti, 1981; Walters & Wehner, 1998; Walters et al., 2001)。*bi-1* (*bi*) 和 *bi-2* 控制黄瓜营养体无苦味(Andeweg & DeBruyn, 1959; Wehner et al., 1998)。但顾兴芳等(2004)研究证实 *bi* 对 *Bt* 存在隐性上位作用, 即黄瓜果实苦味遗传受到营养体苦味基因的影响, 故果实苦味基因研究较为复杂(Gu et al., 2007)。进一步研究发现新的营养体苦味基因 *Bi-3*, 与 *Bi-1* 基因之间存在互作, 该基因的发现解释了父母本的果实均不苦而子代却出现苦味果实的现象(Zhang et al., 2013)。苦味基因与其它基因有一定的连锁性, *Bt-2* 基因与果色一致基因 *u*、暗色果皮基因 *D*、小刺基因 *ss* 连锁(Wehner et al., 1998; Walters et al., 2001)。但 *Bt* 基因与黄瓜雌性基因 *F* 不存在连锁(Cowen & Helsel, 1983; 顾兴芳等, 2005)。

黄瓜的风味与其独特的芳香物质和一些非挥发性的物质密切相关(Kemp et al., 1974; Mallundo & Shewfelt, 1995)。黄瓜风味物质已有 30 多种被鉴定出来(Chery et al., 2001; 刘春香 等, 2002)。其中反, 顺-2, 6-壬二烯醛和反, 顺-2, 6-壬二烯醇是黄瓜的特征香气物质, 对黄瓜风味影响较大。而其他芳香物质只能起到辅助和调和作用(Fross et al., 1962)。耿友聆(2009)以 40 个黄瓜品种为材料, 对 2E, 6Z-壬二烯醛和 2E-壬烯醛等 6 个品质性状进行主成分和聚类分析, 结果表明, 2E, 6Z-壬二烯醛、E-壬烯醛、烯醇受加性和显性效应控制, 壬醛、6Z-壬烯醛受加性效应控制, 且 2E, 6Z-壬二烯醛的加性与环境互作效应极为显著。

## 1.3 营养品质性状遗传

营养品质主要是指人体需要的营养、保健成分如可溶性固形物(糖)、维生素 C 及矿物质等含量。关于营养品质遗传分析报道不多。仅陈银银(2009)研究表明, 黄瓜果实果糖、有机酸和可溶性固形物含量主要受加性效应影响, 其中果糖含量受一对加性-显性主基因+加性-显性多基因控制, 以主基因控制为主。

# 2 果实品质的影响因素

## 2.1 营养条件对果实品质的影响

黄瓜生长所需要的营养一般通过土壤和外界肥料获得。肥料的种类、成分及其比例对黄瓜品质影响较大。据报道, 氮肥施用量与条件的不同可对黄瓜品质产生一定的影响(徐坤范 等, 2005; 王实娟 等, 2010)。试验证明, 通过对黄瓜施用光合细菌生物肥料, 不仅可以提高产量, 而且可以提高黄瓜叶绿素、维生素 C 含量, 降低亚硝酸盐含量, 延长保存期(谷军和杨旭, 2002)。程福皆(2009)研究证实, 在氮  $0 \sim 900 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ , 钾  $0 \sim 450 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  范围内, 随着施肥量的增加, 黄瓜果实硬度和

可溶性固形物含量逐渐增加, 适量增加氮钾的用量和配比可以显著提高黄瓜的产量和可溶性蛋白、游离氨基酸的含量, 同时也能改善黄瓜的硬度和脆度, 单纯增钾没有表现出明显的增产效应。

黄瓜果实表面蜡粉含量与硅营养也有一定关系。前人研究发现, 蜡粉的干物质中灰分占 67.5%, 其中氧化硅在无机成分中占 57.8%, 去除或降低硅营养使黄瓜果面蜡粉量减少 (韩旭, 1997), 补充硅使蜡粉量增加 (Samuels et al., 1993), 蜡粉的多少在一定条件下取决于植株对硅的吸收特性 (山本幸彦, 1989; Seki, 1997; 刘青 等, 2012)。

## 2.2 外界环境条件对果实品质的影响

有研究表明光强对黄瓜品质具有正效应, 且水分对黄瓜生长发育尤为重要 (Welles et al., 1999)。秋延后温室黄瓜栽培在灌溉下限为 75% 的条件下, 最适灌溉上限为 90% (占田间持水量的百分比), 此时黄瓜产量高、水分利用率高、品质好 (贺忠群 等, 2003)。

黄瓜的风味特征物质 (2E, 6Z - 壬二烯醛与 2E - 壬烯醛) 的比值因生长季节、品种特征、发育时期、坐果时期等因素不同而变化 (刘春香, 2003)。遮光处理后, 黄瓜果实中的可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸、维生素 C、可溶性固形物等含量及鲜质量明显减少 (程福皆, 2009)。

在较高温度下, 随着湿度增加果面蜡粉量减少 (Hayash et al., 2001), 而在较低温度下, 蜡粉量随着空气湿度的增加而增加 (大薮哲也, 1990; 高彦魁 等, 2008; Savvas et al., 2009)。

## 2.3 栽培措施与土壤理化性质对果实品质的影响

### 2.3.1 嫁接对果实品质的影响

嫁接可以显著改变黄瓜果实的营养品质, 但是研究结果并不一致。有研究表明, 嫁接可以增加黄瓜果实维生素 C 含量 (朱进 等, 2006; 陈振德 等, 2010), 增加可溶性糖含量 (张红梅 等, 2007; 裴孝伯 等, 2009), 降低可溶性固形物含量 (Lee et al., 1999)。而也有研究表明, 嫁接会降低黄瓜果实中维生素 C 含量 (陈利平 等, 2004; 张红梅 等, 2007), 降低可溶性糖含量 (陈振德 等, 2010), 而对可溶性蛋白质含量无显著影响 (陈利平 等, 2004; 陈振德 等, 2010)。但焦自高等 (2000) 报道, 嫁接黄瓜总氨基酸含量比自根黄瓜苗少, 维生素 C 含量无差异, 蛋白质和总糖含量增加。李红丽等 (2006) 发现嫁接黄瓜果实含有的风味物质种类与自根黄瓜果实相同, 但二者在某些风味特征物质含量上有一定差别。

此外, 嫁接会显著影响黄瓜果实表面的蜡粉量。不同砧木嫁接的黄瓜, 蜡粉的差异很大, 多蜡粉黄瓜品种嫁接到适当的南瓜砧木上后, 蜡粉量会明显减少 (稻山光男, 1989; 山下久男 等, 1989; Hayash et al., 2001; 高彦魁 等, 2008; 王铁臣 等, 2010)。刘青等 (2012) 认为砧木可能是改变了嫁接黄瓜对硅的吸收和分配, 从而影响了蜡粉的形成。

目前关于嫁接对果皮光泽影响的研究不多。韩旭 (1997) 指出少蜡粉砧木嫁接的黄瓜果皮变硬, 光泽度变佳, 果色变浅。稻山光男 (1989) 发现少蜡粉砧木嫁接株具有营养吸收的特异性, 有增强果皮光泽度的作用。张红梅等 (2007) 用 4 种不同的南瓜砧木对欧洲型和华南型黄瓜品种进行嫁接, 发现嫁接后黄瓜果实表皮发亮有光泽, 认为可能是砧木本身导致的。顾兴芳等 (2006b) 在筛选抗南方根结线虫黄瓜砧木时发现, 与自根苗相比, 以 ‘火凤凰’ 南瓜砧木嫁接得到的黄瓜, 果皮变得更亮。

另外, 李红丽 (2005) 发现, 嫁接黄瓜比自根黄瓜果实果形指数小, 说明嫁接可能对果实横向发育比纵向发育影响大。

### 2.3.2 栽培方式和连作年限对果实品质的影响

不同栽培方式对黄瓜品质有一定的影响 (庄严, 2007; 刘静 等, 2008; 王东凯 等, 2012)。例如, 分蘖洋葱—黄瓜套作显著提高了黄瓜果实维生素 C 和可溶性蛋白含量, 但也提高了硝酸盐的

含量;白菜—黄瓜套作显著降低了果实硝酸盐的含量,芹菜—黄瓜套作显著降低了维生素 C 的含量,但这几种栽培方式均显著降低了可溶性固形物的含量(王东凯 等, 2012)。利用轮作套种改善微生物群落的多样性,从而可改善黄瓜品质和提高产量(庄严, 2007)。

大棚黄瓜连作年限对果实品质的影响不同。吴凤芝等(1999)研究报道,土壤连作 4 年对黄瓜品质影响不大,而连作 25 年导致黄瓜果实风味较差,品质较差,产量明显降低,且土传病害严重。随着黄瓜连作年限的增加,黄瓜产量、可溶性固形物和维生素 C 含量均下降(贺丽娜 等, 2008)。

### 3 黄瓜果实品质性状的分子标记

#### 3.1 商品品质性状分子标记

##### 3.1.1 质量性状基因定位

目前黄瓜果皮颜色、果皮光泽、果色一致性、刺色、果瘤、表皮毛等质量性状已实现了基因在染色体上的定位。

李亚利(2008)以 WD3 × B-2-2 为材料对黄瓜绿色果皮基因进行定位,得到与绿色果皮连锁的分子标记 ME8EM14-425 和 ME9EM1-309,遗传距离分别为 8.3 和 6.0 cM。孙晓丹等(2011)得到与黄瓜嫩果白色果皮(*w*)连锁的 AFLP 分子标记 E34M59 和 E43M61,遗传距离分别为 5.6 和 5.2 cM。董邵云等(2012)运用 SSR 分子标记对白色果皮性状进行了基因定位研究,将白色果皮基因(*w*)定位于黄瓜 3 号染色体上,侧翼标记为 SSR23141 与 SSR23517,遗传距离分别为 1.9 和 4.9 cM。

果皮无光泽基因(*D*)被定位到第 6 连锁群上,其中标记 CMCTN71 与该基因的遗传距离为 25.8 cM,遗传距离较远(杜辉, 2008)。Yuan 等(2008b)用重组自交系构建了遗传图谱,并对果实和花相关特性进行 QTL 分析,所构建的遗传图包括 3 个果皮相关的形态学标记(*D*、*ss* 和 *u*),并将这 3 个基因都定位到第 6 个连锁群上,其中 *D* 与 *ss* 的遗传距离为 28.6 cM。苗晗等(2011)将果实光泽基因(*d*)和果色一致基因(*u*)均定位在第 5 号染色体的 2.4 cM 范围内,侧翼标记分别为 SSR15818 和 SSR06003。Zhang 等(2012)发现果瘤(*Tu*)、果皮无光泽(*D*)和果色不一致(*U*)基因存在共分离现象,且果皮无光泽基因被定位于第 5 条染色体上,侧翼标记为 SSR19172 和 SSR00772,达到了精细定位的目的。董邵云等(2012)将黄瓜光泽基因(*G*)定位于第 5 号染色体上,侧翼标记为 CS28 和 SSR15818,遗传距离为 2.0 与 6.4 cM,且两标记之间区域共预测到 177 个候选基因。

关于刺色基因定位, Kennard 等(1994)构建的遗传图谱包含 61 个 RFLP 标记、5 个同工酶标记、2 个形态标记(*F* 和 *B*)和 2 个抗病标记(*dm* 和 *Ccu*),获得了与黑刺基因 *B* 连锁的 RFLP 标记 CsP130/E1,遗传距离为 5.0 cM。Heang 等(2008)获得了一个与 *B* 基因连锁的 AFLP 标记 ECACMCTC150,遗传距离为 14.5 cM。

在黄瓜果瘤方面,王桂玲等(2007)利用 BSA 法将黄瓜有果瘤基因 *Tu* 定位在 CSCT335 和 CSGATT01C 之间,遗传距离分别为 14.1 和 20.0 cM。Zhang 等(2010)用 S06 × S52 的 F<sub>2</sub> 群体将 *Tu* 定位到黄瓜 5 号染色体上,并筛选到与该基因连锁的 15 个分子标记,其中 SSR16203 和 SCAR 标记 C\_SC933 与 *Tu* 的遗传距离分别是 1.4 和 5.9 cM。Zhang 等(2012)又进一步将 *Tu* 基因定位在标记 SSR19172 和 SSR00772 之间,遗传距离均在 1 cM 以内。

另外,无毛基因(*gl*)对果瘤基因存在隐性上位作用,参与果瘤的形成,存在一定的连锁关系(刘进生和 Wehner, 2000; 曹辰兴 等, 2001)。关媛(2008)用 SRAP 标记进行果刺形成基因定位,获得 1 个与有毛基因(*Gl*)紧密连锁的标记 ME4EM3,连锁距离为 3.2 cM,并将其转化为 SCAR 标记。张驰等(2009)找到了 2 个与基因 *Gl* 连锁的显性标记 ME6EM5 和 ME23OD15,均位于该基因

位点的同一侧, 连锁距离分别为 3.6 和 12.9 cM。杨双娟等(2011)利用分离群体分组混合分析法将无毛基因(*gl-2*)定位在黄瓜第 2 条染色体上, 两侧最近的连锁标记为 SSR10522 和 SSR13275, 遗传距离分别为 0.6 和 3.8 cM。经过回交群体验证, SSR10522 和 SSR13275 的正确率分别为 94.4%和 91.6%。

### 3.1.2 数量性状 QTL 定位

Kennard 和 Havey (1995) 是最早进行果实性状 QTL 定位的, 对瓜长、瓜粗、瓜长比等 6 个性状进行了 QTL 定位分析。早期研究检测到的与瓜长相关的 QTL, 因所用研究材料不同, 其数量和位置不同, 且这些 QTL 没有与相应的染色体对应, 故难以在不同图谱间进行比较(Kennard & Havey, 1995; Serquen et al., 1997; Fazio et al., 2003; 李效尊, 2007)。Yuan 等(2008a)获得了 6 个与瓜长有关的 QTLs, 贡献率介于 5.55% ~ 22.52%之间。程周超等(2010)与苗晗等(2011)分别检测到 5 个和 3 个瓜长 QTLs。孟佳丽等(2012)利用黄瓜—酸黄瓜染色体片段导入系群体, 获得了 6 个瓜长 QTLs。

在把长 QTL 定位方面, Yuan 等(2008a)获得了 4 个与把长有关的 QTL, 最高的贡献率 30.15%。王桂玲等(2008)获得了与把长连锁的两个标记 CSWGATT01B 和 CSWGATT01C, 与把长 QTL-*Qchl1* 的遗传距离分别为 3.14 和 18.0 cM, 变异贡献率为 18.49%。苗晗等(2011)在秋季黄瓜中检测到 2 个把长 QTL, 均位于第 6 号染色体上, 解释的变异率为 19.7%与 24.5%, 另外在不同年份的春秋季节中检测到与“瓜长/把长”比值相关的 QTL 有 5 个, 分别位于第 5 与第 6 染色体上。Yuan 等(2008a)检测到 6 个与“瓜长/把长”比值相关的 QTL, 贡献率介于 7.62% ~ 14.79%之间。

瓜粗(果实横径)研究报道较少。有学者检测到 1 个与黄瓜果实横径相关的 QTL, 与标记 CSWTA03 较近, 可解释 7.9%的变异遗传率(孙洪涛等, 2010)。Yuan 等(2008a)检测到 3 个与果实横径相关的 QTL, 位于第 1 号染色体上, 可解释 4.42% ~ 14.75%的遗传变异率。孟佳丽等(2012)获得 3 个与瓜粗相关的 QTL 和 4 个果形指数 QTL。苗晗等(2011)检测到 1 个瓜粗 QTL 和 2 个果形指数 QTL 位点。Yuan 等(2008a)和 Fazio 等(2003)分别检测到 6 个与 12 个果形指数 QTL 位点, 解释的遗传变异率不同。关于果实弯曲性状, 仅有张鹏等(2010b)获得 1 个果实弯曲性 QTL 位点, 且与最近标记的图距为 2.5 cM, 贡献率为 9.33%。

黄瓜单瓜质量与产量呈正相关关系(赵庆媛等, 1997; 韩建明等, 2004)。Yuan 等(2008a)检测到 4 个与单果质量相关的 QTL, 分别位于第 2、4 连锁群上, 可解释 4.34% ~ 14.05%的遗传变异率。陈青君等(2010)检测到与单瓜质量的相关的 QTL 位点 5 个, 分别位于 LG1 和 LG5 连锁群上。

苗晗等(2011)利用 RIL 群体研究获得 1 个刺密度 QTL 位点, 贡献率为 12.7%。另外获得 4 个果瘤大小 QTL, 位于第 5 染色体上, 表型变异率介于 50.8% ~ 73.1%之间。李孝尊(2007)检测到 6 个刺密度 QTL, 最大的贡献率为 33%。

普通黄瓜品种的果肉一般为白色或浅绿色, 但西双版纳野生黄瓜的果肉为橙黄色, 且类胡萝卜素含量较高。大多数研究者多以普通黄瓜和西双版纳黄瓜为研究材料进行果肉颜色 QTL 分析(Kooistra, 1971; Peterson & Pike, 1992; 沈镒, 2009; 宋慧等, 2009)。宋慧等(2009)利用橙色果肉系西双版纳黄瓜和白色果肉雌性系黄瓜为材料, 构建了遗传背景不同的两个 F<sub>2</sub> 群体, 分别在两个群体的第 6 和第 3 连锁群上, 检测到了果肉颜色相关的 QTL 位点, 且稳定出现于两个连锁群的共线性区域。李博等(2010)以栽培品种(果肉色为绿色和白色)为研究材料, 检测到 1 个果肉颜色 QTL, 距离最近标记 6.01 cM, 贡献率为 11.86%。

### 3.2 风味品质性状分子标记

风味品质性状基因定位研究主要集中于果实苦味方面, 完成了果实苦味基因 *Bt* 与 *Bt-2* 的初步定位, 获得了与苦味基因连锁的分子标记, 但其他风味性状的基因定位尚为空白。顾兴芳等 (2005, 2006a) 分析了苦味基因与其他性状的连锁关系, 同时利用 AFLP 标记获得了与苦味基因连锁的两个显性标记: E23M 66-101 和 E25M 65-213。张圣平等 (2011a, 2011b) 分别利用 SSR 标记和 Indel 标记获得了离 *Bt* 最近的两侧标记为 SSR10795、SSR07081 (距离 *Bt* 的遗传距离为 0.8 cM 和 2.5 cM) 和 *Bt-InDel-1* (遗传距离为 0.8 cM)。张圣平 (2011) 在 *Bt* 基因初步定位的基础上, 首次将果实苦味基因定位在第 5 号染色体的 1.5 cM 范围内, 位于标记 SSR02118 与 SSR15564 之间。

## 4 果实品质相关基因克隆与转化

### 4.1 相关酶基因的分离与克隆

黄瓜果实中的相关酶基因分离与克隆的报道较多。刘春香等 (2008) 克隆  $\omega$ -3 脂肪酸去饱和酶 (风味物质合成中的关键酶) 基因黄瓜 (*Cs-FAD*), 从而有助于借助分子手段提高黄瓜的风味品质。王柬人等 (2012) 以西双版纳黄瓜为试材, 从黄瓜果肉中克隆  $\zeta$ -胡萝卜素脱氢酶 (*ZDS*) 基因的 cDNA 序列, 命名为 *CsZds*, 该基因为探索其分子机制及其积累对果肉色的影响提供了理论借鉴。贾庆利等 (2012) 以加工型黄瓜材料 ‘NW99’ 为对象, 利用 RT-PCR 技术克隆黄瓜多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白基因 (*PGIP*), 该酶基因在果实中的表达利于抵制外源菌侵入, 利于改善果实品质。另外还有黄瓜其他相关酶基因分离与表达的报道 (Szwacka et al., 2002; Kishimoto et al., 2004; 毛伟华 等, 2007; 杨寅桂 等, 2007; 魏跃 等, 2009; 李为观 等, 2010)。相关酶基因克隆与分离为探索果实酶基因的分子机制和改善果实品质提供了理论参考。

### 4.2 果实品质相关基因的转化

随着消费者对黄瓜品质要求的提高, 许多研究者开始通过转基因技术来改善黄瓜的营养与风味。Szwacka 等 (1999, 2002) 分别利用 *PG* 基因启动子和 35S 启动子, 将甜蛋白基因 *thaumatin II* 导入黄瓜, 转基因黄瓜植株的果实中出现了甜味; 随着 *thaumatin II* 基因表达量的增加, 转基因黄瓜果实的甜味也逐渐增强。Lee 等 (2003) 将木薯的超氧化物歧化酶基因 (*mSOD1*) 基因转入黄瓜, 结果果实中的 SOD 活性是对照的 3 倍。徐圆等 (2013) 利用 RT-PCR 方法从果皮中分离并克隆了 14-3-3 蛋白基因, 并将此基因命名为 *Cs14-3-3*。试验证明该基因为黄瓜果实弯曲性相关基因, 在黄瓜果实开花早期发育过程中起重要作用。

另外, 孙涌栋等 (2008) 首次从黄瓜幼果中克隆了与果实膨大生长相关的 *CsEXP5* 基因, 该基因为深入研究黄瓜果实膨大生长的分子机制和提高黄瓜的商品性状提高参考依据。

## 5 存在问题与展望

黄瓜果实品质性状的研究刚起步, 目前尚存在以下问题: (1) 果实品质影响因素方面的研究尚不深入, 影响因子研究报道较多, 但其影响机制和改善措施等方面研究较少。(2) 部分商品品质性状虽已完成初步定位, 但尚未达到精细定位与基因克隆之目的, 无法开展商品品质性状分子调控机制研究。(3) 许多营养品质性状 (如可溶性固形物、维生素 C、粗蛋白、可溶性还原糖等) 目前仅有一些遗传分析报道尚未开展基因定位研究; 风味品质性状, 特别是芳香物质的遗传、基因定位与

调控研究均鲜有报道。

今后应加强以下几方面研究: (1) 品质影响因素方面: 了解某些栽培技术或外部条件改善黄瓜果实品质的机理, 从遗传和分子生物学角度进行果实品质影响因素研究。(2) 商品品质性状: 充分应用分子标记技术对控制黄瓜果实品质的质量性状进行定位研究, 获得与其紧密连锁的分子标记, 加快在分子辅助育种上的应用进程; 对于控制品质的数量性状应发展和利用永久性群体所构建高密度遗传图谱, 进行准确 QTL 定位。通过相关生物技术, 实现黄瓜果实品质性状的基因分离与克隆。

(3) 营养和风味品质性状: 对重要的营养物质和风味品质进行遗传规律和相关性分析, 实现营养品质和风味品质性状基因的染色体定位。相信未来随着黄瓜重要果实性状基因的精细定位与克隆, 以及转基因技术的快速发展, 必将加快黄瓜品质改良的进程, 实现优质、高产、稳产的育种目标。

## References

- Andeweg J M, Debruyne J W. 1959. Breeding of non-bitter cucumbers. *Euphytica*, 8: 13 - 20.
- Balkema B A G, Zijlstra S, Verstappen F W. 2003. Role of cucurbitacin C in resistance to spider mite (*Tetranychus urticae*) in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 29 (1): 225 - 235.
- Barham W S. 1953. The inheritance of a bitter principle in cucumbers. *Proc Amer Soc Hort Sci*, 62: 441 - 442.
- Cao Chen-xing, Zhang Song, Guo Hong-yun. 2001. The genetic relationship between glabrous foliage character and warty fruit character of cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (6): 565 - 566. (in Chinese)
- 曹辰兴, 张 松, 郭红芸. 2001. 黄瓜茎叶无毛性状与果实瘤刺性状的遗传关系. *园艺学报*, 28 (6): 565 - 566
- Cao Chen-xing, Zhang Song, Guo Hong-yun, Guo Yan-kui. 2002. Ultrastructure and photosynthetic characters of leaf chloroplast in glabrous cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (2): 145 - 148. (in Chinese)
- 曹辰兴, 张 松, 郭红芸, 郭延奎. 2002. 黄瓜无毛突变体叶片叶绿体超微结构与光合特性. *园艺学报*, 29 (2): 145 - 148.
- Cao Qi-wei, Zhang Wei-hua, Wang Zhi-feng, Sun Xiao-lei. 2009. Hayman genetic analysis of yield characters in cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 17 (5): 252 - 256. (in Chinese)
- 曹齐卫, 张卫华, 王志峰, 孙小磊. 2009. 黄瓜产量性状的Hayman遗传分析. *西北农业学报*, 17 (5): 252 - 256.
- Chen Li-ping, Song Zeng-jun, Ma Xing-zhuang, Yu Li-ming, Ai Xi-zhen. 2004. Effect of grafting on quality of cucumber in solar-greenhouse. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 13 (2): 170 - 171. (in Chinese)
- 陈利平, 宋增军, 马兴庄, 于立明, 艾希珍. 2004. 嫁接对日光温室黄瓜产品品质影响. *西北农业学报*, 13 (2): 170 - 171.
- Chen Qing-jun, Zhang Hai-ying, Wang Yong-jian, Li Wan-yu, Zhang Feng, Mao Ai-jun, Cheng Ji-hong, Chen Ming-yuan. 2010. Mapping and analyzing QTLs of yield-associated agronomic traits of greenhouse cucumbers. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (1): 112 - 122. (in Chinese)
- 陈青君, 张海英, 王永健, 李婉钰, 张 峰, 毛爱军, 程继鸿, 陈明远. 2010. 温室黄瓜产量相关农艺性状QTLs的定位. *中国农业科学*, 43 (1): 112 - 122.
- Chen Yin-yin. 2009. Preliminary study of genetic effects of sugar content in cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit [M. D. Dissertation]. Yangzhou: Yangzhou University. (in Chinese)
- 陈银银. 2009. 黄瓜果实可溶性糖含量遗传效应的初步探究[硕士论文]. 扬州: 扬州大学.
- Chen Zhen-de, Wang Pei-sheng, Zhou Ying. 2010. Effects of different rootstocks on fruit yield, quality and resistance to fusarium wilt of cucumber. *Chinese Vegetables*, (10): 51 - 54. (in Chinese)
- 陈振德, 王佩圣, 周 英. 2010. 不同砧木对黄瓜产量、品质及枯萎病抗性的影响. *中国蔬菜*, (10): 51 - 54.
- Cheng Fu-jie. 2009. Study on effects and genetic analysis of mini-cucumber quality character [M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 程福杰. 2009. 欧洲小型黄瓜品质性状遗传分析及影响因素研究[硕士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Cheng Zhou-chao, Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Miao Han, Zhang Ruo-wei, Liu Miao-miao, Yang Shuang-juan. 2010. QTL analysis for fruit length of cucumber. *China Vegetables*, (12): 20 - 25. (in Chinese)
- 程周超, 顾兴芳, 张圣平, 苗 晗, 张若伟, 刘苗苗, 杨双娟. 2010. 黄瓜瓜长性状的 QTL 定位分析. *中国蔬菜*, (12): 20 - 25.



- Chery Palma-Harris, Roger F Mc Feeters, Henry P Fleming. 2001. Solid-phase microextraction (SPME) technique for measurement of generation of fresh cucumber flavor compounds. *J Agric Food Chem*, 49: 4203 - 4207.
- Cochran F D. 1938. Breeding cucumbers for resistance to downy mildew. *Proc Amer Soc Hort Sci*, 35: 51 - 54.
- Cowen N M, Helsel D B. 1983. Inheritance of two genes for spine color and linkages in a cucumber cross. *The Journal of Heredity*, 74: 308 - 309.
- Dong Shao-yun, Miao Han, Zhang Sheng-ping, Liu Miao-miao, Wang Ye, Gu Xing-fang. 2012. Genetic analysis and gene mapping of white fruit skin in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32 (11): 2177 - 2881. (in Chinese)
- 董邵云, 苗 晗, 张圣平, 刘苗苗, 王 烨, 顾兴芳. 2012. 黄瓜白色果皮基因遗传规律及基因定位. *西北植物学报*, 32 (11): 2177 - 2181.
- Dong Shao-yun, Miao Han, Zhang Sheng-ping, Wang Ye, Wang Min, Liu Shu-lin, Gu Xing-fang. 2013. Genetic analysis and gene mapping of glossy fruit skin in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (2): 247 - 254. (in Chinese)
- 董邵云, 苗 晗, 张圣平, 王 烨, 王 敏, 刘书林, 顾兴芳. 2013. 黄瓜果皮光泽性状的遗传分析及基因定位研究. *园艺学报*, 40 (2): 247 - 254.
- Du Hui. 2008. Constructing linkage map using anchor markers in cucumber and mapping dull fruit skin (*D*) and small spines (*ss*) [M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 杜 辉. 2008. 黄瓜固定标记图谱的构建及果皮光泽 (*D*)、小刺 (*ss*) 性状定位及甘蓝抽薹性状基因的分子标记定位 [硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- 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. *Theor Appl Genet*, 107: 864 - 874.
- Fross D A, Dunstone E A, Zamshaw E H, Stark W. 1962. The flavor of cucumbers. *Food Sci.*, 27: 90 - 93.
- Gai Jun-yi, Zhang Yuan-ming, Wang Jian-kang. 2003. Plant quantitative traits genetic system. Beijing: Beijing Science Press. (in Chinese)
- 盖均镹, 章元明, 王建康. 2003. 植物数量性状遗传体系. 北京: 北京科学出版社.
- Gao Yan-kui, Chen Pu-hong, Li Xin, Zhao Zhi-jun, Wang Li-ping. 2008. Effects of different varieties of rootstocks on yield and fruit quality of cucumber. *Journal of Changjiang Vegetables*, (11b): 48 - 50. (in Chinese)
- 高彦魁, 陈普红, 李 欣, 赵志军, 王丽萍. 2008. 不同基因型砧木对黄瓜产量和果实品质的影响. *长江蔬菜*, (11b): 48 - 50.
- Geng You-ling. 2009. Genetic analysis for several aromatic substance contents in cucumber [M. D. Dissertation]. Yangzhou: Yangzhou University. (in Chinese)
- 耿友聆. 2009. 黄瓜果实几种芳香物质含量分析 [硕士论文]. 扬州: 扬州大学.
- Gu Jun, Yang Xu. 2002. Application of photosynthesis bacteria fertilizer for tomato and cucumber planting. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 30 (4): 592 - 593. (in Chinese)
- 谷 军, 杨 旭. 2002. 光合细菌菌肥在番茄、黄瓜上的应用. *安徽农业科学*, 30 (4): 592 - 593.
- Gu Xing-fang, Fang Xiu-juan, Han Xu. 1994. Cucumber fruit handle length heredity regulation research beginning report. *Chinese Vegetable*, (2): 33 - 34. (in Chinese)
- 顾兴芳, 方秀娟, 韩 旭. 1994. 黄瓜果把长度遗传规律研究初报. *中国蔬菜*, (2): 33 - 34.
- Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Chi Xiu-rong. 2005. Inheritance and linkage relationships among the genes of leaf mutant and bitterness with other five major genes in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (1): 108 - 110. (in Chinese)
- 顾兴芳, 张圣平, 池秀蓉. 2005. 黄瓜叶色突变、苦味与其他 5 个性状的基因间连锁遗传关系. *园艺学报*, 32 (1): 108 - 110.
- Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Guo Yan-mei. 2007. Inheritance of bitterness in cucumber. *Acta Horticulturae*, 731: 67 - 70.
- Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Guo Yan-mei, Xu Cai-qing. 2004. Inheritance of bitterness in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (5): 613 - 616. (in Chinese)
- 顾兴芳, 张圣平, 国艳梅, 徐彩清. 2004. 黄瓜苦味遗传分析. *园艺学报*, 31 (5): 613 - 616
- Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Zhang Si-yuan, Wang Chang-lin. 2006b. Screening of *Meloidogyne incognita*-resistance in cucumber. *Chinese Vegetables*, (2): 4 - 8. (in Chinese)
- 顾兴芳, 张圣平, 张思远, 王长林. 2006b. 抗南方根结线虫黄瓜砧木的筛选. *中国蔬菜*, (2): 4 - 8.
- Gu Xing-fang, Zhang Su-qin, Zhang Sheng-ping. 2006a. The AFLP markers linked with the bitter fruit gene (*Bt*) in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (1): 140 - 142. (in Chinese)
- 顾兴芳, 张素勤, 张圣平. 2006a. 黄瓜果实苦味 *Bt* 基因的 AFLP 分子标记. *园艺学报*, 33 (1): 140 - 142.

- Guan Yuan. 2008. Mapping and cloning of related gene for spines formation in cucumber [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 关 媛. 2008. 黄瓜果刺形成相关基因的定位与克隆 [博士学位]. 上海: 上海交通大学.
- Han Jian-ming, Hou Xi-lin, Huang Jiang-tao, Zhang Jun-ping, Zhang Huan-li, Yang Ai-guo, Guo Jin-tai. 2004. Analysis of grey correlation on yield characteristics in selection of cucumber self-bred lines. *Journal of Plant Genetic Resources*, 5 (1): 35 - 37. (in Chinese)
- 韩建明, 侯喜林, 黄江涛, 张俊平, 张焕丽, 杨爱国, 郭晋太. 2004. 黄瓜自交系选育中产量性状的灰色关联和相关分析. *植物遗传资源学报*, 5 (1): 35 - 37.
- Han Xu. 1997. Inheritance of bloom character of cucumber and characteristics of light-bloom rootstocks. *China Vegetables*, (5): 51 - 53. (in Chinese)
- 韩 旭. 1997. 黄瓜蜡粉性状遗传及少蜡粉砧木特性. *中国蔬菜*, (5): 51 - 53.
- Hayash T, Suzuk T, Oosawa K. 2001. Correlation between occurrence of bloom on cucumber fruit and air temperature in a plastic film greenhouse. Tsukuba, Japan: Proceedings of the second international symposium on cucurbits, 29 - 33.
- Heang D, Sato H, Sassa H, Koba T. 2008. Detection of two QTLs for fruit weight in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Procixtheucarpia 8 meeting genetics and breeding of cucurbitaceae*. Inra, Avignon, France: 511 - 514.
- He Li-na, Liang Yin-li, Gao Jing, Xiong Ya-mei, Zhou Mao-juan, Wei Ze-xiu. 2008. The effect of continuous cropping on yield, quality of cucumber and soil enzymes activities in solar green house *Journal of Nort hwest A & F University: Nat Sci Ed*, 36 (5): 155 - 157. (in Chinese)
- 贺丽娜, 梁银丽, 高 静, 熊亚梅, 周茂娟, 韦泽秀. 2008. 连作对设施黄瓜产量和品质及土壤酶活性的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 36 (5): 155 - 157.
- He Zhong-qun, Zou Zhi-rong, Chen Xiao-hong, Yang Xu, Li Jun. 2003. Study on water-saving irrigation index for greenhouse cucumber. *Jour. of Northwest Sci-Tech Univ of Agri and For: Nat Sci Ed*, 31 (3): 77 - 80. (in Chinese)
- 贺忠群, 邹志荣, 陈小红, 杨 旭, 李 军. 2003. 温室黄瓜节水灌溉指标的研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 31 (3): 77 - 80.
- Hisao Yamashita, Takumi Sakaguchi, Shoji Kitaoka. 1989. The influence by varieties of bloomless stock on occurrence of bloom and yield of cucumber in forcing culture for winter production. *Res Bul Tokushima Agr Exp Stn*, (26): 9 - 16. (in Japanese)
- 山下久男, 阪口巧, 北岡祥治. 1989. 促成キユウリ栽培における少ブルーム台木の種類がブルームの発生と収量に及ぼす影響. *徳島農試研報*, (26): 9 - 16.
- Inggamer H, Deponti O B M. 1981. A second source of non-bitterness in cucumber. *Report Cucurbit Genetics Cooperative*, 4: 11.
- Jia Qing-li, Gong Zhen-hui, Li Da-wei, Huang Wei. 2012. Cloning and expression characterization of *CsPGIP* in *Cucumis sativus* L. *Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica*, 32 (1): 0011 - 0016. (in Chinese)
- 贾庆利, 巩振辉, 李大伟, 黄 炜. 2012. 黄瓜 *CsPGIP* 基因的克隆及表达分析. *西北植物学报*, 32 (10): 0011 - 0016.
- Jiao Zi-gao, Wang Chong-qi, Dong Yu-mei, He Qi-wei, Sun Chun-hua. 2000. Graft effect on cucumber growing and quality. *Shandong Agricultural Sciences*. (in Chinese)
- 焦自高, 王崇启, 董玉梅, 何启伟, 孙春华. 2000. 嫁接对黄瓜生长及品质的影响. *山东农业科学*.
- Kemp T R, Knavel D E, Stoltz L P. 1974. Identification of some volatile compounds from cucumber. *Agri Food Chem*, 22: 717 - 718.
- Kennard W C, Poetter K, Dijkhuizen A, Meglic V, Staub J E, Havey J. 1994. Linkage among RFLP, RAPD, isozyme, disease-resistance and morphological markers in narrow and wide crosses of cucumber. *Theor Appl Genet.*, 89: 42 - 48
- Kennard W C, Havey M J. 1995. Quantitative trait analysis of fruit quality in cucumber, QTL detection, confirmation and comparison with mating-design variation. *Theoretical and Applied Genetics*, 91: 53 - 61.
- Kishimoto K, Nishizawa Y, Tabei Y, Nakajima M, Hibi T, Akutsu K. 2004. Transgenic cucumber expressing an endogenous class III chitinase gene has reduced symptoms from *Botrytis cinerea*. *Journal of General Plant Pathology*, 70 (6): 314 - 320.
- Kooistra E. 1971. Inheritance of flesh and skin colors in powdery mildew resistant cucumbers (*Cucumis sativus* L.). *Euphytica*, 20: 521 - 523.
- Lawrence K P, Todd C W. 1990. Review of genes and linkage groups in cucumber. *HortScience*, 25 (6): 610.
- Lee H S, Kwon E J, Kwon S Y, Jeong Y J, Lee E M, Jo M H, Kim H S, Woo I S, Shinmyo A, Yoshida K, Kwak S S. 2003. Transgenic cucumber fruits that produce elevated level of an anti-aging superoxide dismutase. *Molecular Breeding*, 11 (3): 213 - 220.
- Lee J M, Bang H J, Ham H S. 1999. Quality of cucumber fruit as affected by rootstock. *Acta Horticulture*, 483: 117 - 120.
- Li Bo, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan. 2010. Genetic analysis and molecular makers of flesh colour in cucumber. *Journal of Northeast Agricultural*

- University, 41 (12): 21 - 25. (in Chinese)
- 李 博, 秦智伟, 周秀艳. 2010. 黄瓜果肉颜色遗传分析及SSR分子标记. 东北农业大学学报, 41 (12): 21 - 25.
- Li Hong-li. 2005. Grafting of cucumber fruits quality research[M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 李红丽. 2005. 嫁接对黄瓜果实品质影响的研究[硕士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Li Hong-li, Wang Ming-lin, Yu Xian-chang, Wang Hua-sen, Gao Jun-jie, Yu Chao. 2006. Effect of different ccions/rootstocks on quality of cucumber fruits in greenhouse. Scientia Agricultural Sinica, 39 (8): 1611 - 1616. (in Chinese)
- 李红丽, 王明林, 于贤昌, 王华森, 高俊杰, 于 超. 2006. 不同接穗/砧木组合对日光温室黄瓜果实品质的影响. 中国农业科学, 39 (8): 1611 - 1616.
- Liu Chun-xiang, He Qi-wei, Liu Yang-mian. 2002. Head-space solid phase microextraction and GC - MS analysis of fragrance of cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 29 (6): 581 - 583. (in Chinese)
- 刘春香, 何启伟, 刘扬眠. 2002. 黄瓜香气成分的顶空固相微萃取气质联用分析. 园艺学报, 29 (6): 581 - 583.
- Liu Chun-xiang. 2003. Study on composed factors of flavor compounds and some genetic parameters on cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit[Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 刘春香. 2003. 黄瓜风味品质的构成因素及部分因素遗传参数的研究[博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Liu Chun-xiang, He Qi-wei, Zhao Guang-qiang, Kan Shi-hong, Zhang Chun-lan. 2008. Molecular cloning and expression analysis of fatty acid desaturase gene in cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 35 (9): 1357 - 1362. (in Chinese)
- 刘春香, 何启伟, 赵光强, 阚世红, 张春兰. 2008. 黄瓜 $\omega$ -3 脂肪酸去饱和酶基因 cDNA 的克隆及表达. 园艺学报, 35 (9) : 1357 - 1362.
- Liu Jin-sheng, Wehner T C. 2000. Linkage inheritance among 6 genes in cucumber. Hereditas, 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.
- Liu Jing, Wu Feng-zhi, Lü Tao. 2008. Effects of different rotations and interplantings on cucumber yields and qualities under protected cultivation. North Horticulture, (12): 44 - 46. (in Chinese)
- 刘 静, 吴凤芝, 吕 涛. 2008. 设施条件下不同轮套作对黄瓜产量及品质的影响. 北方园艺, (12): 44 - 46.
- Liu Qing, Wei Min, Shen Qiong, Wang Xiu-feng, Yang Feng-juan, Shi Qing-hua. 2012. Effects of different rootstocks on fruit quality and silicon distribution characteristics of grafted cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 39 (5): 897 - 904. (in Chinese)
- 刘 青, 魏 珉, 沈 琼, 王秀峰, 杨凤娟, 史庆华. 2012. 不同砧木对嫁接黄瓜果实品质和硅分配特性的影响. 园艺学报, 39 (5): 897 - 904.
- Li Wei-guan, Yang Yin-gui, Wei Yue, Meng Jia-li, Chen Jin-feng. 2010. Expression of *CSHSP70* gene and changes of some physiological characters in cucumber seedlings during heat stress. Journal of Nanjing Agricultural University, 33 (3): 47 - 50. (in Chinese)
- 李为观, 杨寅桂, 魏 跃, 孟佳丽, 陈劲枫. 2010. 热胁迫下黄瓜幼苗生理生化指标变化及 *CSHSP70* 基因表达. 南京农业大学学报, 33 (3): 47 - 50.
- Li Xiao-zun. 2007. QTL Mapping and analysis of important traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 李效尊. 2007. 黄瓜重要性状的 QTL 定位与分析[硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Li Ya-li. 2008. SRAP markers linked to the green skin trait of cucumber[M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 李亚利. 2008. 与黄瓜果皮绿色性状相关的 SRAP 分子标记[硕士论文]. 杨陵: 西北农林科技大学.
- Lü Jia-long. 1992. Identification of vegetables quality, standard and sensory. Changjiang Vegetables, 6: 33 - 35. (in Chinese)
- 吕家龙. 1992. 蔬菜品质、标准和感官鉴定. 长江蔬菜, 6: 33 - 35.
- Ma De-hua, Lü Shu-zhen, Shen Wen-yun. 1994. Combining ability analysis of cucumber quality characteristics. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, (2): 65 - 68. (in Chinese)
- 马德华, 吕淑珍, 沈文云. 1994. 黄瓜主要品质性状配合分析. 华北农学报, (2): 65 - 68.
- Ma De-hua, Pang Jin-an, Wen Xiao-gang, Li Shu-ju, Huo Zhen-rong, Lin Shi-qing. 2002. Study on characteristic of glabrous cucumber (*Cucumis sativus* L.). Acta Horticulturae Sinica, 29 (3): 282 - 284. (in Chinese)
- 马德华, 庞金安, 温晓刚, 李淑菊, 霍振荣, 林世青. 2002. 黄瓜无毛突变体的生理特性研究. 园艺学报, 29 (3): 282 - 284.
- Ma Juan, Si Long-ting, Tian You. 2010. Mixed major gene and polygene inheritance analysis of fruit stalk length in cucumber. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 19 (10): 161 - 165. (in Chinese)

- 马 娟, 司龙亭, 田 友. 2010. 黄瓜把长主基因 + 多基因混合遗传分析. 西北农业学报, 19 (10): 161 - 165.
- Mallundo T M M, Shewfelt R L. 1995. Flavor quality of fresh tomato as affected by sugar and acid levels. Post-harvest Biol Technol, (6): 103 - 110.
- Mao Wei-hua, Gong Ya-ming, Xia Xiao-jian, Zhou Yan-hong, Yu Jing-quan. 2007. Cloning of a cDNA fragment of nitrate reductase (NR) gene in cucumber and its expression analysis under nitrogen deficiency stress. Journal of Zhejiang Agricultural University, 19 (3): 160 - 163. (in Chinese)
- 毛伟华, 龚亚明, 夏晓剑, 周艳虹, 喻景权. 2007. 黄瓜硝酸还原酶cDNA片段的克隆及其在缺氮胁迫下的表达. 浙江农业学报, 19 (3): 160 - 163.
- Mather K, Harrison B J. 1949. The manifold effect of selection. Heredity, (23): 131 - 162.
- Meng Jia-li, Lou Qun-feng, Zhou Xiao-hui, Shi Jian-lei, Chen Jin-feng. 2012. Construction of cucumber-sour cucumber chromosome introgression lines and location of fruit related QTLs. Scientia Agricultura Sinica, 45 (8): 1558 - 1567. (in Chinese)
- 孟佳丽, 娄群峰, 周晓慧, 史建磊, 陈劲枫. 2012. 黄瓜 - 酸黄瓜染色体片段导入系群体的构建及果实相关数量性状基因的定位. 中国农业科学, 45 (8): 1558 - 1567.
- Miao Han, Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Zhang Zhong-hua, Huang San-wen, Wang Ye, Cheng Zhou-chao, Zhang Ruo-wei, Mu Sheng-qi, LI Man, Zhang Zhen-xian, Fang Zhi-yuan. 2011. Mapping QTLs for fruit-associated traits in *Cucumis sativus* L. Scientia Agricultura Sinica, 44 (24): 5031 - 5040. (in Chinese)
- 苗 晗, 顾兴芳, 张圣平, 张忠华, 黄三文, 王 烨, 程周超, 张若伟, 穆生奇, 李 曼, 张振贤, 方智远. 2011. 黄瓜果实相关性状 QTL 定位分析. 中国农业科学, 44 (24): 5031 - 5040.
- Mitsuo Inayama. 1989. The influence by bloomless rootstocks on production and quality of cucumber cultivars. Symposium of Breeding Technology Institute of Japan Seed Association: 9 - 15. (in Japanese)
- 稻山光男. 1989. キュウリ品種の収量、品質におよぼすブルームレス台木の影響. 日種協育種技術研究会シンポジウム, 9 - 15.
- Pei Xiao-bo, Xie Jing, Wang Yue, Yu Ji-zhu. 2009. Effects of grafting of pumpkin as rootstock on vitamin C, soluble sugar and prote in content in cucumber fruits. Journal of Anhui Agri Sci, 37 (2): 557 - 558, 607. (in Chinese)
- 裴孝伯, 解 静, 王 跃, 余纪柱. 2009. 嫁接处理对黄瓜果实 Vc, 可溶性糖和蛋白质的影响. 安徽农业科学, 37 (2) : 557 - 558, 607.
- Peterson G C, Pike L M. 1992. Inheritance of green mature seed-stage fruit color in *Cucumis sativus* L. J Amer Sci, 117: 643 - 645.
- Pierce I W, Wehner T C. 1990. Review of genes and linkage groups in cucumber. HortScience, 25 (6): 605 - 615.
- Poole C F. 1944. Genetics of cultivated cucurbits. J Hered, (35): 122 - 128.
- Rice C A, Rymal K S, Chambliss O L, Keim E J. 1981. Chromatographic and mass spectral analysis of cucurbitacins of three *Cucumis sativus* cultivars. J Agric Food Chem, 29 (1): 194 - 196.
- Samuels A L, Glass A D M, Ehret D L, Menzies J G. 1993. The effects of silicon supplementation on cucumber fruit: Changes in surface characteristics. Annals of Botany, 72: 433 - 440.
- Savvas D, Giotis D, Chatzieustratiou E, Bakea M, Patakioutas G. 2009. Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections. Environmental and Experimental Botany, 65: 11 - 17.
- Seki M. 1997. Effect of bloomless stock cultivar on the growth and mineral uptake of cucumber plants. Res Bull Aichi Agric Res Ctr, 29: 127 - 133.
- Serquen F C, Bacher J, Staub J E. 1997. Mapping and QTL analysis of horticultural traits in a narrow cross in cucumber (*Cucumis sativas* L.) using random amplified polymorphic DNA makers. Molecular Breeding, 3 (4): 257 - 268.
- Shanmugasundaram S, Williams P H, Peterson C E. 1971. Inheritance of resistance to powdery mildew in cucumber. Phytopathology, 61: 1218 - 1221.
- Shen Di. 2009. Analysis of population genetic diversity in *Cucumis sativus* L. var. *Xishuangbannanensis* and study on the QTL mapping of fruit flesh color in cucumber [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Science.
- 沈 镡. 2009. 西双版纳黄瓜群体遗传多样性分析及黄瓜果肉色 QTL 定位研究[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Shen Di, Fang Zhi-yuan, Li Xi-xiang, Li Quan-hui, Cheng Jia-qi, Song Jiang-ping, Wang Hai-ping, Qiu Yang. 2011. Inheritance of fruit flesh color in *Cucumis sativus* L. Journal of Plant Genetic Resources, 12 (2): 216 - 222. (in Chinese)
- 沈 镡, 方智远, 李锡香, 李全辉, 程嘉琪, 宋江萍, 王海平, 邱 杨. 2011. 黄瓜果肉色的遗传分析. 植物遗传资源学报, 12 (2): 216 - 222.
- Smyth R R, Tallamy D W, Renwick J A A, Hoffmann M P. 2002. Effects of age, sex, and dietary history on response to cucurbitacin for *Acalymma vittatum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 104 (1): 69 - 78.
- Song Hui, Chen Jin-feng, Jack Staub. 2009. QTL analyses of fruit and carotenes content and mapping of carotenoid biosynthesis genes in cucumber

- (*Cucumis sativus* L.) . Beijing: The Crop Science Society of China: 108. (in Chinese)
- 宋 慧, 陈劲枫, Jack Staub. 2009. 黄瓜果肉颜色和类胡萝卜素含量 QTL 分析与相关合成基因的定位. 全国植物分子育种学术研讨会论文集. 北京: 中国作物学会: 108.
- Strong W J. 1931. Breeding experiments with the cucumber (*Cucumis sativus* L.) . Sci Arg, 11: 333 - 346.
- Sun Hong-tao, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan, Wu Tao, Pan Dan-dan. 2010. Genetic analysis and molecular localization of the fruit diameter in cucumber. Chinese Agricultural Science Bulletin. 26 (20): 38 - 42. (in Chinese)
- 孙洪涛, 秦智伟, 周秀艳, 武 涛, 潘丹丹. 2010. 黄瓜果实横径的遗传分析及分子标记. 中国农学通报, 26 (20): 38 - 42.
- Sun Xiao-dan, Shang Qing-mei, Qin Zhi-wei. 2011. Inheridity of white skin color cucumber immature fruit and AFLP analysis. North Horticulture, (3): 135 - 140. (in Chinese)
- 孙晓丹, 商庆梅, 秦智伟. 2011. 黄瓜嫩果白色果皮颜色遗传规律及其 AFLP 标记研究. 北方园艺, (3): 135 - 140.
- Sun Yong-dong, Zhang Xing-guo, Li Xin-zheng, Li Zhen-xia, Chen Bi-hua. 2008. Cloning and sequence analysis of a *CsEXP5* gene fragment from cucumber fruits. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 23 (1): 12 - 14. (in Chinese)
- 孙涌栋, 张兴国, 李新峥, 李贞霞, 陈碧华. 2008. 黄瓜果实 *CsEXP5* 基因片段的克隆与序列分析. 华北农学报, 23 (1): 12 - 14.
- Szwacka M, Krzymowska M, Malepszy S. 1999. Thaumatin expression in transgenic cucumber plants//Altman A, Ziv M, Izhar S. Plant Biotechnology and in vitro Biology in the 21st Century. Netherlands: Kluwer Academy Publishers: 609 - 612.
- Szwacka M, Krzymowska M, Osuch A, Kowalczyk M E, Malepszy S. 2002. Variable properties of transgenic cucumber plants containing the *thaumatin II* gene from *Thaumatococcus daniellii*. Acta Physiologiae Plantarum, 24 (2): 173 - 185.
- 藤枝国光. 1988. キュウリの少ブルー ム台木. 施設と園芸, (61): 24 - 27.
- Tetsuya Oyabu. 1990. The influences by bloomless stock on photosynthesis,  $^{14}\text{C}$  assimilate transportation and root  $\text{O}_2$  absorption of cucumber. Research bulletin of the Aichi-ken Agricultural Research Center, (22): 147 - 152. (in Japanese)
- 大薮哲也. 1990. 接ぎ木キュウリの光合成,  $^{14}\text{C}$  同化産物の転流及び根の酸素吸収量に及ぼすブルームレス台木の影響. 愛知県農業総合試験場研究報告, (22): 147 - 152.
- Tkachenkon N. 1935. Preliminary results of a genetic investigation of the cucumber, *Cucumis sativus* L. Bul Applied Plant Breed Ser, 29: 311 - 356.
- Vakalounakis D J. 1992. Heart leaf a recessive leaf shape marker in cucumber with disease resistance and other traits. J Hered, 83: 217 - 221.
- Walters S A, Wehner T C. 1998. Independence of the *mj* nematode resistance gene from 17 gene loci in cucumber. HortScience, 33 (6): 1050 - 1052.
- Walters S A, Shetty N V, Wehner T C. 2001. Segregation and linkage of several genes in cucumber. J Amer Soc Hort Sci, 126 (4): 442 - 450.
- Wang Dong-kai, Yang Wei, Liu Bo, Pan Kai, Wu Feng-zhi. 2012. Impact on main diseases and quality of cucumber with various cultivation management. North Horticulture, (9): 10 - 13. (in Chinese)
- 王东凯, 杨 威, 刘 博, 潘 凯, 吴凤芝. 2012. 不同栽培方式对设施黄瓜主要病害及品质的影响. 北方园艺, (9): 10 - 13.
- Wang Gui-ling, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan, Zhao Zhi-yun. 2007. Genetic analysis and SSR markers of tuberculate trait in *Cucumis sativus*. Chinese Bulletin of Botany, 24 (2): 168 - 172. (in Chinese)
- 王桂玲, 秦智伟, 周秀艳, 赵咫云. 2007. 黄瓜果瘤的遗传及 SSR 标记. 植物学通报, 24 (2): 168 - 172.
- Wang Gui-ling, Qin Zhi-we, Zhou Xiu-yan, Zhao Zhi-yun. 2008. Mapping quantitative trait loci influencing cucumber carpel length using simple sequence repeat markers. Acta Horticulture Sinica, 35 (4): 543 - 546. (in Chinese)
- 王桂玲, 秦智伟, 周秀艳, 赵咫云. 2008. 黄瓜瓜把长度 QTL 定位的研究. 园艺学报, 35 (4): 543 - 546
- Wang Jian-ke, Fang Xiao-xue, Li Xue-hong, Chen Yao, Fang Zheng-jie, Xu Yue-jin. 2013. Genetic study on immature fruit color of cucumber. Acta Horticulture Sinica, 40 (3): 479 - 486. (in Chinese)
- 王建科, 方小雪, 李雪红, 陈 瑶, 万正杰, 徐跃进. 2013. 黄瓜嫩果皮颜色的遗传研究. 园艺学报, 40 (3): 479 - 486.
- Wang Jian-ren, Li Xi-xiang, Wang Hai-ping, Qiu Yang, Song Jiang-ping, Zhang Xiao-hui, Shen Di. 2012. Molecular cloning and expression analysis of E-carotene desaturase gene from *Cucumis sativus* L. Molecular Plant Breeding, 10 (5): 520 - 527. (in Chinese)
- 王柬人, 李锡香, 王海平, 邱 杨, 宋江萍, 张晓辉, 沈 镡. 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 Shi-juan, Wang Yong-quan, Wang Shu-zhong, Zhang Zhen-xian, Gao Li-hong. 2010. Effects of Water and Nitrogen on Flavor Quality of Cucumber of Different Growing Seasons in Solar Greenhouse . Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 25 (3): 153 - 158. (in Chinese)

- 王实娟, 王永泉, 王树忠, 张振贤, 高丽红. 2010. 水氮处理对日光温室不同茬口黄瓜风味品质的影响. 华北农学报, 25 (3): 153 - 158.
- Wang Tie-chen, Wang Hai-rong, Li Hong-ling, Zhao Shi-chun, Wang Shi-kai. 2010. Effects of grafting on different rootstocks on wax characteristics of cucumber. China Vegetables, (8): 77 - 79. (in Chinese)
- 王铁臣, 王海荣, 李红岭, 赵士春, 王世凯. 2010. 不同砧木嫁接对黄瓜蜡粉性状的影响. 中国蔬菜, (8): 77 - 79.
- Wehner T C, Liu J S, Staub J E. 1998. Two-gene interaction and linkage for bitterfree foliage in cucumber. J. Amer Soc Hort Sci, 123: 401 - 403.
- Wei Yue, Wang Yong-ping, Li Wei-guan. 2009. Cloning and sequence analysis of cytosolic 6-phosphogluconate dehydrogenase gene cDNA from cucumber. Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 29 (10): 1954 - 1961. (in Chinese)
- 魏 跃, 王永平, 李为观. 2009. 黄瓜胞质 6 - 磷酸葡萄糖酸脱氢酶基因克隆及序列分析. 西北植物学报, 29 (10): 1954 - 1961.
- Welles G W H, Abak K, Buyukalaca S. 1999. Fruit quality of glasshouse cucumber (*Cucumis sativus* L.) as influenced by cultural factors. Acta Horticulturae, (492): 113 - 119.
- Wellington R. 1913. Mendelian inheritance of epidermal characters in the fruit of *Cucumis sativus*. Science, 38: 61.
- Wu Feng-zhi, Liu De, Luan Fei-shi. 1999. Effect of duration of protected cultivation on yield of cucumber. Journal of Northeast Agriculture I University, 30 (3): 245 - 248. (in Chinese)
- 吴凤芝, 刘 德, 栾非时. 1999. 大棚土壤连作年限对黄瓜产量及品质的影响. 东北农业大学学报, 30 (3): 245 - 248.
- Xu Kun-fan, Ai Xi-zhen, Zhang Xiao-hui, Xu Kang-le. 2005. Effect of nitrogen levels on quality of cucumber in solar greenhouse. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 14 (1): 162 - 166. (in Chinese)
- 徐坤范, 艾希珍, 张晓慧, 徐康乐. 2005. 氮素水平对日光温室黄瓜品质的影响. 西北农业学报, 14 (1): 162 - 166.
- Xu Yuan, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan. 2013. Cloning and expression analysis of fruit bending related gene *Cs14-3-3* in cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 40 (5): 896 - 904. (in Chinese)
- 徐 圆, 秦智伟, 周秀艳. 2013. 黄瓜果实弯曲相关基因 *Cs14-3-3* 的克隆及表达分析. 园艺学报, 40 (5): 896 - 904.
- Yamamoto Yukihiko. 1989. The influence by bloomless rootstock on absorption characteristics of inorganic nutrients of cucumber. Symposium of Breeding Technology Institute of Japan Seed Association, 19 - 36.
- 山本幸彦. 1989. キュウリの無機養分の吸収特性に及ぼすブルームレス台木の影響. 日種協育種技術研究会シンポジウム, 19 - 36.
- Yang Shuang-juan, Miao Han, Zhang Sheng-ping, Cheng Zhou-chao, Zhou Jian, Dong Shao-yun, Wehner T C, Gu Xing-fang. 2011. Genetic analysis and mapping of *gl-2* gene in cucumber (*Cucumis sativus* L.). Acta Horticulturae Sinica, 38 (9): 1685 - 1692. (in Chinese)
- 杨双娟, 苗 晗, 张圣平, 程周超, 周 健, 董邵云, Wehner T C, 顾兴芳. 2011. 黄瓜无毛基因 *gl-2* 的遗传分析和定位. 园艺学报, 38 (9): 1685 - 1692.
- Yang Yin-gui, Lou Qun-feng, Chen Jin-feng, Liu Qiang, Li Wei-guan. 2007. Structural analysis of the introns of cucumber *CSHSP70* gene. Scientia Agricultural Sinica, 40 (12): 2915 - 2919. (in Chinese)
- 杨寅桂, 娄群峰, 陈劲枫, 刘 强, 李为观. 2007. 黄瓜 *CSHSP70* 基因内含子结构分析. 中国农业科学, 40 (12): 2915 - 2919.
- Yin Wei-na, Si Long-ting. 2006. Genetic research on several quantitative characters in early stage cucumber. Chinese Agricultural Science Bulletin, 22 (1): 232 - 235. (in Chinese)
- 尹维娜, 司龙亭. 2006. 黄瓜早期若干数量性状遗传分析. 中国农学通报, 22 (1): 232 - 235.
- Younger V B A. 1952. Study of the inheritance of several characters in the cucumber [M. D. Dissertation]. University of Minnesota, S T, Paul.
- 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. 2008a. Genetic linkage map construction and location of QTLs for fruit-related traits in cucumber. Plant Breeding, 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. 2008b. Genetic mapping and QTL analysis of fruit and flower related traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred lines. Euphytica, 164: 473 - 491.
- Yu Ying-jun, Si Long-ting. 2010. Inheritance of the spine color and sex expression in cucumber. Journal of Shenyang Agricultural University, 41 (2): 152 - 155. (in Chinese)
- 郁映君, 司龙亭. 2010. 黄瓜瓜刺颜色与性型遗传规律的研究. 沈阳农业大学学报, 41 (2): 152 - 155.
- Zhang Chi, Guan Yuan, He Huan-le, Cao Chen-xing, Cai Run, Pan Jun-song. 2009. First-pass mapping of *Gl* gene with srp markers in cucumber. Journal of Shanghai Jiaotong University: Agricultural Science, 27 (4): 380 - 383. (in Chinese)
- 张 驰, 关 媛, 何欢乐, 曹辰兴, 蔡 润, 潘俊松. 2009. 利用 SRAP 分子标记对黄瓜 *Gl* 基因的初步定位分析. 上海交通大学学报:

- 农业科学版, 27 (4): 380 - 383.
- Zhang Hong-mei, Jin Hai-jun, Yu Ji-zhu, Xie Jing. 2007. Effects of different pumpkin rootstocks on growth and fruit quality of grafting cucumber. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 28 (3): 177 - 181. (in Chinese)
- 张红梅, 金海军, 余纪柱, 解 静. 2007. 不同南瓜砧木对嫁接黄瓜生长和果实品质的影响. *内蒙古大学学报*, 28 (3): 177 - 181.
- Zhang Lei, Si Long-ting, Li Kun. 2012. Genetic analysis of fruit length in cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 21 (3): 114 - 117. (in Chinese)
- 张 磊, 司龙亭, 李 坤. 2012. 黄瓜瓜条长度的遗传分析. *西北农业学报*, 21 (3): 114 - 117.
- Zhang Peng, Qin Zhi-wei, Wang Li-li, Zhou Xiu-yan, Wang Gui-ling. 2010a. Genetic analysis on bent characters of cucumber fruit. *Journal of Northeast Agricultural University*, 41 (1): 29 - 33. (in Chinese)
- 张 鹏, 秦智伟, 王丽莉, 周秀艳, 王桂玲. 2010a. 黄瓜果实弯曲性遗传分析. *东北农业大学学报*, 41 (1): 29 - 33.
- Zhang Peng, Qin Zhi-wei, Wang Li-li, Zhou Xiu-yan, Wang Gui-ling. 2010b. Mapping quantitative traits loci linked to bending fruit trait in cucumber. *Journal of Northeast Agricultural University*, 41 (11): 28 - 31. (in Chinese)
- 张 鹏, 秦智伟, 王丽莉, 周秀艳, 王桂玲. 2010b. 黄瓜果实弯曲性状的 QTL 定位. *东北农业大学学报*, 41 (11): 28 - 31.
- Zhang Sheng-ping. 2011. Genetic analysis and fine mapping for fruit bitterness gene in *Cucumis sativus* L. [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Science.
- 张圣平. 2011. 黄瓜果实苦味基因遗传分析及精细定位[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Zhang Sheng-ping, Miao Han, Cheng Zhou-chao, Liu Miao-miao, Zhang Zhong-hua, Wang Xiao-wu, Sun Ri-fei, Gu Xing-fang. 2011a. Genetic mapping of the fruit bitterness gene (*Bt*) in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (4): 709 - 716. (in Chinese)
- 张圣平, 苗 晗, 程周超, 刘苗苗, 张忠华, 王晓武, 孙日飞, 顾兴芳. 2011a. 黄瓜果实苦味基因 *Bt* 的初步定位. *园艺学报*, 38 (4): 709 - 716.
- Zhang Sheng-ping, Miao Han, Cheng Zhou-chao, Zhang Zhong-hua, Wu Jian, Sun Ri-fei, Gu Xing-fang. 2011b. The insertion-deletion (Indel) marker linked to the fruit bitterness gene (*Bt*) in cucumber. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 19 (4): 649 - 653. (in Chinese)
- 张圣平, 苗 晗, 程周超, 张忠华, 武 剑, 孙日飞, 顾兴芳. 2011b. 黄瓜果实苦味 (*Bt*) 基因的插入缺失 (Indel) 标记. *农业生物技术学报*, 19 (4): 649 - 653.
- Zhang Sheng-ping, Miao Han, Sun Ri-fei, Wang Xiao-wu, Huang San-wen, Todd C. Wehner, Gu Xing-fang. 2013. Localization of a new gene for bitterness in cucumber. *Journal of Heredity*, 104 (1): 134 - 139.
- Zhang Wei-wei, He Huan-le, Guan Yuan, Du Hui, Yuan Li-hua, Li Zheng, Yao Dan-qing, Pan Jun-song, Cai Run. 2010. Identification and mapping of molecular markers linked to the tuberculate fruit gene in the cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theor Appl Genet*, 120: 645 - 654.
- Zhang Wei-wei, Pan J S, He H L, Zhang C, Li Z, Zhao J L, Yuan X J, Zhu L H, Huang S W, Cai Run. 2012. Construction of a high density integrated genetic map for cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theor Appl Genet*, 124: 249 - 259.
- Zhang Wen-xin, Wei Yu-tang, Yu Hong-ru. 2005. Preliminary research on the quantitative inherited characters in cucumber. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 36 (2): 227 - 229. (in Chinese)
- 张文新, 魏毓棠, 于红茹. 2005. 黄瓜数量性状遗传的研究初报. *沈阳农业大学学报*, 36 (2): 227 - 229.
- Zhao Peng. 2011. Genetic analysis of carpodidium length in cucumber and identification of its quantative trait loci [M. D. Dissertation]. Ha'erbin: Dongbei Agricultural University. (in Chinese)
- 赵 鹏. 2011. 黄瓜瓜把长度的遗传分析及其 QTL 定位研究[硕士论文]. 哈尔滨: 东北农业大学.
- Zhao Qing-yuan, Liu Yong-xiang, Zhang Bo, Hao Feng-run. 1997. Study on correlation genetic parameters of main quantitative charactersistics protective cucumber. *Journal of Jilin Agricultural University*, 19 (3): 39 - 42. (in Chinese)
- 赵庆媛, 刘永香, 张 波, 郝风润. 1997. 保护地黄瓜主要数量性状相关遗传参数的研究. *吉林农业大学学报*, 19 (3): 39 - 42.
- Zhuang Yan. 2007. The study of cucumber soil microbial community diversity and quality of output by rotate and interplanting [M. D. Dissertation]. Harbin: Dongbei Agricultural University.
- 庄 严. 2007. 轮作对黄瓜土壤微生物多样性及产量品质的影响[硕士论文]. 哈尔滨: 东北农业大学.
- Zhu Jin, Bie Zhi-long, Xu Rong, Tang Mi, Pei Yun. 2006. Effects of different rootstocks on the growth, yield and quality of cucumber fruits. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 25 (6): 668 - 671. (in Chinese)
- 朱 进, 别之龙, 徐 容, 汤 谧, 裴 芸. 2006. 不同砧木嫁接对黄瓜生长、产量和品质的影响. *华中农业大学学报*, 25 (6): 668 - 671.