

甜瓜果实颜色 3 个质量性状基因的定位

杨光华¹, 范 荣¹, 杨小锋¹, 侯军亮², 袁士臣³, 曹 明¹, 王学林¹,
李劲松^{1,*}

(¹ 三亚市南繁科学技术研究院/南繁育种海南省工程实验室, 海南三亚 572000; ² 深圳华大基因研究院, 广东深圳 518083; ³ 新疆宝丰种业有限公司, 新疆昌吉 831100)

摘 要: 以甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 黄绿皮、白肉、无覆纹的自交系 ‘K1-7’ 为母本, 黄皮、橘红肉、无覆纹的自交系 ‘K3-92-1’ 为父本杂交, 组建 F₂ 遗传群体, 采用 MSG (multiplexed shotgun genotyping) 法对 F₂ 群体进行基因分型, 并在甜瓜全基因组范围内扫描 SNP 遗传标记。利用检测到的 44 722 个 SNP 标记位点进行高密度 Bin 遗传图谱的构建, 并对甜瓜果皮底色、覆纹颜色和果肉颜色等 3 个质量性状进行遗传分析和基因定位。结果表明, 果皮底色和果肉颜色由单基因控制, 黄绿果皮和橘红色果肉为显性性状, 果皮底色基因定位在 4 号染色体 409 828 ~ 835 625 bp 区间内, 长度约为 425 kb, 果肉颜色基因定位在 9 号染色体 20 433 942 ~ 20 573 889 bp 区间内, 长度约为 139 kb, 覆纹颜色由两个有上位效应的基因控制, 其中 1 个基因位点与果皮颜色控制位点在同一区域, 1 个基因定位在 2 号染色体末端 23 736 803 ~ 23 787 235 bp 区间内, 长度约为 51 kb。

关键词: 甜瓜; 果皮底色; 果皮覆纹; 果肉颜色; SNP 标记; 基因定位

中图分类号: S 652

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 05-0898-09

Construction of a Highly Dense Genetic Map Using SNP and Mapping of Three Qualitative Traits in *Cucumis melo*

YANG Guang-hua¹, FAN Rong¹, YANG Xiao-feng¹, HOU Jun-liang², YUAN Shi-chen³, CAO Ming¹,
WANG Xue-lin¹, and LI Jin-song^{1,*}

(¹Sanya Science & Technology Academy For Crop Winter Multiplication/Hainan Engineering Laboratory for Crop Winter Multiplication and Breeding, Sanya, Hainan 572000, China; ²Beijing Genomics Institute-Shenzhen, Shenzhen, Guangdong 518083, China; ³Xinjiang Baofeng Seeds Co., Ltd, Changji, Xinjiang 831100, China)

Abstract: A Bin map of melon was constructed using a F₂ population developed from a crossing the melon inbred lines between ‘K1-7’ (green-yellow primary skin color, white flesh color and absence secondary skin color) and ‘K3-92-1’ (yellow primary skin color, red-orange flesh color and absence secondary skin color). A genotyping method based on restriction named MSG was applied to genotype for the F₂ population, and then SNPs had been scanned in the genome-wide of melon. The Bin map included 44 722 SNPs, and then genetic analysis and gene mapping had been done for primary skin color, secondary skin color and flesh color. Genetic analysis showed that the primary skin color and flesh color is determined by

收稿日期: 2013 - 12 - 09; 修回日期: 2014 - 04 - 21

基金项目: 海南省重大科技项目 (ZDX2013010); 海南省应用技术与开发专项 (ZDXM2014044)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: fyseed@163.com)

a single gene separately, in addition, the character of green-yellow primary skin color and red-orange flesh color is dominant inheritance. The genetic loci control of primary skin color was mapped on chromosome 4 of melon, narrowed the range of 409 828 bp to 835 625 bp (425 kb region), the genetic loci control of flesh color was mapped on chromosome 9, narrowed the range of 20 433 942 bp to 20 573 889 bp (139 kb region). The genetic control of secondary skin color was found to be complex, involving two loci with epistatic interactions. One of these loci was the same region as the genetic loci control of primary skin color trait, the other gene loci was mapping on chromosome 2, narrowed the range of 23 736 803 bp to 23 787 235 bp (51 kb region).

Key words: melon; primary skin color; secondary skin color; flesh color; SNP marker; gene mapping

甜瓜 (*Cucumis melo* L., $2n = 2x = 24$) 具有丰富的遗传多态性, 特别是果实相关性状的多样性非常高, 果实形状、果实大小、果皮颜色、果肉颜色等都具有丰富的变异类型 (Stepansky et al., 1999; Burger et al., 2009)。甜瓜果皮颜色主要有绿色、黄色、白色、橘色、红色、灰色和这些颜色的混合色, 果肉颜色主要有橘色、橘红色、绿色、白色和这些颜色的混合色 (Watanabe et al., 1991; Goldman, 2002)。在果实成熟期, 一些甜瓜外果皮除了有果皮底色, 即主要颜色, 还会出现果皮覆纹, 即次要颜色或者第二颜色 (马双武和刘君璞, 2006)。果皮覆纹颜色可分为无、浅黄、黄、深黄、浅绿、绿、深绿和墨绿等 7 种 (López-Sesé et al., 2003)。

据文献 (刘文革, 2000、2004) 介绍: 控制果皮底色的基因有 *Y* (外果皮黄色, 对白色果皮呈显性) 和 *Wi* (嫩果果皮白色, 对嫩果果皮绿色呈显性); 果肉颜色基因有 *gf* (绿肉) 和 *wf* (白色果肉, 对橘红色果肉呈隐性); 果皮覆纹基因有 *Mt* 和 *Mt-2* (对正常颜色呈显性, 并且有一定的上位效应)、*st* 和 *st-2* (有条带果皮, 对无条带呈隐性)、*sp* (有斑点果皮)。近年来, 有研究者通过遗传图谱构建、基因组文库构建和 QTL 定位等方法, 定位了控制果皮和果肉颜色基因位点所在, 其中一些果肉相关基因与类胡萝卜素合成有关 (Eduardo et al., 2007; Cuevas et al., 2009; Diaz et al., 2011)。

本研究中以黄皮、橘红肉、无覆纹的甜瓜 ‘K3-92-1’ 和黄绿皮、白肉、无覆纹的 ‘K1-7’ 为亲本材料, 利用 MSG (multiplexed shotgun genotyping) 法对 F_2 群体进行基因分型, 并在甜瓜全基因组范围内扫描 SNP 遗传标记, 利用这些标记构建甜瓜 Bin 遗传图谱。结合表型数据、基因型数据和遗传图谱, 实现对甜瓜果皮颜色、果肉颜色、覆纹的染色体定位, 并获取与之紧密连锁的标记, 为利用分子标记辅助选育目标皮色和肉色的甜瓜新品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以新疆宝丰种业有限公司提供的甜瓜 ‘金蜜六号’ 的父本 ‘K3-92-1’ 和母本 ‘K1-7’ 为材料, 构建 F_2 代分离群体。父本 ‘K3-92-1’ 为自交系, 平均叶长 21.6 cm, 平均叶宽 29.3 cm, 厚皮网纹甜瓜, 浅黄皮, 细密网纹, 果肉橘红色, 平均单瓜质量 2.4 kg, 果形指数 1.55, 边部可溶性固形物含量 7.4%, 中心可溶性固形物含量 11.9%。母本 ‘K1-7’ 为由哈萨克斯坦一农家品种 ‘羊头’ 自交选育而成的优良单瓜系, 平均叶长 24.1 cm, 平均叶宽 34.5 cm, 厚皮甜瓜, 瓜较大, 果柄端为黄绿色皮, 果脐端为金黄色皮, 细稀网纹, 果肉白色, 平均单瓜质量 3.0 kg, 果形指数 1.52, 边部可溶性固形物含量 5.1%, 中心可溶性固形物含量 7.5%。

1.2 试验设计

试验于 2011—2013 年在三亚市热带设施农业科技示范园区的南繁育种隔离温室（WSGG-8430 隔离温室）进行。

2011—2013 年以 K1-7 (P_1) 为母本，以 K3-92-1 (P_2) 为父本进行杂交，获得杂交一代 (F_1)，将其严格自花授粉后获得 F_2 群体。2012 冬季种植 P_1 、 P_2 和 F_1 各 20 株， F_2 500 株。株距 60 cm，行距 120 cm，采用吊蔓栽培的方式，单蔓整枝，留单瓜，按照常规田间管理。

1.3 性状调查与遗传分析

在果实成熟期，根据《甜瓜种质资源描述规范和数据标准》（马双武和刘君璞，2006）的描述，调查 P_1 、 P_2 及 F_2 群体各单株的果皮底色、果皮覆纹有无和果肉颜色，根据表型鉴定结果，计算分离比，使用 Microsoft Excel 2003 软件进行数据统计分析，使用 SPSS17.0 对结果进行卡方检测。

1.4 基因定位

1.4.1 SNP 标记分析

取亲本 ‘K1-7’ (P_1)、‘K3-92-1’ (P_2) 及 F_2 群体各单株的嫩叶，用改良的 CTAB（十六烷基三甲基溴化铵）法提取基因组 DNA。

取 1 μ g 基因组 DNA，用限制性内切酶将其随机打断，电泳回收所需长度的 DNA 片段加上特定接头，构建基因组文库，通过 Agilent 2100 生物分析仪和 Hiseq2000 高通量测序平台对文库进行测序分析。

根据识别标签序列得到每个个体的测序 reads，运用 SOAP2.20 软件（Li et al., 2009a），以甜瓜 DHL92 为参考基因组（Garcia-Mas et al., 2012），进行序列对比，结果用 SAMtools 0.1.8、realSFS 0.983 软件转换、分析（Li et al., 2009b），鉴定每个位点，然后对结果进行过滤，过滤标准为 $50 \leq \text{深度} \leq 2\ 500$ ，位点突变概率 $\geq 95\%$ ，得到高可信度的 SNP 集。以 SNP 集为参考，过滤得到亲本与群体的基因型。

1.4.2 遗传图谱的构建

大量的 SNP 导致很难对每个标记构建连锁遗传图谱，依据连续 SNP 组合而成的 Bin 基因构建 Bin 图谱能更加简单有效。

根据亲本与群体的基因型，选择以每 15 个 SNP 为 1 个窗口，每次滑动 1 个 SNP，确定每个窗口的基因型以及每个个体的交换位点，得到每个个体的 Bin 基因型。准备好的 Bin 基因型数据，使用 MSTMap 软件，作图法选择 Regression mapping 算法，作图函数选择 Kosambi's 函数构建遗传图谱（Wu et al., 2008）。用缩写 chr 加染色体序号命名染色体，如 chr01 表示第 1 号染色体。

1.4.3 基因定位

应用 WinQTLCart 2.5 软件，采用 CIM（复合区间作图法）进行基因定位。

2 结果与分析

2.1 遗传分析

对该群体的亲本、 F_1 及 F_2 群体的果皮底色、果肉颜色、果皮覆纹 3 个性状进行观察统计。如表 1 所示，母本果皮底色为黄绿色，父本为黄色， F_1 表现为黄绿色， F_2 群体中有 332 株为黄绿色，114 株为黄色。母本果肉颜色为白色，父本为橘红色（暂不区分颜色深浅）， F_1 为橘红色， F_2 群体中有

114 株为白色，325 株为橘红色。卡方检测表明，果皮底色、果肉颜色的分离比均约为 3 : 1，基本均符合孟德尔的一对基因的分离规律，为单基因控制的质量性状。其中黄绿皮、橘红肉表现为显性性状。母本果皮无覆纹，父本无覆纹，F₁ 带墨绿覆纹，F₂ 群体中有 256 株有墨绿覆纹，190 株无覆纹，分离比为 9 : 7，符合两对基因的共显性分离比。本研究群体是一个随机群体，符合后续的标记遗传分析。

表 1 甜瓜 F₂ 群体 3 个质量性状分离比例
Table 1 Segregation ratios of 3 qualitative traits in the F₂ progeny

性状 Trait	母本 Female parent	父本 Male parent	F ₁	F ₂		理论值 Theoretical ratio	卡方值 (χ ²) Chi-squared
				显性株数 Number of dominant individuals	隐性株数 Number of recessive individuals		
果皮底色 Primary skin color	黄绿 Green-yellow	黄 Yellow	黄绿 Green-yellow	332 (黄绿 Green-yellow)	114 (黄 Yellow)	3 : 1	0.048
果肉颜色 Flesh color	白 White	橘红 Ged-orange	橘红 Red-orange	325 (橘红 Ged-orange)	114 (白 White)	3 : 1	0.219
果皮覆纹 Secondary skin color	无 Absence	无 Absence	有 Presence	256 (有 Presence)	190 (无 Absence)	9 : 7	0.227

$\chi^2_{0.05,1} = 3.84.$

2.2 遗传图谱构建

对测序结果进行分析比对，结果如表 2 所示。除去非锚定序列，在双亲本和 F₂ 群体中共检测到 44 722 个 SNP 标记，平均每个 SNP 长为 8.21 kb，每条染色体上的 SNP 数量不同，以第 11 号染色体上的 SNP 最少，为 1 894 个，6 号染色体上的 SNP 最多，达 5 865 个；SNP 在各染色体上的分布范围从 1 SNP/4.7 kb (3 号染色体) 到 1 SNP/14.5 kb (11 号染色体)。经组合后，F₂ 群体中共产生 2 277 个 Bin 片段，片段长度从 20 kb 到 4.83 Mb 不等，平均长度为 138.95 kb，构建了总遗传距离为 1 296.174 cM 的 Bin 遗传图谱，10 号染色体图距最短 (77.997 cM)，1 号染色体图距最长 (143.278 cM)。在整个 F₂ 群体全部的基因型中，有 25.36% 的来自父本，24.67% 的来自母本，49.96% 为杂合型，说明 3 种基因型在总基因型中的比例接近 1 : 2 : 1 的分离比。

表 2 遗传图谱上 SNP、Bin 的分布
Table 2 Distributions of SNP and Bin in the Bin map

染色体 Chromosome	SNP 数量 SNP number	Bin 数量 Bin number	遗传距离/ cM Linkage distance
chr01	3 319	244	143.278
chr02	3 743	169	109.473
chr03	5 675	275	114.580
chr04	3 056	191	134.128
chr05	4 150	204	111.275
chr06	5 865	253	125.153
chr07	4 623	179	100.867
chr08	2 984	160	101.795
chr09	3 554	186	101.119
chr10	2 764	108	77.997
chr11	1 894	127	86.461
chr12	3 095	181	90.048
总计 Total	44 722	2 277	1 296.174

2.3 基因定位

对果皮底色、果肉颜色、果皮覆纹 3 个质量性状进行基因定位，结果如表 3 所示。果皮底色基因 EC、果肉颜色基因 FC、果皮覆纹基因 SC1、果皮覆纹基因 SC2 分别定在 4 号、9 号、4 号和 2 号染色体上，同时分别检测到了 4 个、136 个、4 个和 167 个与之连锁的 SNP 分子标记，其遗传距离分别为 0.6、70.9、0.6 和 10.7 cM。

表 3 甜瓜果实 3 个性状定位信息
Table 3 The information of genetic localization for the three traits of melon fruit

性状 Trait	名称 Name	染色体 Chromosome	标记数量 Markers	位置 Location	<i>LOD</i>	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominant effect	表型变异解释率 PVE
果皮底色 Primary skin color	EC	4	4	0.6	32.2165	0.3003	- 0.2920	0.4918
果肉颜色 Flesh color	FC	9	136	70.9	20.4268	- 0.2402	- 0.2214	0.0479
果皮覆纹 Secondary skin color	SC1	4	4	0.6	71.9193	- 0.3826	0.4017	0.6783
	SC2	2	167	107.6	50.9274	0.3472	0.3085	0.0827

果皮底色基因定位见图 1。上图纵坐标反映了 *LOD* 值大小，当 *LOD* 值大于 3 时，可以认为肯定连锁；下图纵坐标 *a* 值表示遗传效应的大小；上下图的横坐标表示遗传距离，两竖线之间都对应着一条染色体，从左到右分别为 1 号、2 号、3 号……12 号染色体。从图 1 中可以很明显地看出 12 条染色体不同区段的 *LOD* 值和遗传效应。果皮底色基因定位在 4 号染色体末端的 409 828 ~ 835 625 bp 区间内，长度约为 425 kb，其加性效应为 0.3003，表型变异解释率为 0.4918。

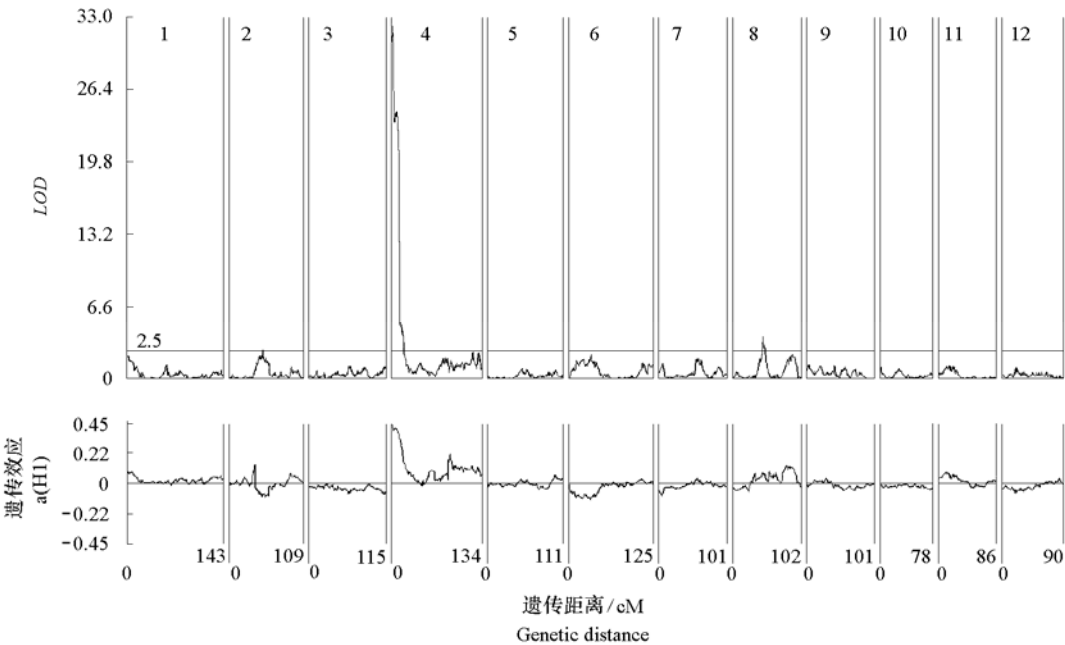


图 1 甜瓜果皮底色基因定位
Fig. 1 Genetic mapping of primary skin color in melon

果肉颜色基因定位在 9 号染色体 20 433 942 ~ 20 573 889 bp 区间内, 长度约为 139 kb, 加性效应为 -0.2402, 表型变异解释率为 0.0479, 基因定位图见图 2。

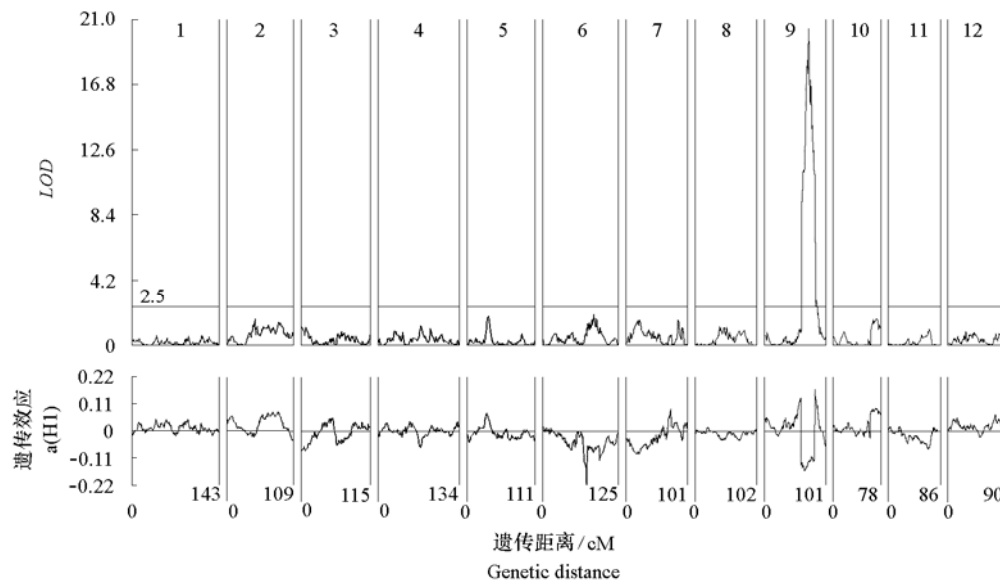


图 2 甜瓜果肉颜色基因定位

Fig. 2 Genetic mapping of flesh color in melon

在 F_2 群体中, 覆纹有无情况的分离比例接近 9:7, 推断该性状可能是由两个有互作作用的基因控制。通过重组单株基因型和表型, 同时通过重组交换单株进行精细定位, 确定基因所在区域 (图 3)。两个基因位点分别定位在 4 号染色体末端 (SC1) 和 2 号染色体末端 (SC2)。同时, 该 4 号染

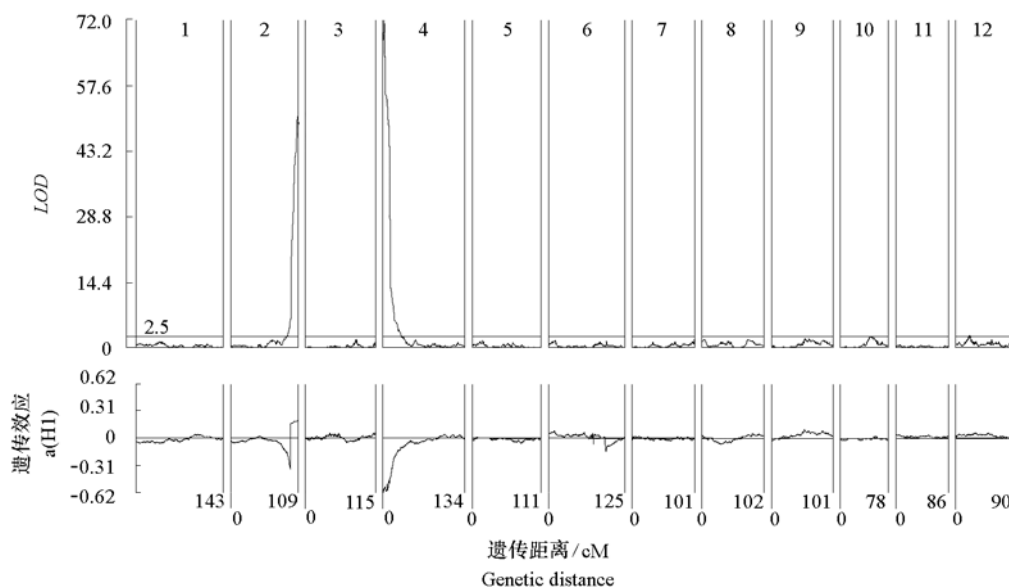


图 3 甜瓜覆纹颜色控制基因定位

Fig. 3 Genetic mapping of secondary skin color in melon

染色体上的基因与果皮底色控制基因位点区域相同。2 号染色体上的基因 (SC2) 定位在 23 736 803 ~ 23 787 235 bp 区间内, 长度约为 51 kb。进一步分析推断, 果皮底色对覆纹颜色表现为上位效应, 当果皮底色为黄色 (aa) 时, 不论覆纹控制基因为何种基因型, 均表现为无覆纹; 而当果皮底色为黄绿色时 (Aa/AA), 覆纹控制基因为父本型 (Bb/BB) 时, 果皮表面有墨绿覆纹, 覆纹控制基因为纯合母本型 (bb), 果皮表面无覆纹。

3 讨论

3.1 甜瓜遗传图谱构建

构建遗传连锁图谱有助于开展目标基因的定位、分子辅助育种及图位克隆重要农艺性状基因。构建高密度的甜瓜遗传图谱和不断利用新开发的标记构建饱和遗传图谱仍然是目前甜瓜基因组学研究的重要内容之一。

自从 Pitrat (1991) 利用形态标记构建了甜瓜首幅遗传连锁图谱以来, 国内外一些学者利用 RFLP、AFLP、RAPD、SSR 等标记技术, 采用网纹甜瓜为作图材料, 构建了十几张甜瓜遗传图谱, 并对一些重要农艺性状进行了 QTL 定位 (Baudracco-Arnas & Pitrat, 1996; Oliver et al., 2001; Périn et al., 2002; Gonzalo et al., 2005)。这些图谱遗传背景相同, 图谱密度不够饱和且存在较大的间隔区间, 造成多数重要农艺性状基因没有进行准确定位。第三代分子标记技术 (SNP 标记) 的利用, 使标记在甜瓜基因组上的分布越来越丰富。

本研究中所构建的甜瓜 Bin 遗传图谱, 含有 44 722 个 SNP 标记, 2 277 个 Bin 片段。同前两代分子标记构建的连锁图谱相比, 本研究中用 SNP 标记构建的图谱所包含的标记数量远远高于其他研究, 大大提高了标记密度。虽然 Deleu 等 (2009) 利用甜瓜 EST 序列开发了大量的 SNP 标记, 并将这些标记定位于甜瓜的遗传连锁图谱上, 但基于甜瓜已有 EST 序列的测序而扫描出的遗传标记密度, 将远远小于本研究在全基因范围内扫描的遗传标记密度。

3.2 甜瓜果皮颜色定位

颜色性状在各类作物上都是比较重要的商品性状, 包括外在颜色和内在颜色, 独特的颜色往往更受消费者欢迎。因此农作物颜色性状的遗传研究开展得较早, 一般将其视为质量性状, 获得的研究结果也基本是质量性状遗传 (Kooistra, 1971)。果皮颜色和果肉颜色的多样性必然会使得甜瓜育种朝着多元化的方向发展, 增加市场对不同类型甜瓜的需求。

Monforte 等 (2004) 以甜瓜 F₂ 群体和 DHLs 群体为研究对象, 果皮颜色分离为黄色和绿色, 认为果皮颜色遗传相对复杂, 可能受两个以上的带有上位效应的位点控制。本研究中将果皮底色控制位点定位到 4 号染色体, 覆纹颜色发现了两个基因位点 (暂命名为 SC1 和 SC2), SC1 位点与果皮底色位点在同一区域, SC2 定位在 2 号染色体上。从表型统计来看, 果皮颜色对覆纹颜色表现出上位效应, 即 SC1 对 SC2 有上位效应。很多甜瓜外在颜色由果皮底色和覆纹颜色组成, 但以往对甜瓜果实在颜色简单地从果实颜色单一性状统计, 分析结果可能不够准确。本研究中将果皮颜色的果皮底色和果皮覆纹颜色分开讨论, 更加深入的揭示果皮颜色遗传规律, 更好地为甜瓜分子辅助育种提供指导。

3.3 甜瓜果肉颜色基因定位

在甜瓜果肉颜色方面的研究相对较多, 果肉颜色主要是由单个基因控制, 并且将其定位到第 9 连锁群 (Fukino et al., 2004; 王贤磊 等, 2011), 同时 Cuevas 等 (2009) 也将 1 个与果肉颜色形成

有关的 β -胡萝卜素合成基因定位到第 9 连锁群。本研究中以白色果肉甜瓜和橘红果肉甜瓜构建的 F_2 群体为材料, 将果肉颜色位点定位在 9 号染色体。Monforte 等 (2004) 将绿色果肉基因位点定位在第 1 连锁群, 并且其与绿肉 (*gf*) 位点相符。本研究中未引入绿色果肉甜瓜材料, 因此绿色果肉、白色果肉和橘色果肉两两之间的遗传规律和控制位点, 仍需进一步的试验证明。

甜瓜果肉颜色除了受主要基因控制, 同时也受其他基因修饰 (Eduardo et al., 2007), 一些与果肉颜色深浅相关的 QTL 被定位到第 3、6 和 7 连锁群体 (Fernández-Trujillo et al., 2011; Esteras et al., 2013)。本研究中仅就甜瓜 F_2 分离群体中的果肉颜色判断为白色或橘红色, 但在实际调查中发现分离后代果肉颜色深浅不同, 肉眼难以准确分级, 由此可见, 确实存在相应的修饰基因在甜瓜果肉颜色形成过程中发挥着修饰作用。

References

- Baudracco-Arnas S, Pitrat M. 1996. A genetic map of melon (*Cucumis melo* L.) with RFLP, RAPD, isozyme, disease resistance and morphological markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 (1-2): 57-64.
- Burger Y, Paris H S, Cohen R, Katzir N, Tadmor Y, Lewinsohn E, Schaffer A A. 2009. Genetic diversity of *Cucumis melo*. *Hortic Rev*, 36: 165-198.
- Cuevas H E, Staub J E, Simon P W, Zalapa J E. 2009. A consensus linkage map identifies genomic regions controlling fruit maturity and beta-carotene-associated flesh color in melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (4): 741-756.
- 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 Biology*, 9 (1): 90.
- Diaz A, Fergany M, Formisano G, Ziarsolo P, Blanca J, Fei Z J, Staub J E, Zalapa J E, Cuevas H E, Dace G, Oliver M, Boissot N, Dogimont C, Pitrat M, Hofstede R, Koert P, Harel-Beja R, Tzuri G, Portnoy V, Cohen S, Schaffer A, Katzir N, Xu Y, Zhang H Y, Fukino N, Matsumoto S, Garcia-Mas J. 2011. A consensus linkage map for molecular markers and quantitative trait loci associated with economically important traits in melon (*Cucumis melo* L.). *BMC Plant Biology*, 11 (1): 111-125.
- Eduardo I, Arús P, Monforte A J, Obando J, Fernandez-Trujillo J P, Martinez J A, Alarcon A L, Alvarez J M, van der Knaap E. 2007. Estimating the genetic architecture of fruit quality traits in melon using a genomic library of near isogenic lines. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 132 (1): 80-89.
- Esteras C, Formisano G, Roig C, Díaz A, Blanca J, Garcia-Mas J, Gómez-Guillamón M L, López-Sesé A I, Lázaro A, Monforte A J, Picó B. 2013. SNP genotyping in melons: Genetic variation, population structure, and linkage disequilibrium. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (5): 1285-1303.
- Fernández-Trujillo J P, Picó B, Garcia-Mas J, Álvarez J M, Monforte A J. 2011. Breeding for fruit quality in melon // Jenks M A, Bebeli P. Breeding for fruit quality. John Wiley and Sons: 261-278.
- Fukino N, Kunihiya M, Matsumoto S. 2004. Characterization of recombinant inbred lines derived from crosses in melon (*Cucumis melo* L.), 'PMAR No. 5' \times 'Harukei No. 3'. *Breeding Science*, 54 (2): 141-145.
- Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, Bourgeois M, Mir G, González V M, Hénaff E, Cámara 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 M, Weng, Y Q, 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.). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (29): 11872-11877.
- Goldman A. 2002. Melons: For the passionate grower. New York: Artisan Pub.
- 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.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110 (5): 802-811.
- Kooistra E. 1971. Inheritance of fruit flesh and skin colours in powdery mildew resistant cucumbers (*Cucumis sativus* L.). *Euphytica*, 20 (4): 521-523.

- Li R, Yu C, Li Y, Lam T, Yiu S, Kristiansen K, Wang J. 2009a. SOAP2: An improved ultrafast tool for short read alignment. *Bioinformatics*, 25 (15): 1966 – 1967.
- Li R, Li Y, Fang X, Yang H, Wang Jian, Kristiansen K, Wang Jun. 2009b. SNP detection for massively parallel whole-genome resequencing. *Genome Research*, 19 (6): 1124 – 1132.
- Liu Wen-ge. 2000. The list of genes of melon (*Cucumis melo*). *China Watermelon and Muskmelon*, (2): 37 – 40. (in Chinese)
刘文革. 2000. 甜瓜 (*Cucumis melo*) 基因目录. *中国西瓜甜瓜*, (2): 37 – 40.
- Liu Wen-ge. 2004. The list of genes of melon (*Cucumis melo*) (2002). *China Watermelon and Muskmelon*, (4): 44 – 45. (in Chinese)
刘文革. 2004. 甜瓜基因目录 (2002). *中国西瓜甜瓜*, (4): 44 – 45.
- López-Sesé A I, Staub J E, Gómez-Guillamón M L. 2003. Genetic analysis of Spanish melon (*Cucumis melo* L.) germplasm using a standardized molecular-marker array and geographically diverse reference accessions. *Theoretical and Applied Genetics*, 108 (1): 41 – 52.
- Ma Shuang-wu, Liu Jun-pu. 2006. Descriptors and data standard for melon (*Cucumis melo* L.). Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
马双武, 刘君璞. 2006. 甜瓜种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社.
- Monforte A J, Oliver M, Gonzalo M J, Alvarez J M, Dolcet-Sanjuan R, Arús P. 2004. Identification of quantitative trait loci involved in fruit quality traits in melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 108 (4): 750 – 758.
- 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 (5): 836 – 845.
- Périn C, Hagen L, 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. *Theoretical and Applied Genetics*, 104 (6 – 7): 1017 – 1034.
- Pitrat M. 1991. Linkage groups in *Cucumis melo* L. *Journal of Heredity*, 82 (5): 406 – 411.
- Stepansky A, Kovalski I, Perl-Treves R. 1999. Intraspecific classification of melons (*Cucumis melo* L.) in view of their phenotypic and molecular variation. *Plant Systematics and Evolution*, 217 (3 – 4): 313 – 332.
- Wang Xian-lei, Gao Xing-wang, Li Guan, Wang Hui-lin, Geng Shou-dong, Kang Feng, Nie Xiang-xiang. 2011. Construction of a melon genetic map with fruit and seed QTLs. *Hereditas*, 33 (12): 1398 – 1408. (in Chinese)
王贤磊, 高兴旺, 李冠, 王惠林, 耿守东, 康锋, 聂祥祥. 2011. 甜瓜遗传图谱的构建及果实与种子 QTL 分析. *遗传*, 33 (12): 1398 – 1408.
- Watanabe K, Saito T, Hirota S, Takahashi B, Fujishita N. 1991. Carotenoid pigments in orange, light orange, green and white flesh colored fruits of melon (*Cucumis melo* L.). *Journal of the Japanese Society for Food Science and Technology*, 38: 153 – 159.
- Wu Y, Bhat P R, Close T J, Lonardi S. 2008. Efficient and accurate construction of genetic linkage maps from the minimum spanning tree of a graph. *PLoS Genetics*, 4 (10): e1000212.