

张微微, 潘俊松, 蒋 苏, 等. 黄瓜 RIL 群体侧枝相关性状 QTL 定位[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(1): 174-180.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2017.01.028

黄瓜 RIL 群体侧枝相关性状 QTL 定位

张微微^{1,2}, 潘俊松², 蒋 苏², 何欢乐², 俞平高¹, 蔡 润²

(1. 上海农林职业技术学院园艺园林系, 上海 201699; 2. 上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240)

摘要: 利用侧枝长势弱、萌发早的华北类型品系 S94 和侧枝长势强、萌发晚的欧洲类型品系 S06 构建的 224 个 F_{6,7} 代重组自交系(RIL)群体, 对春、秋两季 F₇ 黄瓜侧枝相关性状表型进行研究。利用重组自交系群体构建遗传图谱, 采用 WinQTLcart2.5 软件复合区间作图法, 对 4 个侧枝相关性状[侧枝总长(*lbt*)、侧枝均长(*lbal*)、侧枝数目(*lbn*)和第一侧枝节位(*flbn*)] QTL 位点进行检测。结果显示, 4 个侧枝相关性状在秋、春两季共检测到 45 个 QTLs 位点(秋季 29 个, 春季 16 个), 分布于全部 7 条染色体上。在侧枝相关性状中, 春、秋两季相同性状都能稳定检测到的 QTL 有 8 个, 其中 2 个 QTL 侧枝均长 QTL *lbal1.1* (秋季贡献率 16.4%, 春季贡献率 13.5%) 和侧枝总长 QTL *lbt1.1* (秋季贡献率 21.2%, 春季贡献率 26.9%) 在两季的贡献率都高于 10%, 其余位点的贡献率(>10%) 都在单一季节表现。

关键词: 黄瓜; 遗传图谱; 侧枝; QTL

中图分类号: S642.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2017)01-0174-07

Genetic mapping of QTL associated with lateral branch-related traits using recombinant inbred lines population in cucumber (*Cucumis sativus* L.)

ZHANG Wei-wei^{1,2}, PAN Jun-song², JIANG Su², HE Huan-le², YU Ping-gao¹, CAI Run²

(1. Horticulture and Landscape College, Shanghai Vocational College of Agriculture and Forestry, Shanghai 201699, China; 2. School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China)

Abstract: A set of 224 recombinant inbred lines (RILs) were derived from a cross between S94 (Northern China type with weak lateral branch growth potential and early lateral branch sprouting time) and S06 (Northern European type with strong lateral branch growth potential and late lateral branch sprouting time). The phenotypic data in different seasons (F₇ in spring and F₇ in autumn) were used to identify the quantitative trait loci for four lateral branch-related traits (lateral branch total length (*lbt*), lateral branch average length (*lbal*), lateral branch number (*lbn*), and first lateral branch node (*flbn*)) using WinQTLcart2.5 software. The results showed a total of 45 QTLs for lateral branch-related traits were detected in F₇ in autumn (29) and spring (16), and the QTLs distributed in all seven chromosomes. Of all lateral branch-related traits, QTLs of same traits detected both in spring and autumn were eight, of which lateral branch average length *lbal1.1* (16.4% in autumn, 13.5% in spring) and lateral branch total length *lbt1.1* (21.2% in autumn, 26.9% in spring) had stable position and higher contribution in both seasons, and the rest of loci showed high contribution (> 10%) in a single season.

收稿日期: 2016-05-17

基金项目: 上海市自然科学基金项目(15ZR1429800)

作者简介: 张微微(1981-), 女, 黑龙江鸡西人, 博士研究生, 高级工程师, 主要从事黄瓜分子育种。(Tel) 13381798786; (E-mail) zhangww@shafu.edu.cn

通讯作者: 蔡 润, (Tel) 021-34206938; (E-mail) cairun@sjtu.edu.cn

Key words: cucumber; genetic map; lateral branch; QTL

黄瓜(*Cucumis sativus* L.) 是世界上普遍栽培的蔬菜作物, 也是中国保护地生产中的主要蔬菜作物,

对蔬菜周年供应起着重要保障作用。目前黄瓜育种方向主要有2个:①提高黄瓜单位面积产量,例如侧枝、抗病性等性状的改良育种;②提高商品性状价值,例如刺大小、果型指数等。黄瓜侧枝是其形态结构的重要组成部分,是影响产量的重要因素。侧枝性状一方面通过影响结瓜数而影响产量,另一方面通过影响营养分配等间接影响产量。目前,对于黄瓜侧枝方面的研究报道较少。

Serquen 等^[1]在遗传图谱上定位了4个与黄瓜侧枝数目有关的 QTL。Fazio 等^[2]定位了13个多侧枝性状(MLB)的 QTL 位点。Li 等^[3]在 RAPD 标记连锁图谱上定位了侧枝性状 *lb* 位点。Wang 等^[4]将侧枝数目(*lbn*)和平均侧枝长度(*lbl*)性状进行了 QTL 定位。Jiang 等^[5]定位了4个侧枝相关性状 QTL(侧枝均长 *lbal*、侧枝总长 *lbtl*、侧枝数目 *lbn* 和第一侧枝节位 *flbn*)。但上述研究中存在一些问题:①侧枝调查标准不同,例如 Serquen 等^[1]和 Fazio 等^[2]调查的是长度大于 25 cm,可结瓜侧枝;②调查群体差异, Li 等^[3]和 Wang 等^[4]所用的是不可重复的 F_2 群体;③定位的遗传图谱不同,上述研究所用图谱大部分是由随机标记构成,并且标记数目较少,定位价值有限。

采用分子标记辅助选择(Marker-assisted selection, MAS)方法,可通过与性状紧密连锁的分子标记间接选择目标基因。由于是从 DNA 水平上进行检测,避免了植株时空表达上的影响,可早期广泛地进行目标性状选择,也可进行多个性状联合选择,因此大大提高育种效率和缩短育种进程。本研究利用重组自交系和较高密度遗传图谱对黄瓜侧枝相关的重要性状进行 QTL 定位分析,了解黄瓜侧枝萌发的影响因素,同时确定与侧枝性状紧密连锁的分子标记,为今后黄瓜侧枝相关性状的选育工作(基因定位或 MAS)提供可靠依据。

1 材料与方法

1.1 黄瓜 RIL 群体构建

黄瓜品系 S94(母本)和 S06(父本)由上海交通大学农业与生物学院黄瓜课题组提供,均为多代自交纯系(>10代)。S94 品系属华北类型,侧枝萌发时间早,侧枝生长势弱;S06 品系属欧洲类型,侧枝萌发时间晚,侧枝生长势强。2003 年春季 S94 和 S06 杂交产生 F_1 ,而后 F_1 植株自交获得 F_2 ;2004 年

春季在 F_2 群体中随机选择定植 252 株^[6],通过单粒传(Single-seed descent, SSD)方法获得 224 个 F_6 永久群体(RIL)^[7-8]。对全雌类型植株喷施硝酸银溶液进行诱雄处理^[9]。

1.2 加密遗传图谱构建

1.2.1 黄瓜基因组 DNA 提取 采用 CTAB 法^[10]提取黄瓜基因组 DNA。提取的 DNA 进行 0.8% 琼脂糖凝胶电泳,以 50 ng/ μ l λ DNA 为标准,估计 DNA 浓度。

1.2.2 SSR 标记来源 用 2 010 个标记进行 S94 和 S06 两个亲本的多态性分析。SSR 系列标记 1 920 个,源于黄瓜全基因组测序计划开发,由中国农业科学院蔬菜花卉研究所黄三文教授馈赠;CM、CMMS 和 CSJCT 系列标记共 90 个,引物序列分别参照 Kong 等^[11]、Chiba 等^[12]和 Watcharawongpaiboon 等^[13]的文献。引物均由生物(上海)工程有限公司合成。

1.2.3 SSR-PCR 反应及连锁分析 SSR-PCR 反应程序:94℃变性 5 min;94℃ 30 s,50℃ 30 s,72℃ 30 s,30 个循环;72℃ 5 min。PCR 产物用 6% 聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,电泳缓冲液为 1×TBE,50 W 恒功率电泳 1.5 h。电泳后采用银染法^[14]进行显色,白炽灯下观察电泳结果,统计数据和拍照。

本研究将原有 S94×S06 图谱^[7]上 257 个标记(206 个 SRAP 标记、25 个 SCAR 标记、22 个 SSR 标记、1 个 STS 标记和 3 个 MTM 标记)及新 SSR 标记的分离数据一起用于构建图谱。为了提高图谱准确性,采用 JoinMap 软件^[15]先构建 SSR 框架图谱,再利用 Fixed Order module 模块将其他类型标记添加到框架图谱中。

1.3 QTL 定位

1.3.1 侧枝相关性状统计 于植株第 20 片真叶展开时调查侧枝性状,测量前 10 节(第 1 片真叶开始算起)的 4 个侧枝性状,包括侧枝总长(*lbtl*)、侧枝均长(*lbal*,侧枝总长/侧枝数目)、侧枝数目(*lbn*)和第一侧枝起始节位(*flbn*)。对长度 ≥ 0.1 cm 的侧枝进行统计,因侧枝起始节位表示侧枝萌发的早晚,无侧枝植株的侧枝起始节位记为 10^[5]。

1.3.2 QTL 分析和命名 用 WinQTL Cart 2.5 软件^[16]进行 QTL 分析。经过 1 000 次排序确定每个 QTL 的 LOD 值达到显著水平($P < 0.05$)。采用复合区间作图法进行全基因组扫描(步移速度 1 cM),背景参数为

3 cM 窗口大小,控制标记数为 15,采用回归方法-正向进行。区域内 $LOD \geq 3.0$ 时读取 LOD 值最高处 QTL 的准确位点,如果春秋两季间相同性状的 QTL 位点间临近距离 < 15 cM 则视为同一位点。QTL 命名方法为“性状英文简称小写+染色体编号+QTL 编号”,其中染色体编号和 QTL 编号间用“.”隔开,例如,侧枝总长(Lateral branch total length)在第 1 条染色体上的第 1 个 QTL 位点命名为 *lball1.1*。

2 结果与分析

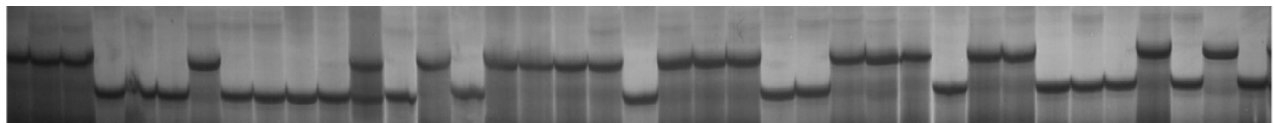
2.1 黄瓜加密遗传图谱的构建

用 2 010 个 SSR 标记对亲本(S94 和 S06)进行多态性筛选。结果表明,由中国农业科学院提供的 1 920 个 SSR 标记中,364 个表现多态性(23.2%);其余 90 个 SSR 标记中,有 17 个标记在两亲本间表现多态性(19.1%)。364 对 SSR 引物扩增出 366 个

多态性位点,总共有 383 个(23.1%)多态性位点用于作图。

用新 SSR 标记加密原有 S94×S06 图谱^[7],383 个新 SSR 标记位点分离数据和 257 个原有标记数据共 640 个多态性位点用于遗传图谱的构建(图 1)。为了保证图谱构建的精确性,采用先以 SSR 标记构建框架图谱再将其他类型标记加入框架图谱中的策略。去除 19 不连锁标记和 11 个不成功定位的标记后,新加密图谱定位 610 个标记(384 个 SSR,199 个 SRAP,23 个 SCAR,1 个 STS 和 3 个形态学性状标记),由 7 个连锁群组成,覆盖基因组 749.2 cM,平均标记间距为 1.2 cM(表 1)。此外,通过与 GY14×PI 183967 图谱^[17]上相同的 SSR 标记,将图谱的连锁群和染色体对应起来,染色体顺序命名同 GY14×PI 183967 图谱。

P1 P2



P1、P2 分别为黄瓜品系 S94(母本)和 S06(父本)。

图 1 多态性 SSR 引物对黄瓜部份 RIL 群体的扩增

Fig.1 Amplified polymorphism bands by SSR primers in partial RIL individuals of cucumber

表 1 黄瓜 S94×S06 加密遗传图谱各染色体参数

Table 1 Basic parameters of the chromosome on S94×S06 extended map of cucumber

染色体	长度 (cM)	分子标记数量					位点数	平均间距 (cM)
		MTM	SRAP	SCAR	STS	SSR		
染色体 1	114.5	—	31	1	1	50	83	1.38
染色体 2	100.8	—	31	2	—	42	75	1.34
染色体 3	144.5	—	47	3	—	82	132	1.10
染色体 4	98.5	—	21	2	—	46	69	1.43
染色体 5	106.0	3	19	5	—	52	79	1.34
染色体 6	106.3	—	41	8	—	75	124	0.86
染色体 7	78.5	—	9	2	—	37	48	1.64
合计	749.2	3	199	23	1	384	610	1.20

“—”表示在该染色体上没有该标记定位。

2.2 黄瓜新加密遗传图谱偏分离分析

卡方测验($P < 0.05$)发现新图谱 610 个位点中,175 个位点(28.7%)出现偏分离,其中多数位点(116 个位点,66.3%)偏向母本 S94,少数(59 个位

点,33.7%)偏向父本 S06。在染色体上,发现有偏分离标记成簇分布的现象,并且偏分离方向一致,主要集中在第 2 染色体上 0~26 cM 区域、第 6 染色体上 64~106 cM 区域和第 7 染色体上 74~78 cM 区

域。

2.3 黄瓜侧枝相关性状 QTL 定位

F₇ 4 个侧枝相关性状在秋、春两季共检测 45 个 QTL 位点,秋季 29 个,春季 16 个(表 2)。其中第一侧枝节位 QTL 最多,达 10 个;侧枝数目 QTL 9 个;侧枝均长和侧枝总长 QTL 各 8 个。侧枝相关性状中,春秋两季相同性状都稳定检测到的 QTL 有 8 个,其中侧枝均长 QTL *lbal1.1* (秋季贡献率 16.4%,春季贡献率 13.5%) 和侧枝总长 QTL *lbal1.1* (秋季贡献率 21.2%,春季贡献率 26.9%) 在两季的贡献率

都高于 10%,这 2 个 QTL 位点将是今后研究的重点。单一季节高贡献率的 QTL 有侧枝总长 QTL *lbt1.1* (16.9%,秋季)、侧枝数 QTL *lbn1.1* (16.3%,秋季) 和 *lbn6.2* (10.9%,春季)、第一侧枝节位 QTL *flbn1.1* (17.0%,秋季) 和 *flbn1.3* (10.4%,秋季)。试验中还观察到不同侧枝性状 QTL 聚集现象,例如在 *SSR02546~e24m38c* 约 3 cM 区间内,4 个不同侧枝性状 QTL 均被检测到且贡献率都高于 10%。QTL 聚集现象也出现在其余染色体(染色体 2、染色体 4、染色体 6)上。

表 2 黄瓜侧枝相关性状 QTL 分析

Table 2 QTL analysis of lateral branch-related traits of cucumber on the map

性状	QTL 位点	季节	染色体	位置 (cM)	标记间距	LOD 值	贡献率(<i>r</i> ²) (%)	加性效应
侧枝均长	<i>lbal1.1</i>	秋	1	17.8	<i>SSR00160~SSR14697</i>	16.28	16.39	-10.86
		春	1	18.4	<i>SSR14697~SSR06534</i>	13.85	13.48	-7.04
	<i>lbal2.1</i>	春	2	77.0	<i>SSR16183~e11m42b</i>	3.22	2.61	2.58
	<i>lbal3.1</i>	秋	3	17.3	<i>ME11SA18c~SSR00607</i>	8.56	7.51	-10.03
	<i>lbal3.2</i>	秋	3	40.6	<i>SSR22514~SSR18541</i>	3.24	3.04	-8.54
	<i>lbal4.1</i>	秋	4	53.4	<i>SSR23826~SSR14617</i>	3.45	3.17	-7.26
	<i>lbal6.1</i>	秋	6	37.5	<i>e18msp25c~SSR04245</i>	3.69	3.16	-5.09
	<i>lbal6.2</i>	秋	6	67.3	<i>SSR14859~SSR21885</i>	12.82	15.41	10.90
		春	6	71.6	<i>ME1SA4d~ME4SA4a</i>	8.16	6.98	6.16
	<i>lbal7.1</i>	秋	7	14.0	<i>CSWTA11B~SSR16001</i>	3.07	2.65	4.26
侧枝总长	<i>lbt1.1</i>	春	1	18.4	<i>SSR14697~SSR06534</i>	25.19	26.88	-52.38
		秋	1	19.4	<i>e24m38c~SSR12959</i>	22.00	21.18	-76.15
	<i>lbt1.2</i>	秋	1	113.6	<i>e26m18c~SSR10963</i>	5.10	4.20	-34.79
	<i>lbt2.1</i>	春	2	77.0	<i>SSR16183~e11m42b</i>	3.34	2.67	17.31
	<i>lbt3.1</i>	秋	3	17.3	<i>ME11SA18c~SSR00607</i>	10.43	8.65	-63.31
	<i>lbt3.2</i>	秋	3	44.4	<i>ME11EM4e~ME11EM2b</i>	3.39	2.65	28.04
	<i>lbt5.1</i>	秋	5	36.7	<i>ME21EM9c~ME22EM14b</i>	3.46	2.67	-28.85
	<i>lbt6.1</i>	秋	6	67.3	<i>SSR14859~SSR21885</i>	14.12	16.88	75.60
		春	6	71.7	<i>ME4SA4a~ME1SA4e</i>	8.69	7.60	33.71
	<i>lbt7.1</i>	秋	7	7.9	<i>SSR10066~SSR01099</i>	6.22	4.91	36.52
侧枝数目	<i>lbn1.1</i>	春	1	17.6	<i>e24m38d~SSR00160</i>	6.22	5.55	-0.66
		秋	1	17.8	<i>SSR00160~SSR14697</i>	12.37	14.29	-0.75
	<i>lbn1.2</i>	秋	1	108.7	<i>ME10EM6d~e17m18b</i>	8.64	9.23	-0.60
	<i>lbn2.1</i>	春	2	16.5	<i>SSR00204~ME6EM5e</i>	4.57	4.08	-0.58
	<i>lbn2.2</i>	秋	2	77.0	<i>SSR16183~e11m42b</i>	3.40	3.45	0.41

续表 2 Continued 2

	<i>lbn3.1</i>	秋	3	22.9	<i>SSR19430~SSR23785</i>	4.53	5.13	-0.46
	<i>lbn3.2</i>	秋	3	63.7	<i>SSR06210~ME11EM9a</i>	4.84	5.00	0.61
	<i>lbn5.1</i>	春	5	31.4	<i>TELODC1~ME6OD3c</i>	4.34	3.82	-0.54
	<i>lbn6.1</i>	秋	6	48.0	<i>B-3-BE-R~S_AV14</i>	5.63	6.20	-0.55
	<i>lbn6.2</i>	秋	6	71.7	<i>ME4SA4a~ME1SA4e</i>	10.09	10.89	0.75
		春	6	81.9	<i>F-SSR13251</i>	4.24	3.67	0.72
第一侧枝节位	<i>flbn1.1</i>	春	1	8.8	<i>SSR20705~SSR20083</i>	3.39	2.76	0.53
		秋	1	17.8	<i>SSR00160~SSR14697</i>	13.32	16.98	0.78
	<i>flbn1.2</i>	秋	1	35.8	<i>SSR23787~SSR22637</i>	4.31	4.86	-0.41
	<i>flbn1.3</i>	秋	1	111.2	<i>e6m33b~SSR22144</i>	9.20	10.43	0.52
	<i>flbn2.1</i>	春	2	16.5	<i>SSR00204~ME6EM5e</i>	4.40	3.68	0.51
	<i>flbn2.2</i>	春	2	74.4	<i>SSR06913~SSR21734</i>	7.14	6.09	-0.67
		秋	2	77.0	<i>SSR16183~e11m42b</i>	5.90	6.53	-0.45
	<i>flbn3.1</i>	秋	3	21.9	<i>SSR19430~SSR23785</i>	3.46	3.70	0.31
	<i>flbn3.2</i>	秋	3	51.3	<i>SSR23231~ME9EM8a</i>	3.60	4.18	0.39
	<i>flbn3.3</i>	春	3	103.0	<i>LI9SCAR~ME1SA4c</i>	3.63	2.91	-0.46
	<i>flbn6.1</i>	秋	6	45.4	<i>ME11EM14b~SSR12016</i>	4.95	5.38	0.41
		春	6	48.1	<i>S_AV14~ME11EM14a</i>	4.24	3.26	0.54
	<i>flbn6.2</i>	秋	6	71.7	<i>ME4SA4a~ME1SA4e</i>	8.13	9.14	-0.55
		春	6	82.1	<i>SSR13251~SSR15516</i>	6.64	5.61	-0.77

对比原图谱和 S94×S06 加密图谱侧枝相关性状 QTL 定位情况(表 3),结果表明在加密图谱中新侧枝相关性状 QTL 位点在染色体 2、染色体 3、染色体 4 和染色体 5 上被检测到,其中染色体 2(原图谱 LG3)上和染色体 3(LG5)上各新检测到 6 个和 8 个 QTL 位点。分析新检测到的侧枝 QTL 位点发现,它们定位的区域在原图谱中存在较大的间隙(gap),例如原图谱 LG3(染色体 2)上存在 15 cM gap(*e11m42b~e23m18a*),LG5(染色体 3)上存在 28 cM gap(*ME11SA18b~m44EM4d*)。由于新加密图谱上这两个区间(染色体 2)和(染色体 3)分别增加了 8 个和 25 个新 SSR 标记,从而两位点间各新检测了 4 个 QTL(表 3)。可见,图谱饱和度的增加提高了分辨率,定位了更多 QTL,信息更为准确。

此外,从表 3 中也可发现,加密图谱染色体 1 和染色体 6 上的 QTL 位点数目比原图谱少,原因在于:①新老 S94×S06 图谱的构图策略及软件不同,原图谱上一些标记(多为 SRAP)由于严格的构图条件没有被定位到加密图谱中;②定位策略的差异,本

研究较严格地将两季中相同性状的、相邻距离小于 15 cM 的 2 个 QTL 位点视为同一位点,而 Jiang 等^[5]则是小于 3 cM,这是造成 QTL 位点数减少的主要原因。虽然新图谱 QTL 位点总数比原图谱少 1 个,但实际在新图谱中定位的侧枝性状 QTL 位点数是增加的(表 2)。

表 3 加密图谱和原图谱上黄瓜侧枝相关性状 QTL 位点数

Table 3 Number of QTLs associated with lateral branch-related traits of cucumber on extension map and the original map

染色体	连锁群	QTL 位点数	
		加密图谱	原图谱
染色体 1	LG1	8	13
染色体 2	LG3	6	0
染色体 3	LG5	9	1
染色体 4	LG4	1	0
染色体 5	LG6	2	0
染色体 6	LG2	7	20
染色体 7	LG7	2	2

3 讨论

黄瓜全基因组测序完成后,其遗传图谱构建上应用 SSR 标记的报道越来越多^[18-21]。本研究以本实验室(上海交通大学农业与生物学院黄瓜课题组)已构建的 S94×S06 RIL 群体,通过增加大量 SSR 标记,构建了一张总图距为 749.2 cM,包含 610 个标记位点,平均标记密度为 1.2 cM 的遗传图谱。该图谱标记分布均匀,饱和度大大提高,是目前已发表的黄瓜近缘杂交群体构建图谱中最饱和的。另外,通过以序列为基础的标记将我们的连锁群落实到染色体上,并且增加的大量 SSR 标记,为不同图谱间比对,以及整合构建更饱和的黄瓜遗传图谱提供了条件。高密度遗传图谱更有利于分子标记辅助育种工作的开展。

构建新图谱时发现较高的偏分离现象,610 个标记位点中 175 个表现偏分离(28.7%),且大多成簇同向分布,这与其他研究报道相似^[18-20]。Vogl 等^[20]认为如果减数分裂期配子比例发生改变,最终会在染色体上出现偏分离位点(SDL)聚集的偏分离区段,一旦 SDL 在一个群体中发生分离,则与其连锁的相邻标记也会出现偏分离。本研究检测到的偏分离区段可能与偏分离位点的存在相关。作图群体类型与偏分离也存在一定关系,有研究者发现重组自交系群体中标记位点偏分离比率显著高于其他类型群体^[21]。本研究采用重组自交系群体(RIL),由于单粒传过程中逐代引入人为或非人为的选择因素(配子选择、合子选择、环境条件等),因而导致在构建图谱时出现标记偏分离现象。

与目标性状紧密连锁的分子标记可用于复杂环境影响中的辅助育种,是改良作物复杂性状的有效手段^[22-24]。本研究基于构建的加密图谱,重复检测了 4 个黄瓜重要侧枝相关性状 QTL 位点。结果表明,春秋两季共检测到 45 个 QTL 位点(秋季 29 个,春季 16 个),解释表型变异从 2.61%(侧枝均长 *lbal2.1*,春季)到 26.88%(侧枝总长 *lbal1.1*,春季)不等,春季和秋季贡献率达到 10% 以上的 QTL 位点分别占 12.5% 和 27.6%。本研究构建的高密度遗传图谱及高贡献率的 QTL 位点对侧枝性状的分子标记辅助育种(MAS)和近等基因系构建图位克隆目标基因等工作奠定了坚实基础。

本研究利用 SSR 标记构建高密度图谱,使得图

谱的饱和度大幅度增加(固定标记 66.9%),许多稳定、贡献率高的 QTL 位点两侧都有紧密连锁的标记,例如染色体 1 上 *SSR00160*~*SSR12959* 约 1 cM 的区间内,定位了 4 个不同侧枝性状 QTL,并且贡献率都大于 10%,推测该区域对侧枝性状形成起着重要作用。此外,我们还发现 QTL 聚集现象在其他染色体(如染色体 2、染色体 4、染色体 6)上也存在,以往研究人员认为这种现象可能由于“一因多效”或多个基因间紧密连锁造成的^[25-26]。

参考文献:

- [1] SERQUEN F C, BACHER J, STAUB J E. Mapping and QTL analysis of horticultural traits in a narrow cross in cucumber (*Cucumissativus* L.) using random amplified polymorphic DNA makers [J]. *Molecular Breeding*, 1997, 3(4): 257-268.
- [2] FAZIO G, STAUB J E. Genetic mapping and QTL analysis of horticultural traits in cucumber (*Cucumissativus* L.) using recombinant inbred lines [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 864-874.
- [3] LI X Z, PAN J S, WANG G, et al. Localization of genes for lateral branch and female sex expression and construction of a molecular linkage map in cucumber (*Cucumissativus* L.) with RAPD markers [J]. *Progress in Natural Science*, 2005, 15(2): 143-148.
- [4] WANG G, PAN J S, LI X Z, et al. Construction of a cucumber genetic linkage map with SRAP markers and location of the gene for lateral branch traits [J]. *Science in China Ser. C: Life Sciences*, 2005, 48(3): 213-220.
- [5] JIANG S, YUAN X J, PAN J S, et al. Quantitative trait locus analysis of lateral branch-related traits in cucumber (*Cucumissativus* L.) using recombinant inbred lines [J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 51(9): 833-841.
- [6] YUAN X J, LI X Z, PAN J S, et al. Genetic linkage map construction and location of QTLs for fruit-related traits in cucumber [J]. *Plant Breeding*, 2008a, 127(2): 180-188.
- [7] YUAN X J, PAN J S, CAI R, et al. Genetic mapping and QTL analysis of fruit and flower related traits in cucumber (*Cucumissativus* L.) using recombinant inbred lines [J]. *Euphytica*, 2008b, 164: 473-491.
- [8] 袁晓君. 黄瓜永久群体遗传图谱的构建及花、果实相关性状的 QTL 定位[D]. 上海: 上海交通大学, 2008.
- [9] MOHAN RH Y, SETT R. Induction of fertile male flower in genetically female *Cannabis sativa* plants by silver nitrate and silver thioulsulphate anionic complex[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1982, 62: 369-375.
- [10] ZHANG W W, PAN J S, HE H L, et al. Construction of a high-density integrated genetic linkage map for cucumber (*Cucumissativus* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 124(2): 249-259.
- [11] KONG Q, XIANG C, YU Z, et al. Mining and characterizing micro-

- satellites in *Cucumismelo* expressed sequence tags from sequence database[J]. *Molecular Ecology Notes*, 2007, 7: 281-283.
- [12] CHIBA N, SUWABE K, NUNOME T, et al. Development of microsatellite markers in melon (*Cucumismelo* L.) and their application to major cucurbit crops[J]. *Breeding Science*, 2003, 53: 21-27.
- [13] WATCHARAWONGPAIBOON N, CHUNWONGSE J. Development and characterization of microsatellite markers from an enriched genomic library of cucumber (*Cucumissativus*) [J]. *Plant Breeding*, 2007, 127: 74-81.
- [14] 朱正歌, 贾继增, 孙宗修. AFLP 指纹银染法显带研究[J]. *中国水稻科学*, 2002, 16(1): 71-73.
- [15] VAN OOIJEN J W, VOORRIPS R E. JoinMap3.0: Software for the calculation of genetic linkage maps [M]. Wageningen, The Netherlands; Plant Research International BV, 2002.
- [16] WANG S, BASTEN C J, ZENG Z B. Windows QTL cartographer 2.5. department of statistics [M]. Raleigh, NC: North Carolina State University, 2006.
- [17] REN Y, ZHANG Z, LIU J, et al. An integrated genetic and cytogenetic map of the cucumber genome[J]. *PloS One*, 2009, 4(6): 5795.
- [18] LU H, ROMERO-SEVERSON J, BERNARDO R. Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 622-628.
- [19] MATSUSHITA S, ISEKI T, FUKUTA Y, et al. Characterization of segregation distortion on chromosome 3 induced in wide hybridization between indica and japonica type rice varieties[J]. *Euphytica*, 2003, 134: 27-32.
- [20] VOGL C, XU S. Multipoint mapping of viability and segregation distorting loci using molecular markers[J]. *Genetics*, 2000, 155: 1439-1447.
- [21] XU Y, ZHU L, XIAO J, et al. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F_2 , backcross, double haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 1997, 253(5): 535-545.
- [22] FAN Z H, ROBBINS M D, STAUB J E. Population development by phenotypic selection with subsequent marker-assisted selection for line extraction in cucumber (*Cucumissativus* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(5): 843-855.
- [23] LECOMTE L, DUFFE P, BURET M, et al. Marker-assisted introgression of five QTLs controlling fruit quality traits into three tomato lines revealed interactions between QTLs and genetic backgrounds[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(3): 658-668.
- [24] ZHU B G, SUN Y R. Inheritance of the four-seeded-pod trait in a soybean mutant and marker-assisted selection for this trait [J]. *Plant Breeding*, 2006, 125: 405-407.
- [25] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, LIN S Y, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. *Science*, 2005, 309(5735): 741-745.
- [26] CLARK R M, WAGLER T N, QUIJADA P, et al. A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *tb1* has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture[J]. *Nature Genetics*, 2006, 38(5): 594-597.

(责任编辑:张震林)