

黄瓜主要农艺性状分子标记研究进展

李亚航, 施艳娥, 丁卓, 崔浩楠

(河北省特色园艺种质挖掘与创新利用重点实验室·河北科技师范学院园艺科技学院 河北秦皇岛 066000)

摘要: 黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 是一种重要的蔬菜作物, 在世界各地广泛种植。随着时代发展, 分子技术应用越发广泛, 其中分子标记具有数量多、多态性高、快速、便捷等优点, 能够在分子层面上对黄瓜的农艺性状进行准确快速的选择。在黄瓜遗传育种中, 分子标记对育种的有效性和准确性已得到充分证明, 因此, 综述了分子标记在黄瓜果实相关性状(果实苦味、果皮光泽、果皮颜色和果刺等)、抗病性(霜霉病、白粉病和枯萎病等)、品种纯度等方面的研究进展, 探讨了黄瓜分子标记存在的问题和未来的发展方向, 以为黄瓜主要农艺性状分子标记开发及相关研究提供参考和借鉴。

关键词: 黄瓜; 农艺性状; 分子标记

中图分类号: S642.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2023)10-001-10

Research progress on molecular markers of major agronomic traits in cucumber

LI Yahang, SHI Yan'e, DING Zhuo, CUI Haonan

(College of Horticulture Science and Technology, Hebei Normal University of Science and Technology/Hebei Provincial Key Laboratory of Germplasm Mining and Innovative Utilization of Characteristic Gardening, Qinhuangdao 066000, Hebei, China)

Abstract: Cucumber (*Cucumis sativus* L.) is an important vegetable crop widely grown around the world. Molecular technology has been increasingly applied in cucumber, as molecular markers have the advantages of large number, high polymorphism, rapidity and convenience, which can be selected accurately and quickly at the molecular level. In cucumber genetic breeding, the application of molecular markers has greatly improved its effectiveness and accuracy. We here reviewed the research progress of cucumber fruit related traits (fruit bitterness, peel gloss, peel color and fruit thorn.), resistance to diseases (downy mildew, powdery mildew and fusarium wilt, etc.) and variety purity. The problems and future development of molecular markers in cucumber were discussed. This article aims to provide reference for the molecular markers and related research of main agronomic traits in cucumber.

Key word: Cucumber; Agronomic character; Molecular marker

黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 是葫芦科甜瓜属一年生植物, 普遍种植于世界上各个国家和地区, 是很常见的蔬菜作物。另外, 黄瓜具有较高的营养价值, 含有蛋白质、钙、磷、铁、钾、胡萝卜素、维生素 B2、维生素 C、维生素 E 及烟酸等营养素。常食黄瓜对人体有许多益处, 能够起到抗衰老、降血糖等功效^[1]。研究发现, 黄瓜起源于印度, 而中国是次级起源中心之一, 可分为华北型、华南型、欧洲温室型、欧美加工型等类型^[2]。

分子标记是以个体间遗传物质内核苷酸序列

变异为基础的遗传标记, 是 DNA 水平遗传多态性的直接反映^[3]。其主要可分为四大类, 第一大类是基于分子杂交的方法, 主要指 RFLP。第二大类是基于 PCR 的 DNA 扩增方法, 又可分为两类, 一类是使用随机引物, 以 RAPD 为代表; 而另一类是利用特定引物或引物对扩增的标记, 主要有 SCAR、STS、SSR、TRAP、SRAP、EST-SSR 等分子标记。第三大类是通过 PCR 与酶切相结合的方法, 主要有 AFLP 以及 CAPS。第四大类是基于单个核苷酸多态性的 DNA 标记, 目前是指 SNP^[4]。分子标记技术

收稿日期: 2023-06-17; 修回日期: 2023-09-03

基金项目: 河北省高等学校科学技术研究项目青年基金项目 (QN2022068); 河北省自然科学基金青年项目 (C2022407038)

作者简介: 李亚航, 男, 在读硕士研究生, 研究方向为黄瓜抗病分子标记辅助选择体系的建立。E-mail: lyh21212022@163.com

通信作者: 崔浩楠, 男, 讲师, 研究方向为葫芦科作物分子遗传改良。E-mail: chn4051@hevttc.edu.cn

发展迅速,相较于传统的黄瓜育种,黄瓜分子标记技术的应用减少了人力、物力、时耗;同时,极大地提高了遗传分析的准确性和育种的有效性。分子标记技术在不断更新,其在黄瓜研究的各个方面均有应用,是黄瓜研究必要的辅助手段之一。分子标记技术在园艺作物种子纯度检测方面有着较多应用研究,在西瓜^[5-6]、辣椒^[7-8]、甜瓜^[9-10]、茄子^[11]中多有报道,在黄瓜种子纯度鉴定上的应用也比较多。

1 黄瓜果实相关性状分子标记

1.1 黄瓜苦味性状

黄瓜果实苦味影响黄瓜品质,进而对黄瓜的生产造成损失。而分子标记辅助选择在黄瓜果实苦味选择上具有很好的实用性,其快速且准确,能够有效提高黄瓜品质改良效率。

池秀蓉等^[12]以黄瓜纯合自交系 9110Gt 和 03828 作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,通过品尝的方式进行苦味鉴定,在黄瓜苗期品尝子叶,在成株期品尝真叶或卷须。最终获得了 1 个与营养器官(子叶、真叶、卷须)无苦味基因(*bi*)连锁的 AFLP 标记,遗传距离 6.43 cM 并将该标记转变为 SCAR 标记。李曼等^[13]以黄瓜纯合自交系 9110Gt 和 9930 作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,然后通过 SSR

标记对其进行基因连锁分析,将黄瓜营养体苦味基因 *Bi* 定位在黄瓜第 6 染色体上,距两侧标记 SSR02309 和 SSR00004 的距离为 1.7、2.2 cM。Zhang 等^[14]以黄瓜纯合自交系 9110Gt 和 9930 作亲本杂交获得的重组自交系(RIL)进行定位,将黄瓜苦味新基因 *bi-3* 定位在 5 号染色体 SSR00116 和 SSR05321 之间,遗传距离为 6.3 cM。顾兴芳等^[15]以黄瓜纯合自交系 931(果实苦味显性 *Bt*)和 932(果实无苦味隐性 *bt*)作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,获得了与位于 *Bt* 基因两侧的 2 个 AFLP 标记(相连锁),分别是 E23M66-101 和 E25M65-213,遗传距离分别为 5.0、4.0 cM。李宗扬等^[16]以黄瓜果实有苦味品系 D9320 和无苦味品系 D0432-3-4 作亲本构建的 6 世代群体以及 372 株 F₂ 群体为试验材料,最终研究表明,黄瓜果实苦味基因 *Bt* 与 15 个多态性标记被定位在同一连锁群,*Bt* 位于 SSR12291 和 SSR02118 之间,距离两侧标记的遗传距离为 1.9、1.8 cM。前人研究表明^[13-16],黄瓜营养器官苦味基因 *Bi* 不受黄瓜果实苦味基因 *Bt* 影响,为独立遗传。*Bt* 基因是单基因显性遗传,但纯合基因型 *bibi* 对 *Bt* 基因有着隐性上位作用;在 *Bi* 基因杂合的情况下,无论 *Bt* 基因是否存在,均会导致黄瓜果实出现苦味。相关黄瓜苦味性状分子标记及序列详见表 1。

表 1 黄瓜苦味性状分子标记及引物

Table 1 Molecular marker and primer for bitterness trait of cucumber

引物名称	引物类型	连锁基因	遗传距离/cM	引物序列(5'-3')	参考文献
SC ₆₇	SCAR	黄瓜营养器官无苦味基因 <i>bi</i>	6.43	TTTTTTTATCACCAGAAG TCTGGGACTTGATTITGCTA	池秀蓉,等 ^[12]
SSR00004	SSR	黄瓜营养器官苦味基因 <i>Bi</i>	2.2	TTCATTGCAAAGCACACACA TGAAAAGAGGGAACAAAAGCA	李曼,等 ^[13]
SSR02309	SSR	黄瓜营养器官苦味基因 <i>Bi</i>	1.7	TGAAATGCCTCTGCAATGAC TCATGACTAGACACGCCAGC	李曼,等 ^[13]
SSR12291	SSR	黄瓜果实苦味基因 <i>Bt</i>	1.9	CGCACGAGAACCTTTATTGA TCACATCAAATTAACACTTTCATCTC	李宗扬,等 ^[16]
SSR02118	SSR	黄瓜果实苦味基因 <i>Bt</i>	1.8	TGGATTGTCACTCATTGGC GGTGAGTGGTAATTTTATGAATTTTG	李宗扬,等 ^[16]

1.2 黄瓜果皮光泽性状

黄瓜果皮光泽在生产及市场上均具有一定的价值,果皮有光泽的黄瓜更加迎合消费者的喜好,能更好地满足市场需求。因此,黄瓜果皮光泽性状具有较高的研究应用价值。

近年来,董邵云等^[17]以果皮有光泽自交系 1101 为母本,以 3 个无光泽自交系 1162、9930、1107 为父本,分别构建 6 世代遗传群体。研究分析表明,

黄瓜光泽性状由显性单基因 *G* 控制,有光泽对无光泽为显性。此外,还将 *G* 基因定位至黄瓜第 5 染色体上,其侧翼标记分别是 CS28 和 SSR15818,遗传距离为 2.0、6.4 cM。杜辉^[18]以华南型黄瓜自交系 S52 和欧洲温室型自交系 S06 作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,获得了与 *D*(黄瓜果皮光泽亮度)基因连锁的 SSR 标记 CMCTN71,其遗传距离为 25.8 cM。Zhang 等^[19]将果皮无光泽基因定位在

黄瓜第5染色体上,侧翼标记 SSR19172 和 SSR00772。周冰钰^[20]以少蜡粉果皮光亮品种 D0432-3-4 和多蜡粉果皮灰暗品种 649 为亲本构建 F₂ 群体,使 18 个 SSR 多态性标记与控制黄瓜果皮光泽的基因 *g* 定位至同一连锁群,其遗传距离为 102.7 cM,控制黄瓜果皮光泽性状的基因 *g* 位于标记 SSR17321 和 CSW1008 之间,遗传距离为 2.8、2.0 cM,并将 *g* 基因定位至黄瓜第 5 染色体上。

据报道,对控制黄瓜果皮光泽性状的基因已经有较多研究,但在不同学者的研究结果中存在差异。董邵云等^[17]以果皮有光泽欧洲温室型黄瓜自交系 1101 为母本,以 3 个无光泽华北型自交系 1162、9930、1107 为父本,分别构建 6 世代遗传群体,进行表型鉴定和遗传规律分析,结果表明,黄瓜果皮光泽性状受单基因控制,黄瓜果皮有光泽性状对无光泽性状为显性。周冰钰^[20]在 5 个材料中以光泽度仪挑选出光泽度相差最大的 2 个品种作亲本(D0432-3-4 为少蜡粉果皮光亮欧洲温室型黄瓜,649 为多蜡粉果皮灰暗华南型黄瓜)构建 6 世代群体,在 F₁、BC₁、BC₂ 和 F₂ 群体中进行遗传规律分析,研究表明,黄瓜果皮光泽性状是质量性状,受单基因控制,其中黄瓜果皮有光泽性状对无光泽性状为隐性。在董邵云等^[17]的研究中,为排除果皮表面蜡粉的干扰,调查表型时将果皮表面的蜡粉拭去,而周冰钰^[20]的研究则探讨了蜡粉与果皮光泽的关系,蜡粉的有无可能是二者研究结果相反的重要原因,亲本材料生态型的差异与测定果皮光泽方法的不同也会对研究结果造成影响。另外,黄瓜果皮光泽(亮度)则由 *D* 基因控制,Zhai 等^[21]对 *D* 基因进行成功克隆,将 *D* 位点缩小到 24.5 kb 区域,确定了编码 C₂H₂ 型锌转录因子 CsDULL 的候选基因(Cs5G577350),当 CsDULL 完全缺失时,果皮有光泽。同时首次证明了 *D* 与 *Tu*(果瘤)属于同一基因座,但是 *D* 与 *G* 之间的关系仍需要进一步研究。

1.3 黄瓜果皮颜色性状

黄瓜嫩果的果皮主要分为墨绿、深绿、绿色、黄绿、白绿等颜色,成熟后的黄瓜果皮一般呈现黄绿色。果皮颜色性状是重要的商品性状和品种特征。目前,分子标记在黄瓜果皮颜色鉴定分析方面的应用也比较多,对果皮颜色进行研究有助于培育出更多迎合市场需求的新品种。

前人对黄瓜果皮颜色的研究结论不尽相同,李亚利^[22]以绿皮黄瓜 WD3 和白皮黄瓜 B-2-2 为亲本

构建的 F₂ 群体为试验材料,通过集群分离分析法(BSA)构建 DNA 池,利用 380 个 SRAP 随机引物进行扩增。通过研究分析,其中多态性标记 ME9EM1-309 与黄瓜果皮绿色基因遗传距离为 6.0 cM,ME8EM14-425 与黄瓜果皮绿色基因遗传距离为 8.3 cM,研究表明,试验材料中黄瓜果皮绿色受单基因控制,黄瓜果皮绿色对白色为完全显性。孙晓丹等^[23]以黄绿果皮黄瓜 631 和乳白果皮黄瓜 D0351 作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,获得了与果皮颜色相连锁的 9 个引物,其中 E43M61 与黄瓜白色果皮基因遗传距离为 5.2 cM;以黄绿果皮黄瓜 631 和乳白果皮黄瓜翠玉 8 号作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,获得了与果皮颜色相连锁的 7 个引物,其中 E34M59 与黄瓜白色果皮基因遗传距离为 5.6 cM,证实了黄瓜嫩果白色果皮颜色性状由 1 对隐性基因 *ww* 控制,而果皮绿色又分为绿色与浅绿色,控制嫩果皮白色的基因 *w* 对控制果皮绿色的基因 *yg* 为隐性。董邵云等^[24]以黄瓜嫩果深绿色果皮自交系 1507 和白色果皮自交系 1508 作亲本构建的 6 世代遗传群体为试验材料,最终将控制黄瓜白色果皮性状的 *w* 基因定位在黄瓜 3 号染色体上,与其两侧标记 SSR23141 和 SSR23517 遗传距离为 1.9 和 4.9 cM。同时,研究表明,试验材料 1508 嫩果皮白色由隐性基因(*w*)控制,果皮绿色对果皮白色为显性。张婷婷等^[25]以嫩果皮色不同的 3 份黄瓜种质 Q8、Q16、Q24 配置的 2 个杂交组合 Q16×Q8 和 Q16×Q24 及 6 世代遗传群体为试验材料,共定位到了 3 个 QTL 位点,在 Q16×Q8 组合的 7 个连锁群上定位到 2 个 QTL 位点,分别位于第 1 和第 3 染色体上;在 Q16×Q24 组合的 7 个连锁群上定位到 1 个 QTL 位点,位于第 3 染色体上。牛玉倩等^[26]以经过 EMS 诱变后携带白化基因的野生黄瓜 649 与 Gy14、9930 分别构建的 F₂ 群体为试验材料,最终将黄瓜白化突变基因 *al* 定位在 SNP5044706 与 SNP4730918 标记之间约 66 kb 的区间内,即定位在黄瓜第 7 染色体上。王梅馨^[27]以成熟果皮显黄棕色的黄瓜自交系 PW 和成熟果皮显绿色的黄瓜自交系 Gy2 作亲本构建的 4 世代遗传群体(P₁、P₂、F₁、F₂)为试验材料,通过研究分析,最终将控制黄瓜成熟果皮颜色 *yellow-brown*(*yb*)基因精细定位在 17 kb 区间范围内,两侧标记为 SNP_499872 和 SNP_516951。刘汉强^[28]以绿皮黄瓜 Q30 和白皮黄瓜 Q24 作亲本构建的 F₂ 群体为试验材料,最终将控制黄瓜嫩果白色果皮的单核基因 *w* 定位

在3号染色体8.2 kb范围内,同时证明了黄瓜嫩果白色果皮由1个隐性基因控制,果皮绿色对白色为显性。结果与李亚利^[22]、孙晓丹等^[23]、董邵云等^[24]研究结果一致。黄瓜嫩果皮色分离后代中常出现许多过渡色,呈现出类似于数量性状的连续变异,因此张婷婷等^[25]、申晓青等^[29]认为黄瓜嫩果皮色不仅受到1对主基因控制,还可能受多个微效多基因控制。

Jiao等^[30]以绿皮黄瓜品系L68和Q30及白皮黄瓜品系Q24和L66为试验材料,最终研究发现,*APRR2*、*TKN4*及*TKN2*基因间相互作用,调节黄瓜果皮叶绿素含量,进而影响嫩瓜果皮颜色。目前,黄瓜嫩果皮白色由基因*w*控制已经被证实,黄瓜嫩果皮绿色的调控机制也基本明确。相关黄瓜果皮颜色性状分子标记及序列详见表2。

表2 黄瓜白化突变性状分子标记及引物^[26]

Table 2 Molecular markers and primers for cucumber albino mutation traits

引物名称	引物类型	连锁基因	遗传距离/cM	引物序列(5'-3')
SSR7020	SSR	黄瓜白化突变基因 <i>al</i>	2.3	TCTCCGGCAGAAAGAAAAGA; TGCGTCTCCTTCTTCCTCAT
SSR7026	SSR	黄瓜白化突变基因 <i>al</i>	2.3	CGAGTGTGGACATTTTAGAGGG; TTGACTTTCCTCATTCTTTAATGC

1.4 黄瓜果刺性状

Wellington^[31]发现了第1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1对等位基因所控制^[32-34]。研究还发现了与*B*基因不同的*B-2*基因^[35],与*B*、*B-2*基因不同的*B-3*、*B-4*基因^[36]。Heang等^[37]研究获得了1个与*B*基因遗传距离为14.5 cM的AFLP标记ECAMCTC150。彭佳林等^[38]以黄瓜黑刺自交系S52,黑刺野生种*hardwickii*和3个白刺黄瓜材料S1003、WI1983G、397分别构建的BC₁或F₂遗传群体为试验材料,利用3个定位群体将*B*基因定位在黄瓜第4号染色体上,侧翼基因*SSRB-130*和*SSRB-107*,距离分别为2.01和0.78 cM,并通过等位基因变异分析验证了*CsaG003095*即为黄瓜黑刺基因*B*。陈龙^[39]以野生型黑刺自交系PI197088和突变型白刺黄瓜自交系SA0422为亲本构建的F₂群体为试验材料,通过多态性标记筛选,表明黄瓜黑刺性状由2对基因控制(*B*和*B2*),另外,将*B2*基

因定位至黄瓜第5染色体上,与*B2*基因最近的两侧标记为SSR13237和SSR03514,遗传距离为12.94、2.42 cM。Liu等^[40]通过研究证明了*CsMYB60*是调控黄瓜果刺颜色的关键基因,具有较高的应用价值。Xie等^[41]以NCG122与NCG121作亲本构建的F₂群体为试验材料,最终获得了与黄瓜果实多刺基因*ns*连锁的分子标记nsIndel155和nsIndel139。

Zhang等^[42]以大果刺黄瓜PI197088和小果刺黄瓜SA0422作亲本构建的F₂分离群体为试验材料,最终筛选到了6个与果刺大小基因相关的新标记,果刺大小*SS/ss*基因座位于标记SE1和SSR43两侧区域。据目前报道,黄瓜果刺大小的调控机制尚不明确。

据陈龙^[39]研究推测,*B-3*和*B-4*基因即为*B*和*B2*基因。彭佳林等^[38]研究表明,*CsaG003095*即为黄瓜黑刺基因*B*,而控制黄瓜黑刺性状的另一个基因*B2*目前并未被精细定位。相关黄瓜果刺性状分子标记及序列详见表3。

表3 黄瓜果刺性状分子标记及引物

Table 3 Molecular markers and primers for cucumber fruit thorn traits

引物名称	引物类型	连锁基因	遗传距离/cM	引物序列(5'-3')	参考文献
SSRB-130	SSR	黄瓜黑刺基因 <i>B</i>	2.01	CTGTCTGCAGAGCCATCTGA; AGCCTCCAATCCCAACTTTT	彭佳林,等 ^[38]
SSRB-107	SSR	黄瓜黑刺基因 <i>B</i>	0.78	TGGCAACTTCTACATTGGATACC; TGGCCAACCTTTTCCTAACAA	彭佳林,等 ^[38]
SSR13237	SSR	黄瓜黑刺基因 <i>B2</i>	12.94	AGGGAGTTGGAAGAGGTGGT; AGTGAAAACAGTCAGGAGGTGA	陈龙 ^[39]
SSR03514	SSR	黄瓜黑刺基因 <i>B2</i>	2.42	TAGGGTCCCCTTCCCTCAT; GGGTACCCAAAAGCAAGTGA	陈龙 ^[39]
SE1	SSR	黄瓜果刺大小基因 <i>SS/ss</i>		AGAAGCCAATGGTGTTTTAAGTGA; TCGAATGGAATAGAAACCTTCAGA	Zhang,等 ^[42]
SSR43	SSR	黄瓜果刺大小基因 <i>SS/ss</i>		CGTGGACGTGGATAAAAATGTT; GCCCATACAACATAACAAAGAAAGG	Zhang,等 ^[42]

1.5 黄瓜其他相关性状

分子标记技术在黄瓜上应用较多,在黄瓜果肉颜色、黄瓜全雌性、黄瓜单性结实等方面也有一些研究。李博等^[43]以黄瓜绿色果肉品种和白色果肉品种进行双列杂交,最终检测到1个与黄瓜果肉颜色有关的 QTL,与最近标记距离为 6.01 cM,贡献率为 11.86%。周胜军等^[44]利用 SSR 分子标记筛选出了 2 个与黄瓜全雌性紧密连锁的分子标记,遗传距离为 7.7 和 6.8 cM。牛志红等^[45]通过 QTL 检测,确定了 1 个与黄瓜单性结实相关的 QTL 位点,位于 3 号染

色体 SSR19430 和 SSR15419 标记之间,遗传距离 6.6 cM,另外,通过 QTL-Seq 技术,发现 4 个与黄瓜单性结实相关的 QTL 位于黄瓜 1、3、6 号染色体。黄瓜瓜把长是品种特征性状,有时也会作为果实外观品质指标影响其市场价值,Xu 等^[46]以 Jin5-508 和 YN 杂交 F₁ 为试验材料,预测了黄瓜瓜把长中的候选基因,并最终证明了 *CsFnl7.1* 在增加黄瓜瓜把长性状上发挥着重要作用,将 *Fnl7.1* 定位于标记 In-Del05 和 SNP04 之间的 14.1 kb 内。文中所出现的全雌性分子标记及序列见表 4。

表 4 黄瓜全雌性分子标记及引物^[44]

Table 4 Molecular markers and primers for all female cucumber

引物名称	引物类型	连锁基因	遗传距离/cM	引物序列(5'-3')
CSWCT25	SSR	黄瓜全雌性基因	7.7	AAAGAAATTAAGTCAATCAAACCG; CCCACCAATAGTAAAATTATACAT
SSR18956	SSR	黄瓜全雌性基因	6.8	CGTATGTACGACAAAATGTGAACAG; TCGAAACCTCAATACTTCTACCAA

2 黄瓜抗病性相关分子标记

2.1 黄瓜霜霉病抗性

黄瓜霜霉病是种植过程中最普遍且极具毁灭性的病害之一,严重的会导致绝产,其病原菌为专性卵菌古巴假霜霉菌(*Pseudoperonospora cubensis*)^[47]。培育黄瓜抗霜霉病品种是防治黄瓜霜霉病最经济有效的方法,近年来,QTL 分析在黄瓜霜霉病分子标记开发上有较多应用。

在 2013 年,Zhang 等^[48]以黄瓜抗霜霉病自交系 K8 和感霜霉病自交系 K18 为试验材料,通过 QTL 分析,检测到 5 个抗霜霉病 QTL,分别是 *dm1.1*、*dm5.1*、*dm5.2*、*dm5.3*、*dm6.1*。其中,*dm1.1* 和 *dm6.1* 的基因座分别在 1 号和 6 号染色体上,*dm5.1*、*dm5.2* 和 *dm5.3* 的基因座在 5 号染色体上并且确定了 6 个连锁的 SSR 标记:SSR31116、SSR20705、SSR00772、SSR11012、SSR16882 和 SSR16110,该研究为黄瓜抗霜霉病分子标记辅助选择提供了理论基础。而后 Yoshioka 等^[49]以黄瓜霜霉病高抗品种 PI197088 与高感品种 9930 构建的具有 111 个株系的重组自交系群体为试验材料,通过 QTL 分析,确认了 *dm1.1*、*dm3.1*、*dm4.1*、*dm5.1*、*dm5.2*、*dm5.3* 等 6 个 QTL 位点,抗性贡献率较大的为 *dm1.1*、*dm4.1*、*dm5.3*。Wang 等^[50]以黄瓜霜霉病高抗品种 330628 和高感品种 9930 构建的 243 个 F_{2.3} 群体为试验材料,通过 348 对 SSR 和 SNP 标记,检测到 4 个 QTL 分别为 *dm2.1*、*dm4.1*、*dm5.1*、*dm6.1*,主要抗性 QTL

为 *dm4.1* 和 *dm5.1*。Li 等^[51]以黄瓜霜霉病高抗品种 PI197088 和高感品种长春密刺构建的具有 183 个株系的 F_{2.3} 群体为试验材料,通过 141 个 SSR 标记,鉴定到 5 个 QTL (*dm1.1*、*dm3.1*、*dm4.1*、*dm5.1*、*dm5.2*),主要抗性 QTL 为 *dm4.1*。杨益宁^[52]以 18363S、18461S、18031S、18019S、18026S、18364S、18043S、18042S 等 8 个待改良品种和供体亲本 IL52 为试验材料,从 5 个与黄瓜抗霜霉病基因连锁的 Indel 标记中筛选出 2 个在这 9 种试验材料间均有多态性的通用 Indel 标记,分别是 17ID42 和 17ID73,其中 17ID73 多态性更加显著。谢笑笑^[53]以黄瓜抗霜霉病自交系 K8 和感病自交系 K18 作亲本构建的 RIL 群体为试验材料,对黄瓜霜霉病抗性 QTL 进行了定位分析,共检测到 3 个 QTL 位点。2015 年春,检测到 *dmQTL5.1* 和 *dmQTL5.2*,都位于黄瓜 5 号染色体上;2015 年秋,重复检测到这 2 个位点,贡献率由 33.6% 和 21.7% 变为了 53.6% 和 31.1%。另外,苗期鉴定时还在黄瓜 6 号染色体上检测到 QTL 位点 *dmQTL6.1*。孟攀奇等^[54]以抗霜霉病黄瓜 Q9 和感霜霉病黄瓜 Q10 作亲本构建的 F₂ 分离群体为试验材料,通过研究发现黄瓜抗霜霉病由单隐性基因控制,感病对抗病为不完全显性。另外,筛选出与黄瓜霜霉病抗性基因紧密连锁的 AFLP 标记,并把该标记转变为了 SCAR 标记。前人发现的这些 QTL 位点可以用于开发黄瓜抗霜霉病分子标记,而这些分子标记可以进一步用于黄瓜霜霉病分子标记辅助选择。

2.2 黄瓜白粉病抗性

黄瓜白粉病是黄瓜生产上危害较大的病害之一,其主要传播途径为空气传播,是黄瓜生长过程中普遍发生的病害,主要危害黄瓜叶片^[55]。白粉病在发展至中后期时对光合作用有较强影响,严重时致黄瓜减产40%^[56]。引起黄瓜白粉病的病原菌是专性白粉菌,主要是瓜单囊壳菌[*Sphaerotheca fuliginea* (Schlecht)]以及二孢白粉菌(*Erysiphe cichoracearum* DC.)^[57]。国内外对黄瓜白粉病进行了多方面的研究,并且开发出与黄瓜白粉病连锁的分子标记,挖掘出与抗黄瓜白粉病相关的关键基因,为后续黄瓜白粉病抗性基因精细定位研究奠定了基础。

沈丽平^[58]以高感白粉病的黄瓜品种D8和高抗白粉病的黄瓜品种JIN5作亲本构建的F₂群体以及经过6代回交得到的抗白粉病的14个高代回交系为试验材料,最终获得与黄瓜白粉病抗性相连锁的分子标记UBC809,并将该标记转变为SCAR标记。另外,以高感白粉病黄瓜品种D8和高抗白粉病品种JIN5作亲本构建的188株F₂单株为作图群体,最终检测到控制黄瓜白粉病抗性的QTL位点2个,其位于第3连锁群上,贡献率分别是7.6%和13.5%。Sakata等^[59]以santou和PI197088-1黄瓜作亲本构建的重组自交系F₇为试验材料,在20和26℃下,分别检测到3个和2个与黄瓜白粉病抗性相关的QTL,分别在1、2、3和4连锁群上,其中1个QTL在高温、低温下均起作用,其他2个仅在高温或低温下起作用。张海英^[60]以黄瓜重组自交群体和2个F₂分离群体为试验材料,获得了与黄瓜白粉病抗性基因连锁的共显性SSR标记SSR97-200和

SSR273-300,遗传距离分别为5、13 cM,还获得了与白粉病感病基因连锁的 AFLP 标记 P63M51-384 和 SCAR 标记 PMSCAR-300,遗传距离为 7 cM。简德明^[61]以抗白粉病美国露地黄瓜自交系 WIS2758 和感白粉病欧洲温室型黄瓜后代自交系 19032 及 597 株 F₂ 单株为试验材料,通过分析研究,最终获得了与黄瓜白粉病基因连锁的 AFLP 标记并转化为 SCAR 标记,遗传距离均为 7 cM。张桂华等^[62]以黄瓜抗白粉病母本 Q9 和感白粉病父本 Q10 及组合(津春3号)的 F₂ 分离群体为试验材料,获得了 1 个 AFLP 标记,与黄瓜白粉病抗性基因连锁,遗传距离 5.56 cM。郝俊杰等^[63]以黄瓜高抗白粉病资源 74 和感白粉病资源 80 杂交构建的 F₁、F₂ 群体为试验材料,通过研究分析,最终将抗白粉病基因定位于 SSR15321 和 SSR07531 之间,遗传距离为 3.06 cM,物理距离 238 444 bp,能够解释 41.95% 的表型变异。张圣平等^[64]以黄瓜高抗白粉病纯合自交系 K8 和感白粉病 K18 的杂交后代 F₁、F_{2.3} 为研究对象,通过 QTL 定位,得到了 4 个白粉病抗性基因的 QTL 位点 *pm5.1*、*pm5.2*、*pm5.3* 和 *pm6.1*,其中 *pm5.2* 是黄瓜白粉病抗性基因的主效 QTL 位点。王维^[65]以 SSL508-27 与 D8 作亲本构建的次级 F₂ 分离群体为试验材料,将黄瓜抗白粉病基因片段的物理距离从 6.81 Mb 缩短至 98.4 kb,将其定位于标记 In-Del01 和 SNP16996485 之间。近些年来,还有学者研究开发出黄瓜白粉病抗性 SNP 标记^[66]。张鹏等^[67]通过研究获得了与黄瓜白粉病抗性密切相关的 SNP 多态性标记 140 个。相关抗病基因的分子标记及序列详见表 5。

表 5 黄瓜抗病基因相关分子标记及引物^[60]

Table 5 Molecular markers and primers related to cucumber disease resistance genes

引物名称	引物类型	连锁基因	遗传距离/cM	引物序列(5'-3')
SCAR3	SCAR	黄瓜抗 ZYMV-CH 基因		CACATTGAATAGATTCTTATTCTCTT; TTGTTTCGACTTAGGCAGTTTCA
SCAR4	SCAR	黄瓜抗 ZYMV-CH 基因		CACGTCTTTCTTGATATTAT3; TTAGGCAGTTTCAGTTCTCT
RWMV-214	SCAR	黄瓜 WMV 抗性基因	2	TGACACTCTGTTTTTCTCTG; CCCATCTTTATCATTCCAAT
OPAP7	RAPD	黄瓜 PRSV-W 感病基因	3	ACCACCCGCT
SCAR-282	SCAR	黄瓜枯萎病基因	7	GTACATGCAGGTGGTGTTATT; ATTACAATCCGTCCAACA
PMSCAR300	SCAR	黄瓜白粉病主效感病基因	7	ATCCAAACAGGGAAACGA CATCACCCAGAAGCTCAA
SSR97-200	SSR	黄瓜白粉病抗性主基因	5	ATAGGGCAATTTGTCTCT; CACTGGGATCCTAACAAC
SSR273-300	SSR	黄瓜白粉病抗性主基因	13	TTGAATTATGGGTTCAATTTT; GACAATGATAAACTTCCCTGA

2.3 黄瓜枯萎病抗性

黄瓜枯萎病是一种土传病害,在黄瓜生产上危害性极强,主要是由尖孢镰刀菌(*Fusadmn oxysporum*)引起的,在我国引起黄瓜枯萎病的是生理小种4号。对于黄瓜枯萎病的防治方法,目前有农业防治、生物防治及化学防治,但效果有限,防治黄瓜枯萎病最经济有效的方法就是选育黄瓜抗枯萎病品种^[68]。多年来,国内外学者对黄瓜枯萎病进行了多方面的研究,开发出相关分子标记并定位到相关QTL位点,但目前黄瓜抗枯萎病基因并未被精细定位,仍需要进一步研究。

张海英^[69]以黄瓜重组自交系群体和2个F₂分离群体为试验材料,最终得到与黄瓜枯萎病抗性基因连锁的 AFLP 标记 P-GTG/M-CCA-310、SCAR 标记 SCAR-282 和 RAPD 标记 OPD9-300,遗传距离分别为 7、7、14 cM。周红梅等^[69]以黄瓜抗枯萎病 WIS2757 和感枯萎病津研 2 号及 F₁、F₂ 群体为试验材料,构建抗、感池对黄瓜枯萎病进行 SSR 分析,获得了 9 个与黄瓜枯萎病抗性基因连锁的 SSR 分子标记并将其初步定位于黄瓜 2 号染色体上的标记 SSR17631 和 SSR00684 之间。Dong 等^[70]利用 Superina(P₁)和 Riji Cheng(P₂)构造不同世代,以 F₁、B₁(F₁×Superina)、B₂(F₁×Riji Cheng)和 F₂ 为试验材料,基于 BSA-seq 技术,开展黄瓜枯萎病 QTL 定位,将 1 个主效 QTL 定位在 2 号染色体上,并且利用 5 对 InDel 引物将其精细定位在黄瓜 2 号染色体上的 1 248 093~1 817 308 bp 范围内。

2.4 其他病害相关分子标记

杨义等^[71]对 19 份黄瓜材料进行 ZYMV 接种,开发出位于 VPS4-like 基因内部并与 zmy 位点紧密结合的 InDel 标记,可用于黄瓜抗性鉴定及抗病育种。王惠哲等^[72]以黄瓜抗病亲本 66 和感病亲本 A18 及 F₁、F₂、BC₁ 群体为试验材料,通过研究分析,最终发现黄瓜炭疽病抗性是由一对单隐性基因控制的,感病对抗病为不完全显性。除此之外,还将与炭疽病抗性相关基因的一个共显性 AFLP 标记转化为 SCAR 标记。Pan 等^[73]以 150Gy14 和 9930 为亲本构建的重组自交系以及 1043 个 F₂ 为材料,通过 QTL 分析及 dCAPs 鉴定等技术,最终将 *cla* 基因座与 3 个预测基因定位至黄瓜 5 号染色体 32 kb 区域,并且发现几乎在美国所有的黄瓜改良品种中抗性位点都来自 PI197087。同年,Wang 等^[74]研究表明,CsSGR 基因是一个抗霜霉病、角斑病及

炭疽病的基因,该基因是通过调控叶绿素降解进而使得黄瓜对多种病原菌有抗性,这为后续筛选抗感材料奠定了重要基础。Zhang 等^[75]以 PI183967 和 931 为亲本构建了 160 个 F₂ 重组自交系,而后对这 160 个 F₂ 重组自交系和 405 对 SSR 引物进行了 QTL 分析,研究结果表明,PI183967 幼苗对蔓枯病的抗性主要由 2 对 QTL 和多个主效 QTL 控制。共检测到 6 个抗性 QTL,分别为 *gsb3.1*、*gsb3.2*、*gsb3.3*、*gsb4.1*、*gsb5.1* 及 *gsb6.1*。在其中 3 个季节均检测到 5 号染色体上的 *gsb5.1*,其表型变异率最高,为 17.9%,位于 SSR15321 和 SSR07711 之间 0.5 cM 处。

3 分子标记在黄瓜品种纯度检测上的应用

品种纯度是种子质量评价和种子等级评价的重要指标^[76]。品种纯度的检测对农业生产及销售等方面具有重要价值。而通过 SSR 分子标记能够迅速可靠地检测品种纯度。

李春等^[77]通过在 240 对黄瓜 SSR 引物中筛选出 17 对亲本间多态的纯合引物,最终确定了 Cs100 和 Cs109 两对 SSR 标记,快速准确地鉴定了华南型黄瓜川绿 15 号的种子纯度。孟淑春等^[78]利用分子标记技术,从 10 对特异性分子标记的 SSR 引物中筛选出最为清晰的引物 SSR05748 对京研绿翡翠黄瓜进行纯度鉴定,结果与田间鉴定一致。赵海燕等^[79]利用 SSR 分子标记技术鉴定了黄瓜新品种科润 99,结果与田间鉴定结果几乎一致。杨宏等^[80]利用 164 对全基因覆盖的 SSR 引物对亲本 DNA 扩增,其中 28 对引物有多态性,这些引物扩增得到的特征性片段构成了川绿 2 号亲本的 DNA 指纹图谱。孟淑春等^[81]以京研冬美 9 号的父本、母本和 F₁ 代作为试验材料,通过 72 对 SSR 引物对这些材料进行了多态性筛选,最终成功鉴定了京研冬美 9 号种子纯度并且筛选出 2 对特异性引物 SSR17922 和 SSR02218,通过 SSR 分子标记进行了纯度鉴定,与田间鉴定结果相吻合。SSR 分子标记在黄瓜纯度检测上的应用已经比较成熟,多年以来通过 SSR 分子标记对黄瓜纯度检测的报道较多。通过分子标记对黄瓜进行纯度检测与田间鉴定结果几乎没有差异,同时具有效率高、节省人力物力的优点。

4 总结与展望

笔者通过对黄瓜相关分子标记研究进展进行综述,发现关于黄瓜分子标记在前些年应用较多的包括 AFLP、SCAR 等分子标记;近些年来,SSR 分子标记的应用比较广泛,普遍应用于黄瓜研究各个方面。对于 SNP 标记,目前在黄瓜研究上的应用主要包括指纹图谱构建、遗传多样性分析、黄瓜杂交种鉴定^[82-84]等方面,但在黄瓜上的研究应用相对其他分子标记较少。SNP 标记具有更好的稳定性和准确性,期望在以后黄瓜分子研究中能更多应用到 SNP 标记。

黄瓜分子标记具有很高的应用价值,在未来仍会继续发展。要将分子标记辅助选择与传统育种相结合,合理利用多态性丰富的分子标记,并根据研究的对象和目的,有针对性地选用合适的分子标记。对于黄瓜抗病性育种,目前大多数是对霜霉病、白粉病、枯萎病等主要病害,而黄瓜灰霉病、蔓枯病、根腐病等病害相关分子标记需要进一步研究。另外,随着时代发展,品质育种越发重要,与黄瓜品质基因紧密连锁的分子标记有待于进一步研究。

参考文献

- [1] 黄瓜的营养与保健功效[J]. 吉林蔬菜, 2016(11):9.
- [2] 尚小红, 陆定迎, 周生茂, 等. 分子标记在我国黄瓜遗传育种中的应用[J]. 长江蔬菜, 2011(14):1-6.
- [3] 郝炯, 渠云芳. DNA 分子标记在作物育种中的应用[J]. 山西农业科学, 2009, 37(3):81-85.
- [4] 范金霞, 秦智伟. DNA 分子标记在瓜类遗传育种中的应用[J]. 东北农业大学学报, 2006, 37(2):249-253.
- [5] 焦荻, 商纪鹏, 高素燕, 等. 西瓜品种‘蜜多’种子纯度 SSR 标记鉴定[J]. 中国瓜菜, 2019, 32(7):19-22.
- [6] 程维舜, 罗茜, 洪娟, 等. 利用荧光标记 SSR 鉴定西瓜杂交种的纯度研究[J]. 中国果菜, 2020, 40(12):36-41.
- [7] 陈琛, 罗俊杰, 陈卫国. 利用 SSR 技术快速鉴定 2 个辣椒杂交品种纯度[J]. 甘肃农业科技, 2020(4):53-58.
- [8] 卢霞, 邓志军, 刘梦华, 等. 辣椒基因组 SSR 引物的开发及品种纯度分子鉴定[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(7):65-68.
- [9] 李肯, 武云鹏, 彭冬秀, 等. 利用 SSR 标记快速检测甜瓜‘天美 55’种子纯度与真实性[J]. 分子植物育种, 2022, 20(8):2674-2681.
- [10] 武婷, 郭诚, 巫水钦, 等. 应用 SSR 标记鉴定甜瓜流星翡翠的种子纯度[J]. 浙江农业科学, 2020, 61(5):841-842.
- [11] 谭枫, 朱宗文, 刘晓慧, 等. 茄子品种‘绿秀丽’青茄纯度鉴定的 SSR 标记筛选[J]. 分子植物育种, 2023, 21(2):551-556.
- [12] 池秀蓉, 顾兴芳, 张圣平, 等. 黄瓜无苦味基因 *bi* 的分子标记研究[J]. 园艺学报, 2007, 34(5):1177-1182.
- [13] 李曼, 龚义勤, 苗晗, 等. 黄瓜营养体苦味基因 *Bi* 的定位[J]. 园艺学报, 2010, 37(7):1073-1078.
- [14] ZHANG S P, MIAO H, SUN R F, et al. Localization of a new gene for bitterness in cucumber[J]. Journal of Heredity, 2013, 104(1):134-139.
- [15] 顾兴芳, 张素勤, 张圣平. 黄瓜果实苦味 *Br* 基因的 AFLP 分子标记[J]. 园艺学报, 2006, 33(1):140-142.
- [16] 李宗扬, 秦智伟, 周秀艳, 等. 黄瓜果实苦味性状遗传分析与分子标记[J]. 分子植物育种, 2015, 13(7):1578-1583.
- [17] 董邵云, 苗晗, 张圣平, 等. 黄瓜果皮光泽性状的遗传分析及基因定位研究[J]. 园艺学报, 2013, 40(2):247-254.
- [18] 杜辉. 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[D]. 上海: 上海交通大学, 2008.
- [19] ZHANG W W, PAN J S, HE H L, et al. Construction of a high density integrated genetic map for cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124 (2) : 249-259.
- [20] 周冰钰. 黄瓜果皮光泽性遗传分析及其分子标记[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015.
- [21] ZHAI X L, WU H Y, WANG Y R, et al. The fruit glossiness locus, dull fruit (D), encodes a C₂H₂-type zinc finger transcription factor, CsDULL, in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Horticulture Research, 2022, 9:146.
- [22] 李亚利. 与黄瓜果皮绿色性状相关的 SRAP 分子标记[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [23] 孙晓丹, 商庆梅, 秦智伟. 黄瓜嫩果白色果皮颜色遗传规律及其 AFLP 标记研究[J]. 北方园艺, 2011(3):135-140.
- [24] 董邵云, 苗晗, 张圣平, 等. 黄瓜白色果皮基因遗传规律及定位研究[J]. 西北植物学报, 2012, 32(11):2177-2181.
- [25] 张婷婷, 陈海旭, 申晓青, 等. 黄瓜嫩果白色果皮性状的 QTL 初步定位[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(12):82-89.
- [26] 牛玉倩, 李征. 黄瓜白化突变体分析与突变基因 *al* 的精细定位[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(5):88-95.
- [27] 王梅馨. 黄瓜果皮黄棕色性状的遗传分析与定位研究[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2020.
- [28] 刘汉强. 黄瓜高效遗传转化体系的建立和嫩果白皮基因 *w* 的图位克隆与功能分析[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [29] 申晓青, 陈书霞, 潘玉朋, 等. 黄瓜嫩果果皮颜色的遗传研究[J]. 农业生物技术学报, 2014, 22(1):37-46.
- [30] JIAO J Q, LIU H Q, LIU J, et al. Identification and functional characterization of APRR2 controlling green immature fruit color in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Plant Growth Regulation, 2017, 83(2):233-243.
- [31] WELLINGTON R. Mendelian inheritance of epidermal characters in the fruit of *Cucumis sativus* [J]. Science, 1913, 38:61.
- [32] STRONG W J. Breeding experiments with the cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Science Agriculture, 2016, 11:333-346.
- [33] TKACHENKO N N. Preliminary results of a genetic investigation of the cucumber, *Cucumis sativus* L. [J]. Applied Plant Breeding, 1935, 9:311-356.
- [34] 郁映君, 司龙亭, 张冠英. 黄瓜瓜刺颜色与性型遗传规律的研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2010, 41(2):152-155.
- [35] SHANMUGASUNDARUM S, WILLIAMS P H, PETERSON

- C E. Inheritance of resistance to powdery mildew in cucumber[J]. *Phytopathology*, 1971, 61: 1218-1221.
- [36] COWEN N M, HEISEL D B. Inheritance of two genes for spine color and linkages in a cucumber cross[J]. *Journal of Heredity*, 1983, 74(4): 308-309.
- [37] HEANG D, SATO H, SASSA H, et al. Detection of two QTLs for fruit weight in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [C]// *Cucurbitaceae 2008. Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of cucurbitaceae*, Avignon, France, 21-24 May 2008. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), 2008: 511-514.
- [38] 彭佳林, 聂京涛, 曲美玲, 等. 黄瓜果实黑刺基因定位及候选基因多样性研究[J]. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2015, 33(4): 12-19.
- [39] 陈龙. 黄瓜果实黑刺基因 *B2* 的遗传分析和定位[D]. 上海: 上海交通大学, 2016.
- [40] LIU M Y, ZHANG C J, DUAN L X, et al. CsMYB60 is a key regulator of flavonols and proanthocyanidans that determine the colour of fruit spines in cucumber[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(1): 69-84.
- [41] XIE Q, LIU P N, SHI L X, et al. Combined fine mapping, genetic diversity, and transcriptome profiling reveals that the auxin transporter gene *ns* plays an important role in cucumber fruit spine development[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(6): 1239-1252.
- [42] ZHANG W W, CHEN Y, ZHOU P, et al. Identification and fine mapping of molecular markers closely linked to fruit spines size *ss* gene in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Euphytica*, 2018, 214(11): 213.
- [43] 李博, 秦智伟, 周秀艳. 黄瓜果肉颜色遗传分析及 SSR 分子标记[J]. *东北农业大学学报*, 2010, 41(12): 21-25.
- [44] 周胜军, 张鹏, 朱育强, 等. 与黄瓜全雌性基因连锁的 SSR 分子标记[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2013, 39(3): 295-296.
- [45] 牛志红, 宋晓飞, 李晓丽, 等. 黄瓜单性结实性状遗传与 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(1): 160-171.
- [46] XU X W, WEI C X, LIU Q Y, et al. The major-effect quantitative trait locus *Fnl7.1* encodes a late embryogenesis abundant protein associated with fruit neck length in cucumber[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(7): 1598-1609.
- [47] 徐世成, 王鹤冰, 冯俊杰, 等. 黄瓜霜霉病及寄主抗性机制研究进展[J]. *生物工程学报*, 2022, 38(5): 1724-1737.
- [48] ZHANG S P, LIU M M, MIAO H. Chromosomal mapping and QTL analysis of resistance to downy mildew in *Cucumis sativus* [J]. *Plant Disease*, 2013, 97(2): 245-251.
- [49] YOSHIOKA Y, SAKATA Y, SUGIYAMA M, et al. Identification of quantitative trait loci for downy mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Euphytica*, 2014, 198(2): 265-276.
- [50] WANG Y H, VANDENLANGENBERG K, WEHNER T C, et al. QTL mapping for downy mildew resistance in cucumber inbred line WI7120 (PI330628) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129: 1493-1505.
- [51] LI L X, HE H Q, ZOU Z R, et al. QTL analysis for downy mildew resistance in cucumber inbred line PI 197088[J]. *Plant Disease*, 2018, 102(7): 1240-1245.
- [52] 杨益宁. 酸黄瓜霜霉病抗性分子标记辅助转育技术研究及育种应用[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [53] 谢笑笑. 黄瓜抗霜霉病相关基因的发掘及克隆[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [54] 孟攀奇, 蔡丽静, 张桂华, 等. 与黄瓜霜霉病抗性相关基因连锁的分子标记研究[J]. *长江蔬菜*, 2014(8): 12-14.
- [55] 王帅宇, 贾峰勇, 车晋滇, 等. 5 种药剂对黄瓜白粉病的防效比较[J]. *中国植保导刊*, 2016, 36(6): 60-62.
- [56] 吴燕君, 洪文英, 章忠梅, 等. 设施黄瓜白粉病流行动态与预测模型[J]. *浙江农业学报*, 2022, 34(1): 104-111.
- [57] 胡丽芳, 刘世强. 黄瓜重要性状相关分子标记研究进展[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(1): 289-297.
- [58] 沈丽平. 黄瓜白粉病抗性遗传分析及相关 QTL 初步定位[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2009.
- [59] SAKATA Y, KUBO N, MORISHITA M, et al. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(5): 986.
- [60] 张海英. 黄瓜重要抗病基因的分子标记研究及遗传图谱的构建[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.
- [61] 简德明. 和黄瓜白粉病抗性基因紧密连锁的 AFLP 分子标记研究[D]. 北京: 首都师范大学, 2007.
- [62] 张桂华, 杜胜利, 王鸣, 等. 与黄瓜抗白粉病相关基因连锁的 AFLP 标记的获得[J]. *园艺学报*, 2004, 31(2): 189-192.
- [63] 郝俊杰, 李磊, 王波, 等. 黄瓜白粉病抗性基因定位及候选基因分析[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(17): 3427-3434.
- [64] 张圣平, 刘苗苗, 苗晗, 等. 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(17): 3584-3593.
- [65] 王维. 黄瓜抗白粉病主效 QTLpm5.1 的精细定位[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2019.
- [66] 张圣平, 苗晗, 薄凯亮, 等. “十三五”我国黄瓜遗传育种研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2021(4): 16-26.
- [67] 张鹏, 朱育强, 王丽莉, 等. 利用 SLAF-seq 技术开发黄瓜白粉病抗性分子标记[J]. *分子植物育种*, 2017, 15(6): 2258-2264.
- [68] 隋继超, 李晓丽, 宋晓飞, 等. 黄瓜抗枯萎病研究进展[J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(1): 1-5.
- [69] 周红梅, 董从娟, 张海英, 等. 黄瓜抗枯萎病基因连锁分析和定位[J]. *分子植物育种*, 2015, 13(9): 1980-1986.
- [70] DONG J P, XU J, XU X W, et al. Inheritance and quantitative trait locus mapping of *Fusarium* wilt resistance in cucumber[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1425.
- [71] 杨义, 何欢乐, 李俊, 等. 黄瓜 ZYMV 抗性鉴定与抗性基因的分子标记辅助选择[J]. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2017, 35(4): 48-57.
- [72] 王惠哲, 管炜, 李淑菊. 与黄瓜炭疽病相关基因连锁的基因片段及 SCAR 标记[J]. *华北农学报*, 2011, 26(1): 200-203.
- [73] PAN J S, TAN J Y, WANG Y H, et al. STAYGREEN (CsSGR) is a candidate for the anthracnose (*Colletotrichum orbiculare*) (下转第 15 页)