

温室黄瓜产量相关农艺性状 QTLs 的定位

陈青君¹, 张海英², 王永健², 李婉钰¹, 张峰², 毛爱军², 程继鸿¹, 陈明远³

(¹北京农学院植物科技学院, 北京 102206; ²北京市农林科学院蔬菜研究中心, 北京 100089; ³北京市昌平区金六环农业园, 北京 102200)

摘要:【目的】秋冬茬和冬春茬是目前中国日光温室黄瓜栽培的两种重要茬口, 对两茬黄瓜产量相关性状的 QTLs 进行定位, 为温室黄瓜产量分子标记辅助选择的研究提供理论依据。【方法】选用欧洲 8 号 × 秋棚自交系的 113 份黄瓜重组自交系 (RILs) 群体作为试验材料, 并利用该群体已经构建的包含 182 个标记的分子连锁图谱对与产量相关的 9 个性状进行 QTL 分析。【结果】共检测到 58 个 QTLs, 其中与单株平均产量相关的 QTL 1 个, 定位于 LG4 连锁群上; 控制黄瓜日增重量的 QTL 位点 6 个, 分别位于 LG2、LG3、LG6 连锁群上; 控制平均单瓜重的 QTL 位点 5 个, 分别位于 LG1 和 LG5 连锁群上; 控制坐瓜数的 QTLs 2 个, 位于 LG2 和 LG4 连锁群上; 控制化瓜率的 QTL 1 个, 位于 LG7 连锁群上; 控制第一雌花节位的 QTLs 28 个, 在 1-8 个连锁群上都有分布; 控制总叶片数的 QTLs 8 个, 分别位于 LG2、LG7 和 LG4 连锁群上; 控制叶面积的 QTLs 2 个, 分别位于 LG1 和 LG3 连锁群上。以上产量相关性状的 QTLs 仅在一个茬口中被检测到。控制雌花总数的 QTLs 5 个, 全部位于 LG2 连锁群上, 其中 ffa2a、ffa2b 是两个茬口共有的 QTLs, 并且其遗传效应方向一致。研究还发现若干 QTL 富集区域和成束分布的 QTLs。【结论】本研究共检测到温室黄瓜与产量相关的 9 个性状的 58 个 QTLs, 其中 ffa2a、ffa2b 在两个栽培环境中表达稳定。

关键词: 黄瓜; 重组自交系; 产量相关性状; QTL 定位

Mapping and Analyzing QTLs of Yield-Associated Agronomic Traits of Greenhouse Cucumbers

CHEN Qing-jun¹, ZHANG Hai-ying², WANG Yong-jian², LI Wan-yu¹, ZHANG Feng², Mao Ai-jun²,
CHENG Ji-hong¹, CHEN Ming-yuan³

(¹College of Plant Science and Technology, Beijing Agricultural College, Beijing 102206; ²Vegetable Research Center, Beijing Academy of Agriculture & Forest Scientific Research, Beijing 100089; ³Jinliuhuan Agricultural Park, Changping, Beijing 102200)

Abstract: 【Objective】 Autumn-winter and winter-spring are two important cropping seasons for cultivating cucumber (*Cucumis sativus* L.) in solar greenhouses in China. This study was made to map and analyze some candidate QTLs of yield-associated agronomic traits in cucumber, so as to provide information for molecular marker assisted selection of yield of greenhouse cucumber. 【Method】 A population of 113 cucumber recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross between Europe 8 and Qiupeng was used as materials in this study. Based on the RIL molecular linkage map consisting of 182 markers constructed previously, candidate QTLs conferring 9 yield-associated traits were analyzed. 【Result】 A total of 58 QTLs were detected in this study. Among them, 1 QTL conferring single plant yield (SPY) was located on the linkage group LG4; 6 QTLs conferring daily gain weight (DAW) were located on LG2, LG3 and LG6; 5 QTLs conferring single fruit weight (SFW) were located on LG1 and LG5; 2 QTLs conferring the number of fruit setting (NFS) were located on LG2 and LG4; 1 QTL conferring fruit abortion rate (FAR) was located on LG7; 28 QTLs conferring first female flower node (FFN) were located on LG1 through to LG8; 8 QTLs conferring total number of leaves (TNL) were located on LG2, LG7, and LG4; 2 QTLs conferring leaf areas (LA) were located on LG1 and LG3. The above-mentioned QTLs were detected in only one cropping season. There were 5 QTLs conferring female flower number (FFN) on LG2, of which, ffn2a and ffn2b, were detected in both cropping seasons, and with the same positive genetic effects. Some concentrated regions and cluster distribution of QTLs were also found in this study. 【Conclusion】 A total of 58

收稿日期: 2009-04-08; 接受日期: 2009-07-07

基金项目: 北京市属高等学校人才强教计划资助项目 (PHR200907136)、国家自然科学基金项目 (30570997)

作者简介: 陈青君, 副教授, 博士。Tel: 010-80799143; E-mail: cqj13@sohu.com

candidate QTLs in a greenhouse-cultivated cucumber population were detected in the study. The two QTLs, *ffn2a* and *ffn2b*, were found to be expressed consistently under both cropping seasons of the greenhouse cultivation environment.

Key words: cucumber; RIL; yield-associated agronomic traits; QTLs

0 引言

【研究意义】中国是世界上黄瓜生产面积最大、总产量最高的国家，同时温室黄瓜的面积又居温室蔬菜之首。黄瓜产量的形成受诸多性状因素影响，并且在这些相关性状中，绝大多数为数量性状，它们的遗传基础复杂，在选择中易受环境影响。因此，产量育种是品种改良的重点和难点^[1]。分子标记辅助选择能为育种家提供高效的选择手段，提高育种效率和育种过程中的预见性。开展温室黄瓜产量相关性状的 QTL 分析和定位的研究，可为温室黄瓜产量分子标记的辅助选择提供重要依据，具有重要的指导意义。【前人研究进展】近年来，随着黄瓜高密度分子遗传图谱的构建^[2-4]，已经对黄瓜的侧枝^[3-4]、果实^[5-6]、花^[5]、耐弱光性^[7]等性状进行了 QTL 定位，而在黄瓜产量性状遗传研究方面，赵庆媛等^[8]、韩建明等^[9]主要采用遗传相关和通径分析对产量相关的性状进行了研究，对黄瓜产量性状进行 QTL 定位的有关报道很少。

【本研究切入点】本研究选用欧洲 8 号×秋棚的 113 份黄瓜重组自交系 (RILs) 群体作为试验材料，并利用该群体构建的包含 182 个标记的分子连锁图谱对与产量相关的 9 个性状进行 QTL 分析。【拟解决的关键问题】通过影响产量相关性状的统计分析确定拟进行 QTL 定位的主要性状；利用已建立的饱和黄瓜分子遗传图谱进行 QTL 定位并筛选出稳定表达的 QTL 产量性状。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为欧洲温室生态型高代自交系欧洲 8 号×华北露地生态型自交系秋棚的 F₈ 代 113 份重组自交系 (RIL)。由北京市农林科学院蔬菜研究中心黄瓜组提供。

1.2 田间试验及产量相关性状测定

试验于 2005—2006 年在北京市昌平区金六环农业园区日光温室中进行。根据日光温室黄瓜栽培茬口安排，试验分为秋冬茬和冬春茬。秋冬茬于 2005 年 9 月 29 日播种，10 月 20 日定植，12 月 31 日结束观测；冬春茬于 2006 年 1 月 20 日播种，2 月 20 日定植，4

月 30 日结束观测。试验采用随机区组设计，2 次重复，安排在两栋完全相同的日光温室内；每个重复含 113 个品系，每个品系栽植 12 株。栽植方式为宽窄行，行距分别为 40 cm 和 90 cm，株距为 25 cm。试验采用膜下灌溉，常规栽培管理。产量相关性状的记载标准^[10]见表 1。

1.3 数据统计分析及 QTL 定位

定位的连锁图谱是在 2004 年北京市蔬菜中心构建图谱的基础^[2]上，为保证定位的准确性，删除了一些偏分离严重的数据，并以 113 份供试材料为作图群体重新构建了一张遗传图谱。包含 8 个连锁群，共有 182 个分子标记，覆盖基因组长度 743 cM，图谱密度为 4 cM/标记。

采用 SPSS 软件对各性状进行方差及相关性分析。采用 MapQTL5^[11]软件对试验结果进行综合 QTL 定位分析。

QTL 命名规则为：以该性状的英文缩写字母开头，紧接着用阿拉伯数字代表该 QTL 所在的连锁群，若同一连锁群上不止一个 QTL，则用小写英文字母 a, b, c 等顺序编号。如 *spy6a*, *spy* 表示单株产量 (single plant yield)，6 表示该 QTL 位于第 6 连锁组群，a 表示该 QTL 是第 6 连锁组群上控制单株产量的第一个 QTL。

2 结果与分析

2.1 各性状的表型及分布

所考察的 13 个性状的表型均值和表型分布分别见表 2。从表 2 可以看出，所有性状均表现出广泛变异，而且变异幅度较大。如单株产量，秋冬茬最小值和最大值相差达 585 g，在冬春茬中变幅也在 195.00—1156.67 g；在坐瓜数上，秋冬茬的变异幅度在 1.00—10.50 之间，冬春茬的变异幅度在 1.25—9.28 之间。

从各产量相关性状的频率分布图 (图略) 可知，在秋冬茬中，除平均单瓜重、化瓜率、第一朵花开放时的叶片数、侧枝数 4 个性状外，其它性状在群体中都表现为连续分布；在冬春茬中，除日增重量、第一朵花开放时的叶片数和侧枝数 3 个性状外，其它性状在群体中都表现为连续分布。多数同一性状在不同茬口表现出相似分布，两茬性状表型的重合率较高。

表 1 黄瓜重组自交系群体产量相关性状及记载标准

Table 1 Yield-related traits and observation records standards of recombinant inbred line populations of cucumber

考察性状	Yield-related traits	观测记载标准
名称	缩写	Observation records standards
Name	Abbreviations	
前期单株产量	SPY	从第一节位瓜采收之日(以 60% 被测株结瓜为准)起 20 d 内的单株所有达到商品采收标准瓜的总产量平均值
Single plant yield		Average single plant yield in 20 days from the first node fruit can commercial harvest (60% measured plant fruiting)
瓜日增重量	DAW	开花到该瓜采摘时的日均增重量(每品系观测的瓜为 10 个, 求均值)
Daily addition weight		Average daily addition weight of 10 fruits each strain from blooming to harvesting
单瓜重	SCW	观测结束时株系所有瓜重的平均值(新结的瓜以超过 12 cm 为计数标准)
Single cucumber weight		Average weight of all produce fruit amount of single plant at the end of experiment (new fruit measured when it growing over 12 cm)
坐瓜数	PFA	观测结束时株系所有坐瓜数的平均值(新结的瓜以超过 12 cm 为计数标准)
Produce fruit amount		Average of all produce fruit amount of single plant at the end of experiment (new fruit measured when it growing over 12 cm)
化瓜率	AR	观测结束时各品系的主蔓化瓜总数与雌花总数的比值
Abortion rate		Abortion fruit amount ratio to the female flower amount on main branch of each strain at the end of experiment
第一雌花节位	FFN	从子叶节算起, 第一雌花出现的节数
First female flower node		The node number of the first female flower appeared count from the first cotyledon node
第一雌花开时叶片数	LAB	第一雌花开时所有真叶叶片数(生长点的叶片, 以达到正常叶 1/3 为计数标准)
Leaf amount in first female flower blooming		True leaves amount in fist female flower blooming (the leaves at the grow tip measured when it growing over 1/3 the normal leaves)
侧枝数	BA	移植到观测结束时打去的超过 5 cm 的侧枝总数
Branch amount		Count the amount of the cutting lateral branch long over the 5 cm during the period from transplanting to the end of experiment
总叶片数	LAE	截止观测结束时主蔓上所有真叶叶片数(生长点的叶片, 以达到正常叶 1/3 为计数标准)
Leaf amount at the end of experiment		True leaves amount on main branch at the end of experiment (the leaves at the grow tip measured when it growing over 1/3 the normal leaves)
播种至第一雌花开放所需日数	DAB	播种至第一雌花开放所需日数(以 60% 被测株开花时间为准)
Day amount from sowing to the first flower blooming		Day amount from sowing to the first flower blooming when 60% measured plant blooming
播种至第一次采收所需日数	DAG	播种至第一次采收所需日数(以 60% 被测株采摘时间为准)
Day amount from sowing to the first cucumber gaining		Day amount from sowing to the first cucumber gaining when 60% measured plant harvesting
雌花总数	FFA	早期产量结束时, 主蔓上所有出现的雌花数
Female flower amount		Female flower amount on main branch when early yield measured end
叶面积	LA	第一次于多数品系出现第一雌花时; 第二次于测产结束时。叶面积=纵径 ²
Leaf area		First measured at the time when the most strains appeared the fist female flower; the second measured at the time when the yield measured end Leaf area equal the square of the longitudinal diameter

13 个性状中, 有 9 个呈正态分布。从 RIL 群体变异幅度与双亲比较可看出, RIL 群体中出现了超亲株系。

2.2 各产量相关性状的方差分析

对所观测的 13 个性状进行了各株系间和茬口间的方差分析, 结果列于表 3。从表 3 可以看出, 除 DAG (播种至第一次采收所需日数) 外, 其它 12 个产量相关性状在株系间的差异都达到显著水平, 其中 DAW、PFA、FFN、LAB、BA、LAE、DAB 7 个性状达到极显著水平, 说明在株系间存在基因型差异。在表 3 中,

还可以看到除 SPY、PFA、DAG、FFA、LA 外, 其它 8 个性状在茬口间的差异均极显著, 表明这些性状的表现受环境的影响很大。

2.3 RIL 群体产量性状的相关分析

以两茬各性状的平均值为观察值计算 13 个性状间的相关系数, 结果列于表 4。

在考察与产量相关的各性状中, SPY (单株产量) 与 SCW (平均单瓜重 $r=0.29$)、PFA (坐瓜数 $r=0.31$)、LAE (总叶片数 $r=0.28$) 呈极显著正相关, 与 DAW

表 2 各产量相关性状的平均值和变异幅度

Table 2 Mean and variation range of yield-related traits

产量相关性状 Yield-related traits	秋冬茬(2005) Autumn-winter cultivation(2005)				冬春茬(2006) Winter-spring cultivation(2006)			
	亲本 Parents		F ₈ 自交系 F ₈ RILs		亲本 Parents		F ₈ 自交系 F ₈ RILs	
	欧洲 8 Europe 8	秋棚 Qiupeng	变异幅度 Variation range	平均值 Mean	欧洲 8 Europe 8	秋棚 Qiupeng	变异幅度 Variation range	平均值 Mean
	前期单株产量 SPY (g)	314.00	248.33	60.0—645.0	289.16	1004.52	629.17	195.00—1156.67
瓜日增重量 DAW (g)	3.01	6.45	2.0—14.9	5.45	10.45	12.09	2.13—23.11	10.64
平均单瓜重 SCW (g)	139.00	150.48	60.00—197.14	110.99	158.87	143.71	95.17—227.33	141.50
坐瓜数 PFA (No.)	7.00	2.10	1.00—10.50	3.87	7.64	4.15	1.25—9.28	4.43
化瓜率 AR (%)	3.40	0.70	0.00—71.89	19.69	6.10	3.00	0.00—90.67	41.30
第一雌花节位 FFN (node)	3.29	7.80	1.40—16.00	6.35	2.48	4.10	2.10—10.75	4.33
第一雌花开时叶片数 LAB (piece)	12.86	12.50	7.00—19.44	11.76	8.38	7.10	5.04—16.36	8.45
侧枝数 BA (No.)	12.86	5.70	0.00—14.83	4.26	5.20	2.30	0.00—15.36	2.90
总叶片数 LAE (piece)	26.29	20.60	11.50—28.50	20.42	28.07	18.55	7.11—32.92	22.51
播种至第一雌花开放所需日数 DAB (d)	53.71	60.50	45.40—80.22	58.79	59.94	61.68	56.55—75.77	63.36
播种至第一次采收所需日数 DAG (d)	82.67	82.00	62.33—92.00	78.09	73.50	78.23	56.04—97.42	79.78
雌花总数 FFA (No.)	10.29	2.30	1.00—16.30	5.28	20.78	6.05	1.25—26.61	9.98
叶面积 LA (cm ²)	269.94	355.70	142.32—465.70	330.73	297.25	453.93	155.94—453.93	306.54

SPY: Single plant yield, DAW: Daily addition weight, SCW: Single cucumber weight, PFA: Produce fruit amount, AR: Abortion rate, FFN: First female flower node, LAB: Leaf amount in first female flower, BA: Branch amount blooming, LAE: Leaf amount at the end of experiment, DAB: Day amount from sowing to the first flower blooming, DAG: Day amount from sowing to the first cucumber gaining, FFA: Female flower amount, LA: Leaf area. The same as below

表 3 各产量相关性状方差分析

Table 3 Variance analysis of yield-related traits

产量相关性状 Yield-related traits	单株 产量 SPY	瓜日增 重量 DAW	平均 单瓜重 SCW	坐瓜数 PFA	化瓜率 AR	第一雌 花节位 FFN	第一雌 花开时 叶片数 LAB	侧枝数 BA	总叶 片数 LAE	播种至第 一次采收 所需日数 DAB	播种至第 一雌花开 放所需日数 DAG	雌花 总数 FFA	叶面积 LA
株系间 Strain	1.60*	1.93**	1.61*	2.83**	1.65*	2.74**	2.69**	4.35**	2.61**	1.73**	1.04	4.84*	1.6*
茬口间 Cultivation season	121.74*	275.34**	68.77**	5.3*	20.37**	60.62**	160.83**	14.08**	16.22**	35.66**	3.18	122.82*	5.44*

* 5%显著水平; ** 1%显著水平

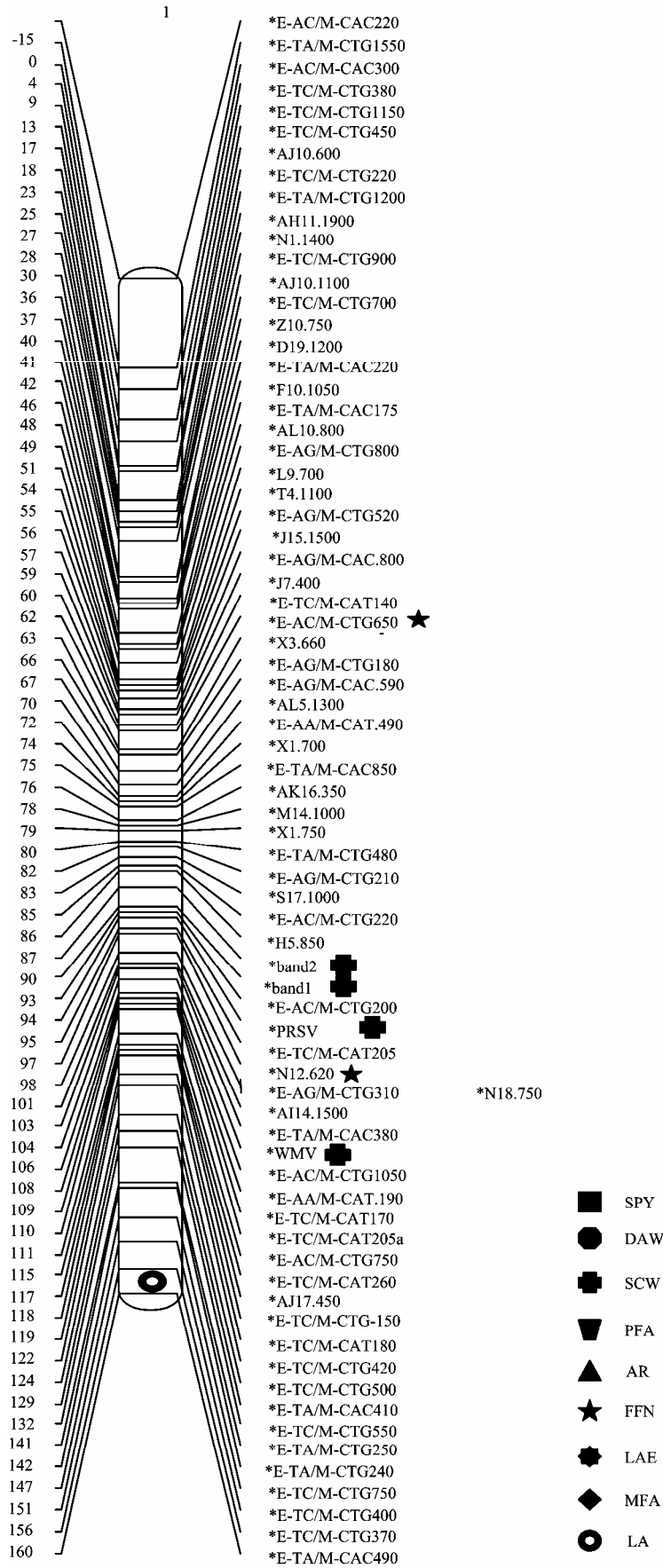
*: Indicates significant difference at $P < 0.05$; **: Indicates significant difference at $P < 0.01$

(日增重量 $r=0.22$) 和 DAG (播种至第一次采收所需日数 $r=0.24$) 呈显著正相关, 而与 FFN (第一雌花节位 $r=-0.22$) 呈显著负相关。由此表明黄瓜温室品种第一雌花节位越低对产量的影响越大。每株坐瓜数越多、平均单瓜重越大、总叶片数越多, 黄瓜的产量就越高。在低温弱光季节黄瓜单瓜日增重量对产量也有较大的影响。这与赵庆媛等^[8]和韩建明等^[9]的研究结果一致。

2.4 QTL 分析

2.4.1 QTL 数目与效应 通过两个茬口的产量相关

性状分析, 对呈正态性分布的 9 个性状进行了定位。用复合区间作图法在 $LOD > 2.5$ 条件下, 共检测到 58 个 QTL, 在 LG1—LG8 各连锁组群上都有分布, 可以解释大部分的遗传变异 (图)。其中与单株平均产量 (SPY) 有关的 QTL 1 个, 定位于 LG4 连锁组群上, 其贡献率为 10.7%。与黄瓜日增重量 (DAW) 有关的 QTL 位点 6 个, 全部在秋冬茬检测到, 分别位于 LG2、LG3 和 LG6 连锁组群上, 6 个位点表现为 5 个增效和 1 个减效。增效位点解释了 19.6%—24.5% 的表型变异。与平均单瓜重 (SCW) 有关的 QTL 5 个, 全部在冬春



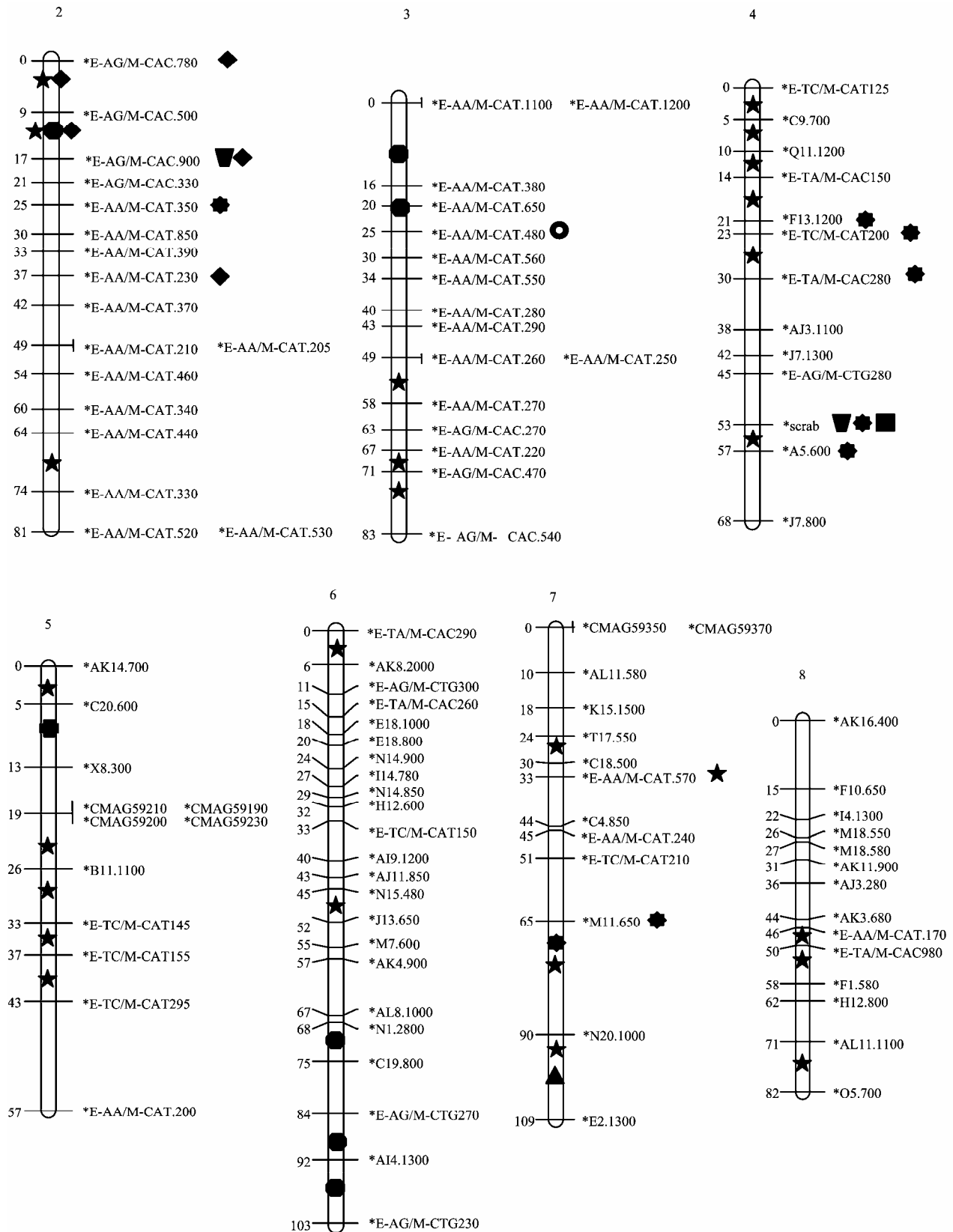


图 黄瓜产量相关性状 QTL 在分子连锁图的定位

Fig. QTL mapping for cucumber yield-related traits in molecular linkage maps

表 4 黄瓜 RIL 群体 13 个产量性状的相关分析

Table 4 Coefficient analysis of 13 yield-related traits of RIL populations of cucumber

	DAW	SCW	PFA	AR	FFN	LAB	BA	LAE	DAB	DAG	FFA	LA	SPY
DAW													
SCW	0.38**												
PFA	0.22*	0.37**											
AR	0.7**	0.14	0.04										
FFN	0.02	-0.34**	-0.24*	0.16									
LAB	-0.37**	0.15	0.19	-0.55**	0.49**								
BA	-0.24*	0.09	0.24*	-0.28**	-0.28**	0.76**							
LAE	-0.27*	-0.17	0.27*	-0.25	-0.22	0.46**	0.50**						
DAB	0.06	-0.06	0.24*	0.21	0.01	0.26*	0.61**	0.47**					
DAG	-0.44**	0.08	0.16	-0.57**	-0.39**	0.81**	0.73**	0.44**	0.18				
FFA	-0.43**	-0.47**	-0.03	-0.36**	0.01	0.30**	0.30**	0.47**	0.24*	0.39**			
LA	0.45**	-0.21	-0.07	0.77**	0.56**	-0.7**	-0.31**	-0.26*	0.28**	-0.64**	-0.17		
SPY	0.22*	0.29**	0.31**	0.05	-0.22*	0.20	0.18	0.28**	0.11	0.24*	0.09	-0.11	

*5%显著水平; ** 1%显著水平

*: Indicates significant difference at $P < 0.05$; **: Indicates significant difference at $P < 0.01$

茬检测到, 位于 LG1 和 LG5 连锁组群上, 其中 4 个表现减效, 1 个为增效, 虽然 4 个减效的 QTL 可解释 22.5%—23.4% 的表型变异, 但加性效应值不明显。与坐瓜数 (PFA) 有关的 QTL 2 个, 秋冬茬和冬春茬各检测到 1 个, 其加性效应值明显, 贡献值为 15.3% 和 12.5%。与化瓜率 (AR) 有关的 QTL 1 个 (冬春茬), 位于 LG7 连锁组群上, 其贡献率为 21.1%, 加性效应值 0.107592。与第一朵雌花节位 (FFN) 有关的 QTL 28 个, 是所有性状中检测位点最多的, 除 2 个在秋冬茬外, 其余全部在冬春茬检测到, 分布于 1—8 个连锁组群上, 增效和减效各为 14 个, 其中分布于第 1 个连锁组群上的 *ffn1a* 和 *ffn1b* 作用最大, 贡献率分别为 10.6% 和 11%, 加性效应值分别为 0.873061 和 0.89239; 分布于第 2 个连锁组群上的 *ffn2a* 和 *ffn2b* 为减效位点, 可解释 44.6% 和 42.4% 的表型变异, 加性效应值分别为 -0.50603 和 -0.50573; 其余的 24 个贡献率、加性效应值都较低。与总叶片数 (LAE) 有关的 QTL 8 个, 在两个茬口都有检测到。冬春茬 5 个均为减效, 秋冬茬 3 个均为增效。与雌花总数 (FFA) 有关的 QTL 5 个, 全部位于 LG2 连锁组群上, 都表现为增效。贡献率为 11.7%—27.3%, 其中 *ffa2a*、*ffa2b* 2 个 QTL 在两茬中都检测到, 这是仅有的 2 个茬口都表达的 QTL。与叶面积 (LA) 有关的 QTL 2 个, 分别位于 LG1 和 LG3 连锁组群上, 两茬各检测到 1 个。58 个 QTL 在连锁组群的定位和效应见表 5。

2.4.2 QTL 的富集区域和成束分布 QTL 富集区域: 从图可以看出, 在 LG2 连锁组群的 E-AG/M-CAC.780 至 E-AG/M-CAC.900 标记区间内, 包含有第一雌花节位、雌花总数、坐瓜数和瓜日增重量的 QTLs; 在 LG4 连锁组群的 *scrab* 标记位点邻近, 包含有总叶片数、单株平均产量和坐瓜数的 QTLs。在 LG7 连锁组群的 M11.650 至 E2.1300 标记区间内, 包含有第一雌花节位、化瓜率和总叶片数的 QTLs。

成束分布的 QTLs: 某些控制同个性状的 QTL 出现在同一连锁群的临近区间, 如在 LG1 连锁组群的 band2-PRSV 区间含有 3 个与平均单瓜重相关的 QTL, 在 LG4 连锁组群的 *E-TC/M-CAT125-*E-TA/M-CAC150 区间、LG8 的 *E-AA/M-CAT.170-*E-TA/M-CAC980 区间和 LG5 的 *CMAG59200-*E-TC/M-CAT155 区间均含有与第一雌花节位相关的 QTLs, 在 LG2 连锁组群的 *E-AG/M-CAC.780 至 *E-AG/M-CAC.900 区间含有 4 个与雌花总数相关的 QTLs, 在 LG4 连锁组群的 *F13.1200 至 *E-TA/M-CAC280 区间含有 3 个与叶片总数相关的 QTLs 等。

3 讨论

3.1 影响黄瓜产量相关性状 QTL 位点数量检测的主要因素

理论上, 只要双亲间存在差异的座位在遗传学试验中均可能被检测到, 但是对于一个特定的遗传群体

表 5 各产量相关性状 QTL 在连锁组群的定位和效应

Table 5 QTL positions and effects on linkage group of yield-related traits

产量相关性状 Yield-related traits	QTL	位置 Position	连锁标记或区间 Nearby marker or region	LOD 值 LOD Score	加性效应值 Additive effect value		贡献率 Variance explained (%)	
					2005 秋冬茬 Autumn-winter cultivation(2005)	2006 冬春茬 Winter-spring cultivation(2006)	2005 秋冬茬 Autumn-winter cultivation(2005)	2006 冬春茬 Winter-spring cultivation(2006)
SPY	spy4	53.118	*scrab(标记位点)	2.22		-0.0680		10.7
DAW	daw6a	70.88	*N1.2800-*C19.800	2.77	0.4676		22.6	
	daw6b	90.385	*E-AG/M-CTG270-*AI4.1300	3.3	0.5611		24.5	
	daw6c	94.712	*AI4.1300-*E-AG/M-CTG230	3.27	0.5059		23.4	
	daw2	11.701	*E-AG/M-CAC.500-*E-AG/M-CAC.900	2.92	-0.4729		22.8	
	daw3a	12	*E-AA/M-CAT.1100-*E-AA/M-CAT.380	2.54	0.5000		23.1	
	daw3b	23.135	*E-AA/M-CAT.850	2.52	0.9316		19.6	
SCW	scw5	7.632	*C20.600-*X8.300	4.53		0.5407		30.1
	scw1a	89.627	*band2	3.13		-0.1216		22.8
	scw1b	94.787	*PRSV	3		-0.1919		23.4
	scw1c	106.083	*WMV	2.91		-0.0427		22.5
	scw1d	92.778	*band1	2.83		-0.0658		22.5
PFA	pfa2	14.701	*E-AG/M-CAC.900	2.61	0.7362		15.3	
	pfa4	53.118	*scrab	2.65		-0.6596		12.5
AR	ar7	98.506	*N20.1000-*E2.1300	2.61		0.1076		21.1
FFN	ffn1a	63.483	*E-AC/M-CTG650	2.51	0.8924		11	
	ffn1b	98.172	*N12.620	2.4	0.8731		10.6	
	ffn2a	14.701	*E-AG/M-CAC.500-*E-AG/M-CAC.900	5.27		-0.5060		44.6
	ffn2b	3	*E-AG/M-CAC.780-*E-AG/M-CAC.500	5.22		-0.5057		42.4
	ffn2c	69.787	*E-AA/M-CAT.440-*E-AA/M-CAT.330	3.12		-0.0892		29.9
	ffn3a	74.195	*E-AG/M-CAC.470-*E-AG/M-CAC.540	4.29		0.4363		40.3
	ffn3b	70.44	*E-AA/M-CAT.220-*E-AG/M-CAC.470	4.03		0.5042		41.8
	ffn3c	55.339	*E-AA/M-CAT.250-*E-AA/M-CAT.270	3.81		0.3376		35.3
	ffn4a	56.118	*scrab-*A5.600	4.5		-0.3933		38.4
	ffn4b	17.188	*E-TA/M-CAC150-*F13.1200	4		-0.3233		27.5
	ffn4c	12.974	*Q11.1200-*E-TA/M-CAC150	3.6		-0.3231		26.5
	ffn4d	3	*C9.700-*E-TC/M-CAT125	3.16		-0.2436		25.2
	ffn4e	28.744	*E-TC/M-CAT200-*E-TA/M-CAC280	3.02		-0.2122		24.1
	ffn4f	8.14	*C9.700-*Q11.1200	2.88		-0.1546		23.3
	ffn7a	33.239	*E-AA/M-CAT.570	3.77		0.4247		29.5
ffn7b	92.506	*N20.1000-*E2.1300	3.68		-0.2725		29.7	
ffn7c	71.016	*M11.650-*N20.1000	3.62		0.2160		34.7	
ffn7d	26.66	*T17.550-*C18.500	3.27		0.2870		35.1	
ffn5a	22.095	*CMAG59200-*B11.1100	3.56		0.0925		30.9	
ffn5b	40	*E-TC/M-CAT155-*E-TC/M-CAT295	3.53		0.1370		31.2	
ffn5c	28.986	*B11.1100-*E-TC/M-CAT145	3.43		-0.0065		30.5	

续表 5 Continued Table 5

产量相关 性状 Yield-related traits	QTL	位置 Position	连锁标记或区间 Nearby marker or region	LOD 值 LOD Score	加性效应值 Additive effect value		贡献率 Variance explained (%)	
					2005 秋冬茬 Autumn-winter cultivation(2005)	2006 冬春茬 Winter-spring cultivation(2006)	2005 秋冬茬 Autumn-winter cultivation(2005)	2006 冬春茬 Winter-spring cultivation(2006)
	ffn5d	35.733	*E-TC/M-CAT145-*E-TC/M-CAT155	3.38		0.1813		30.7
	ffn5e	3	*AK14.700-*C20.600	3.25		0.0996		30.2
	ffn8a	48.563	*E-AA/M-CAT.170-*E-TA/M-CAC980	3.12		-0.0332		29.8
	ffn8b	76.96	*AL11.1100-*O5.700	3.1		0.0552		28.1
	ffn8c	53.012	*E-TA/M-CAC980-*F1.580	2.99		-0.0929		24.8
	ffn6a	3	*E-TA/M-CAC290-*AK8.2000	2.78		-0.0708		24.3
	ffn6b	47.679	*N15.480-*J13.650	2.58		0.0029		31.8
LAE	lae7a	68.016	*M11.650-*N20.1000	4.45	2.0261		24.9	
	lae7b	65.016	*M11.650	4.38	1.8076		18.4	
	lae2	25.36	*E-AA/M-CAT.350	3.78	1.5394		16.1	
	lae4a	53.118	*scrab	3.58		-2.5148		16.9
	lae4b	21.282	*F13.1200	2.67		-2.1170		12.3
	lae4c	29.576	*E-TA/M-CAC280	2.65		-2.1078		12.2
	lae4d	57.037	*A5.600	2.62		-2.0957		12
	lae4e	22.744	*E-TC/M-CAT200	2.53		-2.0643		11.7
FFA	ffa2a	3	*E-AG/M-CAC.780-*E-AG/M-CAC.500	3.61	1.4418	2.6457	27.3	22.8
	ffa2b	14.701	*E-AG/M-CAC.500-*E-AG/M-CAC.900	3.61	1.5092	2.4052	20	18.7
	ffa2c	17.072	*E-AG/M-CAC.900	3.56		2.2234		16
	ffa2d	36.928	*E-AA/M-CAT.230	2.68		1.9611		12.3
	ffa2e	0	*E-AG/M-CAC.780	2.55		1.9043		11.7
LA	lm3	25.191	*E-AA/M-CAT.480	3.31	0.0028		14.3	

来说,实际检测到的 QTL 的位置和数量受如下因素的影响。一是群体大小, 试验群体越大, 各重组基因型出现的几率越高, 检测到的 QTL 数目也应较多, 但实验群体过大田间误差难以控制。第二, QTL 受环境影响较大。不同地点、不同年份, 同样试验材料所得到的性状观察值可能有较大差别, 因而进行数量性状 QTL 定位时, 不同环境条件下所获得的结果可能不尽相同, 表现为 QTL 所在位置及效应值可能不同, 甚至有些 QTL 只能在特殊环境条件下才能被检测出来, 有些因 QTL 表达量不够而未能被检测到, 但具有较大效应的 QTL 常常表现较为稳定。第三, 与研究者使用的定位方法及 LOD 显著阈值有关。本实验在 LOD 值大于 2 而小于 2.5 的 QTL 进行分析时, 又发现 8 个两茬均能检测到的位点, 但加性效应值很小。在适当降低 LOD 阈值时, 可以发现更多的 QTL 座位, 但其可靠性降低。

3.2 产量 QTL 分布的特点

本试验发现, 若干控制不同性状的 QTL 定位在同一位置或区域即 QTL 富集区域, 这在玉米和水稻的产量 QTL 分析中都出现相似的情况^[12-13]。其中最有说服力的解释是一因多效, 或者控制不同性状的基因存在紧密连锁关系。但如何区分一因多效和紧密连锁, 还需要利用较大的遗传群体, 使基因间重组的机会增加从而打破连锁。更好的方法是利用次级群体, 如近等基因系进行高分辨率的精细定位, 区分紧密连锁与一因多效。

本试验还发现了几个成束分布的 QTLs, 说明控制同一性状的 QTL 可能不是随机分布, 而是在染色体上分布于一个集中区域, 这可能与控制同一性状的基因成簇存在有关。在玉米产量 QTL 和抗病虫 QTL 的研究中也发现了类似现象^[13-14]。

3.3 QTL 与环境互作对数量性状表现的影响

基因表达常依赖于特定的环境, QTL 与环境互作是影响数量性状表达的重要因素之一, 不同的环境下

QTL 定位的结果不尽一致^[15]。秋冬茬黄瓜在生长后期处于低温弱光时期，而冬春茬黄瓜在生长前期（苗期）处于低温弱光时期。由于环境的差异，同一性状检测到的 QTL 位点、数量、分布和效应存在差异。两茬所定位的 58 个 QTLs 中，有 15 个在秋冬茬检测到，占 25.86%，有 45 个在冬春茬中检测到，占 74.14%。与第一朵雌花节位（FFN）有关的 28 个 QTLs 中，大部分在冬春茬检测到，其中分布于 1、2 连锁组群上的 4 个 QTL 作用最大，贡献率最大，为主效 QTLs。此外，与第一朵雌花节位 FFN 相关的 QTLs，在秋冬茬表现为增效（节位升高），而在冬春茬中多为减效（节位降低），这为从分子遗传的角度解释同一品种在秋冬茬第一朵雌花节位较高，而冬春茬较低的现象提供了依据。

在黄瓜产量相关性状中，日增重量、第一朵花开放时的叶片数和侧枝数 3 个性状表现为不连续分布，其原因可能是群体不够大、自交系群体平均值偏离以及低温弱光的环境而造成。据测定冬季 1—2 月黄瓜日增重量仅 4.81 g，至 4 月上旬果实生长量可为深冬的 3 倍^[16]，低温弱光使黄瓜果实日增重量变小，尽管株系间差异显著，但群体变化偏正态。第一朵花开放时黄瓜的叶片数不多，株系间变幅也不大。两亲本的侧枝数以秋棚少侧枝，欧洲 8 号多侧枝，后代群体中出现了零侧枝的株系，这些变化都与环境密切相关。

Zhuang 等^[17]发现 QTL 对环境敏感，不同性状的 QTL 稳定性不同。遗传力高的性状在不同环境中更容易被检测到^[18]。本研究发现雌花总数 *ffa2a*、*ffa2b* 是在两个茬口共有的 QTL，该 QTL 在不同的环境条件下遗传效应方向一致，加性效应均为正向，冬春茬（2.405—2.646）明显高于秋冬茬（1.442—1.509），其表型贡献率均较高（18.7%—27.3%）。冬春茬检测到的另外 3 个 *ffa2c*、*ffa2d*、*ffa2e* 也都表现为正值。本试验群体（RIL）亲本之一欧洲 8 号为全雌系，主要由显性单基因 F 控制，也受若干背景基因的微调。因此，其重组自交系中雌花数量受一个主基因 F 和多个微效基因控制。本试验表明 *ffa* 是一个稳定的遗传性状，其表达受环境的影响较小，在标记辅助选择育种中可能具有较好的利用价值。另外本试验中，坐瓜数 PFA、第一朵雌花节位（FFN）、总叶片数（LAE）、叶面积（LA）在两个茬口中均检测到了位于不同染色体上的影响同一性状的 QTL，表明它们也有较好的稳定性。

采用传统的遗传作图进行基因定位是解析研究植

物数量性状基因型的主要方法之一。但该方法只能检测出涉及双亲的两个等位变异，并不知它们在所有等位变异中的优异程度，而育种中需要发掘出最优异的等位变异（基因）^[19]。这是造成目前获得的相关候选基因和 QTLs 在育种中应用的实际效果不理想的重要原因。关联分析是一种利用连锁不平衡（linkage disequilibrium, LD）检测自然群体中基因位点及其等位变异的方法^[20-21]，由于群体遗传基础的广泛性和标记的多态性，关联分析能迅速找到决定重要农艺性状的基因，并发现优异等位变异。本试验拟进一步通过关联分析验证 QTL，以保证试验的准确性。

4 结论

(1) 本研究采用欧洲 8 号与秋棚衍生的 113 份黄瓜重组自交系（RIL）群体对产量相关的 9 个性状进行了 QTL 定位分析。共检测到 58 个 QTLs，有 15 个在秋冬茬检测到，占 25.86%，有 45 个在冬春茬中检测到，占 74.14%。

(2) 研究发现了 3 个 QTLs 富集区域和 6 个成束分布的 QTLs。

(3) 与雌花总数相关的 *ffa2a*、*ffa2b* 是在两个茬口共有的 QTL，贡献率为 18.7%—27.3%，其表达受环境的影响较小，在标记辅助选择育种中可能具有较好的利用价值。

References

- [1] 顾兴芳, 张圣平, 王 焯. “十五”期间我国蔬菜科研进展(四): 我国黄瓜育种研究进展. 中国蔬菜, 2005(12): 1-7.
Gu X F, Zhang S P, Wang Y. Advance in vegetable science and research during the tenth five years plan in China (IV): Advance in cucumber breeding research in China. *China Vegetables*, 2005(12): 1-7. (in Chinese)
- [2] 张海英, 葛风伟, 王永健, 许 勇, 陈青君. 黄瓜分子遗传图谱的构建. 园艺学报, 2004, 31(5): 617-622.
Zhang H Y, Ge F W, Wang Y J, Xu Y, Chen Q J. Construction of a reference linkage map for cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 31(5): 617-622. (in Chinese)
- [3] 李效尊, 潘俊松, 王 刚, 田丽波, 司龙亭, 吴爱忠, 蔡 润. 黄瓜侧枝基因(*lb*)和全雌基因(*f*)的定位及 RAPD 遗传图谱的构建. 自然科学进展, 2004, 14(11): 1225-1229.
Li X Z, Pan J S, Wang G, Tian L B, Si L T, Wu A Z, Cai R. Location of the lateral branch gene and female gene and construction of the RAPD genetic map in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Progress in Natural Science*, 2004, 14(11): 1225-1229. (in Chinese)

- [4] 蒋 苏, 袁晓君, 潘俊松, 何欢乐, 蔡 润. 利用重组自交系群体对黄瓜侧枝相关性状进行 QTL 定位分析. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2008, 38(10): 982-990.
Jiang S, Yuan X J, Pan J S, He H L, Cai R. QTL analysis of lateral branch related traits in cucumber(*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred line. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 38(10): 982-990. (in Chinese)
- [5] 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. Genetic mapping and QTL analysis of fruit and flower related traits in cucumber(*Cucumis sativus* L.) using recombinant inbred lines. *Euphytica*, 2008, doi: 10. 1007/s10681-008-9722-5.
- [6] Yuan X J, Li X Z, Pan J S, Wang G, Jiang S, Li X H, Deng X L, He X L, Si X M, Lai L, Wu A Z, Zhu L H, Cai R. Genetic linkage map construction and location of QTLs for fruit-related traits in cucumber. *Plant Breeding*, 2008, 127: 180-188.
- [7] 张海英, 陈青君, 王永健, 许 勇, 张 峰. 黄瓜耐弱光性状的 QTL 定位. 分子植物育种, 2004, 2(6): 795-799.
Zhang H Y, Chen Q J, Wang Y J, Xu Y, Zhang F. Identification of QTLs for cucumber poor light tolerance. *Molecular Plant Breeding*, 2004, 2(6): 795-799. (in Chinese)
- [8] 赵庆媛, 刘永香, 张 波, 郝风润. 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, 1997, 19(3): 39-42.
Zhao Q Y, Liu Y X, Zhang B, Hao F R. Study on correlation genetic parameters of main quantitative characters in protective cucumber. *Journal of Jilin Agricultural University*, 1997, 19(3): 39-42. (in Chinese)
- [9] 韩建明, 侯喜林, 黄江涛, 张俊平, 张焕丽, 杨爱国, 郭晋太. 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, 2004, 5(1): 35-37.
Han J M, Hou X L, Huang J T, Zhang J P, Zhuang H L, Yang A G, Guo J T. Analysis of grey correlation on yield characteristics in selection of cucumber self-bred lines. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2004, 5(1): 35-37. (in Chinese)
- [10] 李锡香, 朱德蔚. 黄瓜种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2005.
Li X X, Zhu D W. *Descriptor and Data Standard for Cucumber(*Cucumis sativus* L.)*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2005. (in Chinese)
- [11] van Ooijen J W. *MapQTL 5: Software for the Mapping of Quantitative Trait Loci in Experimental Populations*. Wageningen, Netherlands: Kyazma B V, 2004.
- [12] 李余生, 汤国辉, 管荣展, 王才林, 张红生. 不同环境下水稻产量相关性状的 QTL 分析. 江苏农业学报, 2007, 23(6): 509-515.
Li Y S, Tang G H, Guan R Z, Wang C L, Zhang H S. QTLs analysis of yield-related traits in rice under different environmental conditions. *Jiangsu of Agricultura Sinica*, 2007, 23(6): 509-515. (in Chinese)
- [13] 兰进好, 李新海, 高树仁, 张宝石, 张世煌. 不同生态环境下玉米产量性状 QTL 分析. 作物学报, 2005, 31(10): 1253-1259.
Lan J H, Li X H, Gao S R, Zhang B S, Zhang S H. QTL analysis of yield components in maize under different environment. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(10): 1253-1259. (in Chinese)
- [14] 李新海, 张世煌, 傅骏骅. 玉米抗病虫基因的染色体定位研究进展. 玉米科学, 2000, 8(1): 15-18.
Li X H, Zhang S H, Fu J H. Advance on chromosome mapping of genes resistant to plant disease and insects in maize. *Journal of Maize Sciences*, 2000, 8(1): 15-18. (in Chinese)
- [15] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C, Landi P, Maccaferri M, Conti S. Mapping QTL regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Annals of Botany*, 2002, 89: 941-963.
- [16] 陈青君, 林 成, 秦 勇, 韩毅科, 李疆全, 杨德华. 温光条件对冬茬黄瓜地上部生长发育及产量形成的影响. 中国蔬菜, 1996(5): 8-11.
Chen Q J, Lin C, Qin Y, Han Y K, Li J Q, Yang D H. Effects of temperature and light on plant growth and yield formation of cucumber in winter. *China Vegetables*, 1996(5): 8-11. (in Chinese)
- [17] Zhuang J, Lin H, Lu J, Qian R, Hittalmani S, Huang N, Zheng L. Analysis of QTLs environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95(5/6): 799-808.
- [18] Huang N, Angeles E R, Doming J, Magpantay G, Singh S, Zhang G, Kumaravadiwel N, Bennett J, Khush S H. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker-aid selection using RFLP and PCR. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 313-320.
- [19] 张学勇, 董依平, 游光霞, 郝晨阳, 盖红梅, 王兰芬, 李 滨, 董玉琛, 李振声. 选择牵连效应分析: 发掘重要基因的新思路. 中国农业科学, 2006, 39(8): 1526-1535.
Zhang X Y, Tong Y P, You G X, Hao C Y, Gai H M, Wang L F, Li B, Dong Y C, Li Z S. Hitchhiking effect mapping: A new approach for discovering agronomic important genes. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(8): 1526-1535. (in Chinese)
- [20] Flint-Garcia S A, Thornsberry J M, Buckler E S. Structure of linkage disequilibrium in plants1. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54: 357-374.
- [21] 杨小红, 严建兵, 郑艳萍, 余建明, 李建生. 植物数量性状关联分析研究进展. 作物学报, 2007, 33(4): 523-530.
Yang X H, Yan J B, Zheng Y P, Yu J M, Li J S. Reviews of association analysis for quantitative traits in plants. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(4): 523-530. (in Chinese)

(责任编辑 曲来娥)