

黄瓜功能基因研究进展

孟晶晶, 秦智伟*, 周秀艳, 辛明

(东北农业大学园艺学院, 农业部东北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 黑龙江省寒地蔬菜生物学重点实验室, 哈尔滨 150030)

摘要: 综述了近年来有关黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 性别分化、果实发育、植株发育、胁迫与刺激、品质成分的功能基因研究的主要进展, 为今后研究提供参考。

关键词: 黄瓜; 功能基因; 进展

中图分类号: S 642.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1767-12

Progress of Study on Functional Genes in Cucumber

MENG Jing-jing, QIN Zhi-wei*, ZHOU Xiu-yan, and XIN Ming

(College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Ministry of Agriculture Key Laboratory of Biology and Germplasm Enhancement of Horticultural Crops in Northeast China, Key Laboratory of Vegetable Biology in Heilongjiang Frigid Zone, Harbin 150030, China)

Abstract: The cucumber (*Cucumis sativus* L.) function genes researches in recent years, including sex differentiation, fruit development, plant development, stress and stimulus, quality and component, were reviewed. Furthermore, it will provide references for future research.

Key words: cucumber; functional genes; progress

随着黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 基因组测序完成, 确定基因的功能和阐述其调控的机制与表达规律成为更重要的研究领域。本文主要对近年来黄瓜功能基因研究领域的重要进展进行综述, 为深入研究黄瓜基因功能提供参考。

1 性别分化相关基因研究进展

黄瓜植株的性别类型是复杂多样的, 是进行性别分化研究的模式植物。影响黄瓜性别的主控基因因为 *F*、*M* 和 *A* 基因。*F* 基因即 *Cs-ACSIG*, 被认为是由 ACC 合酶基因 *CsACS1* 新产生拷贝的上游序列与另外一个基因 *BCAT* 的部分区域重组而成 (Knopf & Trebitsh, 2006)。*F* 基因可以加强雌性, 促进雌性较早发育, 并使雌花向低节位发育 (Tanurdzic & Banks, 2004)。*F* 基因已被克隆 (Kamachi et al., 1997; 叶波平等, 2000; Mibus & Tatlioglu, 2004)。程立宝等 (2006) 克隆了 *Cs-ACSIG* 基因两个不同长度片段, 发现 1 013 bp 的片段为基因特异序列, 雌性系特有, 非雌性系没有此基因; 而 540 bp 基因片段无特异性。*M* 基因已被成功克隆, 并且 *M* 基因为 *Cs-ACS2*, 被归类于 ACC 合酶

收稿日期: 2013-06-17; 修回日期: 2013-08-26

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31272158)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qzw303@126.com; Tel: 0451-55191455)

基因家族 (Boualem et al., 2009; Li et al., 2009)。M 基因可以调控信号转导途径, 诱导黄瓜单性花的形成 (陶倩怡 等, 2010)。被乙烯激活表达的 *CsACS2* 基因本身可以参与乙烯的生物合成, 其产物诱导自身表达, 产生一种正反馈机制, 抑制雄蕊原基发育, 从而形成雌花 (Li et al., 2012)。Kubicki (1969) 认为, A 基因可增加雄性, 抑制雌花发育, 对 F 基因有上位效应, *Tr* 基因能够使黄瓜由单性花变成两性花, 其作用机理与 M 基因相反, 该基因只影响雄花芽发育, 释放雄花芽中明显滞育的子房, 使其形成两性花, 植株会产生 3 种类型花型: 雄花、雌花和两性花。影响黄瓜性别的微控基因 *gy* 为高度雌性表达的隐性基因, *In-F* 基因可以增强 F 基因的植株的雌性表达, *m-2* 基因通过修饰作用可以使两性花具有正常子房 (Malepszy & Niermirowicz-Szczytt, 1991; 叶波平等, 2000; 梁永宏 等, 2010)。

陈惠明等 (2005a) 新发现了 *Mod-F1* (不完全显性) 和 *mod-F2* (隐性) 两个黄瓜性别表达基因, 二者均与 F 和 M 基因独立遗传, 能够增强黄瓜植株的雌性表达。

ACC 合酶基因家族对黄瓜性型分化具有重要作用, Yamasaki 等 (2003) 从黄瓜中成功克隆了 ACC 合酶基因 *Cs-ACS3* 和 *Cs-ACS4*。IAA 可以诱导 *CsACS3* 表达 (陈惠明 等, 2005b)。与性别分化相关的 ACC 氧化酶基因 *Cs-ACO1*、*Cs-ACO2*、*Cs-ACO3*、黄瓜乙烯受体基因 *Cs-ETR1*、*Cs-ETR2*、*Cs-ERS*、*Cs-CTR*、*Cs-EIN3*、*Cs-EIL1*、*Cs-EIL2*、*Cs-ERF1* 和 *Cs-EREBP* 等已被克隆 (Kahana et al., 1999; Yamasaki et al., 2000)。Gu 等 (2011) 发现了 *CsCaN* 基因, 它不但有乙烯诱导性, 还具有钙依赖性, 在雌花发育的过程中参与了花药原基特异性的 DNA 损伤, 也与黄瓜的性别决定有关。

Jin 等 (2011) 构建乙烯利诱导后黄瓜茎尖的 SSH 文库, 对文库筛选的乙烯利诱导黄瓜雌性相关的 11 个基因进行了表达分析, 其中乙烯信号转导相关基因 *CS-EBF1* 与黄瓜雌性表达密切相关。

范亚军和李伟 (2012) 的研究表明, 经 IPTG 诱导 3 h 后黄瓜性别相关基因 *ERAF17* 表达量最高, *ERAF17* 是 MADS-box 基因 (Ando et al., 2001), 在雌雄同株和全雌株中的转录时期和水平与乙烯利诱导雌花发育是一致的, 可能介导乙烯诱导的雌花发育过程。

2 果实发育相关基因研究进展

生长素响应因子 *ARF* (Auxin Response Factor) 是生长素调控植物生长发育的关键基因。*ARF* 家族和 *Aux/IAA* (Auxin/indole-3-acetic acid) 蛋白调控生长素的转录, 通过调控生长素信号途径, 启动果实发育 (Dharmosiri & Estelle, 2004; Leyser, 2006)。王垒等 (2011) 通过生物信息学方法检索黄瓜基因组数据库共得到 18 个 *ARF* 家族成员, 发现在发育的果实中只有 *Csa019264* 和 *Csa010564* 基因表达, 并且表达水平较高, 可能对果实膨大起促进作用。有报道称, 一些内源激素 (ZR、ABA) 与果实曲直性有关, 在果实发育过程中会引起果形变化 (葛长军 等, 2008)。张鹏等 (2010) 以果实弯曲的黄瓜品种和果实顺直黄瓜品种为材料, 采用 SSR 分析技术找到 1 个与黄瓜果实弯曲性状相关的 QTL 位点。徐圆等 (2013) 在果实易发生弯曲品种 ‘长春密刺’ 果皮中分离并克隆了 14-3-3 蛋白基因 (*Cs14-3-3*), 该基因为黄瓜果实弯曲相关基因, 与黄瓜果实开花早期发育密切相关。

黄瓜果刺是由表皮细胞发育而成的多细胞的表皮毛。在拟南芥中, 转录因子 *GLABRA1* (*GL1*) 和 *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* (*TTG1*) 的突变都会引起植株表皮毛的缺失 (Koornneef, 1981; Marks & Feldmann, 1989; Oppenheimer et al., 1991; Galway et al., 1994; Walker et al., 1999)。关媛 (2008) 利用棉花和拟南芥 *TTG1* 基因进行同源克隆分离控制黄瓜果刺形成基因, 克隆到 1 个 *CsTTG1*, 为今后细胞分化或者果刺的形成研究提供依据。Li 等 (2013) 研究发现 1 个同时控制黄瓜果实黑刺和成熟黄瓜果实橙色果皮颜色两个性状的 B 基因的候选基因 *R₂R₃-MYB*, 其具体功能还

需进一步验证。Zhang 等(2010b)使用 S06 × S52 的 F₂ 群体, 获得了与黄瓜果瘤 *Tu* 连锁的 9 个 SRAP 标记和 6 个 SSR 标记, 其中标记 SSR16203 与 *Tu* 基因的连锁距离为 1.4 cM。Zhang 等(2012)的研究表明, 在整合的遗传图谱(GY14 × PI183967 和 S94 × S06)中果瘤基因 *Tu*、果皮无光泽基因 *D*、果色一致基因 *u* 共分离, 位于第 5 染色体上同一位点, 侧翼标记为 SSR19172 和 SSR00772, 遗传距离均在 1 cM 以内, 这些研究为黄瓜果瘤 *Tu* 基因图位克隆奠定了基础。

扩张蛋白能够促进细胞壁伸展, 利于细胞膨大生长, 普遍存在于正在生长的组织和成熟的果实中。在黄瓜中已发现 10 个扩张蛋白基因, 通过酸诱导生长试验从黄瓜下胚轴组织中克隆了 *CsEXP1* 和 *CsEXP2* 基因(Cosgrove & Durachko, 1994)。Link 等(2001)从黄瓜根组织中获得 *CsEXP3* ~ *CsEXP9*。孙涌栋等(2006)研究发现, 黄瓜 *CsEXP10* 基因在根、茎和叶中不表达, 而在果实中表达, 并且授粉后的幼果中该基因表达很高, 很可能与授粉后黄瓜果实膨大生长有密切关系。

Takeno 等(1992)认为, 黄瓜果实发育中细胞分裂素可能发挥着最为重要的作用, 异戊烯基转移酶(Isopentenyl-transferases, IPT)是催化细胞分裂素生物合成的关键酶, 也是重要的限速酶。利用生物信息学方法得到 8 个黄瓜 IPT 家族基因, 研究发现黄瓜 IPT 基因 *CsIPT* 与果实发育存在一定关系, 其中 *CsIPT2* 和 *CsIPT8* 可能参与授粉后黄瓜果实发育调控(张停林 等, 2013)。

盛慧等(2010)利用抑制性消减杂交(SSH)技术鉴定了黄瓜胚胎发育早期和晚期的优势表达基因, 发现了在胚胎发育早期细胞防御和代谢过程占主要位置和胚胎发育晚期细胞防御和抗渗透胁迫功能非常重要的 EST 序列。

3 植株发育相关基因研究进展

黄瓜分枝性状是影响黄瓜结实, 进而影响产量的一个重要农艺性状。徐庆华等(2011)从黄瓜腋芽中成功克隆了 *CsCCD7*, 该基因在多分枝矮化黄瓜品系中的表达量低, *CsCCD7* 蛋白可能在调控植物分枝信号的转导及分枝相关基因的表达调控中起到重要作用。有研究报道, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)是光合作用中催化光合碳循环和光呼吸的第 1 个酶, 也是光合作用的限速酶, 而 Rubisco 在植物体内的活性受 Rubisco 活化酶(RCA)的调节和控制。*RCA* 基因过量表达对黄瓜生长发育及光合作用等的促进效应具有重要意义(刘培培 等, 2012)。

在贝壳杉烯氧化酶基因(*KO*)或贝壳杉烯合酶基因(*KS*)位点上发生阻塞会影响 GA 的生物合成, 导致植物下胚轴和节间变短, 株高降低(Davidson et al., 2004)。经过弱光或高温处理后, 徒长幼苗中 GA 的含量均有升高(Kurepin et al., 2007, 2011; Franklin, 2009)。胡宏敏等(2012)从黄瓜茎尖中得到贝壳杉烯氧化酶(*KO*)基因, 其为赤霉素合成的关键酶, 在遮荫的徒长苗中 *CKO* 表达量最高, 认为该基因可能与黄瓜幼苗徒长有关系。以黄瓜矮生材料 PI308915 和蔓生品系 PI249561 为材料, 将 *cp* 基因定位于黄瓜的第 4 条染色体上, 获得 2 个与 *cp* 基因共分离的标记 *ckx-indel* 和 *UW084979*, 并分析发现细胞分裂素氧化酶(*CKX*)基因可能为 *cp* 基因候选基因, 而 *CKX* 基因是否是导致黄瓜矮生的基因, 还需要试验进一步证实(Li et al., 2011b)。

Suresh Kumar 等(2004)的研究结果表明, 黄瓜在遮光和正常光照下, 外源激素(IAA、ABA、GA)可以诱导钙调蛋白激酶基因 *CsCPK* 在特异组织中表达, 可能在植株发育过程中起到作用, 尤其是在幼苗时期。Li 等(2011a)的研究表明, 黄瓜血红素加氧酶(Heme Oxygenase)基因 *CsHO1* 在不定根诱导剂(生长素、硫化氢、脱落酸、CaCl₂ 等)作用下上调表达, 其可能在黄瓜不定根形成中发挥作用。Park 等(2003)克隆了黄瓜赤霉素响应基因 *CsAGPI*, 其诱导表达是茎伸长的一个必要条件, 经 GA 处理后该基因只在黄瓜子叶下胚轴上半部分表达量增加, 将 *CsAGPI* 的过量表达载体转化到烟草植物, 转化的烟草植株与野生植株的高度不同, 该基因很可能参与茎伸长调控。

黄瓜体细胞胚胎形成锌指蛋白基因 *CsSEF1* 在胚胎形成期表达量高, 首先发现该基因表达在体细胞胚顶端部分, 随着发育又在子叶原基和原形成层组织中出现 (Grabowska et al., 2009)。

4 胁迫与刺激相关基因研究进展

4.1 抗逆相关基因

冯卓等 (2012) 从黄瓜中克隆出细胞质型谷氨酰胺合成酶基因 (*GS1*), 该基因响应低氮胁迫。Oka 等 (2012) 研究发现, 在低氮条件下 ABA 可以抑制黄瓜的衰老, 一些参与叶绿素 a, 叶绿素 b 合成和降解的基因表达情况发生变化。磷脂酶 D 及其产物 PA 与植物渗透胁迫下的信号传导有密切关系 (Wang, 2002), 根据 GeneBank 已发表的甜瓜、番茄、烟草等的磷脂酶 D 核苷酸保守区序列设计简并引物, 获得了黄瓜磷脂酶 D 基因片段, 为利用磷脂酶 D 提高黄瓜抗逆性研究奠定基础 (杜栋良 等, 2009)。

CBF3 (C-repeat-binding factors) 属于 AP2/EREBP 基因家族, 是一种受低温特异诱导的转录因子, 可激活下游多个效应基因表达, 从而提高植物对低温、干旱等多种逆境胁迫的抗性 (Yang et al., 2005)。宁宇等 (2013) 的研究表明, 黄瓜 *CBF3* 基因 (*CsCBF3*) 的表达可被低温诱导, 且表达量在迅速达到峰值后又降低, 其可以快速响应胁迫信号, 在黄瓜耐冷过程中起着重要的作用。康国斌等 (2001) 以黄瓜耐低温性弱的品种进行低温锻炼处理, 采用 mRNA 差异显示银染技术克隆得到特异表达基因 *ccr18*, 低温处理 12、24、48 和 72 h, *ccr18* 在黄瓜幼苗中均表达, 该基因可能与黄瓜低温锻炼相关。Liu 等 (2012) 研究发现, 在低温处理后再用 NO 处理, 黄瓜谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR) 基因上调表达, 推测经 NO 处理后可以调节冷胁迫对 GR 基因诱导表达。魏跃等 (2010) 的研究结果表明, 黄瓜 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶基因 (*Cs6PGDH*) 在叶、根和茎中均有表达, 在高温胁迫下表达量高于常温对照, *Cs6PGDH* 基因与热胁迫相关。

液泡膜是植物应对逆境反应最为重要的膜系统之一, H^+ -ATPase 是由多个亚基组成、多基因编码的酶, 液泡膜 H^+ -PPase 是由单基因编码, 与植物抗性有密切关系 (Maeshima, 2000)。洪艳艳等 (2010) 从黄瓜叶片中获得了 1 个液泡膜 H^+ -PPase 基因, 在盐、高温和低温胁迫下该基因在叶和根中表达较高, 茎中表达较低, 并且与处理时间有密切关系, 该基因序列存在具有一些诱导型的顺式作用元件, 可能在黄瓜对逆境胁迫响应中发挥重要作用。

贾庆利等 (2012) 成功克隆了黄瓜多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白基因 (*PGIP*), 该基因表达明显受到水杨酸诱导, 可能在抵御外界病原菌入侵过程中起重要作用。齐晓花等 (2011) 的研究表明, 黄瓜 3-磷酸甘油醛脱氢酶基因 (*CsGAPDH*) 属于黄瓜涝胁迫响应基因, 其可能在缓解涝胁迫伤害过程起到重要的调控作用。

在植物抵御盐胁迫过程中 Na^+H^+ 逆向转运蛋白起着十分重要作用 (Ratner & Jacoby, 1976)。王澍等 (2012) 从黄瓜中克隆出液膜 Na^+H^+ 逆向转运蛋白基因 (*CsSOS1*), 在含 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 的 YPG 培养基上, *CsSOS1* 的表达可以使酵母很好地生长, *CsSOS1* 能够介导 Na^+ 与 H^+ 的转运, 在黄瓜耐盐过程中起着非常重要的作用。

在真核生物中, 蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinases, MAPKs) 在细胞内和细胞外信号传导方面起到重要作用, 从黄瓜中克隆了 *MAPK* 基因, 命名为 *CsNMAPK*, 发现在过量硝酸盐处理下该基因在耐盐和盐敏感品种中表达量明显不同, 其可能在应答盐胁迫方面发挥作用, 进一步通过转基因的方法验证该基因功能, 构建反义表达载体转化植株, 并发现在盐胁迫下该基因在导入反义表达载体的植株中表达量减少, 对盐胁迫更加敏感 (Xu et al., 2008, 2011)。

4.2 抗病相关基因

汪海军等(2010)采用 cDNA-AFLP 差异显示方法分析瓜枝孢弱毒菌株诱导黄瓜苗后不同时间段的基因表达情况, 克隆分离瓜枝孢弱毒菌株诱导表达的特异片段, 对特异片段进行分析, 推断瓜枝孢弱毒菌株诱导黄瓜抗病可能依赖于水杨酸介导的信号传导途径。

通过构建接种细菌性角斑病原菌 48 h 的黄瓜叶片 cDNA 文库, 分析发现了大量防御/抗病基因(刘关君等, 2009)。孟令波等(2013)的研究表明, 在黄瓜细菌性角斑病菌浸染下, 非特异性脂质转移蛋白基因(*nsLTP*)在黄瓜叶中表达增高, 并随浸染时间的延长而增强, 明显受黄瓜细菌性角斑病菌的诱导, 该基因可能对抵御黄瓜细菌性角斑病菌浸染具有重要作用。

李全辉等(2013)利用 SSH 技术构建了黑星病菌侵染初期的正向和反向 cDNA 文库, 经分析差异表达的 ESTs, 发现了与抗病及逆境相关的酶和蛋白, 如过氧化氢酶、泛素等。Zhang 等(2010a)获得与黄瓜黑星病抗病基因 *Ccu* 紧密连锁的 SSR 标记 SSR03084 和 SSR17631, 遗传距离分别为 0.7 cM 和 1.6 cM, 并将 *Ccu* 基因定位到黄瓜的第 2 条染色体上。

研究发现了 1 个与控制黄瓜白粉病和霜霉病的某个数量感病基因紧密连锁的 AFLP 标记 E25/M63-103, 并且进一步从分子水平上证明 E25/M63-103 标记与控制黄瓜霜霉病感病基因紧密连锁(Zhang et al., 2007; 张素勤等, 2010)。曹清河(2006)从抗病材料中获得了与抗霜霉病相关的基因序列 *cpc-1*, 其在根、茎和叶中都表达, 表达量的大小顺序: 叶 > 茎 > 根。李金鑫等(2008)分离出 4 个接种霜霉病病菌后在黄瓜叶片中特异表达的 cDNA 片段, 其中 49-2 号片段在所检测的整个感染过程都有很强表达, 所获得的差异表达基因片段在无菌黄瓜植株的子叶期和霜霉菌诱导前的真叶内均不表达, 这些基因片段与黄瓜霜霉病菌的感染密切相关。通过构建经霜霉菌侵染的黄瓜叶片 cDNA 文库, 利用生物信息学方法分析得出 427 条 unigenes 与植物防御/抗病相关的基因(王丽娟等, 2010)。

简德明(2007)找到了 1 个与黄瓜白粉病主效感病基因连锁的 AFLP 标记, 连锁距离为 7 cM。张海英(2006)获得与白粉病感病基因连锁的 AFLP 标记和 SCAR 标记, 分别为 P63M51-384 和 PMSCAR-300, 连锁距离均为 7 cM。以黄瓜抗白粉病 WIS2757 和感白粉病 19032 及其 F₂ 群体为试材, 采用 SSR 分析技术获得了 2 个与黄瓜白粉病主效抗病基因连锁的 SSR 分子标记 SSR97-200 和 SSR273-300, 连锁距离分别为 5 cM 和 13 cM(张海英等, 2008)。张圣平等(2011a)获得了 4 个抗白粉病基因的 QTL 位点 pm5.1、pm5.2、pm5.3 和 pm6.1, 其中 pm5.2 位于第 5 条染色体上, 是黄瓜抗白粉病基因的主效 QTL 位点。景然等(2011)采用 SRAP 技术找到了与黄瓜抗白粉病基因相连锁的 SRAP 标记 (Mel/Em9-284 bp), 遗传距离为 9.8 cM。

张海英(2006)获得与抗枯萎病基因连锁的 AFLP 标记 P-GTG / M-CCA-310、SCAR 标记 SCAR-282 和 RAPD 标记 OPD9-300, 连锁距离分别为 7、7 和 14 cM。王亚娟(2005)采用 AFLP 技术, 找到了与黄瓜抗枯萎病基因连锁共显性标记 E25M70-170 bp/167 bp。

5 品质成分相关基因研究进展

ω -3 脂肪酸去饱和酶 (FAD) 是控制亚油酸向亚麻酸转换的关键酶 (Forss et al., 1962)。亚麻酸的氧化裂解终产物为黄瓜的特征风味物质。有研究表明, FAD 基因还具有多种生理功能, FAD 是不饱和脂肪酸合成途径中的关键酶, 其含量的变化能改变膜脂中脂肪酸的组成, 尤其是三烯脂肪酸的水平, 进而影响相变温度, 改变植株对温度胁迫的抗性 (Kemp et al., 1974)。刘春香等(2008)从黄瓜叶片组织中获得 FAD 基因 *Cs-FAD*, 该基因可以为研究黄瓜风味、抗寒性及耐热性提供参考。

有研究发现,在野生种和栽培种衰老过程中,黄瓜脱镁叶绿素脱镁叶绿酸水解酶(PPH)基因表达都是先强后弱,野生种中的相对表达量低于栽培种,而 PPH 是叶绿素降解代谢的关键酶,说明 PPH 基因在加速衰老方面有一定的作用(王伟等,2011)。

以黄瓜果皮有光泽品系(S06)×无光泽品系(S94)的 F₂ 群体为试材,将果皮无光泽基因 *D* 定位到黄瓜第 5 染色体上,侧翼标记为 SSR37 和 SSR112,遗传距离分别为 0.2 cM 和 0.3 cM,通过半定量 PCR 分析得到两个果皮无光泽基因 *D* 候选基因 *Csa016880* 和 *Csa016887*(Yang et al., 2013)。董邵云等(2013)得到了 30 对与黄瓜果皮有光泽基因 *G* 相关的 SSR 标记,将该基因定位到黄瓜第 5 染色体上,并预测出 177 个候选基因。果皮无光泽基因 *D* 和果皮有光泽基因 *G* 都被定位到黄瓜第 5 染色体上,两者存在怎样的关系,仍需要通过进一步试验来证明。

顾兴芳等(2006)运用 AFLP 技术,找到了与黄瓜果实苦味 *Bt* 基因连锁的两个显性 AFLP 标记 E23M66-101 和 E25M65-213,遗传距离分别为 5 cM 和 4 cM。张圣平等(2011b)以果实无苦味的黄瓜纯合自交系 931 和果实有苦味的纯合自交系 46GBt 及其 F₂ 群体为试材,获得 SSR 标记(SSR10795 和 SSR07081)与 *Bt* 基因的遗传距离分别为 0.8 cM 和 2.5 cM。张圣平等(2011c)获得了与 *Bt* 基因连锁距离为 0.8 cM 的 Indel 标记 Bt-InDel-1。李曼等(2010)采用 SSR 标记,将 *Bi* 基因定位在黄瓜第 6 染色体上,最近的两侧翼标记为 SSR02309 和 SSR00004,与营养体苦味 *Bi* 基因紧密连锁,遗传距离分别为 1.7 cM 和 2.2 cM。Zhang 等(2013)获得了黄瓜营养体苦味新基因,命名为 *bi-3*,将其定位在黄瓜的第 5 染色体上,两侧翼标记为 SSR00116 和 SSR05321,这些分子标记的获得为黄瓜品质育种奠定理论基础。

6 展望

黄瓜功能基因的研究在培育黄瓜优良品种以及改善黄瓜品质等方面具有非常重要的意义。随着分子生物技术的快速发展,建立在分子水平上的研究越来越多,可以克隆获得更多重要的黄瓜功能基因,基因功能的研究也会越来越深入。今后需要深入了解这些基因的功能和作用方式,关注研究的基因功能与黄瓜重要农艺性状的关系,发掘调控目标性状的重要基因,并通过基因工程、分子标记辅助选择育种等手段培育优良黄瓜品种。

目前,利用转录组测序技术,对转录本的结构、基因转录水平、全新转录区域等进行研究;利用数字表达谱技术,获得高通量的 RNA 表达谱,通过研究相关性状基因的表达来挖掘相关的基因;利用全基因组重测序,通过基因组的差异来发掘相关基因位点;通过表观基因组学的研究探讨功能基因等等,这些新的方法都可以在黄瓜相关基因的发掘中应用,为研究黄瓜基因的功能提供了条件。同时,利用转基因、RNAi 等技术,可摸索建立一系列验证黄瓜基因功能的有效方法。近年来,amiRNA (artificial microRNA) 技术作为研究基因功能的有用工具,能够特异性地沉默单一基因或沉默多个相关但不相同的基因,并且在水稻上得到应用(Warthmann et al., 2008)。

一些基因在粮食作物(如水稻、小麦)上的成功应用,显示了功能基因研究的重要作用。随着新一代测序技术和功能基因研究手段(如关联分析方法、GWAS 方法)的发展,通过功能基因组学、表观基因组学、蛋白组学和代谢组学等方面的共同研究,黄瓜功能基因的研究必将取得更多的成果。

References

- Ando S, Sato Y, Kamachi S I, Sakai S. 2001. Isolation of a MADS-box gene (*ERAF17*) and correlation of its expression with induction of formation of female flowers by ethylene cucumber plants (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 213 (6): 943 - 952.

- Boualem A, Troadec C, Kovalski I, Sari M A, Perl-Treves R, Bendahmane A. 2009. A conserved ethylene biosynthesis enzyme leads to andromonoecy in two *Cucumis* species. *PLoS One*, 4 (7): e6144.
- Cao Qing-he. 2006. Research on cucumber alien translocation line possessing resistance to downy mildew and its application in cucumber breeding [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 曹清河. 2006. 黄瓜抗霜霉病异源易位系选育、相关基础研究及育种应用[博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Chen Hui-ming, Lu Xiang-yang, Liu Xiao-hong, Yi Ke, Xu Liang, Tian Yun, Xu Yong. 2005a. Two sex determining genes and their inheritance in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (5): 895 - 898. (in Chinese)
- 陈惠明, 卢向阳, 刘晓虹, 易克, 许亮, 田云, 许勇. 2005a. 两个新发现的黄瓜性别决定基因遗传规律的研究. *园艺学报*, 32 (5): 895 - 898.
- Chen Hui-ming, Lu Xiang-yang, Xu Liang, Yi Ke, Tian Yun. 2005b. Sex determination genes and sex expression mechanism in cucumber. *Plant Physiology Communications*, 41 (1): 7 - 13. (in Chinese)
- 陈惠明, 卢向阳, 许亮, 易克, 田云. 2005b. 黄瓜性别决定相关基因和性别表达机制. *植物生理学通讯*, 41 (1): 7 - 13.
- Cheng Li-bao, Qin Zhi-wei, Li Shu-yan, Ding Guo-hua, Zhou Xiu-yan. 2006. Cloning and identification of special *cs-acs1g* gene-linked to gynoeious in cucumber. *Scientia Agricultura Sinica*, 39 (12): 2545 - 2550. (in Chinese)
- 程立宝, 秦智伟, 李淑艳, 丁国华, 周秀艳. 2006. 与黄瓜雌性性状连锁的 *cs-acs1g* 基因特异片段克隆与鉴定. *中国农业科学*, 39 (12): 2545 - 2550.
- Cosgrove D J, Durachko D M. 1994. Autolysis and extension of isolated walls from growing cucumber hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 45: 1711 - 1719.
- Davidson S E, Smith J J, Reid J B, Poole A T, Reid J B. 2004. The pea gene LH encodes ent-kaurene oxidase. *Plant Physiology*, 134: 1123 - 1134.
- Dharmasiri N, Estelle M. 2004. Auxin signaling and regulated protein degradation. *Trends in Plant Science*, 9 (6): 302 - 308.
- 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, 王焯, 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 Dong-liang, Wang Xiu-feng, Shi Qing-hua, Yang Feng-juan, Sun Xiao-qi, Xu Hui-ni. 2009. Molecular cloning of a cucumber cDNA fragment encoding a phospholipase D (PLD) and construction of antisense expression vector. *Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science*, 40 (1): 32 - 36. (in Chinese)
- 杜栋良, 王秀峰, 史庆华, 杨凤娟, 孙晓琦, 徐慧妮. 2009. 黄瓜磷脂酶 D 基因片段克隆及其反义表达载体的构建. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 40 (1): 32 - 36.
- Fan Ya-jun, Li Wei. 2012. Cucumber *ERAF17* clone and related vectors construction. *Biotechnology*, 22 (4): 15 - 18. (in Chinese)
- 范亚军, 李伟. 2012. 黄瓜 *ERAF17* 基因的克隆及相关功能载体构建. *生物技术*, 22 (4): 15 - 18.
- Feng Zhuo, Qin Zhi-wei, Wu Tao, He Hong-mei. 2012. Cloning and expression of cytosolic glutamine synthetase (*GSI*) in *Cucumis sativus* L. under low nitrogen conditions. *Scientia Agricultura Sinica*, 45 (15): 3100 - 3107. (in Chinese)
- 冯卓, 秦智伟, 武涛, 何红梅. 2012. 黄瓜细胞质型谷氨酰胺合成酶基因 (*GSI*) 的克隆及其在低氮条件下的表达. *中国农业科学*, 45 (15): 3100 - 3107.
- Forss D A, Dunstone E, Ramshaw E H, Stark W. 1962. The flavor of cucumbers. *Journal of Food Science*, 27 (1): 90 - 93.
- Franklin K A. 2009. Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 12 (1): 63 - 68.
- Galway M E, Masucci J D, Lloyd A M, Walbot V, Davis R W, Schiefelbein J W. 1994. The *TTG* gene is required to specify epidermal cell fate and cell patterning in the Arabidopsis root. *Developmental Biology*, 166 (2): 740 - 754.
- Ge Chang-jun, Zhou Xiu-yan, Qin Zhi-wei. 2008. Multivariate regression analysis on related traits about different degree of bending in cucumber fruit. *Journal of Northeast Agricultural University*, 39 (12): 23 - 27. (in Chinese)
- 葛长军, 周秀艳, 秦智伟. 2008. 黄瓜果实弯曲相关性状的多元回归分析. *东北农业大学学报*, 39 (12): 23 - 27.
- Grabowska A, Wisniewska A, Tagashira N, Malepszy S, Filipecki M. 2009. Characterization of *CsSEF1* gene encoding putative CCCH-type zinc finger protein expressed during cucumber somatic embryogenesis. *Journal of Plant Physiology*, 166 (3): 310 - 323.

- Guan Yuan. 2008. Mapping and cloning of related gene for fruit 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 [博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Gu H T, Wang D H, Li X, He C, Xu Z H, Bai S N. 2011. Characterization of an ethylene-inducible, calcium-dependent nuclease that is differentially expressed in cucumber flower development. *New Phytologist*, 192 (3): 590 - 600.
- Gu Xing-fang, Zhang Su-qin, Zhang Sheng-ping. 2006. 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. 2006. 黄瓜果实苦味 *Bt* 基因的 AFLP 分子标记. *园艺学报*, 33 (1): 140 - 142.
- Hong Yan-yan, Shi Qing-hua, Wang Xiu-feng, Dou Hong-wei, Wang Shuang-shuang, Liu Ze-zhou. 2010. Cloning, characterization and expression of a H^+ -PPase gene *CuPPase* from *Cucumis sativus* L. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (3): 413 - 420. (in Chinese)
- 洪艳艳, 史庆华, 王秀峰, 窦宏伟, 王双双, 刘泽洲. 2010. 黄瓜液泡膜 H^+ -PPase 基因 *CuPPase* 的 cDNA 克隆、序列分析与表达. *园艺学报*, 37 (3): 413 - 420.
- Hu Hong-min, Jiang Fang-ling, Cao Xue, Wu Zhen, Wang Guang-long. 2012. Cloning and expression analysis of entkaurene oxidase gene *CKO* in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (6): 1131 - 1140. (in Chinese)
- 胡宏敏, 蒋芳玲, 曹 雪, 吴 震, 王广龙. 2012. 黄瓜贝壳杉烯氧化酶基因 *CKO* 的克隆及其表达分析. *园艺学报*, 39 (6): 1131 - 1140.
- Jia Qing-li, Gong Zhen-hui, Li Da-wei, Huang Wei. 2012. Cloning and expression characterization of *CsPGIP* in *Cucumis sativus* L. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32 (1): 11 - 16. (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 (1): 11 - 16.
- Jian De-ming. 2007. Identification of molecular markers linked to powdery mildew resistant gene in cucumber [M. D. Dissertation]. Beijing: Capital Normal University. (in Chinese)
- 简德明. 2007. 和黄瓜白粉病抗性基因紧密连锁的 AFLP 分子标记研究 [硕士论文]. 北京: 首都师范大学.
- Jing Ran, Chen Xin-juan, Zhu Yu-qiang, Zhang Peng, Zhang Yu-qiong, Zhou Sheng-jun. 2011. Identification of SRAP molecular markers linked to powdery mildew resistance in cucumber. *Journal of Zhejiang University: Agric. & Life Sci*, 37 (4): 387 - 392. (in Chinese)
- 景 然, 陈新娟, 朱育强, 张 鹏, 张玉琼, 周胜军. 2011. 黄瓜白粉病抗性序列相关扩增多态性的分子标记研究. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 37 (4): 387 - 392.
- Jin X X, Qin Z W, Wu T, Zhou X Y. 2011. Identification of ethylene-responsive genes in ethrel-treated shoot apices of cucumber by suppression subtractive hybridization. *Plant Molecular Biology Reporter*, 29 (4): 875 - 884
- Kahana A, Silberstein L, Kessler N, Goldstein R S, Perl-Treves R. 1999. Expression of ACC oxidase genes differs among sex genotypes and sex phases in cucumber. *Plant Molecular Biol.*, 41 (4): 517 - 528.
- Kamachi S I, Sekimoto H, Kondo N, Sakai S. 1997. Cloning of a cDNA for a 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase that is expressed during development of female flowers at the apices of *Cucumis sativus* L. *Plant and Cell Physiology*, 38 (11): 1197 - 1206.
- Kang Guo-bin, Xu Yong, Yong Wei-dong, Ge Lei, Wang Li-ping, Zhang Hai-ying, Wang Yong-jian, Zhong Kang. 2001. Molecular cloning of a specific expression gene for cold acclimation in cucumber. *Acta Botanica Sinica*, 43 (9): 955 - 959. (in Chinese)
- 康国斌, 许 勇, 雍伟东, 葛 磊, 王丽萍, 张海英, 王永建, 种 康. 2001. 低温诱导的黄瓜 *ccr18* 基因的 cDNA 克隆及其表达特性分析. *植物学报*, 43 (9): 955 - 959.
- Kemp T R, Knavel D E, Stoltz L P. 1974. Identification of some volatile compounds from cucumber. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 22 (4): 717 - 718.
- Knopf R R, Trebitsh T. 2006. The female-specific *Cs-ACS1G* gene of cucumber. A case of gene duplication and recombination between the non-sex-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene and a branched-chain amino acid transaminase gene. *Plant and Cell Physiology*, 47 (9): 1217 - 1228.
- Koornneef M. 1981. The complex syndrome of ttg mutans. *Arabidopsis Information Service*.
- Kubicki B. 1969. Investigation of sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Genet Pol*, 10: 101 - 121.
- Kurepin L V, Emery R N, Pharis R P, Reid D M. 2007. The interaction of light quality and irradiance with gibberellins, cytokinins and auxin in regulating growth of *Helianthus annuus* hypocotyls. *Plant, Cell & Environment*, 30 (2): 147 - 155.

- Kurepin L V, Walton L J, Pharis R P, Emery R N, Reid D M. 2011. Interactions of temperature and light quality on phytohormone-mediated elongation of *Helianthus annuus* hypocotyls. *Plant Growth Regulation*, 64 (2): 147 - 154.
- Leyser O. 2006. Dynamic integration of auxin transport and signalling. *Current Biology*, 16 (11): R424 - R433.
- Li Jin-xin, Qin Zhi-wei, Ding Guo-hua, Zhou Xiu-yan. 2008. Cloning and analysis of resistance related genes for downy mildew in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (3): 371 - 376. (in Chinese)
- 李金鑫, 秦智伟, 丁国华, 周秀艳. 2008. 黄瓜抗霜霉病相关基因 cDNA 片段的克隆与分析. *园艺学报*, 35 (3): 371 - 376.
- Li M Y, Cao Z Y, Shen W B, Cui J. 2011a. Molecular cloning and expression of a cucumber (*Cucumis sativus* L.) heme oxygenase-1 gene, *CsHO1*, which is involved in adventitious root formation. *Gene*, 486 (1): 47 - 55.
- Li Man, Gong Yi-qin, Miao Han, Wu Jian, Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Wang Xiao-wu. 2010. Fine mapping of the foliage bitterness gene (*Bi*) in *Cucumis sativus* L. *Acta Horticulture Sinica*, 37 (7): 1073 - 1078. (in Chinese)
- 李曼, 龚义勤, 苗晗, 武剑, 顾兴芳, 张圣平, 王晓武. 2010. 黄瓜营养体苦味基因 *Bi* 的定位. *园艺学报*, 37 (7): 1073 - 1078.
- Li Quan-hui, Li Xi-xiang, Wang Hai-ping, Qiu Yang, Song Jiang-ping, Zhang Xiao-hui, Shen Di. 2013. Differential expression analysis of related resistant genes to *Cladosporium Cucumerinum* in cucumber. *Journal of Plant Genetic Resource*, 14 (3): 501 - 506. (in Chinese)
- 李全辉, 李锡香, 王海平, 邱杨, 宋江萍, 张晓辉, 沈镝. 2013. 黄瓜抗黑星病相关基因的差异表达分析. *植物遗传资源学报*, 14 (3): 501 - 506.
- Li Y H, Wen C L, Weng Y Q. 2013. Fine mapping of the pleiotropic locus *B* for black spine and orange mature fruit color in cucumber identifies a 50 kb region containing a *R₂R₃-MYB* transcription factor. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (8): 2187 - 2196.
- Li Y H, Yang L M, Pathak M, Li D W, He X M, Weng Y Q. 2011b. Fine genetic mapping of *cp*: A recessive gene for compact (dwarf) plant architecture in cucumber, *Cucumis sativus* L.. *Theoretical and Applied Genetics*, 123 (6): 973 - 983.
- Li Z, Huang S W, Liu S Q, Pan J S, Zhang Z H, Tao Q Y, Shi L X, Jia Z Q, Zhang W W, Chen H M, Si L T, Zhu L H, Cai R. 2009. Molecular isolation of the *M* gene suggests that a conserved-residue conversion induces the formation of bisexual flowers in cucumber plants. *Genetics*, 182 (4): 1381 - 1385.
- Li Z, Wang S, Tao Q Y, Pan J S, Si L T, Gong Z H, Cai R. 2012. A putative positive feedback regulation mechanism in *CsACS2* expression suggests a modified model for sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 63 (12): 4475 - 4484.
- Liang Yong-hong, Li Guang-lin, Guo Tao, Wei Qiang. 2010. The molecular mechanism of sexual differentiation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Chinese Bulletin of Life Science*, 12 (11): 1177 - 1182. (in Chinese)
- 梁永宏, 李广林, 郭韬, 魏强. 2010. 黄瓜性型分化的分子机制. *生命科学*, 12 (11): 1177 - 1182.
- Link B M, Wagner E R, Cosgrove D J. 2001. The effect of a microgravity (space) environment on the expression of expansins from the peg and root tissues of *Cucumis sativus* L. *Physiologia Plantarum*, 113 (2): 292 - 300.
- 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 ω -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 Guan-jun, Wang Li-juan, Qin Zhi-wei, Meng Ling-bo. 2009. Analysis of cDNA library of *Cucumis sativus* L. challenged by *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*. *Hereditas*, 10: 1042 - 1048. (in Chinese)
- 刘关君, 王丽娟, 秦智伟, 孟令波. 2009. 黄瓜叶片细菌性角斑病侵染初期 cDNA 文库分析. *遗传*, 10: 1042 - 1048.
- Liu Pei-pei, Jiang Zhen-sheng, Wang Mei-ling, Bi Huan-gai, Ai Xi-zhen. 2012. Expression vector construction of Rubisco activase gene *CsRCA* and genetic transformation to cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (5): 869 - 878. (in Chinese)
- 刘培培, 姜振升, 王美玲, 毕焕改, 艾希珍. 2012. 黄瓜 Rubisco 活化酶基因 *CsRCA* 表达载体构建与遗传转化. *园艺学报*, 39 (5): 869 - 878.
- Liu X W, Zhang X L, Zhang Y, Wang L, Guo Y D, Ren H Z. 2012. Cloning and expression analysis of glutathione reductase gene from cucumber (*Cucumis sativus* L.) treated by exogenous nitric oxide under low temperature stress. *African Journal of Biotechnology*, 11 (31): 7819 - 7835.
- Maeshima M. 2000. Vacuolar H⁺-pyrophosphatase. *Biochimica et Biophysica Acta-Biomembranes-Including Reviews on Biomembranes*, 1465 (1): 37 - 51.

- Malepszy S, Niemirowicz-Szczytt K. 1991. Sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) as a model system for molecular biology. *Plant Science*, 80 (1): 39 - 47.
- Marks M D, Feldmann K A. 1989. Trichome development in *Arabidopsis thaliana*. I. T-DNA tagging of the *GLABROUS1* gene. *The Plant Cell Online*, 1 (11): 1043 - 1050.
- Meng Ling-bo, Liu Guan-jun, Li Shu-min, Xu Dan-dan, Qin Zhi-wei. 2013. Sequence analyses of non-specific transfer protein from cucumber and expression after challenging by *Pseudomonas syringae* pv. Lachrymans. *Journal of Northeast Agricultural University*, 44 (1): 55 - 60. (in Chinese)
孟令波, 刘关君, 李淑敏, 徐丹丹, 秦智伟. 2013. 黄瓜非特异性脂质转移蛋白基因的序列分析及细菌性角斑病菌浸染下的表达. *东北农业大学学报*, 44 (1): 55 - 60.
- Mibus H, Tatlioglu T. 2004. Molecular characterization and isolation of the *F/f* gene for femaleness in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109 (8): 1669 - 1676.
- Ning Yu, Miao Yong-mei, Li Ji, Lou Qun-feng, Weng Yi-qun, Chen Jin-feng. 2013. Cloning and expression analysis of transcription factor *CsCBF3* gene from cucumber. *China Vegetables*, (6): 30 - 36. (in Chinese)
宁宇, 苗永美, 李季, 娄群峰, 翁益群, 陈劲枫. 2013. 黄瓜转录因子 *CsCBF3* 的克隆及表达分析. *中国蔬菜*, (6): 30 - 36.
- Oka M, Shimoda Y, Sato N, Inoue J, Yamazaki T, Shimomura N, Fujiyama H. 2012. Abscisic acid substantially inhibits senescence of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) grown under low nitrogen conditions. *Journal of Plant physiology*, 169 (8): 789 - 796.
- Oppenheimer D G, Herman P L, Sivakumaran S, Esch J, Marks M D. 1991. A *myb* gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell*, 67 (3): 483 - 493.
- Park M H, Suzuki Y, Chono M, Knox J P, Yamaguchi I. 2003. *CsAGPI*, a gibberellin-responsive gene from cucumber hypocotyls, encodes a classical arabinogalactan protein and is involved in stem elongation. *Plant physiology*, 131 (3): 1450 - 1459.
- Qi Xiao-hua, Xu Xue-wen, Luo Jing-jing, Gao Hai-jie, Xu Qiang, Lin Xiao-jian, Zhu Bi-yun, Chen Xue-hao. 2011. Cloning, characterization and expression of *CsGAPDH*, a waterlogging responsive gene in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (9): 1693 - 1698. (in Chinese)
齐晓花, 许学文, 罗晶晶, 高海洁, 徐强, 林肖剑, 朱碧云, 陈学好. 2011. 黄瓜 3-磷酸甘油醛脱氢酶基因 *CsGAPDH* 的克隆及其胁迫响应分析. *园艺学报*, 38 (9): 1693 - 1698.
- Ratner A, Jacoby B. 1976. Effect of K^+ , its counter anion, and pH on sodium efflux from barley root tips. *Journal of Experimental Botany*, 27 (5): 843 - 852.
- Sheng Hui, Qin Zhi-wei, Zhou Xiu-yan, Wu Tao. 2010. Identification of embryo development-related genes in cucumber using SSH. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (11): 2292 - 2299. (in Chinese)
盛慧, 秦智伟, 周秀艳, 武涛. 2010. 利用 SSH 技术鉴定黄瓜胚胎发育相关基因. *中国农业科学*, 43 (11): 2292 - 2299.
- Sun Yong-dong, Zhang Xing-guo, Du Xiao-bing, Su Cheng-gang, Bi Xi-hong. 2006. Cloning and expression of cucumber *CsEXPI0* gene. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 32 (3): 375 - 380. (in Chinese)
孙涌栋, 张兴国, 杜小兵, 苏承刚, 毕喜红. 2006. 黄瓜扩张蛋白基因 *CsEXPI0* 的克隆与表达. *植物生理与分子生物学学报*, 32 (3): 375 - 380.
- Suresh Kumar K G, Ullanat R, Jayabaskaran C. 2004. Molecular cloning, characterization, tissue-specific and phytohormone-induced expression of calcium-dependent protein kinase gene in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Plant Physiology*, 161 (9): 1061 - 1071.
- Takeo K, Ise H, Minowa H, Dounowaki T. 1992. Fruit growth induced by benzyladenine in *Cucumis sativus* L.: Influence of benzyladenine on cell division, cell enlargement and indole-3-acetic acid content. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 60 (4): 915 - 920.
- Tanurdzic M, Banks J A. 2004. Sex-determining mechanisms in land plants. *The Plant Cell Online*, 16 (suppl 1): S61 - S71.
- Tao Qian-yi, Li Zheng, He Huan-le, Pan Jun-song, Cai Run. 2010. Expression analysis of the unisex-determine gene *M* in cucumber. *Hereditas*, 32 (6): 632 - 638. (in Chinese)
陶倩怡, 李征, 何欢乐, 潘俊松, 蔡润. 2010. 黄瓜单性花决定基因 *M* 的表达分析. *遗传*, 32 (6): 632 - 638.
- Walker A R, Davison P A, Bolognesi-Winfield A C, James C M, Srinivasan N, Blundell T L, Gray J C. 1999. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD₄₀ repeat protein. *The Plant Cell Online*, 11 (7): 1337 - 1349.

- Warthmann N, Chen H, Ossowski S, Weigel D, Hervé P. 2008. Highly specific gene silencing by artificial miRNAs in rice. *PLoS One*, 3 (3): e1829.
- Wang Hai-jun, Shen Di, Shi Yan-xia, Li Xi-xiang, Li Bao-ju. 2010. Analysis of disease resistance related genes expression in cucumbers inoculated by *Cladosporium cucumerium* using cDNA-AFLP method. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (3): 421 - 427. (in Chinese)
- 汪海军, 沈 颖, 石延霞, 李锡香, 李宝聚. 2010. 瓜枝孢弱毒菌株诱导黄瓜抗病相关基因表达的 cDNA-AFLP 分析. *园艺学报*, 37 (3): 421 - 427.
- Wang Lei, Chen Jin-feng, Lou Li-na, Lou Qun-feng. 2011. Sequence characteristics of *ARF* gene family of cucumber and an expression analysis of some members during early development of fruits. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (4): 717 - 724. (in Chinese)
- 王 垒, 陈劲枫, 娄丽娜, 娄群峰. 2011. 黄瓜 *ARF* 家族序列特征及部分成员在果实发育早期的表达分析. *园艺学报*, 38 (4): 717 - 724.
- Wang Li-juan, Niu De, Sun Cai-yu, Qin Zhi-wei. 2010. Construction of cDNA library from cucumber leaves infection by *Pseudoperonospora cubensis* and screening of resistance-related genes. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (11): 1775 - 1782. (in Chinese)
- 王丽娟, 牛 德, 孙彩玉, 秦智伟. 2010. 霜霉病菌侵染的黄瓜叶片 cDNA 文库的构建及抗病相关基因筛选. *园艺学报*, 37 (11): 1775 - 1782.
- Wang Shu, Ren Qing-wen, Fan Guo-sheng. 2012. Cloning and sequence analysis of a plasma membrane Na^+/H^+ antiporter gene from *Cucumis sativus* L. *Journal of Shanghai Jiaotong University: Agricultural Science*, 30 (3): 6 - 10. (in Chinese)
- 王 澍, 任晴雯, 樊国盛. 2012. 黄瓜质膜型 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因 (*SOS1*) 的克隆与序列分析. *上海交通大学学报: 农业科学版*, 30 (3): 6 - 10.
- Wang Wei, Xu Yue-jin, Wan Zheng-jie. 2011. Cloning and expression analysis of key genes *PPH* and *PAO* for Chlorophyll degradation in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (6): 1104 - 1110. (in Chinese)
- 王 伟, 徐跃进, 万正杰. 2011. 黄瓜叶绿素降解关键酶基因 *PPH* 和 *PAO* cDNA 片段的克隆与表达初步分析. *园艺学报*, 38 (6): 1104 - 1110.
- Wang X. 2002. Phospholipase D in hormonal and stress signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 (5): 408 - 414.
- Wang Ya-juan. 2005. Studies on molecular marker of fusarium wild resistance-related gene in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University. (in Chinese)
- 王亚娟. 2005. 黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 枯萎病抗性相关基因的分子标记研究[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Wei Yue, Chen Xiao-yin, Li Zhen-lu, Wang Yong-ping, Shi Jian-lei, Wu Zhi-ming, Zhang Shu-ning, Chen Jin-feng. 2010. Cloning of 6-phosphogluconate dehydrogenase gene cDNA fragments from cucumber and expression analysis. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 33 (1): 37 - 42. (in Chinese)
- 魏 跃, 陈啸寅, 李振陆, 王永平, 史建磊, 吴志明, 张蜀宁, 陈劲枫. 2010. 黄瓜 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶基因 cDNA 片段的克隆及表达分析. *南京农业大学学报*, 33 (1): 37 - 42.
- Xu H N, Sun X D, Wang X F, Shi Q H, Yang X Y, Yang F J. 2011. Involvement of a cucumber MAPK gene (*CsNMAPK*) in positive regulation of ROS scavengence and osmotic adjustment under salt stress. *Scientia Horticulturae*, 127 (4): 488 - 493.
- Xu H N, Wang X F, Sun X D, Shi Q H, Yang F J, Du D L. 2008. Molecular cloning and characterization of a cucumber MAP kinase gene in response to excess NO_3^- and other abiotic stresses. *Scientia Horticulturae*, 117 (1): 1 - 8.
- Xu Qing-hua, Hu Bao-zhong, Li Feng-lan, Jin Feng, Wang Duo-jia. 2011. Cloning of *CsCCD7* and its expression in *Cucumis sativus* L. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 19 (4): 365 - 373. (in Chinese)
- 徐庆华, 胡宝忠, 李凤兰, 金 峰, 王多佳. 2011. 黄瓜 *CsCCD7* 基因的克隆及表达研究. *热带亚热带植物学报*, 19 (4): 365 - 373.
- 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.
- Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. 2000. The ethylene-regulated expression of *CS-ETR2* and *CS-ERS* genes in cucumber plants and their possible involvement with sex expression in flowers. *Plant Cell Physiol*, 41 (5): 608 - 616.
- Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. 2003. Photoperiodic regulation of *Cs-ACS2*, *Cs-ACS4* and *Cs-ERS* gene expression contributes to the femaleness of cucumber flowers through diurnal ethylene production under short-day conditions. *Plant Cell & Environment*, 26 (4): 537 - 546.
- Yang T W, Zhang L J, Zhang T G, Zhang H, Xu S J, An L Z. 2005. Transcriptional regulation network of cold-responsive genes in higher plants. *Plant Science*, 169 (6): 987 - 995.

- Yang X Q, Zhang W W, Li Y, He H L, Bie B B, Ren G L, Zhao J L, Wang Y L, Nie J T, Pan J S, Cai R. 2013. High-resolution mapping of the dull fruit skin gene *D* in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Molecular Breeding*. Doi: 10.1007/s11032-013-9927-8
- Ye Bo-ping, Ji Cheng-jun, Yang Ling-ling, Yang Zhong-han, Wang Yong-jian, Cao Zong-xun. 2000. Studies on a gynoeocious-specific *ACC* synthase gene in different sexual phenotypes of cucumber genome. *Acta Botanica Sinica*, 42 (2): 164 - 168. (in Chinese)
- 叶波平, 吉成均, 杨玲玲, 杨中汉, 王永健, 曹宗巽. 2000. 不同性别表型黄瓜基因组中雌性系特异的 *ACC* 合酶基因. *植物学报*, 42 (2): 164 - 168.
- Zhang Hai-ying. 2006. Identification of molecular markers linked to important resistant genes and construction of genetic map in cucumber [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. (in Chinese)
- 张海英. 2006. 黄瓜重要抗病基因的分子标记研究及遗传图谱的构建[博士论文]. 北京: 中国农业科学院.
- Zhang Hai-ying, Wang Zhen-guo, Mao Ai-jun, Zhang Feng, Wang Yong-jian, Xu Yong. 2008. SSR markers linked to the resistant gene of cucumber powdery mildew. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 23 (6): 77 - 80. (in Chinese)
- 张海英, 王振国, 毛爱军, 张峰, 王永健, 许勇. 2008. 与黄瓜白粉病抗病基因紧密连锁 SSR 分子标记. *华北农学报*, 23 (6): 77 - 80.
- Zhang Peng, Qin Zhi-wei, Wang Li-li, Zhou Xiu-yan, Wang Gui-ling. 2010. 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. 2010. 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 S Q, Gu X F, Zhang S P, Zou Z R. 2007. Inheritance of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and development of an AFLP marker for resistance detection. *Agricultural Sciences in China*, 6 (11): 1336 - 1342.
- Zhang Su-qin, Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Wang Xiao-wu, Zou Zhi-rong. 2010. Tagging a downy mildew resistance related gene in cucumber using AFLP marker. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 30 (7): 1320 - 1324. (in Chinese)
- 张素勤, 顾兴芳, 张圣平, 王晓武, 邹志荣. 2010. 黄瓜霜霉病抗性相关基因的 AFLP 标记. *西北植物学报*, 30 (7): 1320 - 1324.
- Zhang Ting-lin, Li Ji, Cui Li, Su Peng, Xu Jian, Chen Jin-feng. 2013. Identification and characterization of *CsIPT* genes in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (1): 58 - 68. (in Chinese)
- 张婷林, 李季, 崔利, 苏凡, 徐建, 陈劲枫. 2013. 黄瓜细胞分裂素合成关键酶 *IPT* 基因家族序列特征及其表达分析. *园艺学报*, 40 (1): 58 - 68.
- Zhang Sheng-ping, Liu Miao-miao, Miao Han, Zhang Su-qin, Yang Yu-hong, Xie Bing-yan, Gu Xing-fang. 2011a. QTL mapping of resistance genes to powdery mildew in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 44 (17): 3584 - 3593. (in Chinese)
- 张圣平, 刘苗苗, 苗晗, 张素勤, 杨宇红, 谢丙炎, 顾兴芳. 2011a. 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位. *中国农业科学*, 44 (17): 3584 - 3593.
- Zhang Sheng-ping, Miao Han, Cheng Zhou-chao, Liu Miao-miao, Zhang Zhong-hua, Wang Xiao-wu, Sun Ri-fei, Gu Xing-fang. 2011b. Genetic mapping of the fruit bitterness gene *Bt* in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Acta Horticulture 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. 2011b. 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. 2011c. 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. 2011c. 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 S P, M H, Gu X F, Yang Y H, Xie B Y, Wang X W, Hang S W, Dong Y C, Sun R F. 2010a. Genetic mapping of the scab resistance gene in cucumber. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 135 (1): 53 - 58.
- Zhang S P, M H, Sun R F, Wang X W, Huang S W, Wehner T C, Gu X F. 2013. Localization of a new gene for bitterness in cucumber. *Journal of Heredity*, 104 (1): 134 - 139.
- Zhang W W, He H L, Guan Y, Du H, Yuan L H, Li Z, Yao D Q, Pan J S, Cai R. 2010b. Identification and mapping of molecular markers linked to the tuberculate fruit gene in the cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 120 (3): 645 - 654.
- Zhang W W, Pan J S, He H L, Zhang C, Li Z, Zhao J L, Yuan X J, Zhu L H, Huang S W, Cai R. 2012. Construction of a high density integrated genetic map for cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 124 (2): 249 - 259.