

董舒超,张静雯,凌嘉怡,等. 番茄群体果实光泽度评价及全基因组关联分析[J]. 江苏农业科学,2024,52(5):36-41.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.05.005

# 番茄群体果实光泽度评价及全基因组关联分析

董舒超<sup>1,2</sup>, 张静雯<sup>1,3</sup>, 凌嘉怡<sup>1,4</sup>, 洪骏<sup>5</sup>, 谢紫欣<sup>1,3</sup>, 张胜军<sup>6</sup>, 宋刘霞<sup>1,2</sup>, 王银磊<sup>1,2</sup>, 赵统敏<sup>1,2</sup>, 赵丽萍<sup>1,2</sup>

(1. 江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏南京 210014; 2. 江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 江苏南京 210014;

3. 南京农业大学园艺学院, 江苏南京 210095; 4. 扬州大学园艺园林学院, 江苏扬州 225100;

5. 阿卜杜拉国王科技大学沙漠农业研究中心, 沙特阿拉伯吉达 23955; 6. 伊犁哈萨克自治州农业科学研究所, 新疆伊宁 835000)

**摘要:**果实光泽度是评价番茄外观品质的重要指标之一。为挖掘高果实光泽度的番茄种质资源和调控番茄果实光泽度的关键基因,利用微孔光泽度仪 NHG60M,于2023年春季对201份大果番茄、88份樱桃番茄和8份醋栗番茄种质的第2穗成熟果实表面光泽度进行快速无损测定,并进行统计分析和全基因组关联分析(Genome-Wide Association Studies, GWAS)。鉴定出果实光泽度在1.13~2.30之间的低光泽种质 TS-21、TS-413、TS-270、TS-594、TS-604、TS-256、TS-258、TS-272、TS-643 和 TS-195,以及果实光泽度在11.90~18.70之间的高光泽种质 TS-203、TS-653、TS-543、TS-588、TS-592、TS-587、TS-539、TS-210、TS-519 和 TS-577。GWAS 分析共检测到2个与番茄果实光泽度显著关联的 SNP 位点:位于1号染色体63 041 874 bp位置的S01.1826715和位于5号染色体8 787 996 bp位置的S05.0271578,2个位点分别可以解释15.67%和33.62%的表型变异。挖掘到2个调控番茄果实光泽度的候选基因,基因ID分别为Solyc05g014760和Solyc05g014710,2个基因主要在番茄果实中表达,分别编码细胞分裂蛋白激酶10和Remorin蛋白,与细胞壁形成、表皮角质积累的调控具有相关性。研究结果有助于解析番茄果实光泽度的遗传基础及其调控机制,为番茄外观品质遗传改良奠定基础。

**关键词:**番茄;果实;光泽度;全基因组关联分析;候选基因

**中图分类号:**S641.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)05-0036-06

果实光泽度是对果实表面反射光的能力进行衡量的一项指标,反射光能力越强则光泽度越高,反之则光泽度越低<sup>[1]</sup>。光泽度是评价果菜类蔬菜和水果外观品质的重要农艺性状,也是影响其商品性的重要因素之一<sup>[2]</sup>。近年来,随着我国社会经济水平的逐渐发展,大众生活水平日益提高,人们在选择消费蔬菜水果时,不仅考虑营养价值和风味,也对品种的外观品质有了更高的要求。因此一些外观整洁、表皮光滑、颜色鲜亮的品种深受人们的

青睐<sup>[1,3-4]</sup>。

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)是目前世界范围种植最广泛的蔬菜作物之一,富含番茄红素、维生素C、叶酸、钾等各类营养物质,商业价值高<sup>[5]</sup>。果实光泽度是番茄的重要外观性状之一,可以明显提高番茄的商品品质,影响消费者的消费心理,提升消费者的购买欲。例如在市场上具有高果实光泽度的樱桃番茄因其鲜艳和亮丽的外表,深受广大消费者的喜爱,其市场价格远比果实光泽度低的樱桃番茄高。选育高果实光泽度的番茄品种符合当下市场需求,然而目前对调控番茄果实光泽度的基因了解甚少,番茄果实光泽度调控的机理还有待明确,因此挖掘高光泽番茄遗传资源并选育高光泽番茄品种具有十分重要的科学与现实意义。

全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)是挖掘调控目标性状基因的重要手段,利用GWAS可以快速获得调控目标性状表型变异的位点<sup>[6-7]</sup>。随着各个物种基因组数据的逐渐完善,运用GWAS在不同物种中挖掘调控目标性状的应用研究也越来越普遍,促进了作物遗传改良和复

收稿日期:2024-01-30

基金项目:江苏省自然科学基金青年基金(编号:BK20220743);国家自然科学基金青年基金(编号:32202489);江苏省重点研发计划现代农业项目(编号:BE2022339);江苏省现代农业(蔬菜)产业技术体系建设专项(编号:JATS[2023]391);江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目[编号:JBGS(2021)066];南京市品种选育专项(编号:202210023)。

作者简介:董舒超(1991—),女,湖北荆州人,博士,助理研究员,主要从事番茄果实光泽度调控分子机理研究。E-mail:20221007@jaas.ac.cn。

通信作者:赵丽萍,硕士,副研究员,主要从事高品质番茄育种研究。

E-mail:282890962@qq.com。

杂农艺性状的研究<sup>[8-10]</sup>。例如 Gai 等通过多种 GWAS 模型鉴定出 15 个调控番茄苹果酸含量的候选基因<sup>[11]</sup>。Wu 等测定了拟南芥在不同生长条件下的代谢组,并将该数据作为表型与拟南芥群体基因型数据进行关联分析,共鉴定出 70 个代谢调控关键基因<sup>[12]</sup>。GWAS 在大豆、玉米、水稻等作物中挖掘并定位调控产量品质的基因及抗病基因也有广泛应用<sup>[13-16]</sup>。

为了探究番茄品种风味上的驯化问题,Tieman 等收集了包括现代、传家宝以及野生型番茄在内的共 398 份番茄种质<sup>[17]</sup>。随后,Zhu 等在全世界范围收集了 610 份番茄种质,用于多组学交叉分析,鉴定出 5 个影响番茄风味的主要位点,揭示了番茄风味驯化的进化途径<sup>[18]</sup>。本研究以 Zhu 等收集的番茄种质中的 297 份为材料,对果实光泽度进行检测,并根据已发表的基因组重测序检测到的 SNP 开展 GWAS 分析,挖掘与番茄果实光泽度关联的遗传位点和候选基因,为番茄果实光泽度调控基因的挖掘和高光泽番茄品种的选育提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料与田间种植

供试的 297 份番茄种质材料由中国农业科学院农业基因组研究所黄三文课题组提供。2023 年 3 月种植于江苏省农业科学院位于南京市六合区的试验基地。每份种质材料种植 4 株,株间距 32 cm。整个生育期田间管理按照一般番茄温室栽培生产管理措施进行。

### 1.2 番茄果实光泽度测定

番茄定植 60 d 后,选取第 2 穗完全成熟的果实,利用微孔光泽度仪(NHG60M,深圳市友利标准光源有限公司)测量果实光泽度,每份种质材料检测 3~8 个果实,每个果实测定 3 次,取平均值。

### 1.3 表型数据统计与分析

将 297 份供试材料的果实光泽度数据导入 GraphPad Prism,进行方差分析、描述性统计分析和绘制柱状分布图。

### 1.4 全基因组关联分析

番茄供试材料基因组序列来源于番茄重测序数据集<sup>[17-18]</sup>。从 NCBI 网站下载原始数据(PRJNA259308, PRJNA353161, PRJEB5235),用 Trimmomatic 软件进行过滤,去接头和低质量位点,主要参数为: LEADING: 15, TRAILING: 15,

SLIDINGWINDOW:4:20,MINLEN:50。使用 BWA-MEM 将过滤好的测序数据 fastq 文件进行全基因组的比对,参考基因组为番茄 SL2.50 版本。经过分析计算共筛选出 1 048 575 个 SNP 位点。

利用这些高质量的 SNP 和番茄群体果实光泽度统计数据,运用 GAPIT Version 3 (Genome Associated Prediction Integrated Tool) 软件选择 Fixed and random model Circulating Probability Unification (FarmCPU) 和 Bayesian-information and Linkage-disequilibrium Iteratively Nested Keyway (BLINK) 进行关联位点的检测,并从软件导出软曼哈顿散点图<sup>[19]</sup>。

### 1.5 候选基因分析

全基因组关联分析得到与番茄抗旱性显著关联的 SNP 位点后,利用在线数据库 NCBI Genome Data Viewer 和 Sol Genomics Network (<https://solgenomics.net/>) 中番茄基因组信息 SL2.50,找寻与番茄果实光泽度显著关联 SNP 前后 200 kb 区间内调控番茄果实光泽度的基因,确定候选基因。

## 2 结果与分析

### 2.1 番茄群体果实光泽度评价

参考 Zhu 等的数据库<sup>[18]</sup>,对本研究所用的 297 份番茄种质资源进行归类统计。由图 1 可见,供试群体材料包括 201 份大果番茄(BIG)、88 份樱桃番茄(CER)和 8 份醋栗番茄(PIM)。2023 年春季材料定植 60 d 后,对第 2 穗完全成熟果实的光泽度进行评价分析,统计了平均值、标准差和变异系数等。结果表明,各种质果实光泽度在 1.13~18.70 之间,平均 6.19,变异系数为 43.60%,数据偏度为 1.17,峰度为 2.54,材料间的果实光泽度存在较大差异。对比不同类型种质材料的果实光泽度发现,大果番茄种质果实光泽度在 1.40~18.70 之间,平均 6.71;樱桃番茄种质果实光泽度在 1.60~9.93 之间,平均 5.24;醋栗番茄种质果实光泽度在 1.13~5.55 之间,平均 3.60。

大部分供试番茄材料的果实光泽度处于 3~9 之间,其中果实光泽度在 3~5 之间的 87 份,5~7 之间的 90 份,7~9 之间的 62 份,总计 239 份,占整个群体材料数量的 80.47% (图 2)。果实光泽度最低的 10 份材料为 TS-21、TS-413、TS-270、TS-594、TS-604、TS-256、TS-258、TS-272、TS-643 和 TS-195,包括 6 份大果番茄种质(TS-270、TS-

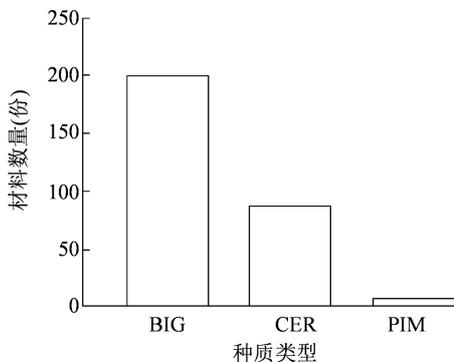


图1 番茄种质材料分类统计

604、TS - 256、TS - 272、TS - 643 和 TS - 195)、2 份樱桃番茄种质(TS - 594 和 TS - 258)、2 份醋栗番茄种质(TS - 21 和 TS - 413)。这些种质的果实表皮暗淡无光,果实光泽度在 1.13 ~ 2.30 之间。果实光泽度最高的 10 份材料为 TS - 203、TS - 653、TS -

543、TS - 588、TS - 592、TS - 587、TS - 539、TS - 210、TS - 519 和 TS - 577,均为大果型番茄。这些种质的果实表皮光亮,果实光泽度在 11.90 ~ 18.70 之间(图 3、图 4)。

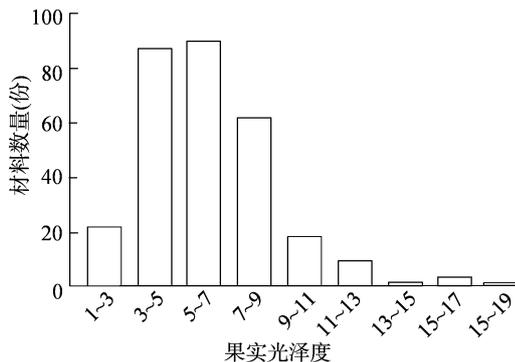


图2 番茄果实光泽度的频率分布

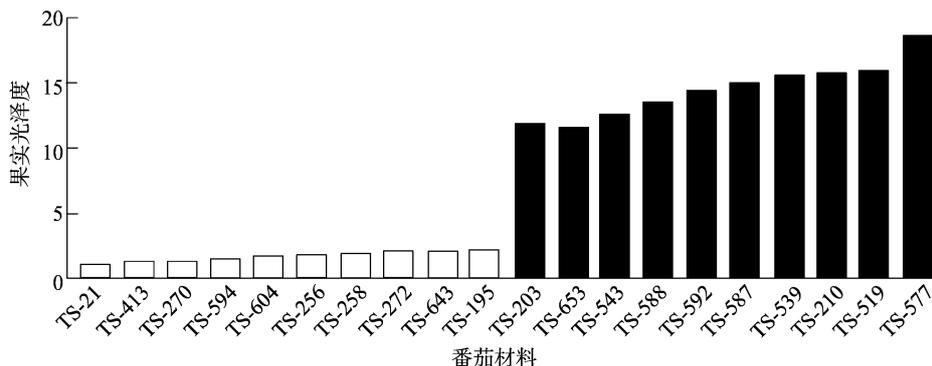


图3 番茄果实光泽度最低和最高的 20 份材料

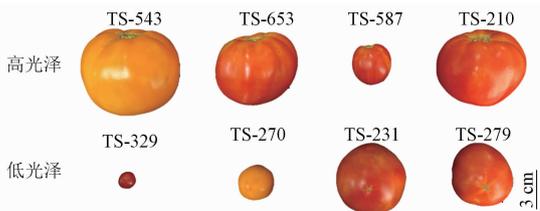


图4 高光泽和低光泽番茄种质材料对比

### 2.2 番茄果实光泽度的 GWAS 分析

由图 5 和图 6 可见,运用 GAPIT 软件的 BLINK 模型对番茄果实光泽度进行 GWAS 分析,共检测到 1 个显著关联信号 S01.1826715。该 SNP 位于 1 号染色体 63 041 874 bp 位置,基因型为 G/A/R/-,处于基因 Solyc01g057640 的启动子区域,可以解释 15.67% 的表型变异 (phenotype variance explained, PVE)(表 1)。利用 FarmCPU 模型进行 GWAS 分析鉴定出 1 个与番茄果实光泽显著关联的 SNP 位点 S05.0271578(图 7、图 8)。该 SNP 位于 5 号染色体 8 787 996 bp 位置,基因型为 G/R/-,处于基因间

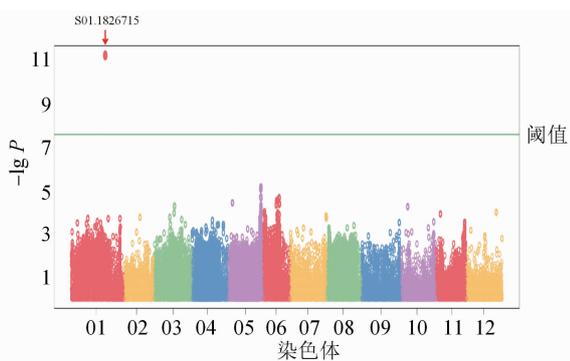


图5 BLINK 模型下番茄果实光泽度 GWAS 分析的曼哈顿图

区域,其表型变异解释率更高,为 33.62%(表 1)。

### 2.3 番茄果实光泽度关联候选基因预测

根据 GWAS 分析结果,参照番茄基因组 SL2.50,在 1 号染色体上 SNP 位点 S01.1826715 上下游 200 kb 的区域内共找到 4 个基因,基因 ID 分别为 Solyc01g057610、Solyc01g057620、Solyc01g057630 和 Solyc01g057640。目前这些基因编码的蛋白功能未知,还有待研究。第 5 号染色体的 SNP 位点

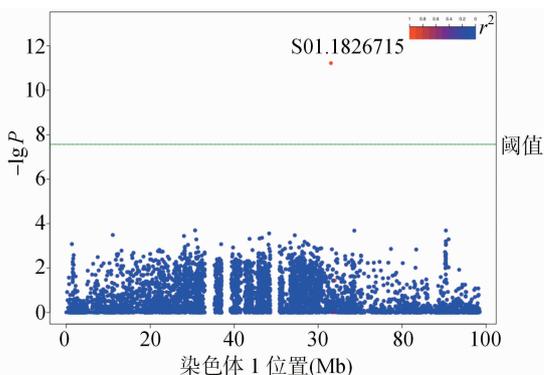


图6 BLINK 模型下番茄果实光泽度GWAS分析在1号染色体的曼哈顿图

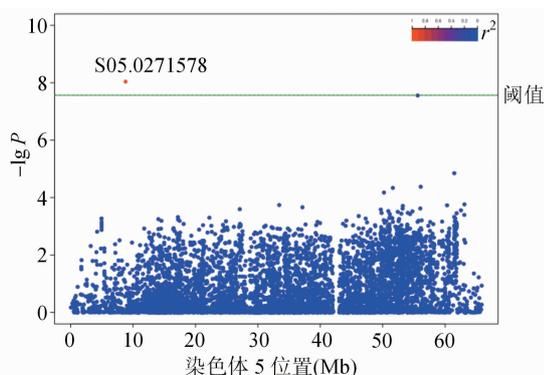


图8 FarmCPU 模型下番茄果实光泽度 GWAS 分析在5号染色体的曼哈顿图

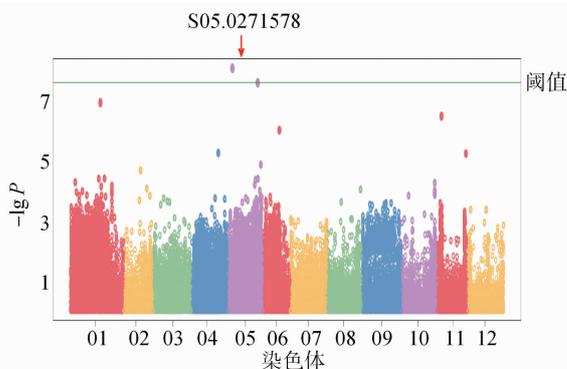


图7 FarmCPU 模型下番茄果实光泽度 GWAS 分析的曼哈顿图

S05.0271578 上下游 200 kb 的区域内共包含 17 个基因,基因 ID 分别为 Solyc05g014620、Solyc05g014630、Solyc05g014640、Solyc05g014650、Solyc05g014660、Solyc05g014670、Solyc05g014680、Solyc05g014690、

Solyc05g014700、Solyc05g014710、Solyc05g014720、Solyc05g014730、Solyc05g014740、Solyc05g014750、Solyc05g014760、Solyc05g014780 和 Solyc05g014790。其中 Solyc05g014620、Solyc05g014630、Solyc05g014660、Solyc05g014670、Solyc05g014680 和 Solyc05g014720 编码的蛋白功能未知; Solyc05g014730、Solyc05g014740 和 Solyc05g014750 编码 DNA 拓扑异构酶; Solyc05g014640 编码 En/Spm 亚类转座子蛋白; Solyc05g014690 编码的蛋白为 RNA 解旋酶; Solyc05g014700 编码卤素过氧化物酶; Solyc05g014650 编码的 IOJAP 蛋白在蛋白质翻译过程中发挥作用; Solyc05g014790 编码脂氧合酶; Solyc05g014780 编码 Ulp1 蛋白酶。

表1 番茄果实光泽度显著关联 SNP

染色体	SNP 位置 (bp)	基因型	P 值	表型变异解释率 (%)	SNP 注释
Chr01	63 041 874	G/A/R/-	$6.04 \times 10^{-12}$	15.67	启动子区域
Chr05	8 787 996	G/R/-	$9.14 \times 10^{-9}$	33.62	基因间

多项研究表明植物细胞壁外侧角质层的角质和蜡质含量与果实光泽度紧密相关<sup>[20-22]</sup>。结合基因注释、遗传变异以及番茄和其他物种中的研究报道情况,在第5号染色体 SNP 位点 S05.0271578 上下游 200 kb 的候选区间内筛选出 2 个可能参与调控番茄果实光泽度的候选基因:编码细胞分裂蛋白激酶 10 的 Solyc05g014760 和编码 Remorin 蛋白的 Solyc05g014710(表 2)。据 Tomato eFP Browser 显

示,2 个候选基因主要在番茄果实中表达<sup>[23]</sup>。另有研究指出细胞分裂蛋白激酶影响大麦细胞表层角质积累<sup>[24]</sup>; Remorin 蛋白能调控植物细胞壁的形成<sup>[25-26]</sup>。这些研究数据结果说明了 Solyc05g014760 和 Solyc05g014710 调控番茄果实光泽度的可能性。目前这些候选基因的生物功能还有待验证。

表2 番茄抗旱性候选基因及功能注释

基因 ID	染色体上物理位置 (bp)	编码蛋白	参考文献
Solyc05g014710	8 844 932 ~ 8 846 789	Remorin 蛋白	[25 - 26]
Solyc05g014760	8 917 405 ~ 8 920 972	细胞分裂蛋白激酶 10	[24]

### 3 讨论

目前关于番茄色泽的报道多数集中在颜色方面,较少涉及光泽方面<sup>[27-28]</sup>。且缺乏用于果皮光泽度测定的标准方法或专业器材,前期研究往往根据个人经验,用肉眼观察的方法评价果实的光泽度,但是该方法主观性太强,不能精确检测出果实的光泽度。董邵云等利用 HYD-09 光泽仪对黄瓜果皮表面的光泽度进行定量检测,但方法对果实具有破坏性,且外界强自然光和角度都会影响测量结果<sup>[29]</sup>。分光测色计 CM-700D 测量口径较大,用于测量番茄果实光泽度时要求果实表面能完全覆盖测量口。由于樱桃番茄果实较小,使用该仪器测量樱桃番茄果实光泽度时,果实大小与测量口不能完全匹配,导致测量值重复性较差<sup>[30]</sup>。本研究采用微孔光泽度仪 NHG60M,对 297 份番茄种质的果实光泽度进行快速无损测定。该仪器测量口径小,适应于不同大小的番茄,操作便捷。鉴定出高果实光泽度和低果实光泽度的种质,这些种质可作为验证候选基因功能的背景材料,有利于在遗传进化水平上研究这些基因对于番茄果实光泽度的影响。

现有关于果实光泽度调控机理的研究主要集中在黄瓜上。多项研究表明黄瓜果皮光泽度由单基因控制,果皮暗淡(D)相对果皮光亮(d)为显性<sup>[31-34]</sup>。Zhai 等最新的研究通过图位克隆首次定位了调控黄瓜果实光泽度的关键基因 *D*,该基因编码 C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> 类型锌指蛋白转录因子,通过直接促进靶基因 *CsGPAT4* 和 *CsLTPG1* 的表达影响果实表皮角质和蜡质的生物合成及运输,从而调控黄瓜果实表皮光泽度<sup>[3]</sup>。另有文献报道,COP II 囊泡核心亚基 *CsSEC23* 通过影响蜡质和角质运输至细胞壁外侧调控黄瓜果皮光泽度<sup>[35]</sup>。目前与番茄果实光泽度相关的调控基因仅有少量报道,例如 Liang 等研究发现 *SIPP2C3* 基因沉默后能引起番茄果实表皮结构变化从而导致果实光泽度显著降低<sup>[36]</sup>。转录因子 *SISHN2* 能够影响角质和细胞壁形成相关的基因表达来调控番茄果实光泽度<sup>[37]</sup>。上述结果说明,调控果实光泽度的基因是通过影响细胞壁外侧蜡质和角质的积累来发挥其功能。本研究通过 GWAS 分析获得 2 个与番茄果实光泽度紧密连锁的 SNP 位点:S01.1826715 和 S05.0271578,结合黄瓜和番茄中果实光泽度调控基因的研究,确定了 2 个可能调控番茄果实光泽度的候选基因,基因 ID 分别为

Solyc05g014760 和 Solyc05g014710。2 个基因主要在番茄果实中表达,且其同源基因能调节细胞壁形成、表皮角质积累<sup>[23-26]</sup>。

此外,本研究还在 SNP 位点 S01.1826715 和 S05.0271578 上下游 200 kb 区间内发现 10 个功能未知的基因,基因 ID 分别为 Solyc01g057610、Solyc01g057620、Solyc01g057630 和 Solyc01g057640、Solyc05g014620、Solyc05g014630、Solyc05g014660、Solyc05g014670、Solyc05g014680 和 Solyc05g014720。尽管这些基因的功能还有待研究,但不能排除它们参与调控番茄果实光泽度的可能性。

### 4 结论

综上,本研究采用微孔光泽度仪 NHG60M 测定了 297 份番茄种质的果实光泽度,鉴定出果实光泽度最低的 10 份材料:TS-21、TS-413、TS-270、TS-594、TS-604、TS-256、TS-258、TS-272、TS-643 和 TS-195;果实光泽度最高的 10 份材料:TS-203、TS-653、TS-543、TS-588、TS-592、TS-587、TS-539、TS-210、TS-519 和 TS-577。通过对番茄果实光泽度进行 GWAS 分析,共鉴定出 2 个与番茄果实光泽度紧密连锁的 SNP 位点 S01.1826715 和 S05.0271578;挖掘出 2 个调控番茄果实光泽度的候选基因,基因 ID 分别为 Solyc05g014760 和 Solyc05g014710。已在其他研究中证明与 2 个候选基因与果实光泽度具有一定的相关性。本研究结果为番茄果实光泽度调控研究奠定了一定的理论基础,将为高光泽番茄育种研究提供基因资源,具有潜在的应用价值。

### 参考文献:

- [1] Liu X F, Ge X S, An J B, et al. *CsCER6* and *CsCER7* influence fruit glossiness by regulating fruit cuticular wax accumulation in cucumber [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (2):1135.
- [2] 周蓉,赵统敏,赵丽萍,等. 高光泽番茄育种及果实表面光泽度 [J]. *江苏农业学报*, 2018, 34(6):1437-1440.
- [3] Zhai X L, Wu H Y, Wang Y R, et al. The fruit glossiness locus, dull fruit (*D*), encodes a C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>-type zinc finger transcription factor, *CsDULL*, in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9(7):146.
- [4] Yang Y, Cai C X, Wang Y P, et al. Cucumber glossy fruit 1 (*CsGLF1*) encodes the zinc finger protein 6 that regulates fruit glossiness by enhancing cuticular wax biosynthesis [J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(1):237.

- [5] Chaudhary J, Alisha A, Bhatt V, et al. Mutation breeding in tomato: advances, applicability and challenges [J]. *Plants*, 2019, 8(5):128.
- [6] Dehghan A. Genome-wide association studies [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2018, 1793:37-49.
- [7] Wallace J G, Rodgers - Melnick E, Buckler E S. On the Road to Breeding 4.0: unraveling the good, the bad, and the boring of crop quantitative genomics [J]. *Annual Review of Genetics*, 2018, 52(1):421-444.
- [8] Susmitha P, Kumar P, Yadav P, et al. Genome-wide association study as a powerful tool for dissecting competitive traits in legumes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1123631.
- [9] Su Y Z, Zhang Z, He J B, et al. Gene-allele system of shade tolerance in southern China soybean germplasm revealed by genome-wide association study using gene-allele sequence as markers [J]. *TAG. Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(7):152.
- [10] Zia M A B, Yousaf M F, Asim A, et al. An overview of genome-wide association mapping studies in Poaceae species (model crops: wheat and rice) [J]. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49(12):12077-12090.
- [11] Gai W, Yang F, Yuan L, et al. Multiple-model GWAS identifies optimal allelic combinations of quantitative trait loci for malic acid in tomato [J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(4):23-37.
- [12] Wu S, Tohge T, Cuadros - Inostroza Á, et al. Mapping the *Arabidopsis* metabolic landscape by untargeted metabolomics at different environmental conditions [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(8):118-134.
- [13] Ferreira E G C, Marcelino - Guimaraes F C. Mapping major disease resistance genes in soybean by genome-wide association studies [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2022, 2481:313-340.
- [14] Chang H X, Lipka A E, Domier L L, et al. Characterization of disease resistance loci in the USDA soybean germplasm collection using genome-wide association studies [J]. *Phytopathology*, 2016, 106(10):1139-1151.
- [15] Liu S X, Qin F. Genetic dissection of maize drought tolerance for trait improvement [J]. *Molecular Breeding*, 2021, 41(2):8.
- [16] Wang Q, Tang J L, Han B, et al. Advances in genome-wide association studies of complex traits in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(5):1415-1425.
- [17] Tieman D, Zhu G T, Resende M F R, et al. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor [J]. *Science*, 2017, 355(6323):391-394.
- [18] Zhu G T, Wang S C, Huang Z J, et al. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding [J]. *Cell*, 2018, 172(1/2):249-261.
- [19] Wang J B, Zhang Z W. GAPIT version 3: boosting power and accuracy for genomic association and prediction [J]. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*, 2021, 19(4):629-640.
- [20] Kunst L, Samuels A L. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax [J]. *Progress in Lipid Research*, 2003, 42(1):51-80.
- [21] Liu D C, Yang L, Zheng Q, et al. Analysis of cuticular wax constituents and genes that contribute to the formation of 'glossy Newhall', a spontaneous bud mutant from the wild-type 'Newhall' navel orange [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 88(6):573-590.
- [22] Trivedi P, Nguyen N, Klavins L, et al. Analysis of composition, morphology, and biosynthesis of cuticular wax in wild type bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and its glossy mutant [J]. *Food Chemistry*, 2021, 354:129517.
- [23] Winter D, Vinegar B, Nahal H, et al. An "Electronic Fluorescent Pictograph" browser for exploring and analyzing large-scale biological data sets [J]. *PLoS One*, 2017, 2(8):718.
- [24] Liu L S, Jose S B, Campoli C, et al. Conserved signaling components coordinate epidermal patterning and cuticle deposition in barley [J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1):6050.
- [25] 胡小倩, 张颖翌, 李鑫, 等. 植物中 Remorin 蛋白的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2020, 36(8):136-143.
- [26] Lucau - Danila A, Laborde L, Legrand S, et al. Identification of novel genes potentially involved in somatic embryogenesis in chicory (*Cichorium intybus* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10(1):122.
- [27] Naeem M, Zhao W, Ahmad N, et al. Beyond green and red: unlocking the genetic orchestration of tomato fruit color and pigmentation [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2023, 23(3):243.
- [28] Liu G S, Li H L, Grierson D, et al. NAC transcription factor family regulation of fruit ripening and quality: a review [J]. *Cells*, 2022, 11(3):525.
- [29] 董邵云. 黄瓜果皮光泽性状的遗传机制与基因定位 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2014:2.
- [30] 周蓉, 徐丽萍, 王银磊, 等. 樱桃番茄果实光泽度测定方法的建立和应用 [J]. *江苏农业学报*, 2018, 34(3):623-629.
- [31] Strong W J. Breeding experiments with the cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Scientific Agriculture*, 1931, 11:333-346.
- [32] 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, 2008:7.
- [33] Yang X Q, Zhang W W, Li Y, et al. High-resolution mapping of the dull fruit skin gene *D* in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 33(1):15-22.
- [34] Kooistra E. Inheritance of fruit flesh and skin colors in powdery mildew resistant cucumbers (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Euphytica*, 1971, 20:521-523.
- [35] Gao L Y, Cao J J, Gong S Y, et al. The COP II subunit CsSEC23 mediates fruit glossiness in cucumber [J]. *The Plant Journal*, 2023, 116(2):524-540.
- [36] Liang B, Sun Y F, Wang J, et al. Tomato protein phosphatase 2C influences the onset of fruit ripening and fruit glossiness [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(7):2403-2418.
- [37] Bres C, Petit J, Reynoud N, et al. The *SISHN2* transcription factor contributes to cuticle formation and epidermal patterning in tomato fruit [J]. *Molecular Horticulture*, 2022, 2(1):14.