

利用 SSR 标记对西瓜果肉硬度性状的连锁分析

高磊, 赵胜杰, 路绪强, 何楠, 朱红菊, 豆峻岭, 刘文革

(中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009)

摘要: 果肉硬度作为西瓜的重要品质属性, 越来越受到生产者和消费者的重视。本研究以野生种西瓜 PI271769 为供体亲本, 栽培种西瓜 203Z 为轮回亲本进行高代回交, 在 BC_7F_1 世代发现了果肉硬度变硬的材料。用平均分布于西瓜 11 条染色体的 185 对 SSR 标记对 PI271769、203Z 和构建的软肉池、硬肉池进行筛选, 发现位于第 6 染色体上的标记 BVWS00954 具有多态性。通过单向方差分析在 BC_7F_2 分离群体的验证, 表明 BVWS00954 与控制西瓜果肉硬度的基因连锁, 且 BVWS00954 标记分析基因型与不同的西瓜资源果肉硬度表现型完全吻合。研究结果为控制西瓜果肉硬度基因的精细定位、图位克隆及分子标记辅助选择育种奠定了基础。

关键词: 西瓜; 果肉硬度; SSR 标记; 连锁分析

Linkage Analysis on Flesh Firmness of Watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.] by SSR Molecular Marker

GAO Lei, ZHAO Sheng-jie, LU Xu-qiang, HE Nan, ZHU Hong-ju, DOU Jun-ling, LIU Wen-ge

(Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009)

Abstract: Flesh firmness is an important quality attribute of watermelon, more and more producers and consumers pay attention to this. In this study, the BC_7F_1 population was constructed using PI271769 (known to have different characters compared to the recurrent parent) as a donor parent, and the elite watermelon cultivar 203Z as the recurrent parent, and we found that some watermelon of BC_7F_1 population had hard flesh. One hundred eighty five simple sequence repeat (SSR) markers on 11 chromosomes were used to detect polymorphism between PI271769, 203Z, soft flesh pool and hard flesh pool. BVWS00954 on chromosome 6 of them was found to have polymorphism between soft flesh pool and hard flesh pool. Then we found that BVWS00954 was linked with flesh firmness in the BC_7F_2 segregating population through one-way ANOVA, and this correspond with different watermelon germplasm. These results laid an important foundation for fine mapping, map-based cloning and marker-assisted selection breeding of watermelon flesh firmness gene.

Key words: watermelon; flesh firmness; SSR marker; linkage analysis

西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.] 是一年生蔓性草本植物, 属于葫芦科西瓜属, 因其味甜多汁, 营养丰富, 成为重要的世界性园艺作物。中国作为世界上最大的西瓜生产和消费大国, 产量占世界总产量的 60% 以上^[1]。

西瓜果实品质主要包括商品品质、感官品质和营养品质等方面。果肉硬度作为西瓜感官品质的重要属性, 是衡量果实商品性的重要指标之一, 越来越受到西瓜生产者和消费者的重视。不同的消费人群对西瓜果肉硬度有不同的要求。果肉硬度影响口

收稿日期: 2015-12-12 修回日期: 2015-02-23 网络出版日期: 2016-08-12

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160812.1317.046.html>

基金项目: 国家西瓜产业技术体系 (CARS-26-03); 中国农业科学院科技创新工程专项经费项目 (CAAS-ASTIP-2015-ZFRI); “十二五” 国家科技支撑计划项目 (2012BAD02B00)

第一作者研究方向为西瓜遗传育种。E-mail: gaolei027@163.com

通信作者: 刘文革, 主要从事多倍体西瓜育种及生物技术研究。E-mail: lwgwm@163.com

赵胜杰, 主要从事西瓜遗传育种及生物技术研究。E-mail: zhaoshengjie@caas.cn

感,肉质太硬,汁液偏少,口感变差^[2];肉质过于酥松,口感绵软,爽口度下降,同时不耐贮藏,货架期短^[3]。三倍体无籽西瓜如果肉质偏松,极易形成空心。在西瓜的不同发育期和运输期间,裂果现象频发,造成严重的经济损失。另外,由于裂果产生伤口,导致病虫害加剧,农药施用量增加,品质下降。因此,培育不同果肉硬度的优质西瓜品种,满足人们的生产和消费需求显得尤为重要。

果实硬度受多种因子的影响,如细胞壁的结构、膨压^[4],角质层的特性^[5]等。和大多数果实品质性状一样,西瓜果肉硬度性状为典型的数量性状遗传,果肉硬度的变化是基因型和环境共同作用的结果,可能受众多基因和代谢网络的共同调控^[6]。目前对西瓜果肉硬度的研究主要集中在相关生理生化、QTL 定位及转录组研究等方面。刘景安等^[7]研究认为果实果胶和粗纤维含量是造成野生西瓜和栽培西瓜果肉硬度差异的主要原因,推测在西瓜进化中果胶和粗纤维合成与代谢途径差异可能是造成果肉硬度差异的根本原因。J. Benito 等^[8]利用 SNP 标记对 F_2 分离群体构建遗传连锁图谱,包含 19 个连锁群,在第 9 连锁群上定位到一个与西瓜果肉硬度有关的主效 QTL。刘传奇等^[9]通过对两个亲本重测序,利用 87 个 CAPS 标记和 9 个 SSR 标记构建了含有 16 个连锁群的遗传连锁图谱,在 F_2 分离群体将边缘果肉硬度和中心果肉硬度的 QTL 均定位到西瓜的第 6 染色体上,以上两个 QTL 可以分别解释 13.3%、7.21% 的表型变异。S. Guo 等^[10]通过对野生西瓜和栽培西瓜果实不同发育时期的转录组进行比较,发现有较多与果实质地相关的基因差异表达,主要包括 4 香豆酸辅酶 A 连接酶基因、纤维素合成酶基因、果胶酯酶抑制基因、多聚半乳糖醛酸酶抑制基因、甘露糖苷酶基因等。以上有关西瓜果肉硬度的研究结果在一定程度上对西瓜果肉硬度差异进行了解释,对相关基因进行了初步定位,但由于获得的分子标记和目标基因遗传距离较远,没有紧密连锁,因此目前缺乏可以操作的选择标记供育种家在分子标记辅助选择育种当中进行直接应用,对实际的西瓜品质育种工作价值有限。本研究利用野生西瓜和栽培西瓜高代回交构建的近等基因系,获得了与西瓜果肉硬度大小基因紧密连锁的 SSR 标记,为西瓜分子标记辅助育种奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料及群体构建

试验材料 203Z 为中国农业科学院郑州果树研

究所多倍体西瓜课题组经过多代自交的西瓜栽培品系(*C. lanatus* subsp. *vulgaris*),果肉疏松,硬度大小为 1.0 kg/cm^2 左右;PI271769 为非洲野生西瓜(*C. lanatus* subsp. *lanatus*),果肉坚硬,硬度大小为 6.3 kg/cm^2 左右。以 203Z 为母本、PI271769 为父本杂交获得 F_1 ,再以 203Z 为轮回亲本,经过连续回交 7 代,在 BC_7F_1 世代发现了硬果肉株系,自交获得 BC_7F_2 分离群体。除野生西瓜外,所有试验材料均以新土佐南瓜为砧木,采用嫁接吊蔓栽培,单蔓整枝,第 2 雌花留单瓜,在大棚内按常规栽培方式进行管理。

1.2 方法

1.2.1 果肉硬度测定 果实成熟收获后,将其平均分成两半,在中心部位用手持果实硬度计 GY4 分别进行果肉硬度的测定,取其平均值作为单瓜果肉硬度的大小。测定过程中避开有白筋的部位,对两次测定数值偏差较大的单瓜进行淘汰,在 BC_7F_2 代共获得 139 个单瓜的有效数据,可用作进一步分析。

1.2.2 基因组 DNA 的提取及 DNA 软、硬池的构建 待幼苗生长至团棵期时,采集西瓜叶片幼嫩生长点部位,利用改良的 CTAB 法^[11]提取基因组 DNA,用核酸蛋白检测仪及 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 浓度和质量,稀释至大约 $50 \text{ ng}/\mu\text{L}$, -20°C 保存备用。根据 BC_7F_1 各株系果肉硬度表型鉴定结果,分别选取 10 个果肉疏松和坚硬的单株 DNA 样品等量进行混合,构建 DNA 软肉池和 DNA 硬肉池,用于连锁分子标记的筛选。

1.2.3 SSR 标记分析 试验选取的 SSR 引物^[12],由上海博彩生物科技有限公司合成。PCR 扩增反应体系 $10 \mu\text{L}$,包含有 $0.5 \mu\text{L}$ 模板 DNA ($50 \text{ ng}/\mu\text{L}$),正向和反向引物 ($10 \mu\text{mol/L}$) 各 $0.6 \mu\text{L}$, $0.2 \mu\text{L}$ dNTP (10 mmol/L), $1 \mu\text{L}$ $10 \times$ buffer, $0.1 \mu\text{L}$ Taq DNA 聚合酶 ($5 \text{ U}/\mu\text{L}$), $7 \mu\text{L}$ 去离子水。扩增程序为: 94°C 预变性 5 min ; 94°C 变性 20 s , $50 \sim 60^\circ\text{C}$ (根据不同引物确定不同退火温度) 退火 20 s , 72°C 延伸 90 s , 35 个循环; 72°C 延伸 8 min , 4°C 保存。扩增产物经 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,银染后拍照进行带型统计,与轮回亲本 203Z 一致的带型记为 B,与供体亲本 PI271769 带型一致的记为 A,两亲本均有的带型记为 H。

1.2.4 数据统计与分析 采用 SPSS16.0 数据分析软件,进行卡方测验和单向方差分析。

2 结果与分析

2.1 多态性引物的筛选

在 BC_7F_1 世代,对果实性状调查发现有果肉硬度变异材料,该株系与轮回亲本 203Z 相比,果肉硬度显著提高,推测有供体亲本基因渗入。选取在西瓜 11 条染色体上均匀分布的 185 对 SSR 引物对供体亲本 PI271769、轮回亲本 203Z 及软、硬肉池进行多态性筛选,结果发现只有 6 号染色体上的引物 BVWS00954 在软、硬肉池之间出现差异条带(图 1),其中在硬肉池中扩增出来的为杂合带型,而在软肉池中扩增出来的带型与轮回亲本 203Z 一致,推测 BVWS00954 可能与控制果肉硬度的目标基因连锁。BVWS00954 的正向引物序列:AAAAAGGT-GAAGACTGTTTGCC;反向引物序列:GAGACTGTA-ATGCCAGGCT。利用该株系自交获得了含有 145 个单株的 BC_7F_2 分离群体。



A:PI271769;B:203Z;C:软肉池;D:硬肉池
A:PI271769,B:203Z,C:Soft flesh pool,D:Hard flesh pool

图 1 部分 SSR 标记在两个亲本及软肉池、硬肉池中的扩增结果

Fig. 1 Amplification pattern of a few SSR markers in the both parents and soft flesh pool,hard flesh pool

2.2 西瓜果肉硬度数据调查分析

对 BC_7F_2 分离群体的 145 个单株果肉硬度进行调查,获得了 139 个有效数据。调查结果表明西瓜果肉硬度变化幅度在 $0.3 \sim 7.2 \text{ kg/cm}^2$ 之间,其频率分布见图 2。同时还发现西瓜果肉硬度大于 1.5 kg/cm^2 时,其果肉明显偏硬,在 139 个单瓜中硬果肉的有 107

个,软果肉的有 32 个。经卡方检验符合 3:1 的分离比例($\chi^2 = 0.29 < \chi^2_{0.05,1} = 3.84$)。对双亲和分离群体的果肉硬度大小进行比较分析,发现轮回亲本 203Z 和供体亲本 PI271769 的果肉硬度大小分别为 1.0 和 6.3 kg/cm^2 ,而 BC_7F_2 分离群体果肉硬度大小的平均值为 2.48 kg/cm^2 ,偏度和峰度分别是 1.52 和 3.98,其分布是偏态分布,群体果肉硬度大小不呈正态分布,表明以 PI271769 为供体亲本培育出的 BC_7F_2 可能携有贡献率较大的基因,说明渗入片段含有提高西瓜果肉硬度大小的基因。

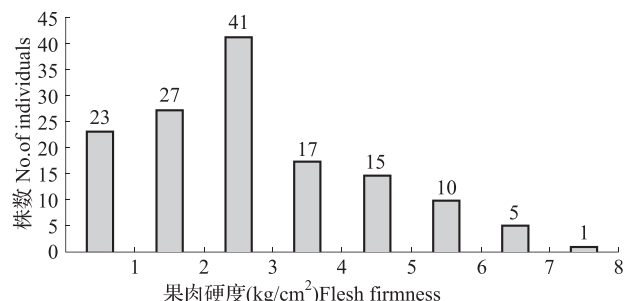
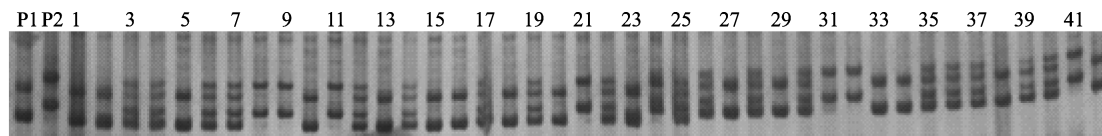


图 2 西瓜 BC_7F_2 群体果肉硬度大小频率分布

Fig. 2 Frequency distribution of flesh firmness in the BC_7F_2 population

2.3 SSR 标记 BVWS00954 与果肉硬度性状的连锁分析

根据 SSR 标记 BVWS00954 在 BC_7F_2 群体中显示的带型(图 3),将群体中的各个单株分成 3 组,对 3 组的果肉硬度性状用 SPSS 进行单向方差分析,显著性值 F 为 15.7,概率值 P 为 0,可见 BVWS00954 与西瓜果肉硬度的差异有统计学意义。同时 3 组数据中,含有 A、H、B 带型的单株分别有 37、70 和 32 个。经卡方检验符合 1:2:1 的分离比例($\chi^2 = 0.37 < \chi^2_{0.05,2} = 5.99$),且与果肉硬度值一一对应,即野生纯合片段表现硬度值偏高,杂合片段表现硬度值中等,栽培纯合片段表现硬度值偏低,表明 BVWS00954 与控制果肉硬度大小的基因存在紧密连锁关系。



P1:PI271769;P2:203Z;1~42: BC_7F_2 分离群体的部分单株
P1:PI271769,P2:203Z,1~42:Individuals in the BC_7F_2 segregating population

图 3 BVWS00954 在 BC_7F_2 分离群体部分单株上的扩增结果

Fig. 3 Amplification pattern of polymorphic SSR marker BVWS00954 in the BC_7F_2 segregating population

2.4 BVWS00954 在西瓜不同亚种上的验证

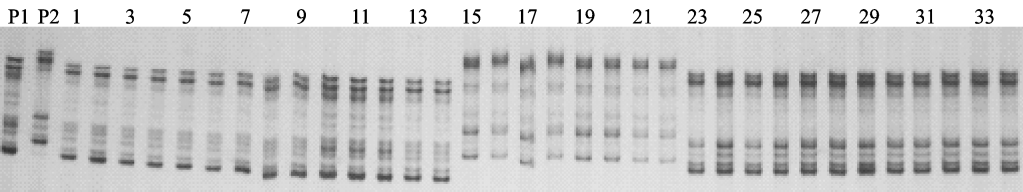
为了更进一步验证 SSR 标记 BVWS00954 与西瓜果肉硬度是否存在真实的连锁关系,本研究选取了 34 份不同的西瓜资源(表 1)。根据 BVWS00954 在不同西瓜品种上的扩增条带(图 4),可以明显看出 14 份野生西瓜(*C. lanatus* subsp. *lanatus*)资源扩增出的条带与供体亲本 PI271769 条带一致,而 12 份栽培西瓜(*C. lanatus* subsp. *vulgaris*)资源扩增出的条带则与轮回亲本一致。虽然 12 份栽培西瓜的果肉质地存在

差异,硬度大小在 0.73 ~ 1.42 kg/cm²之间,但质地变化幅度较小,因此 BVWS00954 未能将这些不同质地的栽培西瓜资源区分开来。因野生西瓜果肉硬度较大,而栽培西瓜果肉硬度较低,因而可以利用 BVWS00954 标记将硬肉与软肉西瓜品种区分开来。值得注意的是,8 份粘籽西瓜(*C. lanatus* subsp. *mucosospermus*)作为西瓜的一个亚种,其果肉硬度较大,但所扩增出来的条带与野生西瓜和栽培西瓜均不一致,推测可能是和野生西瓜及栽培西瓜经历了不同的驯化路径。

表 1 西瓜种质资源编号、名称及果肉硬度大小

Table 1 Variety code, name and flesh firmness value of watermelon germplasm resources

编号 Code	品种名 Variety name	类型 Type	果肉硬度(kg/cm ²) Flesh firmness	编号 Code	品种名 Variety name	类型 Type	果肉硬度(kg/cm ²) Flesh firmness
1	北京野生	野生西瓜	6.16	18	PI532726	粘籽西瓜	5.38
2	PI296341	野生西瓜	6.04	19	PI532732	粘籽西瓜	5.89
3	吉庆野西瓜	野生西瓜	5.95	20	PI559997	粘籽西瓜	7.74
4	PI296339	野生西瓜	6.11	21	PI560014	粘籽西瓜	7.03
5	PI482246	野生西瓜	5.50	22	PI457916	粘籽西瓜	5.81
6	PI189225	野生西瓜	5.73	23	新西兰	栽培西瓜	1.21
7	PI248774	野生西瓜	5.53	24	新疆 2	栽培西瓜	1.28
8	PI255137	野生西瓜	5.32	25	ED2 号	栽培西瓜	1.36
9	PI632751	野生西瓜	5.86	26	9904	栽培西瓜	1.42
10	PI482322	野生西瓜	5.43	27	美丽 2 号选	栽培西瓜	1.25
11	PI485579	野生西瓜	6.82	28	喜春选	栽培西瓜	0.73
12	PI505604	野生西瓜	5.96	29	红花	栽培西瓜	0.81
13	PI512854	野生西瓜	5.67	30	绿贝雷	栽培西瓜	1.19
14	PI532666	野生西瓜	5.78	31	托帕克	栽培西瓜	1.32
15	PI164248	粘籽西瓜	5.61	32	伊选	栽培西瓜	0.92
16	PI186489	粘籽西瓜	7.63	33	Yu4	栽培西瓜	1.36
17	PI532722	粘籽西瓜	7.85	34	91E7	栽培西瓜	1.29



PI:PI271769;P2:203Z;1~14:野生西瓜;15~22:粘籽西瓜;23~34:栽培西瓜
P1:PI271769,P2:203Z,1-14: Wild watermelon,15-22:Egusi seed watermelon,23-34: Watermelon varieties

图 4 BVWS00954 在不同西瓜亚种上的扩增结果

Fig. 4 Amplification pattern of polymorphic SSR marker BVWS00954 in the different watermelon subspecies

3 讨论

现有的研究表明,西瓜遗传基础狭窄^[13-14],这在一定程度上对培育优质西瓜品种造成了困难。而野生西瓜在严酷的自然条件长期选择下,其适应性和抗逆性较强,具有栽培作物所缺乏的一些宝贵特性,因此挖掘和充分利用野生资源的优异基因对培育优质西瓜品种至关重要。目前对野生西瓜资源的研究主要集中在抗病育种^[15]、嫁接砧木^[16]、抗虫研究^[17]、QTL 定位研究^[18-19]和抗病遗

传规律研究^[20]等方面。本研究利用野生西瓜资源果肉硬度较高的这一特性,通过高代回交及自交,成功地将外源野生片段导入栽培品种中,获得近等基因系群体,其遗传背景与轮回亲本较一致,可直接作为育种材料运用到实际育种中,同时还是进行目标基因精细定位的良好试验材料,可以避免背景基因的干扰,分析目的基因的表达差异和功能。

本研究获得的与西瓜果肉硬度连锁的 SSR 标记 BVWS00954 与刘传奇等^[9]通过 F₂分离群体构建遗传连锁图谱对西瓜中心果肉硬度进行 QTL 定位

得到的结果相一致,均在西瓜的第6染色体上,但刘传奇等^[9]定位到的 QTL 与上游和下游标记的遗传距离分别为 5.0 cM 和 18.9 cM,遗传距离较远,而本研究通过单向方差分析证实了 SSR 标记 BVWS00954 与控制西瓜果肉硬度大小的基因存在紧密连锁关系。通过单个标记的方差分析,虽然可以确定分子标记与分析目标性状之间的连锁关系,但不能确定控制西瓜果肉硬度大小基因的具体位置,还需要进一步研究。

野生西瓜、粘籽西瓜和普通栽培西瓜构成了普通西瓜的 3 个亚种。野生西瓜和粘籽西瓜均有较高的果肉硬度,但通过与果肉硬度连锁的 SSR 标记 BVWS00954 扩增出来的条带并不一致。推测造成这一结果的原因是野生西瓜和粘籽西瓜属于不同的亚种,可能在驯化过程中保留的基因并不一样,造成了遗传多样性差异。还有可能是 SSR 标记 BVWS00954 不在控制西瓜果肉硬度大小的基因上,该标记与控制西瓜果肉硬度的基因没有出现共分离,造成野生西瓜和粘籽西瓜虽然均有较高的果肉硬度,但利用该标记扩增出来的条带却不一致。

马双武等^[21]根据西瓜果肉在食用过程中口感的软硬、致密程度和汁液多少,将果肉质度分成软、沙、酥脆、脆和硬 5 个等级。本研究所选用的栽培种西瓜虽然果肉质度不一致,但 BVWS00954 扩增出来的条带却相同,使得该标记在西瓜育种生产上具有一定的局限性。果肉硬度性状是数量性状遗传,除主基因影响外,还存在微效多基因的共同作用。栽培西瓜和野生西瓜的果肉硬度差异主要受主基因控制,而栽培种西瓜经过多年的人工驯化,果肉硬度变化幅度较小,质地可能主要受到微效多基因的影响,而本研究获得的 SSR 标记 BVWS00954 是和主基因紧密连锁的,因此未能将不同质地的西瓜品种区分开来。

随着西瓜基因组测序的完成^[22]和重测序技术的普遍应用,大量的分子标记被开发出来,可通过增加 SSR 标记 BVWS00954 上下游目标区段的标记数量,构建目标区段高密度的遗传连锁图谱,从而实现对果肉硬度基因的精细定位和图位克隆,找到与目标基因共分离的遗传标记,为分子标记辅助育种服务,加快西瓜新品种的育种进程。

参考文献

- [1] 王琛,张琳,赵姜,等. 中国西瓜市场形势分析与展望[J]. 农业展望,2013(4):27-30
- [2] Harker F R, Gunson F A, Jaeger S R. The case for fruit quality: an interpretive review of consumer attitudes, and preferences for apples [J]. Postharvest Biol Tec, 2003, 28(3): 333-347
- [3] Risse L A, Brecht J K, Sargent S A, et al. Storage characteristics of small watermelon cultivars [J]. J Am Soc Hort Sci, 1990, 115(3): 440-443
- [4] Saladié M, Matas A J, Isaacson T, et al. A reevaluation of the key factors that influence tomato fruit softening and integrity [J]. Plant Physiol, 2007, 144: 1012-1028
- [5] Cha ĩ b J, Devaux M F, Grotte M G, et al. Physiological relationships among physical, sensory, and morphological attributes of texture in tomato fruits [J]. J Exp Bot, 2007, 58: 1915-1925
- [6] Brummell D A, Harpster M H. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants [J]. Plant Mol Biol, 2001, 47: 311-340
- [7] 刘景安, 何洪巨, 郭绍贵, 等. 西瓜果实成熟软化的生理生化机制 [J]. 果树学报, 2013, 30(5): 813-818
- [8] Benito J, Joseph J, Bachlava K, et al. Methods and compositions for watermelon firmness [Z]. Patent Application Publication. Pub. No.: US 2013/0055466 A1
- [9] 刘传奇, 高鹏, 栾非时. 西瓜遗传图谱构建及果实相关性状 QTL 分析 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(14): 2814-2829
- [10] Guo S, Sun H, Zhang H, et al. Comparative transcriptome analysis of cultivated and wild watermelon during fruit development [J]. PLoS One, 2015, 10(6): e0130267
- [11] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA [J]. Nucleic Acids Res, 1980, 8(19): 4321-4326
- [12] Ren Y, Zhao H, Kou Q, et al. A high resolution genetic map anchoring scaffolds of the sequenced watermelon genome [J]. PLoS One, 2012, 7(1): e29453
- [13] Zhang X P, Rhodes B B, Skorupska H S. RAPD molecular markers in watermelon [J]. Cucurbit Genetics Coop Rpt, 1994, 17: 116-119
- [14] Lee S J, Shin J S, Park K W, et al. Detection of genetic diversity using RAPD-PCR and sugar analysis in watermelon [Citrullus lanatus (Thunb.) Mansf.] germplasm [J]. Theor Appl Genet, 1996, 92(6): 719-725
- [15] 肖光辉, 吴德喜, 肖兰异, 等. 瓠瓜和野生西瓜在西瓜抗病育种中的利用 [J]. 北方园艺, 1998(3): 8-11
- [16] 孟文慧, 张显, 罗婷. 嫁接砧木对西瓜果实糖分积累及蔗糖代谢相关酶活性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报, 2009, 37(3): 127-132
- [17] 韩金星, 洪日新, 黄金艳, 等. 野生西瓜对瓜绢螟的抗性试验初报 [J]. 西南农业学报, 2009, 22(3): 671-674
- [18] Hashizume T, Shimamoto I, Hirai M. Construction of a linkage map and QTL analysis of horticultural traits for watermelon using RAPD, RFLP and ISSR markers [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106: 779-785
- [19] Sandlin K, Prothro J, Heesacker A, et al. Comparative mapping in watermelon [J]. Theor Appl Genet, 2012, 125: 1603-1018
- [20] 邹小花, 张海英, 李胜, 等. 野生西瓜种质 PI296341-FR 抗枯萎病菌生理小种 2 的遗传规律 [J]. 园艺学报, 2011, 38(9): 1699-1706
- [21] 马双武, 刘君璞. 西瓜种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 31
- [22] Guo S, Zhang J, Sun H, et al. The draft genome of watermelon (Citrullus lanatus) and resequencing of 20 diverse accessions [J]. Nat Genet, 2013, 45(1): 51-60