

苦瓜 DNA 分子标记研究进展

苏国钊^{1,2}, 李媛媛², 陈宇华³, 韩贝贝², 武星廷², 邓超², 徐振江¹

(1. 华南农业大学农学院 广州 510642; 2. 农业农村部科技发展中心 北京 100176;
3. 福建省农业科学院作物研究所 福州 350013)

摘要:我国苦瓜品种资源较丰富,南北各地均有分布与栽培,多见于南方各省市。苦瓜 DNA 分子标记研究开展相对较晚,标记类型应用较少,分子标记辅助育种成果鲜有报道。总结了 RAPD、AFLP、SSR、ISSR、SRAP 及 SNP 等第二代和第三代 DNA 分子标记在苦瓜品种和种子纯度鉴定、亲缘关系分析、遗传图谱构建、QTL 定位等方面的研究进展,以期为苦瓜遗传育种等研究提供参考依据。同时在苦瓜现有研究基础上进行展望,认为应加快挖掘功能性基因,开发功能性分子标记及全基因组 SNP 芯片,这对后续研究具有重大意义。

关键词: 苦瓜; 品种资源; DNA 分子标记

中图分类号: S642.5

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2023)06-010-06

Research progress on DNA molecular marker of bitter melon

SU Guozhao^{1,2}, LI Aiai², CHEN Yuhua³, HAN Beibei², WU Xingting², DENG Chao², XU Zhenjiang¹

(1. College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China; 2. Development Center of Science and Technology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100176, China; 3. Crop Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, Fujian, China)

Abstract: China is rich in variety resources of bitter melon. This vegetable is distributed all over the country, mostly in the southern part. The research on DNA molecular markers of bitter melon started relatively late. The types of DNA marker applied in bitter melon are few, and the application of marker-assisted breeding are rarely reported. Here we summarized the research progress and applications of the second and the third generation of DNA makers, such as RAPD, AFLP, SSR, ISSR, SRAP and SNP, in variety and seed purity identification, genetic relationship analysis, genetic map construction, QTL mapping in bitter melon. Based on these information, it is expected that the exploration of functional genes, development of functional molecular markers and whole-genome SNP chips should be accelerated.

Key words: Bitter melon; Variety resources; DNA molecular markers

DNA 分子标记指 DNA 水平的遗传标记,可反映物种整个基因组的遗传多样性。随着现代分子技术不断发展,DNA 分子标记技术已有数十种^[1]。从 1980 年 Botstein 创立第一代基于分子杂交的标记 RFLP (restriction fragment length polymorphism)^[2],到第二代基于 DNA 片段 PCR 扩增的分子标记 RAPD (random amplified polymorphism DNA)^[3]、AFLP (amplified fragment length polymorphism)^[4]、SSR (simple sequence repeat)^[5]、ISSR (inter simple sequence repeat)^[6]、SRAP (sequence-related amplified polymorphism)^[7],再到基于高通量测序的第三代分子标记 SNP (single nucleotide polymor-

phism)^[8]等,各类分子标记被广泛应用在作物种质鉴定^[9]、种子纯度鉴定^[10]、遗传多样性分析^[11]、重要农艺性状 QTL 定位^[12]等方面。

苦瓜属于葫芦科 (Cucurbitaceae) 苦瓜属 (*Momordica charantia* L.),广泛分布在热带、亚热带和温带地区,我国最早见于明代朱橚编撰的《救荒本草》。其味苦性寒,具有清热解暑、清心明目、降血糖、降血压等重要功能^[13],是我国重要的药食两用蔬菜。笔者介绍了国内苦瓜品种资源分布情况,综述了 RAPD、AFLP、SSR、ISSR、SRAP 和 SNP 等多种 DNA 分子标记在苦瓜品种和种子纯度鉴定、亲缘关系分析、遗传图谱构建等方面的应用,以期为苦瓜

收稿日期: 2023-01-14; 修回日期: 2023-02-11

基金项目: 国家物种资源保护项目 (19200085); 农业农村部农产品质量安全标准体系建设 (2130109)

作者简介: 苏国钊,男,在读硕士研究生,从事苦瓜品种分子鉴定技术研究和 DNA 指纹库构建。E-mail: 1906038023@qq.com

通信作者: 徐振江,男,高级实验师,从事植物品种身份真实性鉴定技术研究。E-mail: Zhenjiangxu521@scau.edu.cn

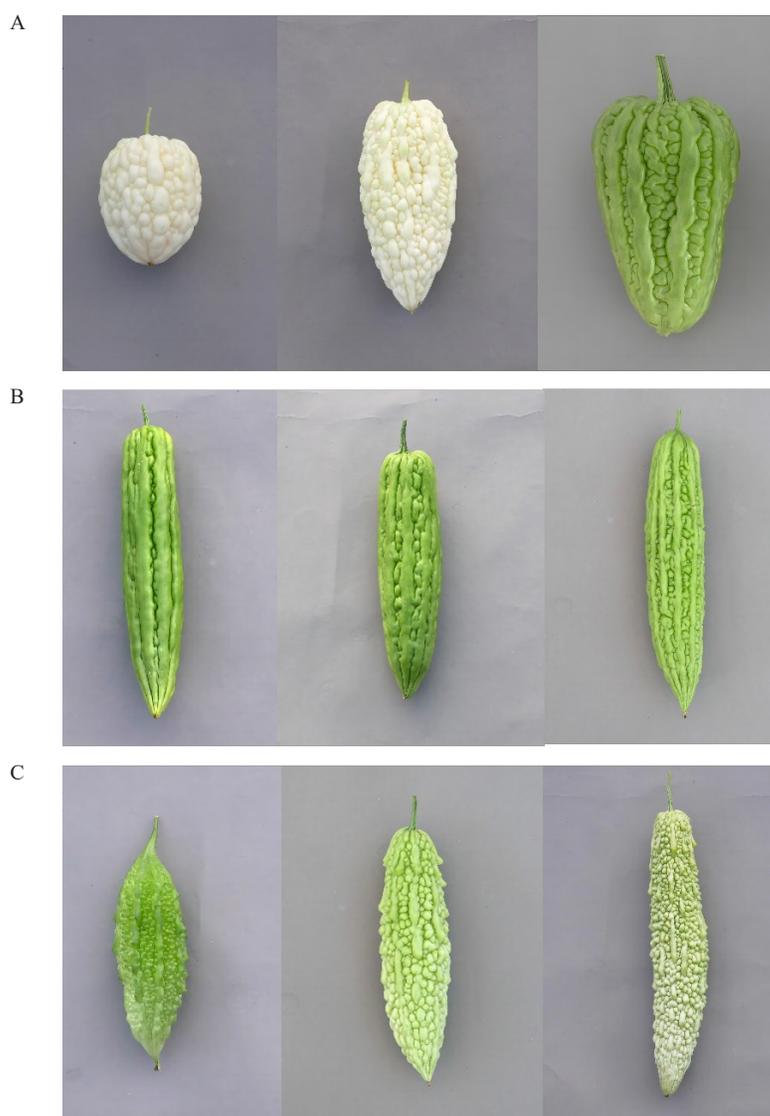
邓超,男,高级农艺师,从事植物新品种保护和品种测试研究。E-mail: dengchaowin@sina.com

分子辅助育种、种质资源保护和利用等提供参考。

1 品种资源概况与分布

关于苦瓜的起源,学界尚未定论。有认为苦瓜起源于非洲^[14],并在亚洲经过了长久驯化;也有认为苦瓜起源于印度及东南亚等地区^[15-16]。根据果实的表型特征,可将苦瓜分为不同类型^[17]:例如,基于瓜

形分为大顶瓜和非大顶瓜;对于非大顶瓜,可根据表皮瘤状突起特征分为油瓜和珍珠瓜(前者存在从顶部到尾部的完整长棱,后者不存在完整长棱)(图1)。我国具有较为丰富的苦瓜种质资源,全国各地均有栽培。《中国蔬菜品种志》(2001年)收录51个苦瓜品种,《中国蔬菜品种资源目录》第一册与第二册(1992年与1998年)共收录182个苦瓜品种。中



注:A.大顶瓜;B.油瓜;C.珍珠瓜。

图1 不同类型的苦瓜果实

国种业大数据平台(<http://202.127.42.145/bigdataNew/home/index>)显示,截至2022年底,生产经营备案的苦瓜商品品种有300余个(表1),申请新品种权的苦瓜品种有158个。此外,还有部分近年来文献报道及各省(市)通过审(认/鉴)定的新品种^[18],多见于南方福建、广东和四川,以及北方山东、辽宁和北京等地。国内已有多家科研单位和企业致力

于苦瓜新品种选育,培育出了一系列苦瓜新品种。

2 苦瓜DNA分子标记研究进展

苦瓜DNA分子标记的研究开展相对较晚,主要是第二代和第三代分子标记,如RAPD、AFLP、SSR、ISSR、SRAP和SNP等,多应用于苦瓜品种鉴定、杂交种纯度鉴定、遗传相似性分析等方面。

表1 我国部分苦瓜品种资源分布概况

省市	品种名称
福建	碧丽、碧齐力、碧士绿、碧早丰、翠华1号、翠秀、红力、揽胜、绿翡翠、青秀、农运来1897、万碧2号、农福759、百利1437、万碧1号、春宝、绿如意66号、龙岩短苦瓜、南平青苦瓜、永定大顶苦瓜、漳州长条苦瓜、莆田苦瓜、超群1号、超群3号、春晓1号、春晓2号、奇胜101、奇胜105、田美4号、田美5号苦瓜等。
广东	百福大肉、百丽珍珠、长身8号、硕丰、翠绿大顶苦瓜、翠龙、翠珠、翠竹、江门大顶、夏丰、新丰绿、兴丰、玉翠、玉剑、元帅、惠研2号、惠研6号、早翠、6号苦瓜、长身苦瓜、高要苦瓜、龙洞苦瓜、珍丽1号、珍美100、珍美白玉、珍悦、广福一号、新会大顶苦瓜、湛江油瓜、广良二号、广良三号苦瓜等。
四川	白雪王子、白衣天使、白玉秀苦瓜、翠青苦瓜、大白苦瓜、正优一号、攀杂苦瓜、白皮苦瓜、青皮苦瓜、乐山苦瓜、彭山苦瓜、绵阳苦瓜、汉源苦瓜、肥苦瓜、兴品苦瓜、玉龙一号苦瓜、卢丰2号、早优1号、早优3号、冠春1号、冠春9号、川苦9号、川苦10号苦瓜等。
山东	寿光苦瓜、青园苦瓜、顺绿苦瓜、绿霸苦瓜、绿晶苦瓜、天潍苦瓜1号、天潍苦瓜2号、晨宏1号、晨宏2号苦瓜等。
北京	白苦瓜、碧玉苦瓜、房研苦瓜、绿龙苦瓜、绿健苦瓜、青翠苦瓜等。
台湾	黑珍珠、白珍珠、碧绿苦瓜、7号苦瓜、台美、早优、碧秀、翠秀、月华、永华、翠妃、青秀、白玉、长绿苦瓜、苹果苦瓜等。

注：数据来源于《中国蔬菜品种志》、《中国蔬菜品种资源目录》和种业大数据平台。

2.1 RAPD分子标记

RAPD是最早基于PCR技术的分子标记^[3,19]，该技术通过任意核苷酸序列的单引物扩增随机DNA片段，具有广泛性和种间通用的特点。RAPD标记已被应用于苦瓜遗传多样性分析、杂交种纯度鉴定和遗传变异分析等方面。高山等^[20]采用10对RAPD引物将38份苦瓜材料聚类为3个类群6组，与以瓜瘤性状分类的结果相近。张少平等^[21]从52对RAPD引物中获得1对引物，可区分如玉5号杂交种与其父本机械性混杂的假杂交种子。TRIVEDI等^[22]利用RAPD分子标记对诱变后的苦瓜材料进行分析，发现经诱变后的苦瓜材料形态学产生变化，引物多态性亦有所提高。

2.2 AFLP分子标记

AFLP技术从基因组中扩增限制性片段，不仅克服了RFLP信息量少、稳定性差、标记呈显隐性等缺点，还具有更高的可靠性和重现性^[23]。在苦瓜遗传多样性研究中表现出多态性较好的特点，并且在品种鉴定中也呈现出一定效果。YAN等^[24]采用8对AFLP引物在36个苦瓜品种中扩增出992个多态性条带，每对引物多态性条带占比82%~89%。BEHERA等^[25]使用RAPD、ISSR和AFLP标记对苦瓜品种进行遗传多样性分析，AFLP标记也表现出多态性较高、位点较多的优点。此外，有研究者利用AFLP标记有效区分苦瓜高抗和低抗枯萎病品种^[26]。

2.3 SSR分子标记

SSR分子标记又称微卫星标记，广泛分布于基因组中，其起始DNA数量少，易被PCR检测和扩增，具有可重复性强、多态性好等特点^[27]，在苦瓜品种与种子纯度鉴定、亲缘关系分析中有较好应用。

王国莉等^[28]使用8对SSR引物在11份苦瓜材料中扩增条带860条，多态性条带占比68.0%，3对SSR引物组合可区分11个苦瓜品种。SSR标记区分能力较强，可以区分亲缘关系紧密的品种^[29]。姚春鹏等^[30]发掘出2对SSR引物，可将杂交种长绿2号与其父母本区分开，并可用于种子纯度鉴定。SSR标记在地理起源明显差异的苦瓜材料中表现出良好的亲缘关系分析结果。DHILLON等^[31]研究表明，来自亚洲的114份苦瓜品种能被50个SSR标记聚为5个类群，分别来源于印度、孟加拉国和巴基斯坦，柬埔寨、越南、印度尼西亚和菲律宾，老挝和泰国，斯里兰卡，中国台湾。CUI等^[32]使用21对SSR引物将世界各地的212个苦瓜品系聚类为3类，来自拉丁美洲、坦桑尼亚、南亚和中国等地的大部分样本被区分开。利用SSR标记多等位性质和共显性遗传等特点，可以检测苦瓜中的等位变异数量，例如，李光光等^[33]使用16对引物在50份苦瓜品种资源中共检测出90个等位变异。有研究者对苦瓜SSR标记种间通用性进行了验证，发现基于苦瓜种基因文库设计的40对SSR引物可应用到同属的其他6个种间进行扩增^[34]。另外，崔竣杰等^[35]基于SSR标记和表型性状构建了34份苦瓜核心种质，可以提高育种家对种质资源的利用效率。以上研究结果表明，SSR分子标记不仅多态性好，在一定程度上反映地理起源差异，而且具有一定的种间穿梭性^[36]，是鉴定苦瓜品种、构建指纹图谱的有效分子标记技术。

2.4 ISSR分子标记

ISSR作为SSR的延伸，以随机微卫星序列为锚定引物，简化了引物设计程序。KARAMAN等^[37]对12个不同基因型的苦瓜品种进行分子和表型分

析,15个ISSR标记的聚类分析结果与果实长度和直径、叶长等表型特征的分类结果相近。在苦瓜杂交种纯度鉴定中,陈龙正等^[38]使用2对ISSR引物可区分F₁代和母本,以及父本机械性混杂。此外,有研究者使用ISSR标记对引起苦瓜枯萎病的尖孢镰刀菌进行研究^[39],为苦瓜抗枯萎病育种提供了参考价值。ISSR引物设计不需要基因组信息,但PCR扩增反应的最适条件较为严格,亦有前人对苦瓜ISSR-PCR反应体系进行优化^[40],为苦瓜ISSR标记提供参考。ISSR标记在苦瓜种质中的研究相对较少,可加快ISSR在苦瓜品种资源评价、遗传多样性与亲缘关系分析及遗传图谱构建等方面的应用。

2.5 SRAP分子标记

SRAP标记利用独特引物对基因的特定区域进行扩增,无需序列信息,在第二代分子标记技术中,具有简单、高效、重复性好等特点^[41]。苦瓜作为异花授粉作物,杂种优势明显。在杂种优势分子预测方面,吴立东等^[42]利用SRAP标记发现双亲间遗传距离与第一雌花节位杂种优势呈显著负相关,认为可应用SRAP标记预测第一雌花节位的杂种优势。在遗传多样性和亲缘关系分析中,赵秀娟等^[43]采用61对引物将43份苦瓜品种资源分为野生种与半栽培种,以及栽培种。张景云等^[44]利用33对SRAP引物结合14对SSR引物将46份苦瓜材料分为地理分布差异明显的4个类群,第1类群以江西品种为主,第2类群主要是广东品种,第3类群主要包含湖南和江西品种,第4类群主要是广东和台湾品种。前人使用SRAP标记对48份苦瓜自交系进行聚类分析,认为控制瓜瘤和瓜色的基因间存在某种程度的连锁^[45]。以上研究结果表明,SRAP标记在苦瓜品种资源评价中表现出良好效果,可应用性较强。

2.6 SNP分子标记

SNP是基于基因组上单个核苷酸变异形成的遗传标记,属于第三代分子标记。其数量大,多态性丰富,在苦瓜白粉病分子标记^[46-47]以及 α -苦瓜素基因^[48]研究中已有相关结果。此外,苦瓜遗传结构分析结果表明,MAP30基因与瓜长和瓜刺2个重要农艺性状连锁,编码区存在2个SNP位点^[49],可作为区分野生种和栽培种的重要分子标记。苦瓜花为单性花,根据雌花数量比例,可将苦瓜分为全雌系(雌花率100%)、强雌系(雌花率在80%以上)^[50]和弱雌系,使用全雌系或强雌系作为杂交种母本,有助于降低制种成本、简化制种程序,雌花数量多

也有利于提高产量。周利娟^[51]研究发现,苦瓜全雌性状由隐性单基因控制,基于全基因组重测序,在81个SNP位点中成功检测出11个位点与全雌性基因连锁。与重要性状相关联的SNP标记开发,有助于克服基因重组导致标记与表型检测不符的缺点^[52]。在品种鉴别方面,SNP位点密度大,基于高通量SNP标记结合表型进行全基因组关联分析,能有效提升分子标记鉴定结果的可靠性。

3 基于遗传标记的苦瓜QTL定位研究进展

利用DNA分子标记构建苦瓜高密度遗传连锁图谱有助于重要农艺性状关联基因的定位,为基因结构和功能研究及分子标记辅助育种提供信息。刘子记等^[53]对苦瓜遗传图谱构建现状进行综述得出结论:基于一代、二代分子标记构建的苦瓜遗传连锁图谱主要采用SRAP和AFLP分子标记。近年来,以其他分子标记构建苦瓜遗传图谱及QTL定位的研究相继报道。例如,彭家柱^[54]构建苦瓜InDel遗传图谱,含有164个InDel标记,包括15个连锁群,并将第1雄花节位的调控位点通过QTL定位于连锁群LG8上。CUI等^[55]利用SNP标记对苦瓜性别比例、第1雌花节位和首次出现雌花的时间进行QTL基因定位,共检测到4个QTL,2个与性别比例相关的QTL位于第1条染色体,1个与第1雌花节位相关的QTL位于第4条染色体,1个与首次出现雌花的天数相关的QTL位于第10条染色体。另外,控制苦瓜第1雄花节位的QTL位于第1条染色体,与第1雌花节位的QTL在不同染色体上,表明苦瓜雌、雄始花节位由不同的遗传位点控制^[56]。基于SNP定位QTL的研究逐渐深入,有利于SNP标记与田间表型鉴定数据结合。多个重要农艺性状QTL定位成功,有助于深入研究苦瓜各基因效应和调控机制,对促进苦瓜基因工程育种具有重要参考价值。

4 展望

我国苦瓜品种资源丰富、分布广泛,利用多种DNA分子标记对苦瓜品种资源的研究逐渐深入,各分子标记体系逐渐完善,为苦瓜种质新资源开发奠定了坚实基础。苦瓜遗传育种在葫芦科瓜类作物中相对落后^[57-58],分子标记育种成果鲜有报道,需加快利用DNA分子标记挖掘和鉴定与农艺性状相关的功能基因,开发功能性分子标记,加强苦瓜分子辅助育种。苦瓜全基因组数据已有3个版本^[59-60],

国家基因库生命大数据平台(China National Gene-Bank DataBase, CNGBdb)收录苦瓜 23 934 个基因,其中包括蛋白编码基因、伪基因和未知功能的基因等。以上基因数据和全基因组测序数据可为苦瓜分子标记开发、应用提供参考和借鉴。此外,开发苦瓜全基因组 SNP 芯片,对苦瓜种质资源创新、指纹分析、品种纯度和真实性鉴定、遗传背景分析、农艺性状重要基因 QTL 定位等具有重要意义。

参考文献

- [1] 林晓洁,丁弘扬,叶镜姬,等.果树分子标记技术研究进展及在育种上的应用展望[J].东南园艺,2022,10(3):220-227.
- [2] BOTSTEIN D, WHITE R L, SKOLNICK M, et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms[J]. American Journal of Human Genetics, 1980,32(3):314-331.
- [3] WILLIAMS J G, KUBELIK A R, LIVAK K J, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers[J]. Nucleic Acids Research, 1990,18(22):6531-6535.
- [4] VOS P, HOGERS P, BLEEKER M, et al. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting[J]. Nucleic Acids Research, 1995, 23(21):4407-4414.
- [5] HAMADA H, PETRINO M G, KAKUNAGA T. A novel repeated element with Z-DNA-forming potential is widely found in evolutionarily diverse eukaryotic genomes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1982,79(21):6465-6469.
- [6] ZIETKIEWICZ E, RAFALSKI A, LABUDA D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification[J]. Genomics, 1994, 20 (2) : 176-183.
- [7] LI G, QUIROS C F. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in *Brassica*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(2/3):455-461.
- [8] LANDER E S. The new genomics: Global views of biology[J]. Science, 1996,274(5287):536-539.
- [9] 李益,马先锋,唐浩,等.柑橘品种鉴定的 SSR 标记开发和指纹图谱库构建[J].中国农业科学,2018,51(15):149-159.
- [10] 王蕊,施龙建,田红丽,等.玉米杂交种纯度鉴定 SNP 核心引物的确定及高通量检测方案的建立[J].作物学报,2021,47(4):770-779.
- [11] 高宁宁,李晓慧,康利允,等.基于 SRAP 分子标记的 51 份西瓜抗、感病毒病种质资源遗传多样性分析[J].南方农业学报,2021,52(5):1174-1182.
- [12] 于春淼,张勇,王好让,等.栽培大豆×半野生大豆高密度遗传图谱构建及株高 QTL 定位[J].作物学报,2022,48(5):1091-1102.
- [13] KRAWINKEL M B, KEDING G B. Bitter gourd (*Momordica charantia*): A dietary approach to hyperglycemia[J]. Nutrition Reviews, 2006,64(7):331-337.
- [14] SCHAEFER H, RENNER S S. A three-genome phylogeny of *Momordica* (Cucurbitaceae) suggests seven returns from dioecy to monoecy and recent long-distance dispersal to Asia[J]. Molecular Phylogenetics & Evolution, 2010,54(2):553-560.
- [15] 薛彦斌.中国古代苦瓜史考略[J].古今农业,2019(1):67-73.
- [16] HAZRA P, HAZRA S, ACHARYA B, et al. Diversity of nutrient and nutraceutical contents in the fruits and its relationship to morphological traits in bitter gourd (*Momordica charantia* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2022,305:111414.
- [17] 李光光,郑岩松,李向阳,等.苦瓜种质资源 SSR 遗传多样性分析[J].分子植物育种,2016,14(7):1914-1922.
- [18] 苏国钊,王京,殷纪伟,等.我国苦瓜新品种选育与保护现状分析[J].中国蔬菜,2023(1):7-15.
- [19] DAR A A, MAHAJAN R, SHARMA S. Molecular markers for characterization and conservation of plant genetic resources[J]. Indian Journal of Agricultural Sciences, 2019,89(11):3-11.
- [20] 高山,林碧英,许端祥,等.苦瓜种质遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 分析[J].植物遗传资源学报,2010,11(1):78-83.
- [21] 张少平,邱珊莲,张玉灿,等. RAPD 及 SRAP 2 种标记对苦瓜‘如玉 5 号’杂交种纯度的鉴定[J].中国农学通报,2015,31(10):74-79.
- [22] TRIVEDI M, BRANTON A, TRIVEDI D, et al. Morphological and molecular analysis using RAPD in biofield treated sponge and bitter gourd[J]. American Journal of Agriculture and Forestry, 2015,3(6):264-270.
- [23] POWELL W, MORGANTE M, ANDRE C, et al. The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and SSR (microsatellite) markers for germplasm analysis[J]. Molecular Breeding, 1996, 2 (3) : 225-238.
- [24] YANG Y, ZHAN Y F, LIU W X, et al. Amplified fragment length polymorphism markers and agronomic traits analysis provide strategies for improvement of bitter gourd (*Momordica charantia* L.)[J]. Acta Horticulturae, 2010,871:71-78.
- [25] BEHERA T K, GAIKWARD A B, SINGH A K, et al. Relative efficiency of DNA markers (RAPD, ISSR and AFLP) in detecting genetic diversity of bitter gourd (*Momordica charantia* L.)[J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2008, 88(4):733-737.
- [26] CHEN Z D, HUANG R K, LI Q Q, et al. Development of pathogenicity and AFLP to characterize *Fusarium oxysporum* f. sp. *momordicae* isolates from bitter gourd in China[J]. Journal of Phytopathology, 2015, 163(3):202-211.
- [27] TAUTZ D, RENZ M. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes[J]. Nucleic Acids Research, 1984,12(10):4127-4138.
- [28] 王国莉,徐毓璇,黄梅花.基于 SSR 和 SRAP 标记的苦瓜品种鉴定及亲缘关系分析[J].分子植物育种,2016,14(2):501-510.
- [29] OLUFOWOTE J O, XU Y B, CHEN X L, et al. Comparative evaluation of within-cultivar variation of rice (*Oryza sativa* L.) using microsatellite and RFLP markers[J]. Genome, 1997, 40(3):370-378.
- [30] 姚春鹏,张晓爱,吴廷全,等.用于长绿 2 号苦瓜种子纯度鉴定

- 的 SSR 分子标记的开发[J]. 分子植物育种, 2019, 17(11): 3660-3664.
- [31] DHILLON N P S, SANGUANSIL S, SCHAFFLEITNER R, et al. Diversity among a wide Asian collection of bitter melon landraces and their genetic relationships with commercial hybrid cultivars[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2016, 141(5): 475-484.
- [32] CUI J J, CHENG J W, NONG D G, et al. Genome-wide analysis of simple sequence repeats in bitter melon (*Momordica charantia*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1103.
- [33] 李光光, 郑岩松, 李向阳, 等. 利用 SSR 分子标记研究苦瓜资源的遗传多样性[J]. 南方农业学报, 2013, 44(1): 6-11.
- [34] SAXENA S, SINGH A, ARCHAK S, et al. Development of novel simple sequence repeat markers in bitter melon (*Momordica charantia* L.) through enriched genomic libraries and their utilization in analysis of genetic diversity and cross-species transferability[J]. *Applied Biochemistry & Biotechnology*, 2015, 175(1): 93-118.
- [35] 崔竣杰, 程蛟文, 曹毅, 等. 基于 SSR 标记和表型性状构建苦瓜核心种质的研究[J]. 中国蔬菜, 2022(2): 25-32.
- [36] 王佳楠, 周萌萌, 商桑, 等. 苦瓜 SSR-PCR 体系优化及其引物在瓜类作物中的穿梭性[J]. 分子植物育种, 2018, 16(6): 1869-1877.
- [37] KARAMAN K, DALDA-ŞEKERCI A, YETİŞİR H, et al. Molecular, morphological and biochemical characterization of some Turkish bitter melon (*Momordica charantia* L.) genotypes[J]. *Industrial Crops and Products*, 2018, 123: 93-99.
- [38] 陈龙正, 徐海, 宋波, 等. 利用 ISSR 分子标记鉴定苦瓜杂交种纯度[J]. 南方农业学报, 2013, 44(12): 1949-1953.
- [39] ZANG R, ZHAO Y, GUO K D, et al. Population genetic variation analysis of bitter melon wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *momordicae* in China using inter simple sequence repeats (ISSR) molecular markers[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2021, 103(3): 787-797.
- [40] 林琿, 汪伟哉, 李大忠, 等. 苦瓜 ISSR-PCR 反应体系的建立与优化[J]. 分子植物育种, 2018, 16(4): 1184-1189.
- [41] ROBARTS D W H, WOLFE A D. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP) markers: A potential resource for studies in plant molecular biology[J]. *Applications in Plant Sciences*, 2014, 2(7): 1-13.
- [42] 吴立东, 刘亚婷, 钟金仙, 等. 苦瓜亲本配合力、遗传距离与杂种优势的相关性分析[J]. 上海农业学报, 2020, 36(3): 30-35.
- [43] 赵秀娟, 宋建文, 胡开林. 苦瓜种质遗传多样性的 SRAP 标记分析[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(1): 78-84.
- [44] 张景云, 黄月琴, 万新建, 等. 基于 SSR 和 SRAP 标记苦瓜种质遗传多样性分析[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2017, 35(3): 90-94.
- [45] 吴立东, 林淑婷, 刘亚婷, 等. 基于 SRAP 标记和主要表型性状的苦瓜优株选择与遗传分析[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1175-1183.
- [46] 王齐旭, 冯诚诚, 梁家作, 等. 四引物扩增受阻突变体系 PCR 在苦瓜抗白粉病分子标记开发中的应用[J]. 北方园艺, 2018(5): 39-46.
- [47] 冯诚诚, 黄如葵, 黄熊娟, 等. 基于 SLAF-seq 技术的苦瓜白粉病 SNP 分子标记开发[J]. 热带作物学报, 2018, 39(1): 108-115.
- [48] 刘子记, 朱婕, 牛玉, 等. 苦瓜 α -苦瓜素基因启动子克隆与单倍型分析[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(1): 58-64.
- [49] 于仁波, 牛玉, 王笑一, 等. 苦瓜 MAP30 基因序列多态性与苦瓜瓜形连锁分析[J]. 分子植物育种, 2021, 19(18): 6064-6073.
- [50] 王国利. 苦瓜强雌系品种的选育研究[J]. 惠州学院学报, 2019, 39(6): 41-45.
- [51] 周利娟. 苦瓜全雌性连锁标记筛选及转录组分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [52] 徐云碧, 王冰冰, 张健, 等. 应用分子标记技术改进作物品种保护和监管[J]. 作物学报, 2022, 48(8): 1853-1870.
- [53] 刘子记, 牛玉, 杨衍. 苦瓜遗传连锁图谱构建的研究现状与比较分析[J]. 热带农业科学, 2019, 39(11): 49-54.
- [54] 彭家柱. 苦瓜 InDel 遗传图谱的构建及雄花节位和数量的 QTL 分析[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [55] CUI J J, LUO S B, NIU Y, et al. A RAD-based genetic map for anchoring scaffold sequences and identifying QTLs in bitter melon (*Momordica charantia*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 477.
- [56] 崔竣杰, 彭家柱, 程蛟文, 等. 苦瓜控制第 1 雄花节位的 QTL 定位[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(7): 25-28.
- [57] 孙凯, 王娜, 程艳, 等. 苦瓜育种方法的研究现状及展望[J]. 吉林农业, 2017(15): 72-73.
- [58] 黄亚杰, 运广荣, 李梅, 等. 苦瓜遗传育种研究进展[J]. 中国蔬菜, 2012(8): 11-19.
- [59] CUI J J, YANG Y, LUO S B, et al. Whole-genome sequencing provides insights into the genetic diversity and domestication of bitter melon (*Momordica* spp.) [J]. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 85.
- [60] MATSUMURA H, HSIAO M C, LIN Y P, et al. Long-read bitter melon (*Momordica charantia*) genome and the genomic architecture of nonclassic domestication[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(25): 14543-14551.