

# 西瓜抗病毒病研究进展

任艺慈<sup>1</sup>, 刘喜存<sup>1</sup>, 王文英<sup>1</sup>, 霍建中<sup>1</sup>, 郭春江<sup>1</sup>, 赵卫星<sup>2</sup>

(1. 河南省新乡市农业科学院 河南新乡 453000; 2. 河南省农业科学院园艺研究所 郑州 450002)

**摘要:** 西瓜是消暑佳品, 为葫芦科重要的经济作物之一, 我国的西瓜种植面积和产量均处于世界第一位。植物病毒病素有植物“癌症”之称, 病毒复制速度快且能破坏寄主免疫功能, 一旦发病则损失严重。病毒病可使西瓜叶片皱缩、植株矮化, 严重影响果实发育、造成果实产量和品质下降甚至绝收, 是危害西瓜生长的重要病害之一, 在生产中以预防为主。综述了西瓜抗病毒病种质资源利用、抗病毒病机制、防治手段等内容, 为多种途径创制西瓜抗病毒病资源、诱导西瓜提高抗病性, 进一步从分子水平研究西瓜病毒病、有效防控病毒病提供参考。

**关键词:** 西瓜; 病毒病; 抗性机制; 育种

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2022)02-001-06

## Research progress of virus resistance in watermelon

REN Yici<sup>1</sup>, LIU Xicun<sup>1</sup>, WANG Wenyong<sup>1</sup>, HUO Jianzhong<sup>1</sup>, GUO Chunjiang<sup>1</sup>, ZHAO Weixing<sup>2</sup>

(1. Xinxiang Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang, Henan 453000, China; 2. Horticulture Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou, Henan 450002, China)

**Abstract:** Watermelon is one of the most important cucurbit crops, and China is the largest watermelon producer and consumer. Virus disease is a limiting factor for watermelon production. Once the virus disease occurs, watermelon yields and quality lose seriously. Virus affection causes watermelon leaves shrink and plants dwarf, fruit malformed, yield and quality drop to no harvestable under severe situation. Prevention is the most important measure for watermelon virus disease management. In this article, we review the research progress of resistant germplasm utilization, resistance mechanism and various virus disease management methods. We hope to provide useful information and references for better resistant germplasm development, research at molecular level and more effective virus disease management.

**Key words:** Watermelon; Virus disease; Resistant mechanism; Breeding

西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum.] 属葫芦科一年生蔓生藤本植物, 口感甘甜, 备受人们喜爱, 是夏季降温消暑的首选水果。西瓜也是农民增收的重要经济作物之一。FAOSTAT 统计数据显示, 2020 年世界西瓜栽培面积为 305.33 万  $\text{hm}^2$ , 产量为 10 162.04 万 t, 中国的西瓜栽培面积为 140.59 万  $\text{hm}^2$ , 产量为 6 024.69 万  $\text{t}^{[1]}$ , 均居于世界前列。因此, 大力发展和引导西瓜产业对于提高农民收入、增加农业效益方面起着重要的作用。

病毒病作为西瓜主要病害之一, 在世界范围内均有发生, 可造成西瓜大面积减产, 带来严重的经济损失。因此, 进一步了解病毒病的传播与进化, 逐步改进提高防治效率, 挖掘抗病毒病西瓜种质资源、从分子层面探索抗病毒病机制, 成为亟待解决

的问题。笔者对近年来国内外西瓜抗病毒病研究现状和成果进行了综述。

## 1 西瓜抗病毒病育种进展

### 1.1 传统育种方面

目前, 西瓜抗性种质资源种类和数量相对比较丰富, PI 595203 属于黏籽西瓜 (*C. mucospermus*) 亚种, 其抗病性强, 对小西葫芦病毒 (*Zucchini yellow mosaic virus*, ZYMV)、西瓜花叶病毒 (*Watermelon mosaic virus*, WMV)、番木瓜环斑病毒西瓜株系 (*Papaya ring spot virus-watermelon strain*, PRSV-W)、黄瓜绿斑驳花叶病毒 (*Cucumber green mottle mosaic virus*, CGMMV) 都具有抗性<sup>[2-5]</sup>。饲用西瓜 (*C. amarus*) 和药西瓜 (*C. colocynthis*) 均存在抗病毒病种

收稿日期: 2021-03-29; 修回日期: 2021-12-12

基金项目: 河南省科技攻关计划项目 (202102110185)

作者简介: 任艺慈, 女, 研究实习员, 主要从事西甜瓜育种工作。E-mail: ycamy14@163.com

通信作者: 刘喜存, 男, 副研究员, 主要从事西甜瓜育种及病虫害防治工作。E-mail: lxc78zll79@126.com

质,毛西瓜(*C. lanatus*)中特有抗南瓜脉黄化病毒(*Squash vein yellowing virus*, SqVYV)种质资源 PI 482266、PI 392291<sup>[6]</sup>,抗 ZYMV、PRSV-W 种质资源 PI 595201<sup>[7-8]</sup>。WU 等<sup>[9]</sup>通过比较不同种群的 SNPs 差异,发现毛西瓜与黏籽西瓜的亲缘关系更紧密,可在栽培研究中加以利用。

2008—2014 年,康宇静等<sup>[10]</sup>利用高抗 ZYMV 的 PI 595203 与农艺性状良好的西瓜种质杂交,通过杂种后代快速选育技术,选育出中、高抗且农艺性状优良的纯合种质 15 份。2016 年 LEVI 等<sup>[11-12]</sup>育成抗 ZYMV 的 USVL-370 品系,随后利用 PI 595203 以及 Charleston Gray 创制出其姊妹系 USVL-380,果实品质更佳,且能应用于增强西瓜对马铃薯 Y 病毒的抗性育种工作。

## 1.2 分子育种方面

### 1.2.1 基因与基因组分析

XU 等<sup>[2]</sup>利用 PI 595203 材料筛选出高抗 ZYMV(ZYMV-CH)和中抗 WMV 的资源,并进行基因定位,结果显示对 ZYMV-CH 的抗性是由 1 个单隐性基因控制(*zym-CH*)。对 WMV 的抗性至少由 2 个隐性基因控制。马少芹等<sup>[13-14]</sup>在 ZYMV-CH 抗性 F<sub>2</sub> 群体中获得与抗性基因紧密连锁的 RAPD 标记并转化为 SCAR 标记。研究显示,抗病毒病西瓜野生种质 PI 595203 与感病普通西瓜自交系 98R 为亲本的 F<sub>3</sub> 代株系,同时具有抗 PRSV-W 和 ZYMV-CH 两种病毒的特性,且这 2 个抗性基因存在连锁关系。LING 等<sup>[15]</sup>利用在抗、感亲本的 *eIF4E* 基因存在的 SNP 差异设计 CAPS 标记,并将标记与 ZYMV 抗性位点(*zym*)的连锁距离确定到 7 cM。徐向丽等<sup>[16]</sup>构建了西瓜参考遗传图谱,将西瓜抗病毒病基因 *zym-CH* 初步定位在 3 号连锁群 105 cM 处。

刘洁<sup>[5]</sup>利用 PI 595203 与 M1511-3 为亲本构建群体,对西瓜抗 CGMMV 性状进行定位,结果表明西瓜 CGMMV 抗性为多对隐性基因控制的数量性状,定位于 4 号染色体的 1.01 Mb 区间内。2017 年,LI 等<sup>[17]</sup>对 2 种接种方式接种 CGMMV 病毒的西瓜果实进行转录组分析,探究差异表达基因及其功能。结果显示,CGMMV 感染显著影响细胞壁成分和光合系统的表达水平相关基因。

2020 年,NAGESH 等<sup>[18]</sup>选择抗西瓜芽坏死病毒(*Watermelon bud necrosis orthospovirus*, WBNV)的饲用西瓜 IIHR 品种进行抗病基因的 QTL 定位,并构建 2 个群体的连锁图谱,结果显示,该抗病性状为多基因控制的数量性状,定位结果为:群体 I

中该基因位于 3b 连锁群上,群体 II 中分布于第 2、4、7、8 连锁群。

ALVES 等<sup>[19]</sup>利用 PI 595201 和 Crimson Sweet 为亲本构建分离群体,结果显示抗 PRSV-W 性状的遗传受 2 对基因控制,加性基因效应起主导作用,也受不完全显性效应控制。WU 等<sup>[9]</sup>运用 GWAS 分析得出,*C. lanatus* 对 PRSV-W 的抗性可能受多个基因的加性效应控制,*C. amarus* 对 PRSV-W 的抗性则由单隐性基因控制。

张建新等<sup>[20]</sup>对 WMV 中国分离株进行全基因组测序,研究比较了不同地区的基因差异性。2020 年,RAKESH 等<sup>[21]</sup>对印度 2 个地区的 WMV 分离株进行全基因组序列分析,比对发现,该病毒的印度分离株与法国分离株亲缘关系较近,并探究 WMV 的分子多样性,有益于分析 WMV 的突变与传播。

姜军等<sup>[22]</sup>通过高通量测序技术鉴定西瓜新病毒:西瓜皱叶病毒 1 号(*Watermelon crinkle leaf-associated virus 1*, WCLaV-1)、西瓜皱叶病毒 2 号(*Watermelon crinkle leaf-associated virus 2*, WCLaV-2)和西瓜病毒 A(*Watermelon virus A*, WVA)。

高宁宁等<sup>[23]</sup>利用 SRAP 分子标记对 51 份抗、感病毒病西瓜种质进行遗传多样性分析、聚类分析等,有利于明确供试材料间的亲缘关系,为高效选配亲本、发掘优良抗病毒病型西瓜种质资源提供参考。

### 1.2.2 转基因育种

利用基因工程手段,黄学森等<sup>[24]</sup>将 WMV 的外壳蛋白( Coat protein, CP)基因导入西瓜植株获得抗病资源,由于该材料抗性单一,随后将 WMV 的 CP 基因、ZYMV 和 CMV 复制酶基因导入西瓜植株,育成西瓜抗病毒病新材料 BH-1。2003 年王慧中等<sup>[25]</sup>将 WMV-2 的 CP 基因转入西瓜,获得对 WMV-2 具有高度抗性的纯合株系。2005—2007 年,PARK 等<sup>[26]</sup>将 CGMMV-CP 的 cDNA 转入西瓜砧木中,并获得抗性转基因株系 BC<sub>1</sub>T<sub>5</sub>。2010 年 HUANG 等<sup>[27]</sup>利用根癌菌介导法将西瓜银斑病毒(*Watermelon silver mottle virus*, WS-MoV)的核蛋白基因转移到西瓜上,获得抗性植株。YU 等<sup>[28]</sup>将 ZYMV 和 PRSV-W 的 CP 基因片段组成嵌合体结构导入西瓜,获得同时抗 2 种马铃薯 Y 病毒的转基因西瓜,LIU<sup>[29]</sup>等得到抗 CMV 的转基因西瓜植株。

西瓜抗病毒病分子方面的研究还未见基因的精准克隆以及利用的相关报道,仍需要进一步深入研究。关于葫芦科作物抗病毒病的基因研究还包括黄瓜、甜瓜、南瓜等。例如 CASTRO 等<sup>[30]</sup>将甜瓜

材料 TGR-1551 控制 WMV 抗病性的主效基因定位于 11 号染色体的 760 kb 范围内。甜瓜材料 PI 161375 的抗性与 CMV 的种类有关,可能由 1 个隐性基因控制或者至少 2 个数量基因控制<sup>[31]</sup>。从细菌中提取的八氢番茄红素合成酶(*Pantoea ananatis* phytoene synthase, crtB)在受病毒侵染的组织中诱导积聚类胡萝卜素,并且 crtB 在甜瓜中的表现比葫芦中更直观。因此该重组克隆 WMV-crtB 可作为甜瓜育种中通过视觉诊断跟踪植株抗 WMV 的有效工具<sup>[32]</sup>。当前基于人工核酸内切酶 CRISPER/Cas9 的编辑工具发展迅速。以色列学者研究发现,靶向黄瓜 *eIF4E* 基因第 1 和第 3 外显子位点的 Cas9/sgRNA 后的纯合 T<sub>3</sub> 代表现出对 PRSV-W、ZYMV 和黄瓜脉黄化病毒(*Cucumber vein yellowing virus*, CVYV)的抗性<sup>[33]</sup>。刘华威等<sup>[34]</sup>将 CRISPER 技术与测序技术结合,在甜瓜属作物对 CGMMV 的控制和防御方面有广阔的应用前景。开发与西葫芦抗 ZYMV 基因紧密连锁的分子标记,可在苗期淘汰不含抗病基因的单株,检测准确率高,可为抗病种质创制及抗病品种快速选育提供支撑<sup>[35]</sup>。

## 2 西瓜抗病毒病机制研究

### 2.1 植物先天免疫系统介导的抗病毒病机制

由于病毒基因产物的数量有限,病毒需要一系列宿主因子来实现侵染循环,包括复制、转录、翻译、细胞间运动和远距离传播等。隐性遗传抗性机制主要通过改变病毒感染所需的关键宿主因子获得,是植物抗病毒的有效机制之一。研究显示,超过一半的植物抗病毒病性状为隐性遗传<sup>[36]</sup>。

植物抗病性多与 NBS-LRR 结构型蛋白有关,主要含有核苷酸结合位点(Nucleotide-Binding site, NBS)和含亮氨酸重复序列结构域(Leucine-rich repeat, LRR),NBS-LRR 结构型蛋白通常被称为 R 蛋白,其编码基因为 R 基因<sup>[37]</sup>。LIN 等<sup>[38]</sup>研究显示,西瓜内已获得有抗病性的 R 基因有 55 个。葫芦科作物的平均 R 基因数量是大豆或杨树的 1/3,R 基因数量较少的原因主要是葫芦科作物在遗传发育过程中的 R 基因谱系缺失以及现存 R 基因谱系中存在缺失复制等。有研究表明,西瓜中的抗病毒病性状多为隐性基因控制<sup>[2,5,9,39]</sup>。要获得抗病基因,一方面可以根据特殊的结构域找出相似功能的基因,设计分子标记进行高效的抗病种质筛选工作;另一方面,通过转基因或者过表达抗病基因使植物抗病毒病。

编码真核起始因子(eIF)4E 和 iso(4E)的基因与许多植物对马铃薯 Y 病毒(*Potato virus Y*, PVY)的隐性遗传抗性有关。西瓜上也有通过 *eIF4E* 基因序列差异来定位抗 ZYMV 病毒的基因<sup>[15,40]</sup>。

另外,过表达一些参与植物防御反应的乙烯应答元件(Ethylene response factors, ERF)、MYB、WRKY、bZIP (Basic leucine zipper) 家族和 homeodomain 蛋白基因也能达到抗病毒病的目的。例如过表达烟草中的 *ERF* 基因使得烟草对烟草花叶病毒组(Tobamoviruses)产生抗性<sup>[36,41]</sup>。

### 2.2 病毒基因介导的转基因植株抗性机制

2.2.1 病毒蛋白介导的抗性机制 可由病毒的外壳蛋白、病毒复制酶、运动蛋白以及其他病毒蛋白介导。研究表明,将病毒外壳蛋白、病毒复制酶导入宿主体内,会提高宿主抗病毒病的能力。表现出的抗性机制是内源 CP 的积累封闭了病毒侵染早期的脱壳过程,病毒粒子无法暴露出内部核酸,进而抑制了其在宿主体内的增殖。向植株中导入病毒复制酶及运动蛋白通过影响病毒在机体内的复制和运动,达到提高植株抗性的目的。蛋白质介导在西瓜抗病毒病转基因育种中的应用较为广泛<sup>[24-26]</sup>。

张凤桐<sup>[42]</sup>对黑龙江 PVY 突变分离物的研究发现,HC-Pro 保守序列 FRNK 中的第 180 位突变导致 PVY 辅助成分-蛋白酶的沉默抑制功能丧失,进而影响致病力。因此,研究病毒分化特性也可为研究植株抗性机制提供理论基础。

2.2.2 病毒 RNA 介导的抗性机制 RNA 介导则主要是通过向宿主体内导入 RNA 片段,通过与病毒 RNA 争夺复制酶位置、降解病毒 RNA 或引起基因沉默来达到控制病毒的目的。分为卫星 RNA、核酶、RNA 沉默等介导<sup>[36]</sup>。

基因沉默是主要的介导方式,其包括转录沉默(Transcriptional gene silencing, TGS)和转录后沉默(Post-transcriptional gene silencing, PTGS)。DNA 甲基化、异质染色体化以及位置效应等会引起 TGS,研究表明甲基化程度与西瓜植株抗病性呈一定的正相关<sup>[43]</sup>。RNA 干扰(RNA interference, RNAi)、病毒诱导的基因沉默(Virus-induced gene silencing, VIGS)属于转录后沉默,病毒侵染植物后通过中间产物复制或宿主细胞中次级分子内 RNA 发生发夹折叠产生病毒双链 RNA 片段(double-stranded, dsRNA),诱发植物基因沉默。病毒衍生的小 RNA (Virus-derived small RNA, vsRNA)诱导 Dicer 酶检测病毒 dsRNA。这些 dsRNA 将 vs-

RNA 整合到 RNA 诱导沉默复合物上,从而诱导病毒 RNA 降解或翻译停滞<sup>[44]</sup>。据报道,葫芦科作物上的病毒载体有苹果浅隐球形病毒 (*Apple latent spherical virus*, ALSV)、烟草环斑病毒 (*Tobacco ringspot virus*, TRSV)、CGMMV。刘美等<sup>[45]</sup>基于 CGMMV 构建 VIGS 载体,诱导八氢番茄红素脱氢酶 (phytoene desaturase, PDS) 基因沉默且沉默效应可以传代, VIGS 载体适用范围广,可为西瓜的抗病育种、研究主要性状的基因功能提供便利。

**2.2.3 病毒间以及病毒与宿主的互作关系** 病毒互作为病毒在寄主上产生干扰作用或共生现象。许勇等<sup>[2]</sup>在对野生抗病毒病种质 PI 595203 的研究时发现,混合接种 2 种病毒,植物对 ZYMV 的抗性低于预期,说明 WMV 感染可能降低植物对 ZYMV 的抗性。相似地,MOYA-RUIZ 等<sup>[46]</sup>在研究中发现,在单独接种下,WMV 与 MWMV 在西瓜中的病毒载量没有明显差异,然而在混合接种下,西瓜中 WMV 的病毒载量大于 MWMV。葫芦科作物中 MWMV 的病毒载量可能与栽培植物的种类、植物基因型有关,同时也与 WMV 的侵染以及棉蚜、桃蚜的传播有一定关系。

病毒因自身编码蛋白的限制,其外壳蛋白会与寄主蛋白互作,进而影响病毒的复制,每个病毒蛋白或具有多种致病功能。吴会杰等<sup>[47]</sup>利用 MNSV 的外壳蛋白 p42 筛选出寄主中互作因子 3-HIBADH,互作关系可能使得植物体内维持较高的缬氨酸水平,以帮助病毒入侵。所以,可以从控制互作关系来提高宿主的抗病性。

### 2.3 其他因素

栽培方式、抗虫性、温度环境、植株倍性、化学诱导等也可作为研究西瓜病毒病的切入点。王杰等<sup>[48]</sup>研究发现,嫁接无籽西瓜可提高其对 WMV-2 的抗性。虽然在发病率上无明显差异,但嫁接无籽西瓜接种后病情指数低于未嫁接植株。嫁接无籽西瓜的抗氧化酶活性、根系活力、光合速率均高于未嫁接植株,进而抗病性也增强。赵任飞<sup>[49]</sup>探索了合适的砧穗组合预防病毒病。PEREIRA<sup>[50]</sup>研究表明,Crimson Sweet 在施用硅肥后抗蚜能力增强。尼日利亚 PI 494532 资源的抗 ZYMV 特性与温度有关<sup>[51]</sup>。研究表明,多倍体植物在抗病性方面优于其同源二倍体,黄学森等<sup>[52]</sup>成功育成转基因抗病毒病四倍体西瓜,经验证其 T<sub>3</sub> 代转基因西瓜抗病毒病性达中抗水平。

闫涛<sup>[53]</sup>利用 BTH(分子式:C<sub>8</sub>H<sub>6</sub>N<sub>2</sub>O<sub>5</sub>,是 SA 类

似物)诱导葫芦科作物产生抗病性,研究表明,BTH 处理能抑制植株叶片内 WMV、CMV 复制,不能抑制植株叶片内 ZYMV 的复制。BTH 可能激活相关基因表达,从而诱导植株产生防御。李立梅等<sup>[54]</sup>研究发现,喷施硼能调节西瓜蔗糖代谢酶活性,促进蔗糖积累,诱导西瓜对 CGMMV 的抗性。刘喜存等<sup>[55]</sup>等研究结果显示,1 g·L<sup>-1</sup>壳聚糖、5 g·L<sup>-1</sup>硫酸亚铁和 1 g·L<sup>-1</sup>草酸处理均可使西瓜增强对病毒病的抗性,其中,1 g·L<sup>-1</sup>壳聚糖处理的防治效果最好。此外,植物源抗病毒病物质还有多羟基双萜醛提取物(WCT)、WCT-II、香菇多糖、大蒜素、丁子香酚、侧柏提取物等<sup>[56-59]</sup>。

## 3 展望

抗病毒病主要是通过提高植株抗病性、有效杜绝病毒传播和杀灭病毒等手段。

西瓜抗病毒病的研究日益深入,但抗病毒病种质资源的挖掘和创制工作仍需要注意以下问题:参考其他葫芦科作物,运用新型育种手段和高通量测序技术进行抗病毒研究;高抗栽培品种缺乏,携带抗性基因的野生种质需与栽培种质性状优势互补;另外,与抗病毒病性状连锁的标记数量较少,且遗传距离远,因此在分子层面的研究病毒侵染机制具有重要意义。

病毒病的研究中存在接种鉴定周期长的问题,生产中又多见病毒引起复合型病虫害,这需要准确调查性状,一控多防。基肥种类、菌根真菌、矿物质、套种其他作物都可影响西瓜植株的抗病性和生长状况,更需要结合当地情况进行综合分析。

病毒防疫研究也面临着检疫标准待强化、病毒变异速度快、VIGS 载体沉默脱靶、基因沉默干扰植株对非生物胁迫的耐受性等问题。研制利用基于纳米级技术的高效“RNAi 农药”进行绿色防控,在病毒-传毒介体-植物三者互作信号分子鉴定和抗病应用方面的研究逐渐深入<sup>[60-62]</sup>。

在病毒病的研究与防治工作中,应注重以抗病病毒病机制指导、挖掘培育抗病毒病西瓜品种、有效防控病毒病以保证环境安全以及农民增收。

### 参考文献

- [1] FAOSTAT[DB]. <https://www.fao.org/faostat>.
- [2] XU Y, KANG D, SHI Z, et al. Inheritance of resistance to Zucchini yellow mosaic virus and Watermelon mosaic virus in watermelon[J]. Journal of Heredity, 2004, 95(6): 498-502.
- [3] GUNER N, RIVERA-BURGOS L, WEHNER T C. Inheritance of resistance to Zucchini yellow mosaic virus in watermelon[J].

- HortScience 2018, 53(8): 1115-1118.
- [4] STRANGE E B, GUNER N, PESIC-VANESBROECK Z, et al. Screening the watermelon germplasm collection for resistance to *Papaya ringspot virus type- W*[J]. Crop Science, 2002, 42, 1324-1330.
- [5] 刘洁. 西瓜抗黄瓜绿斑驳花叶病毒病遗传分析与抗性基因定位研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [6] MARTIN-HERNANDEZ A M, PICO B. Natural resistances to viruses in cucurbits[J]. Agronomy, 2020, 11(1): 23.
- [7] GUNER N, PESIC-VANESBROECK Z, RIVERA-BURGOS L, et al. Screening for resistance to *Zucchini yellow mosaic virus* in the watermelon germplasm[J]. HortScience, 2019, 54(2): 206-211.
- [8] AZEVEDO S M D, MALUF W R, FARIA M V, et al. Inheritance of resistance to the *Papaya ringspot virus-watermelon strain* (PRSV-W) from watermelon accession 'PI 595201' [J]. Crop Breeding & Applied Biotechnology, 2012, 12(1): 67-75.
- [9] WU S, WANG X, REDDY U, et al. Genome of Charleston Gray, the principal American watermelon cultivar, and genetic characterization of 1 365 accessions in the U.S. National Plant Germplasm System watermelon collection[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12): 1-13.
- [10] 康宇静, 安水新. 西瓜抗 ZYMV 杂交育种的关键技术[J]. 农业科技通讯, 2014(2): 210-212.
- [11] LEVI A, HARRIS-SHULTZ K R, LING K S. USVL-370, a *Zucchini yellow mosaic virus*-resistant watermelon breeding line[J]. HortScience, 2016, 51(1): 107-109.
- [12] LEVI A, LING K S. USVL-380, a *Zucchini yellow mosaic virus*-resistant watermelon breeding line[J]. HortScience, 2017, 52(10): 1448-1450.
- [13] 马少芹, 许勇, 宫国义, 等. 西瓜 PRSV-W 和 ZYMV-CH 抗性的遗传与连锁分析[J]. 果树学报, 2005, 22(6): 135-137.
- [14] 马少芹, 许勇, 张海英, 等. 西瓜抗小葫芦黄花叶病毒基因的连锁分子标记研究[J]. 植物病理学报, 2006, 36(1): 68-73.
- [15] LING K S, HARRIS K, MEYER J D F, et al. Identification of a CAPS marker in an *eIF4E* gene linked to *Zucchini yellow mosaic virus* resistance in watermelon[C]//Cucurbitaceae 2008. Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae. Avignon (France), 2008: 213-218.
- [16] 徐向丽, 郭绍贵, 宫国义, 等. 西瓜抗病毒基因 *zym-CH* 的比较图谱定位[J]. 园艺学报, 2009, 36(2): 227-232.
- [17] LI X, AN M, XIA Z, et al. Transcriptome analysis of watermelon (*Citrullus lanatus*) fruits in response to *Cucumber green mottle mosaic virus* (CGMMV) infection[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 16747.
- [18] NAGESH G C, THONTADARYA R N, SWAMY K M, et al. Mapping quantitative trait loci for resistance to *Watermelon bud necrosis orthospovirus* in watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum & Nakai][J]. Euphytica, 2020, 216(7): 104.
- [19] ALVES A F, NASCIMENTO I, TICONABENAVENTE C A, et al. Inheritance of the resistance of the watermelon accession PI 595201 to a PRSV-W isolate from the State of Tocantins[J]. Bragantia, 2014, 73(2): 138-142.
- [20] 张建新, 吴云锋, 王睿, 等. 西瓜花叶病毒中国分离株全基因组核苷酸序列测定[J]. 病毒学报, 2007, 23(2): 153-156.
- [21] VERMA R, MISHRA M, MARWAL A, et al. Identification, genetic diversity and recombination analysis of *Watermelon mosaic virus* isolates[J]. 3 Biotech, 2020, 10(6): 257.
- [22] 姜军, 吴楠, 辛敏, 等. 高通量测序发现河南开封、中牟西瓜病毒病由多种病毒复合感染导致[J]. 植物病理学报, 2020, 50(3): 286-291.
- [23] 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.
- [24] 黄学森, 牛胜鸟, 王锡民, 等. 西瓜转基因抗病毒病新材料 BH-1[J]. 中国西瓜甜瓜, 2004, 17(1): 9-11.
- [25] 王慧中, 赵培洁, 徐吉臣, 等. 转 WMV-2 外壳蛋白基因西瓜植株的病毒抗性[J]. 遗传学报, 2003, 30(1): 70-75.
- [26] PARK S M, KWON J H, LIM M Y, et al. CGMMV tolerance test of CGMMV-CP transgenic watermelon rootstock and establishment of transgenic line[J]. Journal of Plant Biotechnology, 2007, 34(1): 11-17.
- [27] HUANG Y C, CHIANG C H, LI C M, et al. Transgenic watermelon lines expressing the nucleocapsid gene of *Watermelon silver mottle virus* and the role of thiamine in reducing hyperhydricity in regenerated shoots[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 2010, 106(1): 21-29.
- [28] YU T A, CHIANG C H, WU H W, et al. Generation of transgenic watermelon resistant to *Zucchini yellow mosaic virus* and *Papaya ringspot virus type W*[J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(3): 359-371.
- [29] LIU L, GU Q, IJAZ R, et al. Generation of transgenic watermelon resistance to *Cucumber mosaic virus* facilitated by an effective Agrobacterium-mediated transformation method[J]. Scientia Horticulturae, 2016, 205(6): 32-38.
- [30] PEREZ-DE-CASTRO A, ESTERAS C, ALFARO-FERNANDEZ A, et al. Fine mapping of *wmv1551*, a resistance gene to *Watermelon mosaic virus* in melon[J]. Molecular Breeding, 2019, 39(7): 93.
- [31] GUIU-ARAGONES C, MONFORTE A J, SALADIE M, et al. The complex resistance to *Cucumber mosaic cucumovirus* (CMV) in the melon accession PI 161375 is governed by one gene and at least two quantitative trait loci[J]. Molecular Breeding, 2014, 34(2): 351-362.
- [32] ARAGONES V, PEREZ A, CORDERO T, et al. A *Watermelon mosaic virus* clone tagged with the yellow visual maker phytoene synthase facilitates scoring infectivity in melon breeding programs[J]. European Journal of Plant Pathology, 2019, 153(4): 1317-1323.
- [33] CHANDRASEKARAN J, BRUMIN M, WOLF D, et al. Development of broad virus resistance in non-transgenic cucumber using CRISPR/Cas9 technology[J]. Molecular Plant Pathology, 2016, 17(7): 1140-1153.
- [34] 刘华威, 罗来鑫, 朱春雨, 等. 黄瓜绿斑驳花叶病毒病防治研究进展[J]. 植物保护, 2016, 42(6): 29-37.
- [35] 张沙沙. 西葫芦 ZYMV 抗病基因紧密连锁分子标记的开发及

- 育种应用[D].河北邯郸:河北工程大学,2020.
- [36] 牙库甫江·阿西木,阿斯古丽·伊斯马伊力,王韵婧,等.植物抗病毒基因工程研究进展[J].生物工程学报,2015,31(6):976-994.
- [37] 刘静,畅志坚,郭慧娟,等.植物NBS类R基因的分类、进化、调控及应用[J].山西农业科学,2016,44(3):423-426.
- [38] LIN X, ZHANG Y, KUANG H H, et al. Frequent loss of lineages and deficient duplications accounted for low copy number of disease resistance genes in Cucurbitaceae[J]. BMC Genomics, 2013, 14: 335.
- [39] BRANHAM S E, WECHTER W P, LING K S, et al. QTL mapping of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 2 and *Papaya ringspot virus* in *Citrullus amarus*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(2): 677-687.
- [40] LING K S, HARRIS K R, MEYER J D F, et al. Non-synonymous single nucleotide polymorphisms in the watermelon *elf4E* gene are closely associated with resistance to *Zucchini yellow mosaic virus*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 120(1): 191-120.
- [41] OGATA T, KIDA Y, ARAI T, et al. Overexpression of tobacco ethylene response factor *NtERF3* gene and its homologues from tobacco and rice induces hypersensitive response-like cell death in tobacco[J]. Journal of General Plant Pathology, 2012, 78(1): 8-17.
- [42] 张凤桐.马铃薯Y病毒分离物A12株系鉴定及致病机理[D].山东泰安:山东农业大学,2019.
- [43] 牛胜鸟.病毒基因介导的抗性机制及抗病毒转基因西瓜的研究[D].北京:中国农业大学,2004.
- [44] ISLAM W, ZAYNAB M, QASIM M, et al. Plant-virus interactions: disease resistance in focus[J]. Hosts and Viruses, 2017, 4(1): 5-20.
- [45] LIU M, LIANG Z, ARANDAM A, et al. A *Cucumber green mottle mosaic virus* vector for virus-induced gene silencing in cucurbit plants[J]. Plant Methods, 2020, 16: 9.
- [46] MOYA-RUIZ C D, PILAR RABADAN, MIGUEL JUAREZ, et al. Assessment of the current status of *Potyvirus* in watermelon and pumpkin crops in Spain: epidemiological impact of cultivated plants and mixed infections[J]. Plants, 2021, 10(1): 138.
- [47] 吴会杰,彭斌,康保珊,等.MNSV p42与寄主因子3-HIBADH互作[J].植物病理学报,2021,51(4):583-591.
- [48] 王杰,张大伟,方琴.无子嫁接西瓜抗病毒的生理生化机制研究[J].安徽农业大学学报,2002(4):336-339.
- [49] 赵任飞.西瓜绿斑驳病毒病综合防治技术[J].现代农业,2011(5):80-81.
- [50] PEREIRA O, BARBOSA R D, FERREIRA L D, et al. Biological aspects and feeding behavior of cotton aphid in watermelon cultivars submitted to silicon application[J]. Arquivos do Instituto Biologico, 2020, 87.
- [51] BOYHAN G, NORTON J D, JACOBSEN B J, et al. Evaluation of watermelon and related germplasm for resistance to *Zucchini yellow mosaic virus*[J]. HortScience, 1992, 27(11): 1173.
- [52] 黄学森,牛胜鸟,王锡民,等.转基因抗病毒四倍体西瓜的培育[J].中国瓜菜,2007,20(6):1-4.
- [53] 闫涛.BTH诱导葫芦科作物抗病毒研究[D].郑州:河南农业大学,2009.
- [54] 李立梅,吴元华,赵秀香.硼对西瓜蔗糖代谢的影响及对黄瓜绿斑驳花叶病毒的抗性诱导[J].中国农业大学学报,2010,15(3):57-62.
- [55] 刘喜存,董彦琪,赵卫星,等.不同化学药剂诱导西瓜抗病毒试验[J].中国瓜菜,2014,27(3):50-52.
- [56] 秦晋一.植物源农药WCT化学成分分离与鉴定[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2009.
- [57] 尤晓明,王显涛,李洋,等.一种用于防治西瓜病毒病的组合物:CN104542591A[P]2015-04-29.
- [58] 许兴志,段富强,韦能春,等.一种含丁子香酚的抗病毒组合物:CN107637603A[P]2018-01-30.
- [59] ELBSHEHY E K F, METWALI E M R, ALMAGHRABLOO A. Antiviral activity of *Thuja orientalis* extracts against *Watermelon mosaic virus* (WMV) on *Citrullus lanatus*[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2015, 22(2): 211-219.
- [60] 叶健.农作物病毒病害绿色防控技术创新[J].科技促进发展, 2019(4):7.
- [61] CHASE O, FERRIOL I, LOPEZ-MOYA J J. Control of plant pathogenic viruses through interference with insect transmission[M]//GAUR R K, KHURANA S M P, SHARMA P, et al. Plant Virus-Host Interaction (Second Edition), Academic Press, 2021: 537-551.
- [62] SHI X B, ZHANG Z, ZHANG C, et al. The molecular mechanism of efficient transmission of plant viruses in variable virus-vector-plant interactions[J]. Horticultural Plant Journal, 2021, 7(6): 501-508.