

# 西瓜分子标记辅助育种研究与应用进展

张金鹏, 金鑫, 赵艳菲, 陈莹, 惠长敏

(吉林省蔬菜花卉科学研究院 长春 130033)

**摘要:** 随着西瓜高质量基因组图谱的绘制, 大量的功能基因被发现和鉴定, 并开发了与目标性状紧密连锁的分子标记, 从而应用于西瓜育种。通过对西瓜相关基因定位和连锁标记开发的总结, 综述了分子标记在西瓜抗枯萎病、白粉病等抗病虫育种, 糖度、硬度等品质性状改良育种和果实、植株、种子农艺性状改良育种中的研究和应用进展, 为西瓜分子标记辅助育种提供参考。并对西瓜分子标记辅助育种工作进行了展望。

**关键词:** 西瓜; 分子标记; 育种

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2022)04-001-07

## Research and application progress of watermelon molecular marker assisted breeding

ZHANG Jinpeng, JIN Xin, ZHAO Yanfei, CHEN Ying, HUI Changmin

(Jilin Academy of Vegetables and Flowers Sciences, Changchun 130033, Jilin, China)

**Abstract:** A large number of functional genes have been discovered and identified with the development of high-quality reference genomes of watermelon. Molecular markers closely linked to target traits have been developed for application in watermelon breeding. This paper summarized the related work of gene identification and linkage marker development in watermelon. We reviewed the progresses of research and application molecular markers in watermelon breeding including the resistance to Fusarium wilt and powdery mildew, the quality traits such as sugar content and firmness, the agronomic traits such as fruits, plants and seeds for molecular marker-assisted breeding of watermelon. We also prospected the future work of molecular marker-assisted breeding in watermelon.

**Key words:** Watermelon; Molecular markers; Breeding

西瓜(*Citrullus lanatus*)是世界十大水果之一, 我国是世界第一大西瓜生产国和消费国, 西瓜的栽培面积和产量居世界首位<sup>[1]</sup>。优良的西瓜品种是保障高效、优质生产的基础。近年来, 我国的西瓜科研和育种工作取得了较大进展, 完成了高质量的西瓜基因组序列图谱, 通过大规模基因组重测序揭示了西瓜果实品质与抗性的选择驯化历程<sup>[2-3]</sup>, 并解析了糖分积累、糖酸代谢、瓤色进化、风味形成等重要代谢途径的分子机制, 对西瓜果实品质、植株形态、抗病抗逆等重要农艺性状进行了基因定位, 开发了大量与目标性状紧密连锁的分子标记。为分子标记辅助西瓜育种奠定了坚实的基础, 极大地促进了分子标记辅助选择在西瓜品种改良和新品种选育

中的应用和发展, 并利用该技术育成早熟、抗病、优质、丰产的京欣系列西瓜品种<sup>[4]</sup>和系列优质、抗逆(抗病、耐湿、耐盐等)、综合性状优良的无籽西瓜新品种<sup>[5]</sup>。刘文革<sup>[6]</sup>对西瓜重要农艺性状功能基因遗传和定位信息进行了总结, 综述了西瓜遗传育种研究进展并对前景进行展望, 具有重要参考意义。利用分子标记辅助选择能够容易、快捷、精确选择具有目标基因或性状的西瓜育种材料, 实现对目的基因的跟踪; 同时不受环境因素和生长时期的影响, 避免表型选择不准确和受时间限制; 减少了田间工作量, 提高了育种效率, 加快了西瓜育种进程, 具有重要研究意义和应用价值。现就分子标记技术辅助西瓜育种研究与应用总结如下。

收稿日期: 2021-11-04; 修回日期: 2022-03-01

基金项目: 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(CARS-25); 吉林省科技发展计划项目(202537NY010581044); 吉林省部门预算基本科研经费项目

作者简介: 张金鹏, 男, 助理研究员, 从事西瓜育种和栽培研究。E-mail: zhangjp0601@163.com

通信作者: 惠长敏, 女, 研究员, 从事西瓜育种和栽培研究。E-mail: huichm@126.com

## 1 抗病虫育种

### 1.1 抗枯萎病

西瓜枯萎病是导致西瓜生产中产量和品质下降、甚至绝收的真菌土传病害,西瓜抗枯萎病相关分子标记研究相对较早,已经开发出多个与枯萎病抗性紧密连锁的分子标记,并广泛应用于西瓜抗枯萎病种质筛选和新品种选育之中。张屹等<sup>[7]</sup>研究表明,栽培西瓜对枯萎病生理小种 1 的抗性受显性单基因控制,开发了 3 个抗西瓜枯萎病菌生理小种 1 的 CAPS/dCAPS 标记 7716\_fon、7419\_fon 和 4451\_fon,在 164 份优良西瓜育种材料中进行了验证,3 个标记与田间抗病表型性状的符合率分别为 98.7%、96.9%、80.4%,可以有效区分栽培西瓜对枯萎病菌生理小种 1 的抗病、感病性,为西瓜栽培品种枯萎病抗性改良建立了有效的技术手段。REN 等<sup>[8]</sup>开发了用于检测西瓜枯萎病生理小种 1 抗性基因 *Fon-1* 的 SNP 标记 Chr1SNP\_502124,在 231 株 F<sub>2</sub> 种群中进行了测试,小种 fon 1 接种后第 21 天,229 株植物的表型与基于该 SNP 标记预测的基因型一致。李娜等<sup>[9]</sup>对西瓜枯萎病生理小种 1 抗性进行了 QTL 精细定位,将 fon 1 的置信区间锁定在 1 号染色体的 459 624~704 880 bp,缩减至 246 kb 的物理距离,开发了 InDel 标记,并在 130 份西瓜资源中分析验证,与田间抗病表型性状的符合率达到 70.8%,同时该标记简便实用、高效低耗。焦荻等<sup>[10]</sup>使用 SNP 标记对各世代群体进行分子标记辅助选择及苗期抗病性接种鉴定,在构建的 673 株 BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub> 代自交群体中检测到 29 株纯合基因型(AAAA)抗病单株,占总检测株数的 4.31%,与苗期抗病性接种鉴定结果符合度达到 100%。利用西瓜枯萎病分子标记辅助育种体系,焦定量等<sup>[11]</sup>选育了 2 个高抗枯萎病西瓜品种科优 102 和津早 30;范敏等<sup>[12]</sup>选育了 3 个抗性达中抗以上的西瓜新品种红和平、天成和丰华 21;羊杏平<sup>[13]</sup>和徐锦华等<sup>[14]</sup>选育了早抗京欣和苏蜜 5 号等系列抗病品种。

### 1.2 抗白粉病

西瓜白粉病主要危害西瓜叶片、叶柄和茎,限制叶片的光合作用,影响西瓜品质和产量。KIM 等<sup>[15-16]</sup>发现了与西瓜白粉病抗性紧密连锁的标记物 OP-483,并转化为 SNP 标记 MCA-A/G,研究认为,西瓜抗白粉病性状受不完全显性单基因控制,候选基因位于 2 号染色体(Chr02)上,检测到的 *pmr2.1*,解释了 80.0%的表型变异。MANDAL 等<sup>[17]</sup>通过对

西瓜-白粉病互作过程中的抗性信号解析发现,抗性基因座是显性基因,抗性基因被鉴定为 *ClaPMR2*,在 20 个测试品系中与具有白粉病抗性个体中的抗性基因座共分离,*ClaPMR2* 基因可用于西瓜抗白粉病分子标记辅助育种,具有重要价值。姬万丽等<sup>[18]</sup>以 198 份不同种质资源类型的西瓜为试验材料,运用 CAPS 标记技术分别对这些种质资源进行抗白粉病、枯萎病基因型分析,其中 35 份表现为抗白粉病基因型,还发现了 23 份兼抗枯萎病和白粉病的材料。

### 1.3 抗炭疽病

西瓜炭疽病在西瓜整个生长周期均可发生,叶片、茎蔓、果实均能感病,严重危害西瓜生产。JANG 等<sup>[19]</sup>研究表明,西瓜炭疽病抗性由单个显性等位基因决定,发现炭疽病抗性的表型变异可通过位于 *Cla001017* 的外显子上 CL14-27-9 SNP 的基因型来验证。张敬敬等<sup>[20]</sup>使用已开发的西瓜抗炭疽病、抗枯萎病、抗白粉病分子标记,利用高通量分型 KASP 技术对 130 份西瓜种质相关的基因进行了检测,19 份材料含抗炭疽病基因,5 份材料同时含抗炭疽病基因和抗枯萎病基因,1 份材料同时含抗炭疽病基因和抗白粉病基因,1 份材料同时含有 3 种抗病基因。易丽聪等<sup>[21]</sup>利用已报道的西瓜抗枯萎病、炭疽病和白粉病分子标记对 230 份西瓜种质资源进行抗病性鉴定,分别筛选出相应的抗性种质 60 份、20 份和 35 份,其中,兼抗炭疽病和枯萎病的资源 6 份,兼抗炭疽病和白粉病的资源 6 份。武彦荣等<sup>[22]</sup>利用高通量抗多种病害分子标记辅助选择与常规育种技术相结合的高效育种技术体系,创制出枯萎病、白粉病、炭疽病单抗或多抗西瓜骨干自交系 18 份,其中 JB-3 同时抗 3 种病害;培育出 4 个设施多抗优质丰产耐贮运西瓜新品种华欣 2 号、美胜、星研七号、美佳。

### 1.4 抗蔓枯病

蔓枯病是西瓜的主要病害之一,主要危害瓜蔓、叶片和果实。关于西瓜蔓枯病抗性的分子机制研究相对较少,有研究表明,西瓜蔓枯病抗性可能与多个基因座有关<sup>[23-24]</sup>。HASSAN 等<sup>[25]</sup>确定了 6 个可能参与西瓜对致病菌感染的反应候选基因,包括 Chr8 上的 *Cla012430*、*Cla012433* 和 *Cla012439* 以及 Chr1、Chr2 和 Chr5 上的 *Cla001821*、*Cla019863* 和 *Cla020705*,为进一步开展功能研究和开发抗蔓枯病西瓜分子标记提供了基础。LEE 等<sup>[26]</sup>研究表明,8 号染色体上的 qLL8.1 和 qSB8.1 两个 QTL 被

确定为主要 QTL,6 号染色体上的 qSB6.1 被确定为次要 QTL,同时为了验证 qLL8.1 和 qSB8.1 的 QTL 效应,将 2 个侧翼标记 (chr8\_WGRS240 和 chr8\_WGRS(3)185) 转化为 KASP 标记,并在 9 个西瓜种质和 13 个商业栽培品种中进行验证,6 个种质对蔓枯病具有高抗性并具有抗性基因型。GIMODE 等<sup>[27]</sup>确定了 3 个与蔓枯病抗性相关的 QTL (CIGSB3.1、CIGSB5.1 和 CIGSB7.1),解释了 6.4%~21.1% 的表型变异,针对 CIGSB5.1 和 CIGSB7.1 开发标记用于西瓜分子标记辅助育种,并提出 *CICG07G013230* 作为西瓜蔓枯病抗性的候选基因。

### 1.5 抗细菌性果斑病

细菌性果斑病由西瓜嗜酸菌引起,在西瓜各个生长期均能发生,是一种毁灭性病害。栽培西瓜的细菌性果斑病抗性大多数来源于其近缘种饲用西瓜,且由于受环境影响强烈、低遗传力和显著的基因型与环境的相互作用而变得复杂,尚未发现具有免疫性的种质。BRANHAM 等<sup>[28]</sup>利用抗细菌性果斑病 (USVL246-FR2) 和易感细菌性果斑病 (USVL114) 品系之间杂交建立的重组自交系群体,研究叶片对西瓜细菌性果斑病菌的抗性,确定了 6 个与叶片细菌性果斑病抗性显著相关的 QTL,每个 QTL 解释了种群中细菌性果斑病抗性变异的 5%~15%,其中,3 个 QTL (qAc-1.1、qAc-2.1 和 qAc-8.1,分别位于 1、2 和 8 号染色体) 解释了最高比例的变异。WU 等<sup>[29]</sup>在饲用西瓜和黏籽西瓜第 10 号染色体上鉴定了 2 个 QTL 可用于分子标记的开发,构建抗性基因,以提高栽培西瓜对细菌性果斑病的抗性。

### 1.6 抗病毒病和蚜虫

西瓜病毒病主要通过种子带菌和蚜虫汁液传播。刘洁<sup>[30]</sup>对西瓜抗黄瓜绿斑驳花叶病毒病进行遗传分析与抗性基因定位研究,结果表明,西瓜病毒病抗性由多对隐性基因控制,初步定位了西瓜抗黄瓜绿斑驳花叶病毒的候选基因位于 4 号染色体 20.95~21.96 Mb 的关联区域,关联区域内共注释到 56 个基因。高宁宁等<sup>[31]</sup>利用 SRAP 分子标记对 51 份西瓜抗、感病毒病种质资源遗传多样性分析,为加速西瓜抗病毒病新品种的选育进程提供理论参考,发现抗病毒型与感病毒型西瓜种质的亲缘关系较近,遗传多样性丰富度不高。马少芹等<sup>[32]</sup>研究了西瓜抗小西葫芦黄花叶病毒基因的连锁分子标记,成功转化的 SCAR 标记 SCAK13-644 在小西葫芦

黄花叶病毒中国株系抗性转育后代自交系上得到了验证,表明该标记可以作为西瓜抗病毒病辅助选择的分子标记。徐雪莲<sup>[33]</sup>研究发现,西瓜抗蚜性由单显性核基因控制,且能稳定遗传,并从 89 个随机引物中筛选得到 1 个与西瓜抗蚜性基因连锁的分子标记 W04530,并转化为 SCAR 标记 W04-S,在 F<sub>2</sub> 群体和供试抗、感品种中进行了验证,为今后西瓜抗蚜种质资源的筛选与鉴定、抗蚜性分子辅助育种的选择奠定了基础。

## 2 品质改良育种

品质性状是西瓜新品种选育过程中最重要的目标之一,随着人们对美好生活的向往,高品质、多样化、独具特色的西瓜越来越受到市场欢迎,而且经济效益更高。高效的分子标记辅助选择更能加快优质特色西瓜新品种的选育速度,有效促进西瓜新品种品质改良。近年来,西瓜果实糖度、果肉硬度、果实 pH、耐裂性、果实苦味等品质性状是研究和应用的热点。许勇团队<sup>[34-36]</sup>全面系统解析了西瓜果实“甜蜜”基因 4 个重要节点进化的分子机制,建立了高效转育高糖、高品质的西瓜分子标记辅助育种技术体系,结合常规育种技术,从野生材料引入了抗病、硬脆果肉、抗裂、耐贮运等优异基因,培育了京美系列西瓜品种。高磊等<sup>[37]</sup>利用 SSR 标记对西瓜果肉硬度性状的连锁分析发现,位于第 6 染色体上的标记 BVWS00954 与控制西瓜果肉硬度的基因连锁。SUN 等<sup>[38]</sup>通过西瓜果肉硬度的连锁图谱和转录组分析,将控制西瓜果肉硬度的主要基因定位于 2 号染色体和 8 号染色体,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。ANEES 等<sup>[39]</sup>研究发现,参与细胞壁生物合成和乙烯途径的 8 个基因为果实硬度基因调控模块中的枢纽基因,分别是 *Cla012351*、*Cla004251*、*Cla004120*、*Cla009966*、*Cla006648*、*Cla007092*、*Cla004119*、*Cla018816*。

糖和有机酸含量对西瓜果实风味形成起重要作用,果实糖度和硬度一直是育种的重要目标性状,被育种家所重视,西瓜的酸味、苦味、耐裂等风味或性状也逐渐引起育种家的兴趣。高磊<sup>[40]</sup>对西瓜果实酸味性状的主效基因进行了精细定位,发现仅有 *Cla009218* 和 *Cla009226* 这 2 个基因在不同果实酸味的材料中差异表达,可能对西瓜果实中有机酸的积累起决定作用。JAWAD 等<sup>[41]</sup>挖掘到了 38 个与西瓜果实糖酸合成与转运相关的关键基因,为提高

西瓜果实品质和风味分子标记辅助育种奠定了重要基础。江海坤<sup>[42]</sup>对西瓜裂果机制及其分子标记进行了研究,筛选出的引物 me8-em1 可能是与裂果相关的 SRAP 标记。李兵兵<sup>[43]</sup>和 GONG 等<sup>[44]</sup>发现,西瓜苦味是显性性状,结合遗传图谱和精细定位推测基因 *Cla011508* 为控制西瓜果实苦味的候选基因,并获得与目标性状紧密连锁的分子标记,可用于西瓜分子标记辅助育种。以上研究涵盖了鲜食西瓜重要的品质性状,可以作为西瓜新品种品质改良重要、高效的辅助手段。在不同西瓜育种群体中应用时应事先验证标记的有效性,从而准确、快速筛选育种目标基因。刘文革团队<sup>[45-47]</sup>通过西瓜分子标记技术、离体细胞染色体加倍技术与传统的杂交育种技术有机结合,选育出高番茄红素、瓜氨酸含量的高品质西瓜新品种绿野无籽、金兰无籽等,利用 SSR 分子标记筛选具有酸味的西瓜株系并筛选出了酸甜风味西瓜株系 SW。

### 3 其他农艺性状改良育种

#### 3.1 果实性状

果实性状在西瓜新品种选育过程中能够最直观地显示品种特色,不同的果肉颜色、果皮颜色、果皮覆纹和果实形状极大丰富了西瓜果实类型的多样化,也是新品种选育的重要目标性状。关于西瓜果肉颜色、果实形状、果皮颜色、果皮覆纹、果粉等性状紧密连锁的分子标记也被相继开发和利用。ZHANG 等<sup>[48]</sup>研究明确了西瓜红瓢基因功能,并揭示了转录后翻译及蛋白水平调控是果肉细胞类胡萝卜素代谢的有效途径,丰富了果实类胡萝卜素代谢途径调控理论,并为高品质西瓜育种提供了理论依据。LI 等<sup>[49]</sup>确定了一个调控西瓜的鲜红色果肉颜色的显性基因  $Y^{cr}$ ,将其定位到 6 号染色体上的一小段区域内,开发了 2 个 Indel 标记用于深红色果肉西瓜的辅助选择。WANG 等<sup>[50]</sup>研究表明,红肉颜色是由隐性基因控制的,精细定位到第 4 号染色体上 2 个候选基因 *Cla005011* 和 *Cla005012*,开发了能够区分西瓜红色和黄色果肉的 CAPS 标记,并在 81 个西瓜种质中检测验证。SUBBURAJ 等<sup>[51-52]</sup>开发了与不同的果肉类型有共分离的 CAPS 标记,可用于区分红色、黄色和橙色的果肉颜色类型。

豆峻岭<sup>[53]</sup>发现西瓜果形长、圆受单基因控制,表现不完全显性遗传,控制西瓜果实长、圆的候选基因为 *Cla011257*,开发出了一个 InDel 标记,并在  $F_2$  群体以及 105 份自然群体中进行了验证。李娜等<sup>[54]</sup>

利用不同类型的西瓜核心种质实现了西瓜果形的分子精准鉴定,还挖掘到 2 个西瓜果形的功能变异并开发标记,为西瓜果形的分子精准鉴定提供技术支撑。PARK 等<sup>[55]</sup>定位了西瓜 3 个果皮表型的基因位点(S 位点果皮条纹有或无,D 位点果皮颜色墨绿或浅绿,Dgo 位点果皮颜色绿或黄色),这 3 个基因座位于不同的染色体上,通过分子遗传分析验证了西瓜果皮表型的三基因座模型,提出了一种快速实用的分子标记开发策略。白晶<sup>[56]</sup>研究表明,西瓜果皮绿色深浅是受多个基因调控的数量性状,并且果皮深绿色对浅绿色为不完全显性。LI 等<sup>[57]</sup>对控制西瓜果皮颜色(墨绿色 vs 浅绿色)的候选基因精细定位到 8 号染色体 142.7~154.7 cM 范围内,并获得了可能的候选基因 *CICG08G017810*,同时设计了 1 个 CAPS 标记并在 103 份西瓜种质资源中进行验证,结果表明,该标记与西瓜果皮颜色表型紧密连锁。豆峻岭<sup>[53]</sup>研究表明,西瓜果皮黄色为单基因控制,黄皮对绿皮为显性,将黄色果皮候选基因定位到 4 号染色体 59.8 kb 的区域内,并开发出了 1 个和西瓜果皮黄色紧密连锁的 SNP 标记,并且在 20 个自然群体中进行了验证,该标记可用于果皮黄色的苗期鉴定以及分子标记辅助育种。KIM 等<sup>[58]</sup>开发了用于选择 Jubilee 型条纹图案的分子标记 ws-bin6-11。栾非时等<sup>[59]</sup>对西瓜果皮蜡粉相关基因的研究表明,西瓜果皮蜡粉性状受 1 对显性基因控制,在第 8 号染色体定位到 1 个距离为 2.78 cM 控制西瓜果皮蜡粉的位点和 2 个与该位点紧密连锁的 CAPS 标记,分别为 w8-6149 和 w8-0794,利用 100 份西瓜自然群体材料分析 2 个与西瓜果皮有蜡粉紧密连锁标记的有效性,分子数据与田间数据吻合率分别为 79.0%和 72.0%。

#### 3.2 植株性状

西瓜植株性状比较丰富,像短蔓、少侧蔓等性状有利于西瓜的简约化栽培,培育栽培上省工省力、适合精简化生产的西瓜品种也是西瓜育种的一个重要方向。西瓜植株性状的分子标记辅助选择研究和应用主要在节间长度(短蔓、矮化)、无侧蔓、无卷须、裂刻叶、叶片颜色、强健根系等方面,促进了西瓜植株多样化的育种。WEI 等<sup>[60]</sup>和 GE-BREMESKEL 等<sup>[61]</sup>对西瓜节间长度和矮化性状进行了研究,开发了与短蔓性状紧密连锁的分子标记,为西瓜短蔓性状的分子标记辅助选择奠定了基础。ZHU 等<sup>[62]</sup>将 *Cldw-1* 基因精细定位在 9 号染色体上 107.00 kb 的候选区域,预测有 6 个基因位于

候选区域,其中 *Cla010337* 的表达水平在矮株系 WM102 中测试的所有组织中均显著降低。HAILESLASSIE<sup>[63]</sup>研究表明西瓜短蔓为单基因控制的隐性性状,并将候选区间定位于 9 号染色体,发现 *Cla015407* 可能是控制西瓜节间长度的候选基因;同时发现西瓜叶色后绿性状受单个隐性基因 (*dg*) 控制,并精细定位到 3 号染色体一个 53.54 kb 的区域内,表明 *CICG03G010030* 可能是控制西瓜叶色后绿的候选基因。DOU 等<sup>[64]</sup>鉴定了一个由单个隐性基因控制的侧向无枝性状,将无侧枝基因 *C1bl* 定位在西瓜 4 号染色体上,候选基因为 *Cla018392*,开发的 dCAPS 标记在 BC<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 群体中的无分枝表型共分离,并在 152 个西瓜种质中验证。WEI 等<sup>[65]</sup>定位了控制西瓜裂刻叶的基因 *CILLI*,陈鑫儿<sup>[66]</sup>对西瓜裂刻叶基因进行了精细定位,确认 *Cla018360* 为候选基因,以助力西瓜分子标记辅助选择育种。

### 3.3 种子性状

西瓜种子像西瓜果实和植株一样,丰富多彩,多样化性状明显。鲜食西瓜无籽或种子越小越好,有利于提升吃瓜的方便性和愉悦感;籽用西瓜的种子越大越好,这样能提供更加丰富的油类和蛋白质等营养物质。同时西瓜种子还具有不同的颜色,有的种子上还会有覆纹或种脐斑。关于西瓜种子性状也有一定的研究进展,已经报道关于西瓜种子大小、种皮颜色、种脐斑性状、黏籽等性状的分子标记开发和利用。LI 等<sup>[67]</sup>发现了西瓜种子大小的候选基因并精细定位,确定了 qSS4 和 qSS6 为种子大小的 2 个多效性 QTL;qSS6 分别解释了千粒重、种子长度和种子宽度表型变异的 93.00%、94.11% 和 95.26%,被定义为主要 QTL;并开发了相关分子标记用于西瓜种子大小的辅助筛选。LI 等<sup>[68]</sup>研究表明,单个显性基因控制西瓜黑色种皮,将西瓜黑色种皮的候选基因定位到 3 号染色体上 70.2 kb 的区间内,区间内命名为 *CICS1* 的 *Cla019481* 能够编码多酚氧化酶,该酶参与黑色素生物合成的氧化步骤,是西瓜黑色种皮颜色的候选基因。PAUDEL 等<sup>[69]</sup>开发了 KASP 检测和与 4 个基因座相关的 SNP 标记 UGA3\_5820134、UGA5\_4591722、UGA6\_7076766 和 UGA8\_22729513,以促进西瓜种皮颜色的标记辅助选择。张晓雨<sup>[70]</sup>确定了 *Cla019481* 为西瓜种脐斑性状的候选基因,利用开发 dCAPS 分子标记 *Zshpr101* 在 71 份材料的种质资源群体中验证,基因型与表型符合率为 69%。

## 4 展望

除上述西瓜性状分子标记之外,还有西瓜雌性系基因<sup>[71]</sup>、细胞核雄性不育<sup>[72]</sup>、重要抗逆基因<sup>[73]</sup>等紧密连锁的分子标记被挖掘和应用。SSR、CAPS、Indel、SNP-KASP 分子标记相继在西瓜育种中研究和应用,分子标记辅助选择已成为高效的育种手段应用于西瓜抗病抗逆抗虫育种、品质改良和多样化育种、适宜精简化栽培品种的选育。但是开发的分子标记在不同育种群体中的适用性有待进一步确认和研究,且大部分集中在西瓜的质量性状,对受微效多基因控制的数量性状标记的研究仍具有一定的局限性。

随着分子生物学和生物信息学的发展,分子标记辅助西瓜育种将会更加精准、实用、高效。通过分子标记辅助选择和常规育种相结合,开展西瓜育种材料鉴定、回交改良、基因聚合、轮回选择和全基因组选择是重要的研究、应用和发展方向。利用分子标记对西瓜种质资源或子代材料性状进行提前鉴定,快速高效完成西瓜育种必要的前期工作;对分子标记辅助进行前景选择和背景选择,快速渗入性状基因、改良西瓜亲本材料;对西瓜多个抗病基因或优质、有利性状基因等标记选择,辅助轮回选择聚合有利基因或多基因聚合育种;随着西瓜分子标记的增加和对全基因组的覆盖,全基因组选择育种将会大幅度提升西瓜育种的准确性和效率。加之现代育种技术的发展和應用,西瓜分子标记辅助育种也将融入基因编辑、合成生物、分子设计这个综合育种体系之内,助力西瓜现代育种,攻克卡脖子技术,从而优质、精确、简单、高效地进行育种工作。

### 参考文献

- [1] 王娟娟,李莉,尚怀国.我国西瓜甜瓜产业现状与对策建议[J].中国瓜菜,2020,33(5):69-73.
- [2] GUO S G,ZHAO S J,SUN H H, et al. Resequencing of 414 cultivated and wild watermelon accessions identifies selection for fruit quality traits[J]. Nature Genetics,2019,51(11):1616-1623.
- [3] GUO S G,ZHANG J G,SUN H H, et al. The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse accessions[J]. Nature Genetics,2013,45(1):51-58.
- [4] 2014 年度国家科学技术进步奖二等奖:“西瓜优异抗病种质创制与京欣系统新品种选育及推广”[J].园艺学报,2015,42(3):404.
- [5] 刘文革,周泉,焦定量,等.优质抗逆三倍体无籽西瓜新品种选育与应用[Z].郑州:中国农业科学院郑州果树研究所,2016-09-05.
- [6] 刘文革.“十三五”我国西瓜遗传育种研究进展[J].中国瓜菜,

- 2021, 34(12): 1-9.
- [7] 张屹, 张海英, 郭绍贵, 等. 西瓜枯萎病菌生理小种 1 抗性基因连锁标记开发[J]. 中国农业科学, 2013, 46(10): 2085-2093.
- [8] REN Y, JIAO D, GONG G Y, et al. Genetic analysis and chromosome mapping of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* (FON) race 1 and race 2 in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. Molecular Breeding, 2015, 35(9): 183.
- [9] 李娜, 王吉明, 尚建立, 等. 西瓜枯萎病生理小种 1 抗性 QTL 精细定位与 InDel 标记开发[J]. 中国农业科学, 2017, 50(1): 131-141.
- [10] 焦荻, 任毅, 宫国义, 等. 四倍体西瓜抗枯萎病生理小种 1 分子标记辅助选择技术研究[J]. 园艺学报, 2015, 42(6): 1112-1120.
- [11] 焦定量, 商纪鹏, 高素燕, 等. 抗病、优质、耐贮西瓜新品种的选育[Z]. 天津: 天津市蔬菜研究中心, 2019-12-10.
- [12] 范敏, 牛晓伟, 孙玉燕, 等. 西瓜抗枯萎病种质挖掘鉴定及抗病品种选育[Z]. 杭州: 浙江省农业科学院, 2016-11-19.
- [13] 羊杏平. 西瓜枯萎病抗性基因遗传分析、分子标记及育种研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [14] 徐锦华, 高丰, 刘广, 等. 优质、多抗设施专用西瓜新品种选育与应用[Z]. 南京: 江苏省农业科学院, 2017-05-24.
- [15] KIM K H, AHN S G, HWANG J H, et al. Inheritance of resistance to powdery mildew in the watermelon and development of a molecular marker for selecting resistant plants[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2013, 54(2): 134-140.
- [16] KIM K H, HWANG J H, HAN D Y, et al. Major quantitative trait loci and putative candidate genes for powdery mildew resistance and fruit-related traits revealed by an intraspecific genetic map for watermelon (*Citrullus lanatus* var. *lanatus*) [J]. Plos One, 2015, 10(12): e0145665.
- [17] MANDAL M K, SUREN H, KOUSIK C. Elucidation of resistance signaling and identification of powdery mildew resistant mapping loci (*ClpMR2*) during watermelon-*Podosphaera xanthii* interaction using RNA-Seq and whole-genome resequencing approach[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 14038.
- [18] 姬万丽, 袁平丽, 赵胜杰, 等. 抗枯萎病和白粉病西瓜种质的分子标记筛选研究[J]. 分子植物育种, 2017, 15(7): 2702-2710.
- [19] JANG Y J, SEO M, HERSH C P, et al. An evolutionarily conserved non-synonymous SNP in a leucine-rich repeat domain determines anthracnose resistance in watermelon[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(2): 473-488.
- [20] 张敬敬, 张海英, 潘秀清, 等. 河北省 130 份西瓜品种与种质资源抗病基因 KASP 检测分析[J]. 华北农学报, 2019, 34(2): 110-116.
- [21] 易丽聪, 王运强, 龚钰, 等. 西瓜种质抗病性的分子标记检测和人工接种鉴定[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(9): 7-14.
- [22] 武彦荣, 许勇, 党继革, 等. 西瓜多抗种质创制与设施新品种选育[Z]. 石家庄: 河北省农林科学院经济作物研究所, 2019-03-23.
- [23] GUSMINI G, SONG R H, WEHNER T C. New sources of resistance to gummy stem blight in watermelon[J]. Crop Science, 2005, 45(2): 582-588.
- [24] GUSMINI G, RIVERA-BUEGOS L A, WEHNER T C. Inheritance of resistance to gummy stem blight in watermelon[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2017, 58(1): 1477-1482.
- [25] HASSAN M Z, RAHIM M A, JUNG H J, et al. Genome-wide characterization of nbs-encoding genes in watermelon and their potential association with gummy stem blight resistance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(4): 902.
- [26] LEE E S, KIM D S, KIM S G, et al. QTL mapping for gummy stem blight resistance in watermelon (*Citrullus* spp.) [J]. Plants -Basel, 2021, 10(3): 500.
- [27] GIMODE W, BAO K, FEI Z J, et al. QTL associated with gummy stem blight resistance in watermelon[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(2): 573-584.
- [28] BRANHAM S E, LEVI A, KATAWCZIK M L, et al. QTL mapping of resistance to bacterial fruit blotch in *Citrullus amarus*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(5): 1463-1471.
- [29] 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): 2246-2258.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] 马少芹, 许勇, 张海英, 等. 西瓜抗小西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.
- [33] 徐雪莲. 西瓜抗蚜性鉴定及其机制研究[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [34] REN Y, GUO S G, ZHANG J, et al. A tonoplast sugar transporter underlies a sugar accumulation QTL in watermelon[J]. Plant Physiology, 2018, 176(1): 836-850.
- [35] REN Y, SUN H H, ZONG M, et al. Localization shift of a sugar transporter contributes to phloem unloading in sweet watermelons[J]. New Phytologist, 2020, 227(6): 1858-1871.
- [36] REN Y, LI M Y, GUO S G, et al. Evolutionary gain of oligosaccharide hydrolysis and sugar transport enhanced carbohydrate partitioning in sweet watermelon fruits[J]. Plant Cell, 2021, 33(5): 1554-1573.
- [37] 高磊, 赵胜杰, 路绪强, 等. 利用 SSR 标记对西瓜果肉硬度性状的连锁分析[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(5): 866-870.
- [38] SUN L, ZHANG Y S, CUI H N, et al. Linkage mapping and comparative transcriptome analysis of firmness in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 831.
- [39] ANEES M, GAO L, UMER M J, et al. Identification of key gene networks associated with cell wall components leading to flesh firmness in watermelon[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 630243.
- [40] 高磊. 西瓜果肉硬度和酸味性状的转录组分析及主效基因的精细定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [41] JAWAD U M, GAO L, GEBREMESKEL H, et al. Expression pattern of sugars and organic acids regulatory genes during watermelon fruit development[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 265: 109102.

- [42] 江海坤. 西瓜 (*Citrullus lanatus*) 裂果机理及其分子标记研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- [43] 李兵兵. 西瓜高密度遗传图谱构建及三个果实性状相关候选基因的精细定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [44] GONG C S, LI B B, ANEES M, et al. Fine-mapping reveals that the bHLH gene *Clal011508* regulates the bitterness of watermelon fruit[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 292: 110626.
- [45] 佚名. 功能性: 高番西瓜茄红素、瓜氨酸含量西瓜新品种[J]. *蔬菜*, 2020(1): 47.
- [46] 高磊, 赵胜杰, 路绪强, 等. 西瓜回交世代酸味株系基因型分析[J]. *中国瓜菜*, 2016, 29(4): 5-9.
- [47] 高磊, 刘文革, 赵胜杰, 等. 酸甜风味西瓜新品种‘SW’选育[J]. *中国瓜菜*, 2019, 32(8): 162.
- [48] ZHANG J, SUN H H, GUO S G, et al. Decreased protein abundance of lycopene  $\beta$ -cyclase contributes to red flesh in domesticated watermelon[J]. *Plant physiology*, 2020, 183(3): 1171-1183.
- [49] LI N, SHANG J L, WANG J M, et al. Discovery of the genomic region and candidate genes of the *Scarlet Red Flesh Color* ( $Y^{er}$ ) locus in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 116.
- [50] WANG C N, QIAO A H, FANG X F, et al. Fine mapping of lycopene content and flesh color related gene and development of molecular marker-assisted selection for flesh color in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1240.
- [51] SUBBURAJ S, LEE K, JEON Y, et al. Whole genome resequencing of watermelons to identify single nucleotide polymorphisms related to flesh color and lycopene content [J]. *Plos One*, 2019, 14(10): e0223441.
- [52] SUBBURAJ S, TU L, LEE K, et al. A genome-wide analysis of the *Pentatricopeptide Repeat* (PPR) gene family and PPR-derived markers for flesh color in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *Genes*, 2020, 11(10): 1125.
- [53] 豆峻岭. 西瓜果实及株型相关性状的遗传及分子机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [54] 李娜, 尚建立, 李楠楠, 等. 西瓜果实形状的分子精准鉴定[J]. *园艺学报*, 2021, 48(7): 1386-1396.
- [55] PARK S W, KIM K T, KANG S C, et al. Rapid and practical molecular marker development for rind traits in watermelon [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2016, 57(4): 385-391.
- [56] 白晶. 西瓜果皮颜色相关基因定位的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- [57] LI B B, ZHAO S J, DOU J L, et al. Genetic mapping and development of molecular markers for a candidate gene locus controlling rind color in watermelon [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(10): 2741-2753.
- [58] KIM H, HAN D, KANG J, et al. Sequence-characterized amplified polymorphism markers for selecting rind stripe pattern in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2015, 56(3): 341-349.
- [59] 栾非时, 吕双雪, 刘佳俊, 等. 西瓜果皮蜡粉相关基因定位研究[J]. *东北农业大学学报*, 2019, 50(8): 8-15.
- [60] WEI C H, ZHU C Y, YANG L P, et al. A point mutation resulting in a 13 bp deletion in the coding sequence of *Cldf* leads to a GA-deficient dwarf phenotype in watermelon [J]. *Horticulture Research*, 2019, 6: 132.
- [61] GEBREMESKEL H, DOU J L, LI B B, et al. Molecular mapping and candidate gene analysis for GA<sub>3</sub> responsive short internode in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(1): 290.
- [62] ZHU H Y, ZHANG M J, SUN S R, et al. A single nucleotide deletion in an ABC transporter gene leads to a dwarf phenotype in watermelon [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1399.
- [63] HAILESLASSIE G K. 西瓜叶色后绿和植株短蔓性状的遗传与分子机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [64] DOU J L, YANG H H, SUN D L, et al. The branchless gene *Cllb* in watermelon encoding a TERMINAL FLOWER 1 protein regulates the number of lateral branch [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 135(1): 65-79.
- [65] WEI C H, CHEN X E, WANG Z Y, et al. Genetic mapping of the *LOBED LEAF 1* (*CILL1*) gene to a 127.6-kb region in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. *Plos One*, 2017, 12(7): e0180741.
- [66] 陈鑫儿. 西瓜裂刻叶基因 *CILL1* 的精细定位及克隆[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [67] LI N, SHANG J L, WANG J M, et al. Fine mapping and discovery of candidate genes for seed size in watermelon by genome survey sequencing [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 17843.
- [68] LI B B, LU X Q, GEBREMESKEL H, et al. Genetic mapping and discovery of the candidate gene for black seed coat color in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1689.
- [69] PAUDEL L, CLEVINGER J, MCGREGOR C. Chromosomal locations and interactions of four loci associated with seed coat color in watermelon [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 788.
- [70] 张晓雨. 基于基因组测序信息的西瓜种脐斑性状的精细定位[D]. 郑州: 郑州大学, 2019.
- [71] 许勇, 纪高洁, 张洁, 等. 西瓜雌性系基因 *CIWIP1* 与染色体易位及连锁标记: CN103937785A [P]. 2014-07-23.
- [72] 张显, 魏春华, 张锐敏. 一种西瓜隐性细胞核雄性不育紧密连锁的 SSR 分子标记及应用: CN109593874A [P]. 2019-04-09.
- [73] 胡仲远, 张明方, 薛琴, 等. 西瓜重要抗逆基因 *AOX* 的 PCR 分子标记及其用途: CN109679971A [P]. 2019-04-26.