

DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.2024.0007

葫芦科作物遗传多样性研究进展

程晓欣^{1,2}, 闫晋强¹, 翟许玲¹, 吴智明², 江彪¹

(1. 广东省蔬菜新技术研究重点实验室·广东省农业科学院蔬菜研究所 广州 510640;

2. 仲恺农业工程学院园艺园林学院 广州 510225)

摘要: 葫芦科作物是世界第四大重要的经济作物, 由 115 个属 960 个种组成, 拥有丰富的种质资源。随着人们对产量和品质需求的提升, 如今市场上葫芦科作物的栽培品种逐渐趋于同质化, 种质资源遗传多样性变窄。系统研究葫芦科作物遗传多样性可以更全面、系统地发掘种质资源信息, 对促进育种工作的进展发挥关键作用。主要介绍葫芦科作物的起源与系统进化关系、种质资源收集情况, 并归纳总结葫芦科作物遗传多样性的相关研究, 尤其是黄瓜、南瓜、西瓜、甜瓜和冬瓜的遗传多样性研究进展与育种创新等主要成果, 以期对葫芦科作物的多样性利用和育种奠定坚实的基础。

关键词: 葫芦科; 种质资源; 遗传多样性

中图分类号: S642+S65

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)05-001-11

Research progress on genetic diversity in Cucurbitaceae crops

CHENG Xiaoxin^{1,2}, YAN Jinqiang¹, ZHAI Xuling¹, WU Zhiming², JIANG Biao¹

(1. Guangdong Key Laboratory for New Technology Research of Vegetables/Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, Guangdong, China; 2. College of Horticulture and Landscape Architecture, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, Guangdong, China)

Abstract: Cucurbitaceae is the fourth most important economic crop in the world, comprising 960 species in 115 genera and possessing rich germplasm resources. However, the cultivated species of Cucurbitaceae crops have gradually become assimilated and the genetic diversity of germplasm resources has become narrower due to long time selection for yield and high quality. A systematic study on the genetic diversity of Cucurbitaceae crops will enable us to explore their germplasm in a more comprehensive way, which would help in promoting the breeding program. In this paper, the origin of Cucurbitaceae crops and their phylogenetic relationships were introduced, and the collection of germplasm resources of Cucurbitaceae crops was explored. The authors also summarized the relevant studies of genetic diversity of Cucurbitaceae crops and breeding innovations, especially those of cucumber, pumpkin, watermelon, melon and wax gourd, which lays a solid foundation for the utilization of variety and cultivation of Cucurbitaceae crops.

Key words: Cucurbitaceae; Germplasm resources; Genetic diversity

葫芦科(Cucurbitaceae)作物是世界第四大重要经济作物, 仅次于禾本科、豆科和茄科。葫芦科作物由 115 个属 960 个种组成^[1], 包括黄瓜(*Cucumis sativus*)、南瓜(*Cucurbita pepo*, *Cucurbita moschata*, *Cucurbita agryosperma*)、苦瓜(*Momordica charantia*)、西瓜(*Citrullus lanatus*)、甜瓜(*Cucumis melo*)、冬瓜(*Benincasa hispida*)等。大多数葫芦科作物为一年生藤本植物, 少数是多年生木本、藤本、多刺灌木或乔木。叶互生、单掌状浅裂或掌状复叶, 茎有

毛, 花为黄色或白色单性花, 雌雄同株或异株, 下位子房, 果实通常是瓠果。除作为经济作物外, 一些葫芦科作物兼具药用或观赏价值^[2-4]。罗汉果(*Siraitia grosvenorii*)有止咳解暑、调节肠道、健脾胃等药用功效^[5]; 葫芦(*Lagenaria siceraria*)老熟时表面光滑、坚硬, 常作为工艺品用于观赏等^[6]。近年来, 随着人们对产量和品质需求的不断提升, 市场上葫芦科作物的栽培品种逐渐趋于同质化, 种质资源遗传多样性变窄, 严重制约了葫芦科作物产业的健康发

收稿日期: 2024-01-05; 修回日期: 2024-02-22

基金项目: 广东省级乡村振兴战略专项资金种业振兴项目(No. 2022-NPY-00-028); 广东省科技计划项目(2023A0505090005); 江门市科技计划项目(江科(2022)191号)

作者简介: 程晓欣, 女, 在读硕士研究生, 主要从事冬瓜遗传育种及相关分子生物学研究。E-mail: 1159776914@qq.com

通信作者: 江彪, 男, 研究员, 主要从事瓜类遗传育种及相关分子生物学研究。E-mail: jiangbiao@gdaas.cn

展。笔者通过对葫芦科作物起源与系统进化、种质资源概况及遗传多样性等 3 个方面进行综述,以期葫芦科作物新品种选育提供参考。

1 葫芦科作物起源与系统进化关系

葫芦科作物可能起源于晚白垩纪,与早期的葫芦科作物全基因复制事件有关。此外,在白垩纪-近古纪边界,地球上超过 75%物种的大规模灭绝事件推动了早期葫芦科作物的进化^[2]。研究发现,约 109 百万年前葫芦目和壳斗目分化,约 90 百万年~102 百万年前葫芦科常四倍体复制事件(CCT)发生,CCT 事件可能直接导致葡萄与大多数的葫芦科作物分化^[3]。

葫芦科作物具有重要的经济价值,全面而又完整的葫芦科系统发育研究为了解葫芦科进化和进行比较基因组学研究奠定了坚实的基础。目前,已有从农艺性状和分子水平研究葫芦科作物的亲缘关系、起源地和系统分化时间等研究。利用传统的分类学方法,通过卷须特征、果实类型以及种皮和花粉结构,将葫芦科分为两个亚科、11 个类群和 130 个属,其中 50 个属中每个属只有一个种^[7]。随着分子生物学的发展,不同学者通过多组学技术手段从分子水平分析了葫芦科的进化关系。研究结果表明,葫芦科主要经济作物中罗汉果族 *Siraitieae* (如罗汉果等)演化时间最长;南瓜族 *Cucurbitae* (如印度南瓜、美洲南瓜、中国南瓜、野生灰籽南瓜)与冬瓜族 *Benincaseae* (如甜瓜、黄瓜、冬瓜、葫芦、西瓜等)亲缘关系最接近,与刺瓜藤族 *Sicyoeae* (如蛇瓜、佛手瓜、广东丝瓜、丝瓜等)、苦瓜族 *Momordiceae* (如苦瓜等)、罗汉果族 *Siraitieae* 亲缘关系依次变远^[2,4,8]。但由于不完全谱系排序(ILS)和杂交等因素,使葫芦科作物系统发育基因组学的研究结果存在一定的偏差^[9]。因此,关于葫芦科作物系统进化的研究有待进一步发掘。Guo 等^[10]对 400 多份西瓜种质资源开展了基因组变异分析,共鉴定近 2000 万个 SNP,在此基础上,首次明确了西瓜 7 个种之间的进化关系,发现野生黏籽西瓜是距现代栽培西瓜亲缘关系最近的种群,也发现了利用野生西瓜进行抗性改良的基因组痕迹。Zhao 等^[11]分析了 1000 余份甜瓜种质资源的基因组变异,共鉴定了 560 余万个 SNP,群体结构分析发现,甜瓜至少经历过 3 次独立的驯化事件(两次发生在印度,一次发生在非洲),薄皮甜瓜和厚皮甜瓜亚种分别从印度不同的野生群体驯化而来。

2 葫芦科作物种质资源概况

全球主要的葫芦科经济作物主要包括翅子瓜亚科(*Zanonioidae*)和葫芦亚科(*Cucurbitoidae*)两个亚科^[12]。迄今为止,葫芦科已经成为全球重要的作物种群,其丰富的种质资源为人类提供了重要的食物来源。然而,随着人们对产量和品质的需求增加,如今市场上葫芦科作物的栽培品种逐渐趋于同质化,种质资源遗传多样性变窄。而在野生种和突变种中,存在许多优良的抗逆性状^[13-14]。因此,积极开展种质资源收集,拓展野生种、外来优良品种种质显得尤为重要^[15]。笔者对葫芦科主要经济作物包括黄瓜、南瓜、西瓜、甜瓜和冬瓜种质资源分类、用途与收集情况(表 1)进行阐述。

黄瓜(*C. sativus*, $2n=14$)属于葫芦科黄瓜属(*Cucumis* L.)黄瓜亚属中的一个种,其中黄瓜种又分为 4 个变种:栽培黄瓜变种(*var. sativus*)、哈式黄瓜变种(*var. hardwickii* Gabaev)、锡金黄瓜变种(*var. sikkimensis*)和西双版纳黄瓜变种(*var. xishuangbannanensis*)^[13]。按地区和生态学性状分类,黄瓜可分为华南型、华北型、欧洲温室型、欧美露地型、加工型及野生型等不同类型^[16]。中国农业科学院蔬菜花卉研究所收集黄瓜种质资源 5000 份左右,其他资源库收集情况如表 1 所示。

南瓜属(*Cucurbita*)作物种质资源丰富,主要包括 5 个栽培种:灰籽南瓜(*C. argyrosperma* P.)、黑籽南瓜(*C. ficifolia* B.)、印度南瓜(*C. maxima* D., 别名:笋瓜)、中国南瓜(*C. moschata* D., 别名:南瓜)和美洲南瓜(*C. pepo* L., 别名:西葫芦)^[17-18]。其中,灰籽南瓜分为两个亚种,栽培亚种 *C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma* 和野生亚种 *C. argyrosperma* ssp. *sororia*^[19]。南瓜属作物可用于鲜食,也可作为其他蔬菜的砧木使用。按照主要食用部位,分为肉用南瓜和籽用南瓜。中国南瓜在我国的种植面积最大,产量最高,以肉用为主,分为食用嫩瓜型和食用老瓜型^[20]。而灰籽南瓜种子是墨西哥人的烹饪食材,其果实也作为药材、粮食作物使用^[19]。研究发现,18 个南瓜属作物中,黑籽南瓜耐热性最好,中国南瓜耐热性次之,印度南瓜耐热性中等,美洲南瓜耐热性最差^[21],因此黑籽南瓜、中国南瓜以及印度南瓜和中国南瓜的杂交种 *Shintoza* 等是优良的砧木品种,具有抗温度胁迫、抗病虫害和耐盐碱,以及使接穗产生高质量果实的优良性状^[18]。国际粮食和农业植物遗传资源数据库(Genesys, <https://www.gene->

sys-pgr.org/)共保存南瓜种质资源 24 156 份。

西瓜(*C. lanatus*, $2n=22$)属于西瓜属(*Citrullus*)作物。根据基因型的不同,成熟西瓜果实的颜色可以从红色到粉红色、橙色、黄色以及这些颜色的混合。林德佩^[22]建议将西瓜分为 4 种、3 亚种和 4 变种,包括西瓜、药西瓜、缺须西瓜和热迷西瓜;按照生态型分类,则可分为华北生态型、东亚生态型、俄罗斯生态型、北美生态型、非洲生态型和新疆生态型;按经济用途分为有籽西瓜、无籽西瓜、少籽西瓜等^[23]。如今市场上大多销售西瓜品种为甜西瓜[*C. lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai]的栽培种,果形、果色、风味丰富多样;甜西瓜野生种与饲用西瓜[*var. citroides* (Beiley) Mansf.]是干旱地区获得水分的重要资源,也可作为动物饲料和嫁接砧木;黏籽西瓜(*ssp. mucospermus* Fursa)则以其特殊的黏液种皮而闻名,主要食用其种子,或作为籽用西瓜改良育种材料^[22,24]。截止目前,国际粮食和农业植物遗传资源数据库(Genesys, <https://www.genesys-pgr.org/>)共保存西瓜种质资源 4370 份。

甜瓜(*C. melo* L., $2n=24$)是黄瓜属(*Cucumis*)一年生蔓性植物,是世界十大水果之一,在葫芦科作物中遗传多样性丰富程度仅次于南瓜,其中白皮、绿皮、黄皮是甜瓜市场的主流皮色^[25]。Pitrat 等^[26]将甜瓜分为 2 个亚种和 16 个变种,包括厚皮甜瓜亚种(*ssp. melo*)和薄皮甜瓜亚种(*ssp. agrestis*);按用途分类,可分为菜用型(俗称:菜瓜),水果型(俗称:甜瓜)和观赏型(如香瓜 *var. dudaim*);林德佩^[27]对 Pitrat^[26]的建议作了补充和简化,按照花器子房上茸毛的多少将甜瓜种划分成 2 个亚种、10 个变种,包括短毛甜瓜亚种(*ssp. agrestis* Jeffrey)和长毛甜瓜亚种(*ssp. melo* Jeffrey)。短毛甜瓜亚种大多果肉不香,含糖量不高,作为蔬菜生食或煮食,抗性强,是良好的育种材料;而大多数商业栽培种都属于厚皮甜瓜亚种,肉软多汁有香气,如新疆特产哈密瓜、欧美品种 Piel de sapo、Muskmelon 等都属于该亚种。甜瓜种质资源丰富,国际粮食和农业植物遗传资源数据库(Genesys, <https://www.genesys-pgr.org/>)共保存甜瓜种质资源 9394 份。

冬瓜(*B. hispida* Cogn., $2n=24$)原产我国南部和印度,主要分布在我国湖南和广东及印度、泰国、缅甸等地。冬瓜产量高,耐贮藏,果实质量差异较大。冬瓜按果实形状可以分为扁圆形(如北京一串铃)、短圆柱形(如冬瓜新品种墨宝)和长圆柱形(如铁柱 2 号)3 种;按果实表皮颜色和成熟瓜表皮被蜡

粉与否,可分为青皮冬瓜(如广东青皮冬瓜)和白皮(粉皮)冬瓜(如上海白皮冬瓜);按果实大小,可分为小型冬瓜(如吉林小冬瓜)和大型冬瓜(如四川大冬瓜)^[28-32]。冬瓜种质资源收集相对较少,国际粮食和农业植物遗传资源数据库(Genesys, <https://www.genesys-pgr.org/>)保存冬瓜种质资源仅 359 份。

3 遗传多样性

遗传多样性一般以形态学表型分析及高通量测序等分子水平分析相结合,可以更全面、系统地了解某一物种的多样性,对促进育种工作的进展发挥关键作用^[15,33-34]。利用分子标记技术可以分析不同种质资源之间的亲缘关系与遗传多样性,该技术已广泛应用于黄瓜^[35]、南瓜^[17,36]、西瓜^[37]、冬瓜^[38]、节瓜^[39]、丝瓜^[40]、苦瓜^[41]、甜瓜^[42]等不同葫芦科作物。此外,随着分子检测技术的快速发展,发现单基因组测序并不能完全代表物种序列多样性,泛基因组测序成为新型的分析方法^[43]。目前,泛基因组测序已逐渐应用于葫芦科作物的遗传多样性研究^[44-46]。美国农业部成立的葫芦科作物基因组计划(cucurbit genomics project, CucCAP)通过基因分型测序(GBS)与全基因组关联分析(GWAS),对所收集的 1234 个黄瓜品种^[47]、1677 个南瓜品种^[48]、1365 个西瓜品种^[49]、2083 个甜瓜品种^[50]等进行分析,发现所收集的种质资源具有丰富的遗传多样性。葫芦科主要经济作物遗传聚类分析的相关研究如表 2^[17,37-42,51-63]所示。

3.1 黄瓜遗传多样性研究

黄瓜的形态生理性状是评估优良品种的重要指标,多以重要农艺性状与重要营养物质含量分析其遗传多样性。Pandey 等^[64]对 40 份来自印度农业研究理事会的黄瓜种质的质量性状(50%雌花开放时间、平均单果质量、茎长等)和 EST-SSR 序列进行遗传多样性分析,发现无论基于质量性状还是 EST-SSR 标记,均可将黄瓜分为 3 个类群,且所收集品种的形态生理性状多样性较分子水平多样性高。在果实外观性状研究方面,赵陆滢等^[65]对来自云南省及国外的 126 份黄瓜种质的 11 个果实外观性状进行多样性分析,发现平均遗传多样性指数为 1.505,主成分分析结果表明,前 4 个主成分因子(瓜长、瓜刺颜色、瓜横径、瓜柄长相关)累积贡献率达 79.024%;聚类分析结果表明,126 份黄瓜种质材料分成七大类(I~VII)。在果实营养成分研究方面,王壮壮等^[66]基于 64 份黄瓜核心种质的果实维生素 C

表 1 部分葫芦科作物种质资源收集情况
Table 1 Partial germplasm collections of Cucurbitaceae crops

作物 Crop	来源 Source	种质资源数 Germplasm resource number
黄瓜 <i>C. sativus</i>	美国农业部种质资源信息网 Germplasm Resources Information Network(https://npgsweb.ars-grin.gov)	1574
	中国农业科学院蔬菜花卉研究所 Institute of Vegetables and Flowers, CAAS(https://ivf.caas.cn)	5000
	中国农业科学院作物科学研究所 Institute of Crop Science, CAAS(https://www.cgris.net)	127
	荷兰植物遗传资源中心 The Centre for Genetic Resources, the Netherlands(https://cgn.websites.wur.nl)	924
	印度国家植物遗传资源局 National Bureau of Plant Genetic Resources(http://pgrportal.nbprg.ernet.in)	612
南瓜 <i>Cucurbita</i>	全球作物多样性信息门户 Genesys(https://www.genesys-pgr.org/)	24 156
	世界种子库斯瓦尔巴地球种子库 Svalbard Global Seed Vault(https://seedvault.nordgen.org/)	2547
	世界蔬菜中心基因库 World Vegetable Center Genetic Resources and Seeds(https://genebank.worldveg.org/#/overview)	1662
	美国农业部种质资源信息网 Germplasm Resources Information Network(https://npgsweb.ars-grin.gov)	1632
	德国莱布尼兹研究所 Genebank Information System(https://gbis.ipk-gatersleben.de/gbis2i/faces/index.jsf)	1055
	印度国家植物遗传资源局 National Bureau of Plant Genetic Resources(http://pgrportal.nbprg.ernet.in/)	198
	中国农业科学院蔬菜花卉研究所 Institute of Vegetables and Flowers, CAAS(https://ivf.caas.cn)	1000
	中国农业科学院作物科学研究所 Institute of Crop Science, CAAS(https://www.cgris.net/query/croplist.php#)	350
中国科学院昆明植物研究所 Kunming Institute of Botany, CAS(https://seed.iflora.cn/)	44	
西瓜 <i>C. lanatus</i>	全球作物多样性信息门户 Genesys(https://www.genesys-pgr.org/)	4370
	欧洲植物遗传资源目录 European Search Catalogue for Plant Genetic Resources(https://eurisco.ipk-gatersleben.de)	1932
	美国农业部种质资源信息网 Germplasm Resources Information Network(https://npgsweb.ars-grin.gov)	1441
	印度国家植物遗传资源局 National Bureau of Plant Genetic Resources(http://pgrportal.nbprg.ernet.in/)	264
	德国莱布尼兹研究所 Genebank Information System(https://gbis.ipk-gatersleben.de/gbis2i/faces/index.jsf)	251
	中国国家西瓜甜瓜中期库(挂靠中国农业科学院郑州果树研究所) Medium-term National Watermelon and Melon Germplasm Repository, Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS(https://www.zzgs.cn/)	4000
	中国农业科学院蔬菜花卉研究所 Institute of Vegetables and Flowers, CAAS(https://ivf.caas.cn)	1000
	中国农业科学院作物科学研究所 Institute of Crop Science, CAAS(https://www.cgris.net/query/croplist.php#)	39
甜瓜 <i>C. melo</i>	全球作物多样性信息门户 Genesys(https://www.genesys-pgr.org/)	9394
	欧洲植物遗传资源目录 European Search Catalogue for Plant Genetic Resources(https://eurisco.ipk-gatersleben.de)	4318
	美国农业部种质资源信息网 Germplasm Resources Information Network(https://npgsweb.ars-grin.gov)	3387
	世界种子库斯瓦尔巴地球种子库 Svalbard Global Seed Vault(https://seedvault.nordgen.org/)	1811
	印度国家植物遗传资源局 National Bureau of Plant Genetic Resources(http://pgrportal.nbprg.ernet.in/)	129
	中国种业大数据平台 China Seed Industry Big Data Platform(http://202.127.42.47:6010/index.aspx)	2153
冬瓜 <i>B. hispida</i> Cogn.	全球作物多样性信息门户 Genesys(https://www.genesys-pgr.org/)	359
	世界种子库斯瓦尔巴地球种子库 Svalbard Global Seed Vault(https://seedvault.nordgen.org/)	100
	中国作物种质资源信息网 Chinese Crop Germplasm Resources Information System(https://www.cgris.net/)	108
	欧洲植物遗传资源目录 European Search Catalogue for Plant Genetic Resources(https://eurisco.ipk-gatersleben.de)	37
	美国农业部种质资源信息网 Germplasm Resources Information Network(https://npgsweb.ars-grin.gov)	13

含量进行遗传多样性和聚类分析,将供试材料划分为 4 类,并筛选出 4 份稳定的高维生素 C 含量黄瓜种质。

有研究表明,黄瓜多样性低于其他黄瓜属作物。Li 等^[67]首次构建高质量黄瓜泛基因组图谱,发

现由于黄瓜染色体数量较其他黄瓜属作物少,且驯化瓶颈较其他黄瓜属作物严重,故遗传背景较窄,多样性较低。此外,多个研究者发现黄瓜遗传多样性多以地区分型为主(图 1),包括华南型、华北型、西双版纳型和欧洲型,而不同分型间也有遗传多样

表 2 葫芦科主要经济作物遗传聚类分析研究
Table 2 Genetic cluster analysis of major economics crops of Cucurbitaceae

作物 Crops	学名 Scientific name	方法 Method	结果 Result	年份 Year	参考文献 Reference
黄瓜 Cucumber	<i>C. sativus</i>	SSR 分子标记 Simple sequence repeats(SSR)molecular marker	共分为 6 个类群 Divided into six groups	2023	[51]
		SSR 分子标记 SSR molecular marker	分为 2 个主要群体 Divided into two main groups	2017	[52]
		形态学标记和 SRAP 分子标记 Morphological marker and SRAP molecular marker	分成 5 大类群 Divided into five groups	2017	[53]
南瓜 Cucurbita	<i>Cucurbita moschata</i>	形态学标记和 SSR 分子标记 Morphological marker and SSR molecular marker	分成 4 类 Divided into four groups	2023	[54]
		二极管阵列近红外技术和 ISSR 分子标记 Diode array(DDA)near infra-red (NIR) technology and the inter simple sequence repeat (ISSR)molecular marker	2 个主组、2 个分组和 4 个次级分组 Divided into two main groups, two subgroups, and four sub-subgroups	2022	[55]
		形态学标记和 SSR 分子标记 Morphological marker and SSR molecular marker	分成 4 类 Divided into four groups	2022	[56]
		SRAP 分子标记 Sequence-related amplified polymorphism (SRAP) molecular markers	分成 4 类 Divided into four groups	2015	[17]
西瓜 Watermelon	<i>C. lanatus</i>	SSR 分子标记 SSR marker	分为 5 大类 Divided into five groups	2022	[37]
		SSR 分子标记 SSR marker	分为 4 大类 Divided into four groups	2022	[57]
		SRAP 分子标记 SRAP molecular marker	分为 4 大类 Divided into four groups	2022	[58]
		SNP 标记 Single nucleotide polymorphism (SNP) marker	分为 4 组 Divided into four groups	2020	[59]
冬瓜 Wax Gourd	<i>B. hispida</i>	EST-SSR 分子标记 Expressed sequence tag-simple sequence repeats molecular marker	分为 3 个类群 Divided into three groups	2021	[38]
		SCoT 标记 Start codon targeted (SCoT)marker	分成 6 个群组 Divided into six groups	2021	[39]
丝瓜 Luffa	<i>Luffa cylindrica</i>	ISSR 分子标记 Inter simple sequence repeat(ISSR)molecular marker	分为 2 类 divided into two groups	2020	[40]
苦瓜 Bitter Gourd	<i>Momordica charantia</i>	SSR 分子标记 SSR molecular marker	分为 8 个群体 Divided into eight groups	2016	[41]
甜瓜 Sweet Gourd	<i>C. melo</i>	形态学标记和 SRAP 分子标记 Morphological marker and SSR molecular marker	分为 3 种类型 Divided into three groups	2020	[60]
		SSR 分子标记 SSR molecular marker	分为 4 组 Divided into four groups	2019	[61]
		SSR 分子标记 SSR molecular marker	分为 2 个类群 Divided into two groups	2018	[42]
葫芦 Bottle Gourd	<i>Lagenaria siceraria</i>	形态学标记和 SCoT 标记 Morphological marker and SCoT marker	分为 17 类 Divided into seventeen groups	2024	[62]
		形态学标记和 SSR 分子标记 Morphological marker and SSR molecular marker	分为 5 个类群 Divided into five groups	2022	[63]

性差异。Yang 等^[68]首次利用 Target SSR-seq 技术对 382 个黄瓜品种进行基因分型,并将黄瓜分为 4 个亚群(华南型、华北型、欧洲型和西双版纳型),分析发现群体间分化水平不高,遗传背景较窄。Zhang

等^[69]利用新型 SNP 基因分型技术将 261 份中国黄瓜品种分为 4 个亚群(华南型、华北型、西双版纳型和欧洲型),其中华南型与华北型相较于欧美型和西双版纳型遗传多样性较低。此外,该试验筛选出

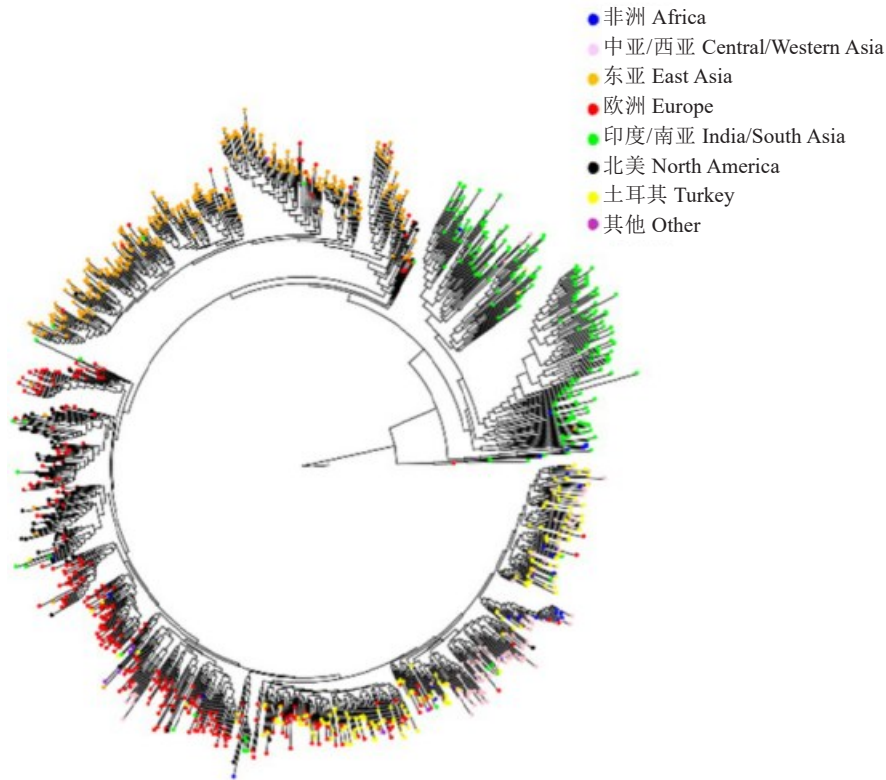


图 1 使用 BBS-SBPs 分型的 1234 个黄瓜的系统发育树^[47]
 Fig. 1 Phylogenetic tree of 1234 cucumber accessions using BBS-SBPs

了 24 个单核苷酸多样性(SNPs)位点与 29 份核心黄瓜资源。Park 等^[70]利用 Fluidigm 高通量基因分析系统对 300 份黄瓜品种(280 份来自亚洲、欧洲、美洲、非洲和 20 份来自韩国商业品种的杂交一代)进行基因分型,共筛选出 151 个 SNP 位点,并将黄瓜分为 2 个类群和 4 个亚群,多数品种按照地区分型,其中,亚洲和韩国商业品种群体内多样性高于美洲和欧洲,而亚洲、美洲和欧洲品种群体间多样性均比较高。

3.2 南瓜遗传多样性研究

通过收集不同品种或不同地域南瓜资源进行遗传多样性分析,发现南瓜种质资源间存在遗传变异与品种驯化差异。有学者通过结合多个形态生理性状和分子水平方面的研究,发现巴西南部尤其潘帕生物群落是南瓜属遗传变异最大的地区^[71]。而在非洲,Ezin 等^[72]对从非洲西部贝宁收集的 6 个地方品种通过调查表型性状(花、果实和种子)和生长参数分析遗传多样性,结果表明,27 个数量性状中 15 个表现出遗传变异,通过主成分分析将材料分为 3 组,并发现大多数性状的表型变异系数估计值高于基因型变异系数估计值。在埃及,Mady 等^[55]利用

二极管阵列近红外(NIR)技术和 ISSR 分子标记分别对 9 个埃及地方南瓜(*Cucurbita moschata* Duchesne)的化学成分(南瓜籽的脂肪、水分、蛋白质、灰分、纤维和总碳水化合物含量)和遗传多样性进行分析,发现所有被测种子化学成分数量性状的表型变异系数均高于基因型变异系数,ISSR 数据的多态性分析将 9 个地方南瓜品种划分为 2 个主类群、2 个亚类群和 4 个亚亚类群。在我国南瓜地方种质资源多样性研究方面,陈晟等^[73]以第三次全国农作物种质资源普查收集的 58 份福建地方南瓜品种资源为材料,测定种子与幼苗性状,发现材料变异系数幅度为 7.23%~54.69%,性状之间差异明显,具有丰富的遗传多样性,并将福建省南瓜地方资源划分为 3 个类群,不同类群间具有遗传差异;刘文君等^[74]从广西地区收集 284 份南瓜地方种质资源,从叶片与主蔓、果实、雌花始花期、品质,以及白粉病和病毒病抗性方面进行评价,发现广西南瓜地方资源呈现北多南少的不均衡性,且 261 份广西南瓜地方资源具有丰富的遗传变异和多样性,但该地区南瓜资源仍处于自产自用阶段,需要进一步挖掘,开发遗传性稳定的种质资源。

南瓜种质资源分子水平遗传多样性方面研究表明,由于遗传漂变或地理隔离等原因,南瓜遗传多样性变窄,而值得注意的是种间杂交可丰富遗传多样性。Lee等^[18]通过对610份南瓜种质资源进行基因分型测序分析,将材料分为3个类群和7个亚类;其中东亚、非洲和美洲种质资源分别在每个类群中聚集最多;此外,发现第一类群(主要来自东亚)的南瓜种质资源遗传多样性较窄,可能由于其与其他品种存在地理隔离,而第二类群(主要来自非洲)遗传多样性最高。Nguyen等^[75]利用二代测序技术,使用288个SNP位点对188份南瓜材料(94个F₁品种、50个育种品系和44个地方品种)进行了Fluidigm基因型分析,筛选出224个具有明显多态性的SNP标记;主成分分析和UPGMA树形图中将223份南瓜材料(包括48个F₁品种)划分为4个类群,分别代表3个南瓜品种和种间杂交品种(印度南瓜*C. maxima*,中国南瓜*C. moschata*,美洲南瓜*C. pepo*,印度南瓜×中国南瓜*C. maxima* × *C. moschata*杂交),其中种间杂交种表现出较高的遗传多样性。Sanchez-de等^[19]分析墨西哥440份灰籽南瓜的9个不相关的核微卫星位点,将材料分为19个栽培亚种群落(*ssp. argyrosperma*)和6个野生亚种群落(*ssp. sororia*),发现栽培种微卫星位点多态性高于野生种,而特有等位基因数量少于野生种,两者杂合率、近亲繁殖系数相似;使用物种分布模型分析,发现2个亚种的遗传多样性和遗传分化相似,而遗传漂变在当地规模中比区域规模中更常见。

3.3 西瓜遗传多样性研究

西瓜表型遗传多样性分析为西瓜表型特征和性状的深入理解提供帮助,同时有助于筛选和选育更具多样性和优良特性的西瓜资源或品种,但有关研究较少。王铭等^[76]对109份西瓜育种材料的12个果实相关性状指标进行遗传多样性分析,将供试西瓜育种材料按照果形和单瓜质量的差异分为4类。张晨光等^[77]对210份西瓜种质进行表型多样性分析,发现10个西瓜果实性状(中心可溶性固形物含量、边缘可溶性固形物含量、果实质量等)的变异系数平均值为30.94%,多样性指数平均值为1.41,主成分分析和聚类分析将种质资源分为6个类群,表明试验材料具有较丰富的遗传多样性。周远航等^[78]对100份籽用西瓜种质资源的21个农艺性状进行遗传多样性分析,将试验材料分为7个类群,测得7个质量性状的多样性指数范围为0.53~1.65,14个数量性状变异系数为10.41%~35.56%,表明籽

用西瓜种质资源遗传多样性丰富。以上研究均表明西瓜种质资源具有遗传多样性,同时为西瓜表型遗传多样性研究提供了思路。

西瓜分子水平遗传多样性研究为西瓜资源保护和育种提供了重要信息,尤其是对抗病和品质等复杂数量性状关键基因的发掘和新品种选育具有重要的指导意义。易丽聪等^[79]利用449个SNP标记对64份西瓜材料进行遗传多样性分析,结果表明,64份材料的最优群体结构数为4;Pandey等^[80]将来自科尼亚、色雷斯、土库曼斯坦、沙特阿拉伯和土耳其的*Citroides*(饲用西瓜)和*Lanatus*(普通西瓜)共25个西瓜基因型进行RAPD和ISSR分子标记,结果分为2个类群,包括土库曼斯坦地区收集的品种亚群和商业品种,科尼亚、色雷斯地区收集的品种亚群,为未来的育种计划提供了重要信息。Guo等^[81]首次对20份具代表性的西瓜种质进行重测序,通过 π 值和 θ_w 值评估该种质的遗传多样性,结果表明,所测种质遗传多样性比玉米、大豆和水稻低,而野生种质具有丰富的遗传多样性。Cui等^[59]在西瓜中首次对叶绿体全基因组测序,从313份材料中鉴定出82个SNP位点,根据SNP位点将样本分为4组,即*C. lanatus* subsp. *lanatus*、*C. lanatus* subsp. *mucosospermus*、*C. lanatus* subsp. *vulgaris*(美洲生态型)、*C. lanatus* subsp. *vulgaris*(亚洲生态型),遗传多样性指数依次递增,研究材料的单果质量、可溶性固形物含量、果实颜色和千粒质量在不同组间差异显著。

3.4 甜瓜遗传多样性研究

甜瓜表型性状遗传多样性研究表明,不同地区甜瓜种质资源遗传多样性具有差异。胡建斌等^[82]对我国西甜瓜种质中期库的250份国外甜瓜种质资源的19个形态性状多样性进行分析,结果表明,国外甜瓜种质资源具有丰富的形态多样性,多样性指数由高到低依次为南亚(1.512)、东北欧(1.404)、西欧(1.372)、北美(1.340)和东亚(1.281),遗传多样性分布以南亚地区(特别是印度地区)为中心,向东(北)逐渐降低;而在南欧地区,Flores-León等^[83]通过对47个西班牙甜瓜当地品种进行基因组、形态学和代谢组学分析,有效区分出Ibericus品种、Flexous品种和外来材料(Ameri, Momordica, Kachri和Agrestis),并发现他们来自共同的祖先;同时发现不同试验材料的糖和主要挥发性有机物含量有差异,可以利用这些差异材料培育新品种。在中亚地区,Maleki等^[84]通过ISSR分子标记结合10个表

型性状鉴定,对27个伊朗甜瓜地方品种(包括 *inodorous*, *cantalupensis*, *reticulatus*, *ameri*, *dudaim*)进行遗传多样性分析,分子标记将材料分为两组(有甜味与无甜味),形态学鉴定将材料分为3组。

甜瓜分子水平遗传多样性研究表明,人工选择对遗传多样性有较大影响。Hu等^[61]利用SSR分子标记将191份甜瓜材料(薄皮甜瓜 *ssp. Agrestis* 90份,厚皮甜瓜 *ssp. Melo* 58份,野生资源43份)进行遗传多样性分析,结果将甜瓜材料分为4组,同时发现厚皮甜瓜和薄皮甜瓜的分化程度最高($F_{ST}=0.380$),推测可能与甜瓜在全球范围进行分化、人工筛选和种植有关;而野生资源遗传多样性程度最高,且与薄皮甜瓜和厚皮甜瓜明显区分。Zhang等^[85]从149份甜瓜材料的重测序数据中筛选出136个SSR和164个SNP分子标记,并将材料分为5个亚类(包括 *ssp. Agrestis*、*ssp. Melo*、*muskmelon* 和2个外来材料亚类),其中由于极为狭窄的遗传背景, *ssp. agrestis* 遗传多样性较低,面临基因侵蚀的风险。Duong等^[86]收集64个越南当地甜瓜品种进行SSR和RAPD分子标记,将所测甜瓜分为7组,其中南部地区种植的 *Dua gang-monoecious* 遗传多样性最高,而平原与高地种植的甜瓜品种的分化与杂交丰富了越南地方品种的遗传多样性。Pavan等^[87]首次在甜瓜中利用基因测序分型技术对甜瓜第二多样性中心阿普利亚(意大利)的72个甜瓜品种进行遗传多样性分析,发现25422个SNP位点,将材料分为3个类群,并揭示每个类群的遗传多样性与表型变异和人工选择有关。

3.5 冬瓜遗传多样性研究

冬瓜是重要的葫芦科作物,不同地区和环境下的冬瓜种质资源显示出显著的表型差异,这为冬瓜的多样性利用和育种提供了坚实的基础。关峰等^[88]对第三次全国农作物种质资源普查与收集行动中收集到的95份江西省地方冬瓜种质资源的12个表型性状进行了遗传多样性分析,发现其具有丰富的变异,遗传多样性指数的变幅为0.479~2.103。姚金晓等^[89]利用21份冬瓜变种(节瓜)种质资源材料的14个植物学性状进行遗传多样性分析,发现叶长的变异较小,棱沟深浅和瓜面蜡粉遗传变异较大,其余11个性状属于中等变异;聚类分析将21份节瓜种质资源分为5大类,并发现材料间虽然具有一定的遗传多样性,但是大部分材料亲缘关系较近。

利用Illumina和单分子实时测序技术,Xie等^[90]完成冬瓜全基因组从头测序,构建了世界上第一张

冬瓜全基因组遗传图谱,进一步通过对146份冬瓜核心种质资源进行全基因组测序分析,将其分为野生种(W)、地方种(L)、栽培种(C)等不同类群,其中栽培种又分黑皮冬瓜(C1)和粉皮冬瓜(C2)亚群,同时发现野生种材料间遗传多样性较为丰富。此外,有研究表明,冬瓜分类与地理分布有关,推测原因可能为各地种质资源交流较少,经过长期人工选择而形成地方特色品种。张建军等^[91]利用RAPD分子标记对我国100份冬瓜种质资源的熟性和果实特征进行分析,发现扩增多态性位点30个,相似系数为0.703~0.986,聚类分析将供试材料分为两类,且3个地区(广东、四川、海南)冬瓜种质资源分别很好地聚到了一起。江彪等^[92]利用ISSR分子标记对我国各地57份冬瓜资源进行分析,发现遗传相似系数在0.26~1.00之间,大部分在0.70以上;聚类分析将供试的57份冬瓜种质划分为6个类群,类群的划分与地理来源有较高的相关性。也有研究表明,冬瓜种质资源亲缘关系与果型大小、种子类型及果皮颜色具有一定的相关性。焦贤贤等^[93]利用SSR分子标记对国内外111份冬瓜种质资源进行遗传多样性分析,发现平均遗传多样性指数为0.2601,聚类分析表明,在遗传距离为0.70的位置可将全部种质分为6个类群,通过聚类结果发现,相同果型、籽型的种质资源间亲缘关系较近,且小果型、有棱扁籽类型的种质遗传多样性较高。推测可能与试供材料来源、种类和分子标记引物差异有关。

4 展望

笔者概述了葫芦科作物种质资源收集情况,并从形态学到分子水平分析葫芦科作物的遗传多样性,结果表明,葫芦科作物拥有丰富的种质资源与遗传多样性。

研究植物遗传多样性可以通过其种群结构反映物种进化史,探讨物种濒危机制,制定科学保护策略,也能合理制定种质资源保存的取样策略^[94]。一般认为遗传多样性越丰富,物种对环境的适应能力越强。然而,随着人们对产量和品质需求的不断增长,如今市场上葫芦科作物的栽培品种逐渐趋于同质化,种质资源遗传多样性变窄。幸运的是,在野生种和突变种等种质中,存在许多优良的抗逆性状^[13-14]。积极收集野生种质资源,建立核心品种,不仅有助于了解物种进化史,还能为种质资源的创新提供新的材料,丰富葫芦科作物遗传多样性^[95-96]。

种质资源调查、收集工作,不是仅停留在植物

学和生物学性状的简单调查上,而是应进行系统鉴定,建立种质资源身份证产权保护体系,才能有效提高引种、育种效率,丰富种质资源遗传多样性^[97]。目前许多园艺作物已建立了独立的分子身份证,如茶树^[98]、葛根^[99]、辣椒^[100]等,而在葫芦科作物中仅模式植物黄瓜有相关报道^[101],其余作物应用较少。因此,构建葫芦科作物分子身份证工作亟待完成,从而为种质资源保护、创新及有效利用奠定基础。

参考文献

- [1] SCHAEFER H, HEIBL C, RENNER S S. Gourds afloat: A dated phylogeny reveals an Asian origin of the gourd family (Cucurbitaceae) and numerous oversea dispersal events[J]. *Proceedings of the Royal Society B- Biological Sciences*, 2009, 276(1658):843-851.
- [2] GUO J, XU W B, HU Y, et al. Phylotranscriptomics in cucurbitaceae reveal multiple whole-genome duplications and key morphological and molecular innovations[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(8):1117-1133.
- [3] WANG J P, SUN P C, LI Y X, et al. An overlooked paleotetraploidization in Cucurbitaceae[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, 35(1):16-26.
- [4] MA L L, WANG Q, ZHENG Y Y, et al. Cucurbitaceae genome evolution, gene function, and molecular breeding[J]. *Horticulture Research*, 2022, 9(3):uha57.
- [5] 李俊, 黄艳, 何星存, 等. 罗汉果多糖的结构研究[J]. *食品工业科技*, 2008, 29(8):169-172.
- [6] 宋文洁, 穆红梅, 张倩. 二十八个观赏葫芦品种的 RAPD 分析[J]. *北方园艺*, 2018(22):61-64.
- [7] JEFFREY C. A review of the Cucurbitaceae[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1980, 81(3):233-247.
- [8] CHOMICKI G, SCHAEFER H, RENNER S S. Origin and domestication of cucurbitaceae crops: Insights from phylogenies, genomics and archaeology[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(5):1240-1255.
- [9] BELLOT S, MITCHELL T C, SCHAEFER H. Phylogenetic informativeness analyses to clarify past diversification processes in Cucurbitaceae[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):488.
- [10] 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.
- [11] ZHAO G W, LIAN Q, ZHANG Z H, et al. A comprehensive genome variation map of melon identifies multiple domestication events and loci influencing agronomic traits[J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(11):1607-1615.
- [12] 林德佩. 葫芦科经济植物的分类及种质资源[J]. *中国瓜菜*, 2010, 23(5):41-45.
- [13] 董邵云, 苗晗, 薄凯亮, 等. 黄瓜近缘野生资源的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(6):1446-1460.
- [14] HE Y J, WEI M M, YAN Y Y, et al. Research advances in genetic mechanisms of major cucumber diseases resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:862486.
- [15] GRUMET R, MCCREIGHT J D, MCGREGOR C, et al. Genetic resources and vulnerabilities of major cucurbit crops[J]. *Genes*, 2021, 12(8):1222.
- [16] 蒋举卫, 薛红霞, 宋晓飞, 等. 109 份黄瓜种质资源主要农艺性状分析[J]. *河北农业大学学报*, 2018, 41(1):38-43.
- [17] 刘星, 祁建民, 朱忠南, 等. 应用 SRAP 标记分析金丝瓜 (*Cucurbita pepo* L.) 种质资源遗传多样性与亲缘关系[J]. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(6):1172-1178.
- [18] LEE H Y, JANG S, YU C R, et al. Population structure and genetic diversity of *Cucurbita moschata* based on genome-wide high-quality SNPs[J]. *Plants*, 2021, 10(1):56.
- [19] SANCHEZ-DE L V G, CASTELLANOS-MORALES G, GÁMEZ N, et al. Genetic resources in the "Calabaza pipiana" squash (*Cucurbita argyrosperma*) in Mexico: Genetic diversity, genetic differentiation and distribution models[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:400.
- [20] 李俊星, 刘小茜, 赵钢军, 等. 中国南瓜育种研究进展[J]. *广东农业科学*, 2021, 48(9):12-21.
- [21] 智海英, 岳青, 陈敏克, 等. 南瓜属 4 个种及种间杂种耐热性比较[J]. *山西农业科学*, 2020, 48(3):327-329.
- [22] 林德佩. 西瓜属 (*Citrullus* Schrad.) 的分类系统研究[J]. *中国瓜菜*, 2015, 28(5):1-4.
- [23] 王鸣, 侯沛. 西瓜的起源、历史、分类及育种成就[J]. *当代蔬菜*, 2006(3):18-19.
- [24] PARIS H S. Origin and emergence of the sweet dessert watermelon, *Citrullus lanatus*[J]. *Annals of Botany*, 2015, 116(2):133-148.
- [25] 梁昕景, 夏玲, 王学林, 等. 基于隶属函数法对 34 份黄皮厚皮甜瓜种质资源的综合评价[J]. *热带农业科学*, 2022, 42(3):39-44.
- [26] PITRAT M, HANELT P, HAMMER K. Some comments on infraspecific classification of cultivars of melons[J]. *Acta Horticulturae*, 2000(510):29-36.
- [27] 林德佩. 甜瓜 (*Cucumis melo* L.) 种下分类专论[J]. *中国瓜菜*, 2012, 25(5):42-46.
- [28] 谢大森, 何晓明, 彭庆务. 不同冬瓜品种营养成分分析[C]. 陕西杨凌: 中国园艺学会第六届青年学术讨论会, 2004.
- [29] 秦春梅. 冬瓜的开发价值及其利用[J]. *农产品加工*, 2014(5):44-45.
- [30] 万小童. 冬瓜风味营养物质挖掘及优异种质资源筛选[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [31] 中国农业科学院蔬菜花卉研究所. 中国蔬菜栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2009.
- [32] 谢大森, 江彪, 刘文睿, 等. 优质、抗病冬瓜多样化育种研究进展[J]. *广东农业科学*, 2020, 47(11):50-59.
- [33] 李俊清. 保护生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2012.
- [34] 迟德富, 孙凡, 严善春. 保护生物学[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2005.
- [35] 陈劲枫, 庄飞云, 逯明辉, 等. 采用 SSR 和 RAPD 标记研究黄瓜属 (葫芦科) 的系统发育关系[J]. *植物分类学报*, 2003(5):427-435.

- [36] 陶爱芬,魏嘉俊,刘星,等.应用 SRAP 标记绘制 88 份南瓜属种质资源 DNA 指纹图谱[J].植物遗传资源学报,2017,18(2):225-232.
- [37] 高宁宁,李晓慧,康利允,等.西瓜抗病毒病种质资源 SSR 分子标记及其遗传多样性分析[J].分子植物育种,2022,20(4):1239-1249.
- [38] 叶新如,刘建汀,李永平,等.基于 EST-SSR 标记的 MCID 法鉴定冬瓜种质资源[J].核农学报,2021,35(4):780-788.
- [39] 杜旋,田守波,张红梅,等.SCoT 标记分析节瓜育种材料的遗传多样性[J/OL].分子植物育种,2021,1-8[2023-11-11].<http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211110.1637.008.html>.
- [40] 郭勤卫,张婷,刘慧琴,等.应用 ISSR 分子标记评价我国丝瓜种质资源遗传多样性[J].浙江农业学报,2020,32(4):616-623.
- [41] 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.
- [42] 宋金亮,杨路明,郭禄芹,等.甜瓜 SSR 标记在葫芦科不同作物间的通用性分析[J].分子植物育种,2018,16(12):3980-3988.
- [43] BIAN P P, ZHANG Y, JIANG Y. Pan-genome: Setting a new standard for high-quality reference genomes[J].Hereditas, 2021, 43(11):1023-1037.
- [44] XIA L, WANG H, ZHAO X K, et al. Chloroplast pan-genomes and comparative transcriptomics reveal genetic variation and temperature adaptation in the cucumber[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(10):8943.
- [45] SUN Y, KOU D R, LI Y, et al. Pan-genome of *Citrullus* genus highlights the extent of presence/absence variation during domestication and selection[J].BMC Genomics, 2023, 24(1):332.
- [46] LYU X, XIA Y L, WANG C H, et al. Pan-genome analysis sheds light on structural variation-based dissection of agronomic traits in melon crops[J]. Plant Physiology, 2023, 193(2):1330-1348.
- [47] WANG X, BAO K, REDDY U K, et al. The USDA cucumber (*Cucumis sativus* L.) collection: Genetic diversity, population structure, genome-wide association studies, and core collection development[J].Horticulture Research, 2018, 5:64.
- [48] HERNANDEZ C O, LABATE J, REITSMA K, et al. Characterization of the USDA *Cucurbita pepo*, *C. moschata*, and *C. maxima* germplasm collections[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1130814.
- [49] 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 US national plant germplasm system watermelon collection[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12):2246-2258.
- [50] WANG X, ANDO K, WU S, et al. Genetic characterization of melon accessions in the US national plant germplasm system and construction of a melon core collection[J]. Molecular Horticulture, 2021, 1(1):11.
- [51] 满孝源,王湘懿,张凯歌,等.应用 SSR 分子标记分析烟台地区黄爪种质资源遗传多样性[J].中国瓜菜,2023,36(11):24-32.
- [52] DAR A A, MAHAJAN R, LAY P, et al. Genetic diversity and population structure of *Cucumis sativus* L. by using SSR markers[J]. 3 Biotech, 2017, 7(5):307.
- [53] 刘亚婷,罗英,曾仁杰,等.黄瓜种质资源形态学标记和 SRAP 标记的遗传多样性分析[J].中国农学通报,2017,33(18):35-41.
- [54] OZTURK H I, DONDERALP V, BULUT H, et al. Morphological and molecular characterization of some pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) genotypes collected from Erzincan province of Turkey[J]. Scientific Reports, 2022, 12(1):6814.
- [55] MADY E, IBRAHIM S D, RANDHIR R, et al. Genetic variation among pumpkin landraces based on seed qualities and molecular markers[J]. Molecular Biology Reports, 2022, 49(5):3863-3873.
- [56] OZTURK H I, DONDERALP V, BULUT H, et al. Morphological and molecular characterization of some pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) genotypes collected from Erzincan province of Turkey[J]. Scientific Reports, 2022, 12(1):6814.
- [57] 李晓慧,赵卫星,康利允,等.小果型西瓜耐低温弱光种质资源遗传多样性的 SSR 分析[J].山东农业科学,2022,54(8):39-45.
- [58] 高宁宁,李晓慧,康利允,等.小果型西瓜种质资源的遗传多样性分析[J].西南农业学报,2022,35(8):1895-1902.
- [59] CUI H N, DING Z, ZHU Q L, et al. Population structure and genetic diversity of watermelon (*Citrullus lanatus*) based on SNP of chloroplast genome[J]. 3 Biotech, 2020, 10(8):374.
- [60] 张凯歌,胡倩梅,靳志恒,等.219 份甜瓜种质资源的遗传多样性分析[J].河南农业大学学报,2020,54(2):216-230.
- [61] HU J B, GAO L Y, XU Y B, et al. Microsatellite markers reveal genetic diversity and relationships within a melon collection mainly comprising asian cultivated and wild germplasm[J]. Biomed Research International, 2019, 2019:7495609.
- [62] IBRAHIM E A, ALHAITHLOUL H A S, SHAMSELDIN S A M, et al. Morphological, biochemical, and molecular diversity assessment of egyptian bottle gourd cultivars[J]. Genetic Research, 2024, 2024:4182158.
- [63] MAHAPATRA S, SUREJA A K, BEHERA T K, et al. Assessment of genetic diversity of ninety-one bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Mol.) Standl.] genotypes from fourteen different agro-climatic zones of India using agro-morphological traits and SSR markers[J]. Molecular Biology Reports, 2022, 49(7):6367-6383.
- [64] PANDEY S, ANSARI W A, PANDEY M, et al. Genetic diversity of cucumber estimated by morpho-physiological and EST-SSR markers[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2018, 24(1):135-146.
- [65] 赵陆滢,许俊强,许彬,等.126 份黄爪种质资源果实外观品质的遗传多样性分析与筛选[J].安徽农业科学,2022,50(15):39-46.
- [66] 王壮壮,董邵云,张丛莹,等.黄爪核心种质果实维生素 C 含量遗传多样性分析[J].中国蔬菜,2023(5):79-87.
- [67] LI H B, WANG S H, CHAI S, et al. Graph-based pan-genome

- reveals structural and sequence variations related to agronomic traits and domestication in cucumber[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1):682.
- [68] YANG J J, ZHANG J, HAN R X, et al. Target SSR-Seq: A novel SSR genotyping technology associate with perfect SSRs in genetic analysis of cucumber varieties[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:531.
- [69] ZHANG J, YANG J J, ZHANG L K, et al. A new SNP genotyping technology target SNP-seq and its application in genetic analysis of cucumber varieties[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1):8010.
- [70] PARK G, CHOI Y, JUNG J K, et al. Genetic diversity assessment and cultivar identification of cucumber (*Cucumis sativus* L.) using the fluidigm single nucleotide polymorphism assay[J]. *Plants*, 2021, 10(2):395.
- [71] RIVAS M, VIDAL R, NEITZKE R S, et al. Diversity of vegetable landraces in the pampa biome of brazil and uruguay: Utilization and conservation strategies[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1232589.
- [72] EZIN V, GBEMENOU U H, AHANCHEDE A. Characterization of cultivated pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) landraces for genotypic variance, heritability and agro-morphological traits[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2022, 29(5):3661-3674.
- [73] 陈晟, 吴宇芬, 赵依杰. 福建省地方南瓜资源收集与种子幼苗性状的评价[J]. *种子*, 2022, 41(10):78-84.
- [74] 刘文君, 陈宝玲, 周建辉, 等. 广西南瓜属地方资源遗传多样性分析与鉴定评价[J]. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(5):1287-1297.
- [75] NGUYEN N N, KIM M K, JUNG J K, et al. Genome-wide SNP discovery and core marker sets for assessment of genetic variations in cultivated pumpkin (*Cucurbita* spp.) [J]. *Horticulture Research*. 2020, 7:121.
- [76] 王铭, 刘江, 王长彪, 等. 109份西瓜育种材料果实性状的遗传多样性分析[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(10):23-28.
- [77] 张晨光. 西瓜种质资源果实性状遗传多样性及全基因组关联分析[D]. 北京:中国农业科学院, 2021.
- [78] 周远航, 鲁伟丹, 马小龙, 等. 籽瓜种质资源表型性状鉴定及遗传多样性分析[J]. *中国农业大学学报*, 2023, 28(8):119-132.
- [79] 易丽聪, 王运强, 焦春海, 等. 基于 SNP 标记的西瓜种质资源遗传多样性分析[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(12):8-13.
- [80] PANDEY A, KHAN M K, ISIK R, et al. Genetic diversity and population structure of watermelon (*Citrullus* sp.) genotypes[J]. *3 Biotech*, 2019, 9(6):210.
- [81] 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.
- [82] 胡建斌, 马双武, 李建吾, 等. 国外甜瓜种质资源形态性状遗传多样性分析[J]. *植物学报*, 2013, 48(1):42-51.
- [83] FLORES-LEON A, PEREZ M C P, MARTI R, et al. Spanish melon landraces: Revealing useful diversity by genomic, morphological, and metabolomic analysis[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(13):7162.
- [84] MALEKI M, SHOJAEIYAN A, RASHIDI MONFARED S. Population structure, morphological and genetic diversity within and among melon (*Cucumis melo* L.) landraces in Iran[J]. *Journal Genetic Engineering and Biotechnology*, 2018, 16(2):599-606.
- [85] ZHANG J, YANG JJ, LV Y L, et al. Genetic diversity analysis and variety identification using SSR and SNP markers in melon[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):39.
- [86] DUONG T T, DUNG T P, TANAKA K, et al. Distribution of two groups of melon landraces and inter-group hybridization enhanced genetic diversity in Vietnam[J]. *Breeding Science*, 2021, 71(5):564-574.
- [87] PAVAN S, MARCOTRIGIANO A R, CIANI E, et al. Genotyping-by-sequencing of a melon (*Cucumis melo* L.) germplasm collection from a secondary center of diversity highlights patterns of genetic variation and genomic features of different gene pools[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18:59.
- [88] 关峰, 石博, 万新建, 等. 江西省地方冬瓜种质资源表型性状遗传多样性分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(2):385-397.
- [89] 姚金晓, 洪德成. 节瓜种质资源遗传多样性及亲缘关系分析[J]. *浙江农业科学*, 2023, 64(5):1157-1159.
- [90] XIE D S, XU Y C, WANG J P, et al. The wax gourd genomes offer insights into the genetic diversity and ancestral cucurbit karyotype[J]. *Nature Communications*, 2019, 10:5158.
- [91] 张建军, 刘世贵, 余懋群, 等. 100份中国冬瓜种质资源农艺性状与遗传多样性研究[J]. *四川大学学报(自然科学版)*, 2009, 46(6):1855-1861.
- [92] 江彪, 刘文睿, 谢大森, 等. 冬瓜种质资源亲缘关系的 ISSR 分析[J]. *热带作物学报*, 2013, 34(4):616-620.
- [93] 焦贤贤, 刘文睿, 江彪, 等. 基于 SSR 标记的冬瓜种质资源遗传多样性分析[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(1):161-168.
- [94] 张恒庆, 张文辉. *保护生物学*[M]. 北京:科学出版社, 2009.
- [95] CAMPOS M, GONZALO M J, DÍAZ A, et al. A novel introgression line library derived from a wild melon gives insights into the genetics of melon domestication, uncovering new genetic variability useful for breeding[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(12):10099.
- [96] YUE J, CHEN Q Y, WANG Y Z, et al. Telomere-to-telomere and gap-free reference genome assembly of the kiwifruit *Actinidia chinensis*[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(2):uhac264.
- [97] 周胜军, 陈新娟, 朱育强, 等. 我国冬瓜和节瓜种质资源的研究现状及建议[J]. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(1):211-214.
- [98] 樊晓静, 于文涛, 蔡春平, 等. 利用 SNP 标记构建茶树品种资源分子身份证[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(8):1751-1760.
- [99] 何文, 蔡兆琴, 陈会鲜, 等. 葛根种质资源遗传多样性分析及分子身份证构建[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(11):2358-2366.
- [100] 袁欣捷, 方荣, 陈学军, 等. 一种用于构建辣椒分子身份证的 SNP 分子标记及其应用:CN116004882B[P]. 2023-04-25.
- [101] 吴燕, 俞治州, 程春燕, 等. 黄瓜品种(系)遗传多样性分析及分子身份证构建[J/OL]. *分子植物育种*, 2023, 1-9 [2023-12-18]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230417.1706.034.html>.