

葫芦科作物耐低温育种研究进展

吴正景¹, 张昊¹, 刘素娟¹, 安冰洁¹, 武静静¹, 龙圆¹, 宋春垒²

(1. 河南科技大学园艺与植物保护学院 河南洛阳 471003 2. 洛阳市新安县农业农村局 河南新安 471899)

摘要: 低温胁迫制约了葫芦科作物冬季栽培。首先综述了选择育种、引种、杂交及杂种优势利用在葫芦科作物耐低温育种中的应用, 并列举了当前保存葫芦科种质的资源库, 然后综述了倍性育种及嫁接导致的可遗传变异在耐低温育种中的潜在作用以及葫芦科基因组测序现状, 并列举了响应低温胁迫的相关基因或位点, 整理了基因编辑应用于葫芦科耐低温性研究的最新进展, 最后介绍了葫芦科作物响应低温胁迫的相关表现, 为耐低温性评价提供参考。

关键词: 葫芦科; 育种; 耐低温; 基因编辑

中图分类号: S642+S65

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)08-001-07

Research progress on low temperature tolerance breeding of Cucurbitaceae crops

WU Zhengjing¹, ZHANG Hao¹, LIU Sujuan¹, AN Bingjie¹, WU Jingjing¹, LONG Yuan¹, SONG Chunlei²

(1. College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, Henan, China; 2. Agricultural and Rural Bureau, Xin'an County, Xin'an 471899, Henan, China)

Abstract: Low temperature stress restricts winter cultivation of Cucurbitaceae crops. This review first summarizes the application of selective breeding, introduction, hybridization and heterosis utilization in low temperature tolerance breeding of Cucurbitaceae, and lists the current resource libraries for Cucurbitaceae germplasm preserving. Subsequently, the potential roles of heritable variations caused by ploidy breeding and grafting in low temperature tolerance breeding and the current status of genome sequencing in the Cucurbitaceae family were reviewed. Relevant genes or loci responding to low temperature stress were listed, and the latest progresses in gene editing applications for low temperature tolerance research in the Cucurbitaceae family were summarized. Finally, the relevant performances of Cucurbitaceae crops in response to low temperature stress were introduced, which provided reference for the evaluation of low temperature tolerance.

Key words: Cucurbitaceae; Breeding; Low temperature resistance; Gene editing

目前, 葫芦科作物至少有 965 种, 并分为 95 属, 主要分布在热带和亚热带地区, 对低温胁迫的耐受性普遍较低。全球范围内栽培的葫芦科作物主要有西瓜、甜瓜、黄瓜和南瓜等, 此外, 丝瓜、苦瓜、冬瓜和葫芦(瓠瓜)在亚洲也较常见, 葫芦是葫芦科砧木的重要材料。据联合国粮农组织统计, 2022 年全球主要葫芦科作物产值高达 1480 亿美元, 其中仅亚洲地区就占比 82.5%^[1]。低温胁迫会导致植物出现多种生理异常, 统称为低温损伤(chilling injury, CI), 低温损伤最具代表性的特征是细胞膜结构受损^[2], 植株生长发育出现异常。

遗传育种工作者利用传统育种手段评价了大量葫芦科种质资源, 对其耐低温性的遗传规律进行

研究^[3-5], 培育出一系列耐低温新品种, 为葫芦科耐低温资源的评价和利用奠定了基础。近年来, 通过基因组测序和基因功能分析, 深入研究了在葫芦科作物生长发育过程中起关键作用的基因和位点; CRISPR/Cas9 基因组编辑系统允许靶向修饰特定基因, 对参与低温响应的相关基因与位点有了更清晰的理解, 有助于培育对低温具有更强耐受性的葫芦科新品种。

1 传统育种手段

1.1 选择育种与引种

葫芦科耐低温选择育种已开展多年, 但天然耐低温种质的缺乏导致有关耐低温选择育种的报道

收稿日期: 2024-03-31; 修回日期: 2024-05-09

基金项目: 河南省高等学校重点科研项目(22A210002)

作者简介: 吴正景, 男, 副教授, 主要研究方向为园艺植物生物技术。E-mail: wzjing@haust.edu.cn

较少;引种是筛选出能够适宜当地栽培环境且具有较强低温耐受性品种的常用手段,例如潍坊地区引入节瓜碧绿翡翠^[6],上海地区引入苦瓜绿箭霸王^[7]。

1.2 杂交育种及杂种优势利用

育种工作者常通过杂交以及对杂交后代的筛选、纯化,获得具有优良亲本性状的新品种^[8-9]。杂种优势利用是葫芦科育种最常用的手段,其亲本组配特别强调杂种一代的优势表现,近几年利用杂种

优势培育出的耐低温葫芦科新品种有甜瓜金蜜一号^[10]、西葫芦京葫36^[11]、南瓜国品天香^[12]和节瓜花玉女^[13]等。雌性系常作为杂种优势利用的母本材料,能够降低育种成本,研究人员已经利用全雌性母本培育出一系列葫芦科耐低温新品种,例如黄瓜欣剑^[14]和苦瓜秀玉1号^[15]等。

目前保存有葫芦科种质资源的主要数据库、机构和项目如表1所示。

表1 目前主要的保存有葫芦科作物种质资源的数据库、机构和项目

Table 1 At present, the main collections include databases, institutions, and projects on germplasm resources of Cucurbitaceae crops

数据库/机构/项目 Database/Institution/Project	网址 Website
欧洲植物遗传资源合作计划(EURISCO) European Cooperative Programme for Plant Genetic Resources	https://eurisco.ipk-gatersleben.de/apex/eurisco_ws/r/eurisco/about-eurisco/
国际农业研究协商小组(CGIAR) Consultative Group on International Agricultural Research	https://www.cgiar.org/
美国农业部国家植物种质系统(USDA NPGS) United States Department of Agriculture National Plant Germplasm System	https://www.ars-grin.gov/npgs/sitelist.html
中国蔬菜种质资源库,中国农业科学院蔬菜花卉研究所(IVF-CAAS) China National Vegetable Germplasm Bank, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences	https://ivf.caas.cn/en/index.htm/
国家西瓜甜瓜中期库,中国农业科学院郑州果树研究所 National Mid-term Genebank for Watermelon and Melon, Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences	http://www.nhgrc.cn/
中国作物种质资源信息网(CGRIS) Chinese Crop Germplasm Resources Information System	https://www.cgris.net/
日本国家农业和食品研究组织(NARO) National Agriculture and Food Research Organization	https://www.naro.affrc.go.jp/
俄罗斯瓦维洛夫植物工业研究所 The Vavilov Institute of Plant Industry, Russia	https://www.vir.nw.ru/
印度农业研究委员会(ICAR)-国家植物遗传资源局(NBPGR) Indian Council of Agricultural Research - National Bureau of Plant Genetic Resources	http://www.nbprg.ernet.in/
韩国国家农业生物多样性中心 Korea National Agrobiodiversity Center	http://genebank.rda.go.kr/
世界蔬菜中心(中国台湾) World Vegetable Center(Taiwan, China)	https://avrdc.org/
斯瓦尔巴全球种子库 Svalbard Global Seed Vault	https://seedvault.nordgen.org/

1.3 诱变育种

诱变育种具有耗时短、成本低、操作简单、变异频率高和范围广等特点。化学诱变无需物理诱变所用的昂贵设备,且产生点突变的频率更高,常用于葫芦科的抗逆性育种。常用的化学诱变剂有甲基磺酸乙酯(EMS)和叠氮化钠(NaN₃)等,Khan等^[16]认为,NaN₃诱导叶绿素和植物形态突变的频率高于EMS。葫芦科作物通常选择子叶或种子作为诱变材料,因为其细胞分裂旺盛,易发生突变。确定诱变剂最佳剂量

的原则是以更少的损失获得更多的突变型,半致死剂量(LD₅₀)通常被认为是诱变的最佳浓度^[17]。杨国志^[18]利用0.5~2.0 mmol·L⁻¹ NaN₃处理西瓜种子,然后选择再生率接近50%的处理时间和浓度(1.5 h, 1.5 mmol·L⁻¹)为最佳诱变方案,最终诱变并筛选出在低温胁迫下表现良好的西瓜植株。多种技术组合可以提高育种效率,例如组织培养用于缩短时间,诱变用于拓宽变异,标记检测用于鉴定变异^[19];对同一材料施加多种诱变剂也能有效拓宽突变谱。

1.4 倍性育种

葫芦科单倍体育种一般通过花药离体培养、辐射花粉和离体胚挽救获得单倍体植株^[20],然后通过秋水仙素处理使其恢复正常染色体数,相对于杂交育种,可缩短育种年限,例如通过单倍体技术快速纯化获得的黄瓜耐低温系 H064-1-2^[21]。多倍体育种通过人工诱变或基因组学等手段使染色体组加倍,常应用于三倍体无籽西瓜育种。杨炳艳等^[22]发现西瓜 83166 同源三倍体的耐冷性强于二倍体;刘文革等^[23-24]研究不同倍性的西瓜发现,多倍体西瓜的耐冷能力高于二倍体西瓜。

1.5 嫁接

Janos Taller 等^[25-26]通过开展辣椒种内嫁接并繁殖接穗后代,再加以选择,培育出一系列综合性状优良且稳定的辣椒新品种。嫁接技术广泛应用于葫芦科作物栽培,耐低温南瓜砧木增强了西瓜^[27]和南瓜^[28]接穗的低温耐受性。葫芦科耐低温砧木与低温敏感接穗间存在 miRNAs^[29]和移动 mRNA^[30]的交流与表达变化,且异源嫁接组合比同源嫁接组合的交流更频繁,低温耐受性也更强。南瓜和黄瓜的嫁接试验结果表明,嫁接黄瓜自交后代发生可遗传的变异^[31]。

2 分子育种

全基因组测序和相关基因功能的研究为分子育种开辟了道路,使基因编辑成为葫芦科耐低温育种的新途径。

2.1 葫芦科作物基因组测序

2009年,首个葫芦科作物黄瓜的基因组测序完成^[32],第二个是甜瓜^[33],第三个是西瓜^[34]。截至目前,世界各地的研究人员先后完成了葫芦科中至少87个品种的基因组测序^[35],有苦瓜^[36]、丝瓜^[37]、南瓜^[38]、波棱瓜^[39]、刺角瓜^[40]和冬瓜^[41]等。复杂的基因组序列及注释可以使人们对基因功能的认识更加清晰。

2.2 葫芦科作物参与低温响应的相关基因或位点

QTL 定位已应用于识别葫芦科作物中不同性状的相关位点^[42-44]。表 2 列出了葫芦科作物参与低温响应的相关基因。

Chung 等^[45]认为黄瓜幼苗的耐低温性是由多个位点的等位基因控制的,其中一部分遗传自母本 Chipper 的叶绿体基因组;同样,耐低温黄瓜 NC76 和 Chipper 与低温敏感品种经低温处理后在叶绿体相关基因 *CSatpB* 和 *CSycf1* 上存在差异^[46]。Dong

等^[47]发现,生长素反应因子 *Csa6G445210* 和乙烯反应跨膜蛋白基因 *Csa6G445230* 可能是黄瓜幼苗耐低温性的候选基因。黄瓜叶片中有 37 个 *CsaGRAS* 对短期或长期低温胁迫有响应,存在相互作用,并可能是 *CBF* 耐低温途径的下游因子^[48]。Zhao 等^[49]报道了褪黑素通过上调 *CsZat12* 转录水平来缓解黄瓜幼苗遭受的低温损伤。赵振翔等^[50]认为,*CsDMEs* 参与了黄瓜的低温响应。袁晓等^[51]发现低温处理诱导了黄瓜幼苗和叶片中 *Gols2* 的表达。

水杨酸与 *CBFs* (特别是 *CBF3* 和 *CBF4*) 在西瓜耐低温响应过程中具有协同作用^[52],同样,南瓜 *CmoCBF1* 和 *CmoCBF3* 的 mRNA 丰度在低温胁迫下被高度诱导^[28]。Yan^[19]等在西瓜基因组中鉴定出 40 个 *CIHDZs*,一半的 *CIHDZs* 在低温下表现为转录水平上调(*CIHDZ18*、*CIHDZ30*、*CIHDZ35* 等),少数表现为下调(*CIHDZ3*、*CIHDZ23*)。 *AtPDLP5* 控制拟南芥细胞间通信和防御信号,而西瓜的同源基因 *Cla003949* 在低温下表达上调^[53]。

南瓜中大多数 *CmoGS* 在低温下 RNA 丰度会发生变化,但变化趋势略有不同,与短期低温胁迫相比,长期低温胁迫下的变化更为显著^[54]。低温胁迫下南瓜砧木上调了西瓜接穗中多胺代谢通路关键基因 *ADC* 的表达,提高了嫁接植株的低温耐受性^[27]。南瓜应激响应基因 *CmNAC1* 是 ABA 信号通路的关键因子,在适应低温中发挥正向作用^[55]。将南瓜耐低温株系和低温敏感株系对比发现, *CmRCC1*^[56] 和 *CmoDof4.6*^[57] 对低温有响应表达。

低温弱光下丝瓜 *G6PDH*、*PER5* 和 *ATP β* 的表达量呈先上升后下降的趋势^[58],与其类似的还有 *LcUBQ*^[59]。 *CmNCED3* 通过提高脱落酸水平来增强甜瓜幼苗的耐低温性^[60]。甜瓜在低温处理后有 11 个 *CmWRKYs* 表达量显著上调^[61]。 *CmAHP1~CmAHP5* 均参与了甜瓜低温响应,其中 *CmAHP4* 可能是关键的候选基因^[62]。杜文丽等^[63]从苦瓜中筛选出 *WRKY23*、*MYB108* 和 *ERF017* 等低温响应候选基因。赵添悦等^[64]发现,冬瓜中 *BhWRKY2*、*BhWRKY5* 和 *BhWRKY39* 参与了低温响应。

2.3 通过基因编辑增强葫芦科作物耐低温性

目前,研究人员更倾向于使用 CRISPR/ Cas9 系统,这主要是由于 ZFNs 和 TALENs 的使用需要定制蛋白,而设计 CRISPR 靶向方案会更容易。生长素和分裂素协同作用参与葫芦科作物耐低温性,利用 CRISPR/Cas9 系统敲除黄瓜 *CsHEC1*,可以抑制其生长素合成^[65];敲除 *CsHEC2* 可抑制分裂素水

表2 葫芦科作物参与低温响应的相关基因

种类 Species	栽培品种 Cultivar	基因 Gene	参考文献 References
黄瓜 Cucumber	NC76/Chipper	<i>CSatpB/CSycf1</i>	[46]
	CG104	<i>Csa6G445210/Csa6G445230</i>	[47]
	新泰密刺 Xintaimici	<i>CsaGRAS</i>	[48]
	不详 Unspecified	<i>CsZat12</i>	[49]
	不详 Unspecified	<i>CsDMEs</i>	[50]
	翠夏 Cuixia/津春2号 Jinchun No. 2	<i>Gols2</i>	[51]
	新泰密刺 Xintaimici	<i>CsHEC1</i>	[65]
	新泰密刺 Xintaimici	<i>CsHEC2</i>	[66]
西瓜 Watermelon	YL	<i>ClHDZs</i>	[19]
	97103	<i>CBF3/CBF4</i>	[52]
	920533	<i>ClA003949</i>	[53]
	农科大5号 Nongkeda No. 5	<i>CICOMT1</i>	[67]
南瓜 Pumpkin	青研1号 Qingyan No. 1	<i>ADC</i>	[27]
	强力士 Qianglishi	<i>CmoCBF1/CmoCBF3</i>	[28]
	强力士 Qianglishi	<i>CmoGS</i>	[54]
	N15	<i>CmNAC1</i>	[55]
	青研1号 Qingyan No. 1	<i>CmRCCI</i>	[56]
	IT 278592	<i>CmoDof4.6</i>	[57]
甜瓜 Melon	IVF004	<i>CmNCED3</i>	[60]
	HM-3	<i>CmWRKYs</i>	[61]
	L5283	<i>CmAHP1~CmAHP5</i>	[62]
	VED	<i>CmNAC-NOR</i>	[68]
	Harukei-3	<i>CmACO1</i>	[69]
	VED	<i>CmROSI/CTR1</i>	[70]
丝瓜 Luffa	农福丝瓜 806 Nongfu 806	<i>G6PDH/PER5/ATPβ</i>	[58]
	福研1号 Fuyan No. 1	<i>LcUBQ</i>	[59]
苦瓜 Bitter gourd	自交系 43 Inbred line No. 43	<i>WRKY23/MYB108/ERF017</i>	[63]
冬瓜 Wax gourd	B227	<i>BhWRKY2/BhWRKY5/BhWRKY39</i>	[64]

平,而过表达 *CsHEC2* 可提高分裂素水平^[66]。*CICOMT1* 过表达导致西瓜植株中褪黑素含量显著增加,低温耐受性也得到增强^[67]。植物低温耐受性与乙烯水平有关,甜瓜 *CmNAC-NOR* 敲除植株中的 NAC 结构域被破坏,乙烯生成受到抑制^[68],同样, *CmACO1* 敲除也导致乙烯含量降低^[69];在 *ROSI* 和 *CTR1* 敲除的甜瓜中则观察到更早的乙烯生成^[70],这对耐低温葫芦科新品种的培育具有重要意义。

3 葫芦科作物响应低温的相关表现

低温胁迫的初始表现是叶片细胞膜结构遭到破坏,电解质外渗^[28],而无机盐、脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白质通过维持细胞膜形态结构来防御低

温损伤^[71]。低温会诱导叶片发生一系列氧化反应并生成活性氧,而不饱和脂肪酸、丙二醛含量和抗氧化酶(SOD、POD、CAT等)活性可反映葫芦科作物低温胁迫下的氧化应激程度^[72]。水杨酸可调节抗氧化代谢^[52],其含量与黄瓜幼苗低温耐受性呈正相关^[73]。 α -亚麻酸参与南瓜早期冷响应^[28];腐胺积累也可增强西瓜接穗的耐低温性^[27]。低温胁迫可影响黄瓜类囊体和叶绿体膜超微结构的稳定性,降低叶绿素含量^[30]。在植物激素中,脱落酸、生长素、赤霉素、乙烯和水杨酸是葫芦科低温响应的正或负调节因子^[52]。根、茎鲜质量可作为南瓜耐低温性的评价指标^[57];叶片生长角度与状态可反映甜瓜苗期耐低温能力^[74]。

4 结论与展望

选择育种、引种、杂交及杂种优势利用对葫芦科作物耐低温育种做出了重要贡献;诱变能够有效获得耐低温新种质且具有低成本的优势;倍性育种已被证实能够提高葫芦科作物低温耐受性;嫁接可导致葫芦科作物产生遗传变异,有希望成为耐低温育种新途径。基因编辑有可能成为改良葫芦科耐低温性状的新流程。葫芦科作物主要起源于温热地区,自然界缺少天然的耐低温种质,所以选种、引种和杂交等手段对葫芦科耐低温性可能仅具有改良作用,难以使其大幅提高;通过诱变或基因工程等途径进行葫芦科耐低温新种质创新是未来的主要方向。

杂种优势群的划分为葫芦科耐低温育种的亲本选配提供了便利,而测序及分子标记是划分杂种优势群的重要工具^[75]。新兴的快速育种技术(speed breeding, SB)可通过促进早花加速育种,可以有效缩短耐低温育种时间^[76],具体操作需要根据生长周期进行适当调整。双单倍体(double haploid, DH)育种可以在1 a内培育出纯合自交系,同时消除不需要的等位基因^[77],通过DH开发的纯合西瓜^[78]是培育耐低温品种的理想材料。TILLING是一种全新的反向遗传学研究方法,借助高通量测序手段,能够快速有效地鉴定出诱变群体中的点突变^[79],推进葫芦科耐低温性研究。下一代育种技术(NBT)包含一系列传统育种手段与基因组学工具,赋予了研究人员定向控制低温响应基因的能力^[80]。

葫芦科种质资源的收集有助于发现耐低温材料,推进耐低温新品种的选育。种质资源库能够有效保护种质资源安全和遗传多样性,但其具有延时性,所以务必要及时、定时更新资源库的种质收藏。世界蔬菜中心(中国台湾)(World Vegetable Center, Taiwan, China)于2006年启动全球葫芦科育种计划(global cucurbit breeding program),至今已与亚洲数十个私营种质企业达成合作,有利于发现更多未开发的葫芦科耐低温种质^[81]。

综上,传统育种手段与分子育种技术相辅相成、相得益彰,势必将更好地推进葫芦科耐低温新品种的培育。

参考文献

- [1] FAO Database [DB/OL]. (2024-03-13) [2024-03-20]. <https://www.fao.org/faostat/zh/#data/QV>.
- [2] CHEN B X, SALTVEIT M E, BECKLES D M. Chilling-stress modifies DNA methylation level in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedling radicle to regulate elongation rate[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 252: 14-19.
- [3] 庄飞云,陈劲枫,钱春桃,等.甜瓜属种间杂交新种及其后代对低温的适应性反应[J]. *南京农业大学学报*, 2002, 25(2): 27-30.
- [4] 纪颖彪,蔡洙湖,朱其杰.黄瓜种子低温发芽能力的配合力和遗传力分析[J]. *中国农业大学学报*, 1997, 2(5): 109-114.
- [5] 李猛,吕亭辉,邢巧娟,等.瓜类蔬菜耐低温性评价与调控研究进展[J]. *园艺学报*, 2018, 45(9): 1761-1777.
- [6] 王伟.潍坊地区节瓜引种试验初报[J]. *上海蔬菜*, 2022(2): 11-13.
- [7] 张红梅,金海军,余纪柱,等.苦瓜的引种与品种比较筛选试验[J]. *中国瓜菜*, 2011, 24(3): 33-35.
- [8] 刘文革,何楠,赵胜杰,等.我国西瓜品种选育研究进展[J]. *中国瓜菜*, 2016, 29(1): 1-7.
- [9] 陈劲枫,钱春桃,林茂松,等.甜瓜属植物种间杂交研究进展[J]. *植物学通报*, 2004, 21(1): 1-8.
- [10] 曹燕燕,刁倩楠,陈幼源,等.甜瓜新品种金蜜一号[J]. *园艺学报*, 2022, 49(2): 467-468.
- [11] 李海真,张帆,张国裕,等.西葫芦新品种京葫36的选育[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(1): 59-61.
- [12] 赵丹,温玲,赵明辉,等.南瓜新品种国品天香的选育[J]. *中国瓜菜*, 2021, 34(4): 126-128.
- [13] 陈坤豪,陈木溪,郑汉藩,等.节瓜新品种花玉女的选育[J]. *中国瓜菜*, 2021, 34(1): 72-75.
- [14] 刘剑辉,李岩,刘思宇.雌性系华南型黄瓜欣剑的选育[J]. *北方园艺*, 2018(12): 2: 209-210.
- [15] 陈龙正,徐海,宋波,等.强雌性耐低温苦瓜新品种秀玉1号[J]. *园艺学报*, 2014, 41(2): 399-400.
- [16] KHAN S, AL-QURAINY F, ANWAR F. Sodium azide: A chemical mutagen for enhancement of agronomic traits of crop plants[J]. *Environment & We an International Journal of Science & Technology*, 2009, 4: 1-21.
- [17] 刘靖,赵双双,古敬锋,等.纤花香茶菜 EMS 突变体库构建及 ISSR 与 SSR 分析[J]. *种子*, 2024, 43(4): 17-26.
- [18] 杨国志.西瓜耐冷种质的离体化学诱变研究[D].杭州:浙江大学, 2006.
- [19] YAN X, YUE Z, PAN X A, et al. The HD-ZIP gene family in watermelon: Genome-wide identification and expression analysis under abiotic stresses[J]. *Genes*, 2022, 13(12): 2242.
- [20] 王丽莉,秦智伟.葫芦科植物单倍体离体诱导研究进展[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(9): 85-89.
- [21] 孟攀奇,付海朋,苗伟利.“津优22号”温室大棚栽培技术要点[J]. *北方园艺*, 2011(19): 50.
- [22] 杨炳艳,霍秀爱,刘云婷,等.低温胁迫下西瓜同源二倍体和三倍体甲基化及基因表达的差异分析[J]. *园艺学报*, 2014, 41(11): 2313-2322.
- [23] 刘文革,王鸣.不同倍性蜜柚西瓜幼苗在低温胁迫下的生理生化特性[J]. *果树学报*, 2003, 20(1): 44-48.
- [24] 刘文革.不同染色体倍性西瓜(*Citrullus lanatus*)的遗传变异和抗逆机理研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学, 2003: 57-64.
- [25] JANOS T, YUTAKA H, NOBORU Y, et al. Graft-induced ge-

- netic changes and the inheritance of several characteristics in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 705-713.
- [26] JANOS T, NOBOUR Y, YUTAKA H. Graft-induced variants as a source of novel characteristics in the breeding of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Euphytica*, 1999, 108: 73-78.
- [27] LU J Y, CHENG F, HUANG Y, et al. Grafting watermelon onto pumpkin increases chilling tolerance by up regulating arginine decarboxylase to increase putrescine biosynthesis [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 812396.
- [28] LIU W Q, ZHANG R Y, XIANG C G, et al. Transcriptomic and physiological analysis reveal that α -linolenic acid biosynthesis responds to early chilling tolerance in pumpkin rootstock varieties [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 669565.
- [29] WANG L P, WU X Y, LI G J, et al. Generating homo- and heterografts between watermelon and bottle gourd for the study of cold-responsive microRNAs [J]. *Jove-Journal of Visualized Experiments*, 2018(141): e58242.
- [30] LIU W Q, WANG Q, ZHANG R Y, et al. Rootstock - scion exchanging mRNAs participate in the pathways of amino acid and fatty acid metabolism in cucumber under early chilling stress [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac031.
- [31] 张良召. 南瓜砧木的嫁接黄瓜自交后代遗传变异及机制研究 [D]. 河南新乡: 河南科技学院, 2020.
- [32] HUANG S W, LI R Q, ZHANG Z H, et al. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. [J]. *Nature Genetics*, 2009, 41(12): 1275-1281.
- [33] GARCIA-MAS J, BENJAK A, SANSEVERINO W, et al. The genome of melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(29): 11872-11877.
- [34] 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.
- [35] PAWEŁKOWICZ M, ZIENIUK B, STASZEK P, et al. From sequencing to genome editing in cucurbitaceae: Application of modern genomic techniques to enhance plant traits [J]. *Agriculture-Basel*, 2024, 14(1): 90.
- [36] URASAKI N, TAKAGI H, NATSUME S, et al. Draft genome sequence of bitter melon (*Momordica charantia*), a vegetable and medicinal plant in tropical and subtropical regions [J]. *DNA Research*, 2017, 24(1): 51-58.
- [37] WU H B, ZHAO G J, GONG H, et al. A high-quality sponge gourd (*Luffa cylindrica*) genome [J]. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 128.
- [38] SUN H H, WU S, ZHANG G Y, et al. Karyotype stability and unbiased fractionation in the paleo-allotetraploid *Cucurbita* genomes [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(10): 1293-1306.
- [39] YANG Y X, ZHANG B W, BAO Y, et al. Chromosome-level genome assembly of *herpetospermum pedunculatum* (Cucurbitaceae) [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2023, 15(2): 2-4.
- [40] LING J, XIE X X, GU X F, et al. High-quality chromosome-level genomes of *Cucumis metuliferus* and *Cucumis melo* provide insight into *Cucumis* genome evolution [J]. *Plant Journal*, 2021, 107(1): 136-148.
- [41] LUO W L, YAN J Q, LUO S W, et al. A chromosome-level reference genome of the wax gourd (*Benincasa hispida*) [J]. *Scientific Data*, 2023, 10(1): 78.
- [42] 萨日娜, 才羿, 王新宇, 等. 甜瓜控制单果重基因的精细定位及候选基因分析 [J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2024, 36(2): 9-14.
- [43] 徐颖超, 张思程, 薛舒丹, 等. 南瓜叶黄素基因紧密连锁的 InDel 分子标记开发及应用 [J]. *江苏农业学报*, 2024, 40(2): 348-358.
- [44] 高鹏, 孟肖冰, 张泰峰, 等. 甜瓜侧枝长度主效 QTL 分析 [J]. *东北农业大学学报*, 2023, 54(12): 1-9.
- [45] CHUNG S M, STAUB J E, FAZIO G. Inheritance of chilling injury: A maternally inherited trait in cucumber [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2003, 128(4): 526-530.
- [46] ALI A, YANG E M, BANG S W, et al. Assessment of chilling injury and molecular marker analysis in Cucumber cultivars (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Korean Journal of Horticultural Science and Technology*, 2014, 32(2): 227-234.
- [47] DONG S Y, WANG W P, BO K L, et al. Quantitative trait loci mapping and candidate gene analysis of low temperature tolerance in cucumber seedlings [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1620.
- [48] LU X H, LIU W Q, XIANG C G, et al. Genome-wide characterization of *GRAS* family and their potential roles in cold tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(11): 3857.
- [49] ZHAO H L, ZHANG K, ZHOU X T, et al. Melatonin alleviates chilling stress in cucumber seedlings by up-regulation of *CsZat12* and modulation of polyamine and abscisic acid metabolism [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 4998.
- [50] 赵振翔, 敖文红, 王新法, 等. 黄瓜 *DME* 基因家族的全基因组鉴别及转录分析 [J]. *植物生理学报*, 2023, 59(1): 209-218.
- [51] 袁晓, 杨盼迪, 朱云娜, 等. 黄瓜肌醇半乳糖苷合成酶基因 *Gols2* 克隆与表达调控 [J]. *山东农业科学*, 2023, 55(6): 15-24.
- [52] CHENG F, LU J Y, GAO M, et al. Redox signaling and CBF-responsive pathway are involved in salicylic acid-improved photosynthesis and growth under chilling stress in watermelon [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1519.
- [53] HONG J P, SUH H Y, KIM J H, et al. Expression analysis of five arabidopsis PDL5 homologous in watermelon subjected to biotic and abiotic stresses [J]. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 2017, 58(4): 367-375.
- [54] LI X J, LU X H, LIU M S, et al. Genome-wide characterization of glutamine synthetase family genes in Cucurbitaceae and their potential roles in cold response and rootstock-scion signaling communication [J]. *Agriculture-Basel*, 2021, 11(11): 1156.
- [55] CAO H S, WANG L, NAWAZ M A, et al. Ectopic expression of pumpkin NAC transcription factor *CmNAC1* improves multiple

- abiotic stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:2052.
- [56] WANG M M, ZHOU S, LU J Y, et al. *CmRCC1* gene from pumpkin confers cold tolerance in tobacco by modulating root architecture and photosynthetic activity[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:5-9.
- [57] ALAVILLI H, LEE J J, YOU C R, et al. Identification of a novel candidate gene for chilling tolerance in pumpkin (*Cucurbita moschata*) using whole-genome resequencing[J]. *Journal of Plant Biology*, 2023, 66(4):317-330.
- [58] 王炫榛,陈敏敏,刘建汀,等.普通丝瓜幼苗响应低温弱光核心基因共表达网络的 WGCNA 鉴定[J]. *园艺学报*, 2023, 50(12):2601-2618.
- [59] 陈敏敏,王彬,朱海生,等.丝瓜多聚泛素基因(*LcUBQ*)的克隆及表达分析[J]. *中国细胞生物学学报*, 2018, 40(1):89-98.
- [60] LIU T, HAN Y Q, SHI J L, et al. Abscisic acid involved in trehalose improved melon photosynthesis via regulating oxidative stress tolerance and cell morphology structure under cold stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 202:105042.
- [61] 张高原,魏兵强.甜瓜 *WRKY* 基因家族鉴定及其响应低温胁迫的表达分析[J]. *农业生物技术学报*, 2020, 28(10):1761-1775.
- [62] 赵望龙,李嘉琪,李猛,等.甜瓜组氨酸磷酸转运蛋白 AHP 家族的基因鉴定及表达分析[J]. *农业生物技术学报*, 2023, 31(9):1804-1815.
- [63] 杜文丽,陈中钊,许端祥,等.低温胁迫下苦瓜叶片转录组差异基因分析及生理响应特征[J]. *核农学报*, 2021, 35(2):338-348.
- [64] 赵添悦,蔡金森,王敏,等.冬瓜 *WRKY* 基因家族鉴定及表达分析[J]. *广东农业科学*, 2024, 51(2):39-52.
- [65] WANG Z Y, ZHOU Z Y, WANG L M, et al. The CsHEC1-CsOVATE module contributes to fruit neck length variation via modulating auxin biosynthesis in cucumber[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(39):e2209717119.
- [66] WANG Z Y, WANG L M, HAN L J, et al. HECATE2 acts with GLABROUS3 and TU to boost cytokinin biosynthesis and regulate cucumber fruit wart formation[J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(3):1619-1635.
- [67] CHANG J J, GUO Y L, YAN J Y, et al. The role of watermelon caffeic acid *O*-methyltransferase (*CICOMT1*) in melatonin biosynthesis and abiotic stress tolerance[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1):210.
- [68] LIU B, SANTO D M, MAYOBRE C, et al. Knock-out of *CmNAC-NOR* affects melon climacteric fruit ripening[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:878037.
- [69] NONAKA S, ITO M, EZURA H. Targeted modification of *CmACO1* by CRISPR/ Cas9 extends the shelf-life of *Cucumis melo* var. *reticulatus* melon[J]. *Frontiers in Genome Editing*, 2023, 5:1176125.
- [70] GIORDANO A, SANTO D M, QUADRANA L, et al. CRISPR/ Cas9 gene editing uncovers the roles of constitutive triple response 1 and repressor of silencing 1 in melon fruit ripening and epigenetic regulation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(12):4022-4033.
- [71] 钱恒彦,潘宝贵,刁卫平,等.我国蔬菜作物耐低温性研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2019(6):29-34.
- [72] 张健,田佳星,张国裕,等.瓜类作物耐低温弱光研究进展[J]. *中国瓜菜*, 2020, 33(10):1-8.
- [73] 付鑫,张艳艳,车豪杰,等.水杨酸参与嫁接诱导的黄瓜幼苗耐冷性[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(12):2386-2400.
- [74] LI M, DUAN X Y, WANG Q, et al. A new morphological method to identify cold tolerance of melon at seedling stage[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 47(1):80-90.
- [75] 黄艳艳,许理文,王风格,等.利用 InDel 标记划分玉米自交系的杂种优势群[J]. *种子*, 2023, 42(4):98-101.
- [76] ALAHMAD S, DINGLASAN E, LEUNG K M, et al. Speed breeding for multiple quantitative traits in durum wheat[J]. *Plant Methods*, 2018, 14(36):6-12.
- [77] 毕研胜,郑莉娜,张璐,等.甜瓜自交系 BPC-4 双单倍体的创制、鉴定及基因组变化[J]. *南京农业大学学报*, 2023, 46(6):1040-1050.
- [78] TIAN S W, ZHANG J, ZHAO H, et al. Production of double haploid watermelon via maternal haploid induction[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(7):1308-1310.
- [79] 周月霞,程剑平,阮景军. TILLING 技术及其在作物遗传改良中的应用研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(3):988-994.
- [80] RAZZAQ A, KAUR P, AKHTER N, et al. Next-generation breeding strategies for climate-ready crops[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:620420.
- [81] DHILLON N P S, LAENOI S, SRIMAT S, et al. Sustainable cucurbit breeding and production in Asia using public-private partnerships by the World Vegetable Center[J]. *Agronomy-Basel*, 2020, 10(8):1171.