

西瓜抗白粉病研究进展

刘欣, 程瑞, 徐兵划, 白甜, 许文钊, 张朝阳,
顾妍, 黄大跃, 罗德旭, 赵建锋, 孙玉东

(江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所·淮安市设施蔬菜重点实验室 江苏淮安 223001)

摘要: 白粉病是西瓜生产中的重要病害之一, 严重影响西瓜产量和品质。介绍了西瓜白粉病生理小种的分类以及白粉病发生规律和危害, 统计了我国白粉病发生的地区; 对近年来报道的西瓜抗白粉病种质资源进行了归类, 同时对西瓜抗白粉病基因的遗传规律、分子标记开发和抗病调控网络等方面的研究进展进行了综述, 并对西瓜抗白粉病研究提出了新的思路和见解, 旨在为西瓜抗白粉病品种选育提供参考。

关键词: 西瓜; 白粉病; 抗性基因; 分子标记

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)11-001-09

Research progress on resistance to powdery mildew in watermelon

LIU Xin, CHENG Rui, XU Binghua, BAI Tian, XU Wenzhao, ZHANG Chaoyang, GU Yan, HUANG Dayue, LUO Dexu, ZHAO Jianfeng, SUN Yudong

(Huaiyin Institute of Agricultural Sciences of Xuhuai Region of Jiangsu/Huaian Key Laboratory for Facility Vegetables, Huaian 223001, Jiangsu, China)

Abstract: Powdery mildew is one of the significant diseases in watermelon production, severely influencing the yield and quality of watermelon. The author presents the classification of physiological races of powdery mildew in watermelon, statistical analysis of the regions where powdery mildew occurs in China, as well as the occurrence patterns and hazards of powdery mildew disease. The germplasm resources of watermelon resistant to powdery mildew reported in recent years are classified. Meanwhile, the genetic regularity of genes conferring resistance to powdery mildew, the development of molecular markers, and the disease-resistance regulatory networks are reviewed. New ideas and perspectives on the research of watermelon resistance to powdery mildew are proposed, aiming to offer references for the breeding of watermelon varieties resistant to powdery mildew.

Key words: Watermelon; Powdery mildew; Resistance gene; Molecular marker

西瓜是世界七大水果之一, 2022 年我国西瓜种植面积占全球 40% 以上, 产量占全球 60% 以上, 均居世界第一 (<https://www.fao.org/faostat/zh/#data>)。白粉病是危害西瓜的一种真菌性病害, 苗期至成株期均可发病, 主要在叶片、茎蔓和叶柄处形成白色粉状霉层并不断扩散, 在果实成熟前导致叶片枯死, 使果实产量下降, 造成严重的经济损失。药物防治是目前应对白粉病的主要方法。白粉病生理小种众多, 对该病害防治带来一定挑战。挖掘抗病基因、利用寄主抗性培育抗病品种是控制该病害最经济环保的有效方法。笔者从白粉病病菌生理小

种、抗病种质、抗病遗传规律、抗性基因及分子标记、抗病调控网络等方面进行综述, 以期为西瓜抗白粉病研究和品种选育提供参考。

1 白粉病病菌生理小种及其危害

1.1 生理小种分类

造成西瓜白粉病发生的病原菌主要分为单囊壳菌 [*Sphaerotheca fuliginea* (syn. *Podosphaera xanthii*)] 和二孢白粉菌 [*Erysiphe cichoracearum* (syn. *Golovinomyces cichoracearum*)]。大部分地区报道的西瓜白粉病是由单囊壳菌 *P. xanthii* 侵染导致, 因

收稿日期: 2024-07-18; 修回日期: 2024-09-02

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32302558); 国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-25); 江苏省自然科学基金项目 (BK20220305); 淮安市农业科学研究院博士科研启动基金 (0012023011B); 淮安市农业科学研究院科研发展基金 (001HNY202222)

作者简介: 刘欣, 女, 助理研究员, 主要从事西瓜甜瓜种质创新及遗传育种研究。E-mail: lxin1211@163.com

通信作者: 孙玉东, 男, 研究员, 主要从事西瓜甜瓜育种及栽培技术研究。E-mail: haasyd@hotmail.com

此优势菌种为单囊壳菌 *P. xanthii*, 可以通过观察分生孢子区分这两个菌种, 分生孢子有纤维状体的是单囊壳菌 *P. xanthii*, 没有的则为二孢白粉菌 *G. cichoracearum*。其中单囊壳菌 *P. xanthii* 生理小种众多, 根据甜瓜鉴别寄主的抗性反应, 可将单囊壳菌 *P. xanthii* 分为生理小种 0、1、2 U.S.、2 F、3、4、5 和 N 1、N 2、N 3、N 4。全球已报道侵染西瓜的白粉病菌包括 *P. xanthii* 生理小种 1 和 2 U.S. [1-3]、2 F [1, 4]、4 [5]、5 [6-7]。自 1981 年以来, 科研人员在我国南方地区 [8-14]、黄淮海地区 [15-16] 和北方大部分地区 [4, 17-26] 均开展了西瓜、甜瓜主产区的白粉病菌及其生理小种的鉴定工作, 基本明确了我国西瓜、甜瓜白粉病主要由 *P. xanthii* 引起, 涉及至少 2 个生理小种, 分别为生理小种 1 和 2 F。由于我国气候类型复杂、栽培模式多样、种植品种繁多, 造成了不同地区的优势生理小种不同(表 1)。

表 1 我国西瓜、甜瓜白粉病病菌生理小种分布情况

Table 1 Distribution of physiological races of powdery mildew (*Podosphaera xanthii*) to watermelon and melon in China

生理小种 Race	分布地区 Distribution	参考文献 Reference
1	北京 Beijing	[4]
2 F	北京 Beijing	[4]
2 F	海南 Hainan	[8]
1	上海 Shanghai	[9]
2 F	上海 Shanghai	[9]
1	浙江 Zhejiang	[11]
1	江苏 Jiangsu	[11, 13]
2 F	江苏 Jiangsu	[11, 13]
1	安徽 Anhui	[14]
1	湖北 Hubei	[15]
1	新疆 Xinjiang	[17, 21]
5	新疆 Xinjiang	[17, 21]
1	内蒙古 Inner Mongolia	[18]
4	内蒙古 Inner Mongolia	[18]
2 F	内蒙古 Inner Mongolia	[18]
1	黑龙江 Heilongjiang	[19]
2 F	黑龙江 Heilongjiang	[19]
1	山东 Shandong	[20]
1	宁夏 Ningxia	[22]
1	甘肃 Gansu	[23]
2 U.S.	甘肃 Gansu	[23]
2 F	陕西 Shaanxi	[25]
1	吉林 Jilin	[26]
2 F	吉林 Jilin	[26]

1.2 白粉病发生规律及危害

白粉病病菌通常以菌丝体和分生孢子的形式

在植株残体上越冬, 当环境温度在 10~30 °C、相对湿度 25%~90% 条件下, 子囊孢子被释放后即可对植株进行初次侵染。随着菌丝的伸长, 发病部位逐渐扩散, 产生的分生孢子随气流和雨水分散至其他植株上, 继而完成传播和再次侵染 [27]。西瓜白粉病在每年的 5—6 月和 9—10 月发生较多, 其中设施棚栽、地膜覆盖比露地栽培发生严重, 西瓜重茬年限越长, 病原物累积越多, 白粉病发生危害越严重 [28]。此外, 栽培管理也会影响白粉病的发生, 当西瓜种植密度过大、通风透光不良时, 会加重白粉病的发生。

白粉病从西瓜苗期至成株期均可发生, 主要危害叶片, 其次是茎蔓和叶柄, 严重时果实表面也会侵染发病。植株发病先从下部老叶开始, 叶片首先出现褪绿发黄的斑点, 随后以斑点为中心向四周逐渐扩散出白色菌丝, 直至叶片布满菌丝及分生孢子。笔者通过体式镜观察被白粉病病菌侵染的西瓜叶片, 如图 1 所示, 分生孢子堆积至一定数量后即呈现出人们肉眼所看到的白色粉层。分生孢子会随气流变化随时散落至新叶, 然后逐步完成整个植株的侵染, 使叶片失去光合作用能力, 直至干枯。

最初, 白粉病侵染西瓜只在少数几个地区 [29-30], 直到 20 世纪 90 年代中期才成为西瓜生产上的一个严重问题 [7, 31-34]。目前生产中主要使用杀菌剂来防治白粉病 [35-36], 但白粉病病菌孢子量大、变异快、传播迅速、生活周期短, 而杀菌剂频繁和过量施用会使防效下降 [37], 且杀菌剂较长的持效期为病原菌群提供选择压力, 最终会导致白粉病病菌产生抗药性 [38], 同时药剂防治的毒性残留问题也不利于人类健康和环境的可持续发展 [39]。通过轮作换茬、及时中耕除草、加强整枝管理、合理施肥、促苗健长也能防控白粉病的发生, 但是并不能从根本上解决问题。因此筛选抗病材料, 获得抗性资源, 挖掘抗病基因, 利用寄主抗性培育抗病品种是控制该病害最经济环保的方法。

2 抗病资源及抗性遗传规律

西瓜属 (*Citrullus*) 包括 7 个种, 其中药西瓜 (*C. colocynthis*)、黏籽西瓜 (*C. mucosospermus*) 和饲用西瓜 (*C. amarus*) 具有丰富的生物和非生物胁迫抗性 [40-42]。研究发现多达 30 份来源于 *C. amarus* 的西瓜材料高抗白粉病, 且抗性稳定, 具有极高的育种价值 [43-44]。通过苗期和田间接种鉴定以及分子标记鉴定, 许多西瓜商品种也同样具备白粉病抗性。贾



图1 体式镜下白粉病菌侵染西瓜叶片

Fig. 1 Watermelon leaf infected by powdery mildew under stereoscope

宋楠等^[40]对 62 份籽瓜材料进行了抗病性鉴定,发现 ES52、ES88、ES90 等 13 份籽瓜材料抗白粉病。Zhang 等^[43]和孙洪宝等^[44]从 820 份美国 PI 种质资源衍生的 2100 份材料中,筛选到 7 份对生理小种 1 和 2 F 同时表现出抗性的西瓜材料。白甜等^[45]对 44 份西瓜材料进行室内人工接种白粉病菌,共鉴定出 10 个抗白粉病材料,其中,苏创 3 号、苏梦 5 号、2103WMH0120、2108WME0002 等 4 份材料兼抗枯萎病小种 1、蔓枯病、白粉病 3 种病害。姬万丽等^[46]以 198 份不同种质资源类型的西瓜为试验材料,运用 CAPS 标记技术进行抗白粉病基因型分析,研究结果表明,35 份材料表现为抗白粉病,还发现了 23 份兼抗枯萎病和白粉病的品种,其中地方品种材料 14 份。易丽聪等^[47]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,筛选出白粉病抗性种质 35 份,其中兼抗枯萎病和白粉病的资源 8 份,兼抗炭疽病和白粉病的资源 6 份。张敬敬等^[48]利用抗白粉病分子标记和 KASP 分型标记对 130 份西瓜材料进行抗病性分子检测,发现 7 份材料含抗白粉病基因(*PMI*),值得注意的是,检测该基因(*PMI*)的标记是利用黄瓜基因组开发的甜瓜分子标记,该方法(比较基因组学)为开发近缘物种的分子标记提供了新的思路^[49]。上述研究和报道说明西瓜抗白粉病种质资源较为丰富(表 2),能够为今后西瓜抗白粉病育种提供材料基础。

目前已报道的抗白粉病生理小种 1 基因 *Pm1.1*

是一个不完全显性基因,其抗源来自于名为 Arka Manik 的西瓜栽培种,研究人员通过开发和筛选 RAPDs 标记而获得,连锁标记 OP-483 与其抗性位点相距 3.6 cM^[50],随着西瓜基因组公布^[51-53],研究人员再次利用 Arka Manik 与另一份感病材料构建了 F₂ 和 F_{2,3} 家系进行基因定位,并将抗性基因定位于 2 号染色体,命名为 *pmr2.1*,该位点对表型变异的贡献率为 80.0%(LOD = 30.76),其两侧有两个 CAPS 标记 *wsb2-24* (4.00 cM) 和 *wsb2-39* (13.97 cM) 与 *pmr2.1* 紧密连锁^[54]。*ClaPMR2* 是通过分析西瓜抗感材料接菌后转录组差异表达基因而获得的一个抗病基因,该基因编码的蛋白与拟南芥抗白粉病蛋白 RPW8 同源,是 NBS-LRR 类型的抗病蛋白,基于与 *ClaPMR2* 位点(*Cla19831*)相关的单核苷酸多态性,研究人员开发了 CAPS 标记用于西瓜辅助育种^[55],该标记在所述抗病资源筛选中应用较多^[46-47]。标记 254PMR-HRM3 是在距离抗性位点 4.3 cM 处发现的抗白粉病 1 号生理小种的 HRM 分子标记,其抗性资源来自于 PI 254744^[56],但该标记对仪器和技术要求较高,因此应用较少。*pm-lox* 是通过 XP-GWAS 和 F₂ 群体精细定位于西瓜 2 号染色体上的一个隐性抗白粉病 QTL,转录组分析后确定 *CILOX* 为候选基因,该基因通过抑制病原菌在植物叶片表面扩散,从而达到抗病的目的^[57],根据抗感材料的序列差异,研究者还开发出了 dCAPS 分子标记,助力于西瓜抗白粉病的分子标记辅助育种。

上述抗病基因的发现为西瓜抗白粉病育种奠

表2 抗白粉病种质资源

Table 2 Germplasm resources resistant to powdery mildew

抗生理小种 Resistant to physiological race	抗性材料或品种 Resistant material or variety	参考文献 Reference
1	Grif 5601、PI 482255、USVL255-PMR、PI 388770、PI 482362、PI 381750、PI 459074、PI 386015、PI 482248、PI 532722、陕西红籽 Shaanxihongzi、喇嘛瓜 Lamagua、宁县西瓜 Ningxianxigua、小红籽 Xiaohongzi、核桃纹 Hetaowen、黑崩筋 Heibengjin、十八天照 Shibatianzhao、槟榔皮西瓜 Binlangpixigua、齐头黄西瓜 Qitouhuangxigua、金包银 Jinbaoyin、墨西哥黑皮 Mexicoheipi、柳条青 Liutiaoqing、马铃瓜 Malinggua、糖炮弹 Tangpaodan、郑州籽瓜 Zhengzhouzigua、大板瓜子 Dabanguazi、宁夏红籽瓜 Ningxia-hongzigua、吐白皮西瓜 Tubaipixigua、特大黑巨霸 Tedaheijuba、中10 Zhong10、新金兰 Xinjinlan、中6×强黑 Zhong 6×Qianghei、桔王 05w1 Juwang05w1、黑金×小红玉 Heijin×Xiaohongyu、黑金 Heijin、尉氏西瓜 Weishixigua、青抱筋 Qingbaojin、鸡头黑西瓜 Jitouheixigua、冻瓜 Donggua、偃师一号 Yanshi No. 1、小麻籽 Xiaomazi、美丽 Meili、久比例 Jiubili、克伦生 Crimson、XGNR001、CriS-1、巨型西瓜 Juxingxigua、三白瓜 Sanbaigua、CriS-2、CriS-3、XGSD003、XGSD004、XGNF003、WM002、A18-2、B3、BFP1F、Sugarlee、ED 1 号 ED No. 1、黄枚 Huangmei、华东 26 Huadong 26、W-21、TO.2188、D116、W-22、512、W-2-1-1AA、W-2-1-1AB、W-2-2、ZMQ 大果 ZMQdaguo、KS515、W-520、W-6560、ES52、ES88、ES90、ES29、ES48、ES30、ES43、ES39、ES38、ES34、ES35、ES50、ES37、PI 525088-PMR、PI 500337、PI 500301、PI 482308、PI 482307、PI 482288、PI 500331、PI 482307、PI 482259	[2,40-44] [46-47]
2	PI 500331、PI 482307、PI 482259、PI 482319、PI 482283	[43-44]
2 F	PI 500307、PI 482350、PI 482335、PI 482324、PI 482322、PI 482321、PI 482283、PI 482276、PI 482259、PI 482246、苏创 1 号 Suchuang No. 1、苏创 3 号 Suchuang No. 3、苏创 5 号 Suchuang No. 5、苏梦 2 号 Sumeng No. 2、苏梦 4 号 Sumeng No. 4、苏梦 5 号 Sumeng No. 5、2108WME0002、2108WME0005、11s742、2103 WMH0120、3 抗 302 3 Kang302、美佳 Meijia、S66、901 新 901Xin、88-2-2-5、LGZ、JB-3、901 细花红 901Xihuahong、PI 500337、PI 500301、PI 482308、PI 482307、PI 482288、PI 500331、PI 482307、PI 482259、PI 482319、PI 482283	[43-45,48]
1 或者 2 1 or 2	USVL531-MDR、PI 494531、USVL608-PMR、PI 307608、USVL313-PMR、PI 482313、USVL585-PMR、PI 505585	[41-42]

定了一定的基础,然而,白粉病的抗性鉴定容易受环境和人为主观判断的影响。有研究人员发现,在温室大棚人工接种白粉病进行抗性遗传试验,结果表明,抗性材料 D18 对单囊壳属白粉菌(*P. xanthii*) 1 号生理小种表现为抗病,且抗性遗传受显性单基因控制,但田间白粉病抗性遗传试验发现 D18 与感病材料构建的 F₂ 代分离不符合卡方检验,推断白粉病的发生受环境影响较大^[58],进而影响结果的准确性。除此之外,白粉病菌的众多生理小种也给抗性遗传研究带来挑战。

研究人员通过对甜瓜接种白粉病菌不同生理小种后观察发现,I型抗病反应表现为:接种后 24 h 出现过敏反应(hypersensitive response, HR),接种后 2~10 d 内,分生孢子产生芽管和吸器,但未出现芽管分支;而II型抗病反应则在接种后 2~10 d 叶片接种部位逐渐出现胼胝质积累,同时接种 5 d 内出现了芽管分支^[59]。Davis 等^[60]通过筛选抗白粉病材料发现,PI 525088 对生理小种 1 的抗性遗传是多基因的,与对生理小种 2 的抗性遗传相互独立^[61-62]。上述研究均表明,同一份抗病材料对不同白粉病菌生理小种存在不同的遗传规律和抗性机制,且至少存在两种基因介导白粉病抗性。

白粉病的叶片抗性和茎秆抗性的遗传规律也有所不同。Cui 等^[63]在甜瓜抗白粉病材料 MR-1 的 10 号和 12 号染色体上分别鉴定出 2 个抗白粉病候选基因:*CmPMrs* 和 *CmPMRI*。叶片的白粉病抗性与显性基因(*CmPMRI*)有关,而茎部的抗性则受隐性基因(*CmPMrs*)控制,显性基因对隐性基因具有上位作用,亚细胞定位显示二者均表达于细胞膜上,序列分析发现 *CmPMRI* 含有保守的 *NPR* 基因结构域,而 *CmPMrs* 含有 *MLO* 基因结构域,这两个结构域均与白粉病抗性有关。Tetteh 等^[64]对西瓜种质资源 PI 270545 的叶片和茎秆分别进行白粉病抗性鉴定,发现该材料中存在两个抗白粉病 2W-U.S. 生理小种的基因:隐性高抗基因 *pmr-1* 和显性中抗基因 *Pmr-2*,根据世代亲本分析发现,叶片抗性中的显性遗传效应较大,而茎秆抗性中的加性遗传效应较大。PI 269677×PI 270545 的狭义遗传力较大且主要为加性遗传效应,这表明在该杂交后代的分离群体中,可以通过单株选择高效地获得对白粉病茎秆抗性的材料,换言之,在早期世代中选择茎秆抗性是有效可行的,而叶片抗性则需要自交后代中进行选择。随后继续利用抗白粉病种质资源 PI 189225 开展西瓜叶片和茎秆抗白粉病的遗传规

律研究,发现叶片抗性符合单基因遗传模式且仅存在加性效应,而茎秆抗性则存在加性、显性和上位性效应,狭义遗传力估计茎秆抗性(0.81)高于叶片抗性(0.58)^[65]。Davis等^[2]通过对1573份西瓜种质资源进行抗白粉病筛选时发现,当以整株的病害严重程度(disease severity rating, DSR)≤3.0作为标准进行评估时,有8份材料表现出极高抗性;而当只将叶片进行抗性鉴定和评估时,有13份材料高抗白粉病;只将茎秆进行抗性鉴定和评估时,有21份材料高抗白粉病。上述研究均表明,西瓜对白粉病的抗性不仅体现在叶片上,也体现在茎秆上,其抗性机制比较复杂,然而目前为止,针对西瓜叶片和茎秆对白粉病的抗性差异研究较少,随着抗病资源的利用和抗性基因逐渐被挖掘,相信后期会有更深入的研究。

3 西瓜抗白粉病分子调控途径

植物对病原菌的抗性是通过复杂的基因调控网络实现的,涉及主效抗病基因,比如R基因^[66],除此之外还有其他抗病调控蛋白,包括细胞壁蛋白^[67]、信号转导相关激酶以及植物激素代谢相关基因^[68]等。

在“基因对基因”假说中,对于病原菌分泌的每一个效应因子,其在抗性材料中就会有与之互作的蛋白,将编码这类蛋白的基因统称为“R”基因(resistance gene),R基因通常只对特定的生理小种发挥抗性作用。与R基因相反,有一类基因在丧失功能后会起到抗病作用,称这类基因为“S”基因(susceptibility gene),而S基因参与的抗性调控通常对一个病原菌的多个生理小种具有作用。MLO基因就是S基因,广泛参与各类植物的白粉病分子调控网络,当其功能缺失后,会提高植物对白粉病的抗性,是一类白粉病负调控基因家族。MLO基因是通过图位克隆的方法在大麦中鉴定到的,当利用诱变的方法获得*mlo*突变体后,研究人员发现其对大麦白粉病的抗性与野生型相比提高了^[69],由此开始了MLO基因在其他植物中的功能研究。在豌豆中,大多数品种存在一个隐性抗白粉病位点*er1*^[70],该位点早在70年前就已被报道,然而直到Pavan等^[71]研究发现,其遗传规律及抗白粉病表型与拟南芥MLO基因的功能缺失表现类似,才将控制豌豆白粉病的*PsMLO1*基因克隆,并根据抗感材料中该位点的差异序列开发了与白粉病抗性连锁的CAPS标记,助力于豌豆抗白粉病育种。在番茄突变体LC-95中,研究人员发现其含有的等位基因*ol-2*介导的白粉

病抗性遗传及表型与大麦MLO和拟南芥*AtMLO2*等位基因功能缺失所带来的白粉病免疫相似,并因此克隆了番茄*SIMlo1*基因,揭示其对白粉病的负调控作用^[72],随后研究人员构建了分别含有*Ol-1*、*Ol-3*、*Ol-4*、*Ol-5*、*Ol-6*的近等基因系,发现显性*Ol*基因参与的抗性机制与过敏反应有关,而隐性基因*ol-2*则主要参与调控乳突的形成^[73]。研究表明,拟南芥*mlo*参与的抗性调控网络不涉及乙烯、茉莉酸或水杨酸等信号分子,而是需要合成酶(PEN1)、糖基水解酶(PEN2)和ABC转运蛋白(PEN3)^[74-77]。大麦中的ROR2是拟南芥PEN1的同源基因,研究表明,MLO基因介导的抗性调控需要借助于ROR而发挥功能,后者的主要作用是协助囊泡的分泌与融合^[78],说明细胞内的运输对细胞外的免疫至关重要。此外,有研究人员发现大麦中MLO蛋白是一种钙调蛋白的结合蛋白,起到传感器的作用,白粉病病菌可以诱导或抑制MLO基因的表达,并利用Ca²⁺自由基或钙调素结合到MLO蛋白的C端来调节MLO蛋白的活性^[79]。在黄瓜中,*CsMLO1*在接种白粉病12~14h后被诱导表达于细胞膜上,其可能参与细胞壁增厚和ABC转运蛋白,进而调控黄瓜白粉病^[80-81]。甜瓜中共有14个MLO基因,这些基因均具有典型的结构特征,如含有7个跨膜结构域、钙调蛋白结合区以及两个缩氨酸区域^[82-83],当*CmMLO5*基因在编码区572bp位置发生单碱基突变后,会导致其蛋白质功能丧失,进而提高甜瓜感病材料Topmark的白粉病抗性,表达谱分析表明,白粉病侵染后24h和72h是调控白粉病抗性的关键时间点。在西瓜中,研究人员共鉴定了14个MLO基因,并且只有*CIMLO12*在接种后9h和24h出现了强烈的表达,推测该基因是一个致病响应基因^[84]。但西瓜中的MLO基因并没有被深入研究,上述其他物种中该基因的功能或许可以为西瓜抗白粉病分子调控网络研究提供思路。

除了感病基因外,研究人员发现,西瓜DIR基因在抗感白粉病的材料中表达存在差异,*CIDIR5*、*CIDIR6*、*CIDIR8*和*CIDIR9*主要在抗性材料中表达,并在72h达到峰值,随后研究人员发现DIR基因通过木质素合成途径参与调控抗病反应,并在植物激素相关的下游机制中发挥作用^[68, 85]。研究表明,外源施加褪黑素同样可以提高西瓜对白粉病的抵抗能力^[86],褪黑素能够诱发病原模式分子触发的免疫反应(PAMP-triggered immunity, PTI)和效应因子触发的免疫反应(effector-triggered immunity,

ETI),进而启动防御相关基因的表达。除了抗病基因和外源物的调控,红光同样也可以介导瓜类植物抵御白粉病。Wang等^[87]研究表明,红光可以通过激活 *CmICS* 的转录促进水杨酸(SA)积累,从而提高甜瓜对白粉病的抗性,在该调控途径中,光敏色素相互作用因子8(*CmPIF8*)通过与 *CmWRKY42* 启动子结合而抑制其转录激活,进而抑制 *CmWRKY42* 对 *CmICS* 的转录激活作用。不仅如此,对甜瓜幼苗进行红光预处理,建立以 *CmACS10* 为核心的 *CmPIF8-CmERF27-CmACS10* 分子调控网络,可诱导乙烯生物合成,从而抵御白粉病病原菌的侵染^[88]。上述研究均表明光信号在诱导甜瓜白粉病抗性中具有关键作用。此外,喷施表没食子儿茶素没食子酸酯(EGCG)^[89]和尿囊素(allantoin)^[90]也可提高甜瓜幼苗的白粉病抗性,这为今后西瓜的抗白粉病研究提供了思路。

4 展望

西瓜是重要的园艺作物之一,享有夏季“水果之王”的美誉,深受全球消费者喜爱。西瓜病害会严重降低西瓜产量和品质。白粉病是西瓜生产中的重要病害之一,美国西瓜研究发展小组(WRDG)曾认定抗白粉病相关研究为优先研究级别^[91],而我国近些年才开始进行西瓜抗白粉病的相关研究,起步相对较晚,并且植物抗病大多是多基因控制,分子机制和调控网络较为复杂,因此,西瓜抗白粉病的研究多年来报道较少,且人们对其抗病机制并不清楚。在黄瓜中,研究人员已通过编辑 *CsaMLO1*、*CsaMLO8* 和 *CsaMLO11* 基因获得了高抗白粉病的黄瓜材料^[92-93]。在大豆中, *Gmml002/Gmml019/Gmml020/Gmml023* 四重敲除突变体对白粉病的抗性显著增强,与野生型相比,白粉病严重程度降低了36.4%,并且对大豆生长发育等其他方面没有影响^[94]。在小麦中,研究人员同时敲除了A、B、D 3个基因组中的 *MLO* 基因,获得了广谱高抗白粉病的六倍体小麦材料 *Tamlo*,但感病基因的敲除通常会导导致多效性,所以该材料在株高和产量上的表现与野生型相比存在缺陷^[95]。随后研究团队在后续筛选中发现了新的突变体 *Tamlo-R32*,该突变体与 *Tamlo* 相比,既具有白粉病抗性,而且株高和产量等其他农艺性状均又正常,没有缺陷,而研究发现, *Tamlo-R32* 没有缺陷的原因是 *TaTMT3* 基因的功能缺失导致,并且 *TMT3* 的功能在不同物种中是保守的,具有广泛的适用性^[96],这为后续感病基因的敲除带来

的负面效应研究提供了借鉴与思路。此外,在矮牵牛^[97]和烟草^[98]等其他作物中,敲除或编辑 *MLO* 基因都能够提高植株对白粉病的抗性。近两年,西瓜基因编辑技术^[99-100]和基因组学^[51-53]的发展为西瓜抗病基因挖掘和鉴定工作提供了有利条件。根据前述研究报道,笔者认为利用 CRISPR/Cas9 技术对西瓜中 *MLO* 基因进行定向编辑是研究白粉病分子调控机制和创制抗白粉病材料的有效途径。白粉病分子调控网络复杂,前述的 *ClAPMR2*、*ClLOX* 和 *ClDIR* 基因参与的调控可能与 *CIMLO* 有所不同,当然这也会为解析白粉病的抗性机制提供新思路。此外,甜瓜中的光信号调控白粉病抗性也可能同样适用于西瓜。我国野生西瓜种质资源较多,其中不乏有不同类型的白粉病抗性资源,随着分子技术的发展与应用,将会有越来越多的野生西瓜种质资源基因组被解析,基因图谱也将更加完善。笔者认为,今后西瓜抗白粉病育种应以西瓜自身抗源为核心基础,在生产中可通过外源施加物和环境调控(光)来提高西瓜免疫,从而解除生产中白粉病的威胁。未来西瓜的育种研究将更集中于抗病基因的筛选、抗病信号通路的研究,从而实现产量、品质和抗病性的协同改良,助力西瓜产业绿色可持续发展。

参考文献

- [1] CUI H N, ZHU Z C, DING Z, et al. First report of powdery mildew caused by *Podospaera xanthii* race 1 on watermelon in China[J]. Journal of Plant Pathology, 2021, 103(3): 1029.
- [2] DAVIS A R, LEVIA, TETTEH A, et al. Evaluation of watermelon and related species for resistance to race 1W powdery mildew[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2007, 132(6): 790-795.
- [3] TETTEH A Y, WEHNER T C, DAVIS A R. Identifying resistance to powdery mildew race 2W in the USDA-ARS watermelon germplasm collection[J]. Crop Science, 2010, 50(3): 933-939.
- [4] 王娟, 宫国义, 郭绍贵, 等. 北京地区瓜类蔬菜白粉病菌生理小种分化的初步鉴定[J]. 中国蔬菜, 2006(8): 7-9.
- [5] DEL PINO D, OLALLA L, PEREZ-GARCIA A, et al. Occurrence of races and pathotypes of cucurbit powdery mildew in southeastern Spain[J]. Phytoparasitica, 2002, 30(5): 459-466.
- [6] BEN-NAIM Y, COHEN Y. Inheritance of resistance to powdery mildew race 1W in watermelon[J]. Phytopathology, 2015, 105(11): 1446-1457.
- [7] COHEN R, BURGER Y, KATZIR N. Monitoring physiological races of *Podospaera xanthii* (syn. *Sphaerotheca fuliginea*), the causal agent of powdery mildew in cucurbits: Factors affecting race identification and the importance for research and commerce[J]. Phytoparasitica, 2004, 32(2): 174-183.

- [8] 陈建军,王锋,陈积豪,等.甜瓜白粉病病原菌鉴定及抗病种质资源筛选[J].中国蔬菜,2024(3):67-74.
- [9] 顾海峰,张旭,张文芳,等.上海地区西甜瓜白粉病菌生理小种的鉴定[J].上海农业学报,2010,26(4):155-158.
- [10] 黄云鲜,黄思远,叶志文.珠海市甜瓜白粉病的发生危害及防治对策[J].南方农业,2008,2(2):64-65.
- [11] 李萃芳,朱凌丽,羊杏平,等.江浙沪甜瓜白粉病菌及其生理小种的鉴定[J].中国瓜菜,2015,28(6):16-20.
- [12] 罗革彬,吉训聪,肖敏,等.海南甜瓜白粉病发生规律与防治技术[J].现代农业科技,2010(15):204.
- [13] 徐兵划,汪国莲,仲秀娟,等.瓜类白粉病菌生理小种鉴定及抗白粉病甜瓜品种筛选[J].江苏农业科学,2022,50(23):102-109.
- [14] 张慧君,张佩,吴乔歆,等.淮北地区甜瓜白粉病生理小种的鉴定[J].分子植物育种,2017,15(3):1084-1089.
- [15] 袁悦,任俭,王转茸,等.武汉地区甜瓜白粉病病原菌生理小种鉴定[J].长江蔬菜,2022(22):65-69.
- [16] 张怡,徐克东,陈佩佩,等.河南省周口地区瓜类白粉病的分子鉴定与分析[J].华中师范大学学报(自然科学版),2013,47(6):830-835.
- [17] 邓丽君.新疆吐鲁番地区甜瓜白粉病生理小种鉴定及抗性遗传分析[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2015.
- [18] 李书颀,王萍,杨永升,等.籽用美洲南瓜白粉病病原菌生理小种鉴定及抗性遗传分析[J].中国蔬菜,2020(11):72-79.
- [19] 马鸿艳,魏尊苗,祖元刚,等.2009—2010年黑龙江省主要瓜类作物白粉病菌生理小种鉴定[J].植物保护学报,2011,38(3):287-288.
- [20] 莫龙飞,孙建磊,高超,等.山东地区甜瓜白粉病生理小种的鉴定[J].中国瓜菜,2021,34(4):36-40.
- [21] 苏瑞,王惠林,高强,等.新疆部分地区籽用西瓜、甜瓜白粉病菌生理小种鉴定[J].中国蔬菜,2013(10):90-94.
- [22] 王晓敏,王禄星,宋建宇,等.宁夏西瓜、甜瓜白粉病病原菌鉴定及抗性种质资源筛选[J].甘肃农业大学学报,2021,56(5):83-91.
- [23] 张莉,张慧君,张建农,等.甘肃甜瓜白粉病病原种及生理小种的鉴定[J].甘肃农业大学学报,2011,46(2):87-91.
- [24] 张庆平,高永权,郭勇,等.巴彦淖尔地区厚皮甜瓜白粉病的发生与防治[J].内蒙古农业科技,2004(5):51.
- [25] 咸丰,张勇,马建祥,等.陕西关中地区瓜类白粉病菌生理小种的鉴定[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2010,38(10):115-120.
- [26] 张波,王利波,崔四川,等.吉林省薄皮甜瓜主产区白粉病菌生理小种的初步鉴定[J].吉林蔬菜,2011(6):100-101.
- [27] 吕元佐,崔浩楠,朱强龙,等.甜瓜白粉病不同生理小种发病环境条件分析[J].北方园艺,2018(16):35-40.
- [28] 韩群营,何世明,黄明生,等.2009年蔡甸大棚小西瓜白粉病暴发原因及对策[J].长江蔬菜,2010(19):38-39.
- [29] IVANOFF S S. Powdery mildew pimples on watermelon fruits[J]. Phytopathology, 1957,47(10):599-602.
- [30] ROBINSON R W, PROVVIDENTI R. Susceptibility to powdery mildew in *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. and Nakai[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1975,100(4):328-330.
- [31] KEINATH A P. Efficacy of fungicides against powdery mildew on watermelon caused by *Podosphaera xanthii*[J]. Crop Protection, 2015,75:70-76.
- [32] KIM S H, BYUNG-SUP K, SHIN J E, et al. Evaluation of disease resistance of cucurbit cultivars to powdery mildew and root-knot nematode[J]. Research in Plant Disease, 2012,18(1):29-34.
- [33] KOUSIK C S, DONAHOO R S, WEBSTER C G, et al. Outbreak of cucurbit powdery mildew on watermelon fruit caused by *Podosphaera xanthii* in southwest Florida[J]. Plant Disease, 2011,95(12):1586-1587.
- [34] REIS A, BUSO J A. Levantamento preliminar de raças de *Sphaerotheca fuliginea* no Brasil[J]. Horticultura Brasileira, 2004,22(3):628-631.
- [35] 张晓慧,谢学文,李宝聚,等.5%氟唑活化酯乳油对西瓜甜瓜白粉病的诱导抗病效果评价[J].果树学报,2018,35(1):101-107.
- [36] KEINATH A P. Efficacy of fungicides against powdery mildew on watermelon caused by *Podosphaera xanthii*[J]. Crop Protection, 2015,75:70-76.
- [37] MIYAMOTO T, HAYASHI K, OKADA R, et al. Resistance to succinate dehydrogenase inhibitors in field isolates of *Podosphaera xanthii* on cucumber: Monitoring, cross-resistance patterns and molecular characterization[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2020,169:104646.
- [38] 文君慧,姚贝贝,朱祺,等.新型杀菌剂 200 g·L⁻¹氟唑菌酰胺·苯醚甲环唑悬浮剂对玫瑰白粉病的田间防治效果[J].农药,2022,61(8):607-610.
- [39] 吴庆勇,金鹏,李红.食品中有机氯农药残留超标危害与检测技术[J].食品安全导刊,2023(17):180-182.
- [40] 贾宋楠,王惠林,郑健,等.籽用西瓜种质资源对白粉病的抗性鉴定[J].新疆农业大学学报,2013,36(6):489-493.
- [41] KOUSIK C S, IKERD J, MANDAL M, et al. Watermelon germplasm lines USVL608-PMR, USVL255-PMR, USVL313-PMR, and USVL585-PMR with broad resistance to powdery mildew[J]. HortScience, 2018,53(8):1212-1217.
- [42] KOUSIK C S, IKERD J, MANDAL M, et al. USVL531-MDR: Watermelon germplasm line with broad resistance to powdery mildew and phytophthora fruit rot[J]. HortScience, 2023,58(4):475-479.
- [43] ZHANG H Y, GUO S G, Gong G Y, et al. Sources of resistance to race 2WF powdery mildew in U. S. watermelon plant introductions[J]. HortScience, 2011,46(10):1349-1352.
- [44] 孙洪宝,许勇,张海英,等.美国西瓜种质资源对白粉病生理小种 2WF 的抗性筛选[J].中国瓜菜,2019,32(8):185-186.
- [45] 白甜,黄大跃,刘欣,等.西瓜品种及材料对 3 种真菌病害的抗性评价[J].江苏农业科学,2024,52(2):123-130.
- [46] 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.
- [47] 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.

- [48] 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.
- [49] 孙洪宝,许勇,张春秋,等.比较基因组学在甜瓜白粉病抗病基因*Pm-2F*连锁标记开发中的应用[J].中国瓜菜,2019,32(8):187-188.
- [50] 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.
- [51] DENG Y, LIU S C, ZHANG Y L, et al. A telomere-to-telomere gap-free reference genome of watermelon and its mutation library provide important resources for gene discovery and breeding[J]. Molecular Plant, 2022, 15(8): 1268-1284.
- [52] 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.
- [53] ZHANG Y L, ZHAO M X, TAN J S, et al. Telomere-to-telomere *Citrullus* super-pangenome provides direction for watermelon breeding[J]. Nature Genetics, 2024, 56(7): 1750-1761.
- [54] 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.
- [55] MANDAL M K, SUREN H, KOUSIL 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, 2022, 12(1): 20464.
- [56] HAN B K, RHEE S J, JANG Y J, et al. Identification of a causal pathogen of watermelon powdery mildew in Korea and development of a genetic linkage marker for resistance in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. Korean Journal of Horticultural Science & Technology, 2016, 34(6): 912-923.
- [57] DENG Y, LIU X, LIU S C, et al. Fine mapping of *CILOX*, a QTL for powdery mildew resistance in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(3): 51.
- [58] 苏瑞,新疆部分地区瓜类白粉病生理小种鉴定及籽用西瓜抗性遗传分析[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2013.
- [59] KUZUYA M, YASHIRO K, TOMITA K, et al. Powdery mildew (*Podosphaera xanthii*) resistance in melon is categorized into two types based on inhibition of the infection processes[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(9): 2093-2100.
- [60] DAVIS A R, THOMAS C E, LEVI A, et al. Watermelon resistance to powdery mildew race 1 [M].//Cucurbitaceae. Virginia: ASHS Press, 2002, 192-198.
- [61] DAVIS A R, TETTEH A, WEHNER T, et al. Watermelon resistance to powdery mildew race 1 and race 2[M]//Proc. Cucurbitaceae. Raleigh, North Carolina: Universal Press, 2006, 412-420.
- [62] THOMAS C E, LEVI A, CANIGLIA E. Evaluation of US plant introductions of watermelon for resistance to powdery mildew[J]. HortScience, 2005, 40(1): 154-156.
- [63] CUI H N, FAN C, DING Z, et al. *CmPMR1* and *CmPMrs* are responsible for resistance to powdery mildew caused by *Podosphaera xanthii* race 1 in melon[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(4): 1209-1222.
- [64] TETTEH A Y, WEHNER T C, DAVIS A R. Inheritance of resistance to powdery mildew race 2 in *Citrullus lanatus* var. *lanatus* [J]. HortScience, 2013, 48(10): 1227-1230.
- [65] TETTEH A Y, WEHNER T C, DAVIS A R. Inheritance of resistance to the new race of powdery mildew in watermelon[J]. Crop Science, 2013, 53(3): 880-887.
- [66] KOURELIS J, VAN DER HOORN R A L. Defended to the nines: 25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function[J]. Plant Cell, 2018, 30(2): 285-299.
- [67] LIU X, MENG G, WANG M, et al. Tomato SIPUB24 enhances resistance to *Xanthomonas euvesicatoria* pv. *perforans* race T3[J]. Horticulture Research, 2021, 8: 30.
- [68] YADAV V, WANG Z Y, GUO Y L, et al. Comparative transcriptome profiling reveals the role of phytohormones and phenylpropanoid pathway in early-stage resistance against powdery mildew in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1016822.
- [69] BUSCHGES R, HOLLRICHER K, PANSTRUGA R, et al. The barley *mlo* gene: A novel control element of plant pathogen resistance[J]. Cell, 1997, 88(5): 695-705.
- [70] JANILA P and SHARMA B. RAPD and SCAR markers for powdery mildew resistance gene *er* in pea[J]. Plant Breeding, 2004, 123(3): 271-274.
- [71] PAVAN S, SCHIAVULLI A, APPIANO M, et al. Pea powdery mildew *er1* resistance is associated to loss-of-function mutations at a *MLO* homologous locus[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 123(8): 1425-1431.
- [72] BAI Y L, PAVAN S, ZHENG Z, et al. Naturally occurring broad-spectrum powdery mildew resistance in a central american tomato accession is caused by loss of *Mlo* function[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2008, 21(1): 30-39.
- [73] BAI Y L, VAN DER HULST R, BONNEMA G, et al. Tomato defense to *Oidium neolycopersici*: Dominant *Ol* genes confer isolate-dependent resistance via a different mechanism than recessive *ol-2* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2005, 18(5): 508.
- [74] CONSONNI C, HUMPHRY M E, HARTMANN H A, et al. Conserved requirement for a plant host cell protein in powdery mildew pathogenesis[J]. Nature Genetics, 2006, 38(6): 716-720.
- [75] COLLINS N C, THORDAL C H, LIPKA V, et al. SNARE-protein-mediated disease resistance at the plant cell wall[J]. Nature, 2003, 425(6961): 973-977.
- [76] LIPKA V, DITTGEN J, BEDNAREK P, et al. Pre- and postinvasion defenses both contribute to nonhost resistance in *Arabidop-*

- sis[J]. *Science*, 2005, 310(5751): 1180-1183.
- [77] STEIN M, DITTGEN J, SANCHEZ-RODRIGUEZ C, et al. *Arabidopsis* PEN3/PDR8, an ATP binding cassette transporter, contributes to nonhost resistance to inappropriate pathogens that enter by direct penetration[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 731-746.
- [78] ACEVEDO G J, WALDEN K, LEISSING F, et al. Barley *Ror1* encodes a class XI myosin required for *mlo*-based broad-spectrum resistance to the fungal powdery mildew pathogen[J]. *Plant Journal*, 2022, 112(1): 84-103.
- [79] KIM M C, LEE S H, KIM J K, et al. Mlo, a modulator of plant defense and cell death, is a novel calmodulin-binding protein - isolation and characterization of a rice Mlo homologue[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(22): 19304-19314.
- [80] NIE J T, WANG Y L, HE H L, et al. Loss-of-function mutations in *CsMLO1* confer durable powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1155.
- [81] RIDOUT C J. Profiles in pathogenesis and mutualism: Powdery mildews[J]. *Plant Relationships*, 2009: 51-68.
- [82] 徐坚, 陈先知, 王燕, 等. 黄瓜、甜瓜和西瓜 *MLO* 基因家族的比较基因组学分析[J]. *核农学报*, 2014, 28(6): 1006-1017.
- [83] ZHANG T F, XU N, AMANULLAH S, et al. Genome-wide identification, evolution, and expression analysis of *MLO* gene family in melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1144317.
- [84] IOVIENO P, ANDOLFO G, SCHIAVULLI A, et al. Structure, evolution and functional inference on the *Mildew Locus O* (*MLO*) gene family in three cultivated Cucurbitaceae spp. [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1112): 1471-2064.
- [85] YADAV V, WANG Z Y, YANG X Z, et al. Comparative analysis, characterization and evolutionary study of dirigent gene family in cucurbitaceae and expression of novel dirigent peptide against powdery mildew stress[J]. *Genes*, 2021, 12(3): 326.
- [86] MANDAL M K, SUREN H, WARD B, et al. Differential roles of melatonin in plant-host resistance and pathogen suppression in cucurbits[J]. *Journal of Pineal Research*, 2018, 65(3): e12505.
- [87] WANG L X, WU X T, XING Q J, et al. PIF8-WRKY42-mediated salicylic acid synthesis modulates red light induced powdery mildew resistance in oriental melon[J]. *Plant Cell and Environment*, 2023, 46(5): 1726-1742.
- [88] WU X T, WANG L X, XING Q J, et al. CmPIF8-CmERF27-*CmACS10*-mediated ethylene biosynthesis modulates red light-induced powdery mildew resistance in oriental melon[J]. *Plant Cell and Environment*, 2024, 47(11): 4135-4150.
- [89] FANG M Y, WU Y X, LIU H H, et al. Effects of exogenous epigallocatechin gallate on resistance of melon seedlings to powdery mildew[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2023, 35(1): 138-145.
- [90] DUN B, ZHOU D, SHUAI W, et al. Allantoin and jasmonic acid synergistically induce resistance response to powdery mildew in melon as revealed by combined hormone and transcriptome analysis[J]. *Scientia Horticulturae*, 2024, 327: 112797.
- [91] KOUSIK C S, BRUSCA J, TURECHEK W W. Diseases and disease management strategies take top research priority in the watermelon research and development group members survey (2014 to 2015)[J]. *Plant Health Progress*, 2016, 17(1): 53-58.
- [92] SHNAIDER Y, ELAD Y, RAV D D, et al. Development of powdery mildew resistance in cucumber using CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *CsaMLO8*[J]. *Phytopathology*, 2023, 113(5): 786-790.
- [93] TEK M I, CALIS O, FIDAN H, et al. CRISPR/Cas9 based *mlo*-mediated resistance against *Podosphaera xanthii* in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1081506.
- [94] BUI T P, LE H, TA D T, et al. Enhancing powdery mildew resistance in soybean by targeted mutation of *MLO* genes using the CRISPR/Cas9 system[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 533.
- [95] WANG Y P, CHENG X, SHAN Q W, et al. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew[J]. *Nature Biotechnology*, 2014, 32(9): 947-951.
- [96] LI S N, LIN D X, ZHANG Y W, et al. Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties[J]. *Nature*, 2022, 602(7897): 455-460.
- [97] XU J P, NAING A H, KANG H, et al. CRISPR/Cas9-mediated editing of *PhMLO1* confers powdery mildew resistance in petunia[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2023, 17(5): 767-775.
- [98] WANG X B, LI D D, TAN X L, et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of two homoeoalleles in tobacco confers resistance to powdery mildew[J]. *Euphytica*, 2023, 219(6): 67.
- [99] CHEN X, LI Y X, AI G L, et al. Creation of a watermelon haploid inducer line via CIDMP3-mediated single fertilization of the central cell[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(6): 2662-6810.
- [100] 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.