

DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.2025.0758

# 基于 GWAS 分析挖掘甜瓜熟性相关候选基因

王红梅<sup>1,2</sup>, 解华云<sup>1</sup>, 李桂芬<sup>1</sup>, 覃斯华<sup>1</sup>, 张德梅<sup>1</sup>, 洪日新<sup>1</sup>,  
何毅<sup>1</sup>, 柳唐镜<sup>1</sup>, 叶云峰<sup>1</sup>, 黄金艳<sup>1</sup>

(1. 广西农业科学院园艺研究所 南宁 530007; 2. 黄河科技学院现代农业工程研究院 郑州 450006)

**摘要:**为挖掘甜瓜熟性相关遗传位点及候选基因,加速甜瓜早熟新品种的选育进程,以151份不同熟性的厚皮甜瓜为材料,采用重测序的方法,对甜瓜熟性性状进行全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS),定位熟性显著关联位点。结果表明,151份材料中,早熟材料有36份,共获得高质量SNP位点2 165 342个,MLM(QK)模型筛选到与甜瓜熟性性状显著关联的SNP位点55个,这些位点上下游100 kb范围内共包含等位基因240个。结合功能注释和富集分析,筛选到的基因主要参与苯丙烷生物合成、次级代谢物生物合成、脂肪酸代谢、氨基酸生物合成和植物激素信号转导等过程。其中关联信号最强的2个SNP位点分别在4号和12号染色体上,与4号染色体SNP位点紧密相关的基因为MELO3C009181和MELO3C009179,与12号染色体SNP位点紧密相关的基因为MELO3C002391,其中MELO3C009181(*LAX2*)编码类生长素转运蛋白,MELO3C002391(*PER7*)编码过氧化物酶,可作为调控甜瓜熟性的候选基因。本研究结果为甜瓜熟性育种和早熟品种选育奠定了分子基础。

**关键词:**甜瓜;熟性;早熟;全基因组关联分析

中图分类号:S652

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2026)05-007-16

## Genome-wide association study identifies candidate genes associated with melon ripening traits

WANG Hongmei<sup>1,2</sup>, XIE Huayun<sup>1</sup>, LI Guifen<sup>1</sup>, QIN Sihua<sup>1</sup>, ZHANG Demei<sup>1</sup>, HONG Rixin<sup>1</sup>, HE Yi<sup>1</sup>,  
LIU Tangjing<sup>1</sup>, YE Yunfeng<sup>1</sup>, HUANG Jinyan<sup>1</sup>

(1. Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, Guangxi, China; 2. Institute of Agricultural Engineering, Huanghe Science and Technology College, Zhengzhou 450006, Henan, China)

**Abstract:** To identify the genetic loci and candidate genes associated with melon maturity traits and thereby accelerate the breeding of novel early-maturing melon cultivar, in this study, 151 muskmelon accessions displaying diverse maturity characteristics were analyzed using a whole-genome re-sequencing approach to perform a genome-wide association studies (GWAS) on maturity-related traits. The primary objective was to detect significantly associated loci, thereby establishing a theoretical basis for the development of early-maturing melon cultivar. The results indicate that among the 151 analyzed accessions, 36 exhibited early maturity characteristics. A total of 2 165 342 high-quality SNPs loci were identified, and the MLM(QK) model identified 55 SNP loci significantly associated with melon ripening traits. Within the 100 kb flanking regions surrounding these loci, a total of 240 alleles were identified. Integrated functional annotation and enrichment analyses revealed that the candidate genes are predominantly involved in phenylpropanoid biosynthesis, secondary metabolite biosynthesis, fatty acid metabolism, amino acid biosynthesis, and plant hormone signal transduction pathways. The two most significant SNP loci are located on chromosomes 4 and 12, respectively. The genes closely associated with the SNP locus on chromosome 4 are MELO3C009181 and MELO3C009179, whereas the gene linked to the SNP locus on

收稿日期:2025-11-05;修回日期:2026-01-22

**基金项目:**广西重点研发计划(桂科 AB21196045,桂科农 AB2506910004);广西自然科学基金(2023GXNSFAA026437);国家自然科学基金(32260677);国家现代农业产业技术体系广西创新团队项目(nycytxgxctd-2024-17-02);国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-25);广西农业和乡村振兴人才培养支持专项农业科技青年人才托举工程项目(GXQNTJ242104);广西农业科学院专项(桂农科 2024ZX26,桂农科 2026YT079);广西农业科学院博士后基金(桂农科博 2024058)

**作者简介:**王红梅,女,讲师,主要从事西瓜、甜瓜遗传育种与病虫害防治研究。E-mail:whm8998@163.com

**通信作者:**黄金艳,女,研究员,主要从事西瓜、甜瓜遗传育种与栽培技术研究。E-mail:nkyhjy@163.com

叶云峰,女,研究员,主要从事西瓜、甜瓜病虫害防治研究。E-mail:yeyunfeng111@126.com

chromosome 12 is MELO3C002391. Notably, MELO3C009181 (*LAX2*) encodes an auxin transporter-like protein, and MELO3C002391 (*PER7*) encodes a peroxidase, both of which represent potential candidate genes involved in the regulation of melon ripening. This study establishes a molecular foundation for ripening-related breeding and the development of early-maturing melon cultivar.

**Key words:** Melon; Maturity; Early maturation; Genome-wide association study

甜瓜(*Cucumis melo* L.)是重要的园艺作物,通常分为薄皮甜瓜和厚皮甜瓜两大生态类型,在世界各地广泛栽培<sup>[1]</sup>。据FAO统计,2022年中国甜瓜产量为1 430.5万t,约占世界总产量的一半。广西地处中国南疆,属亚热带季风性气候区,冬季温和,春季温暖湿润,光照充足,特殊的气候条件对甜瓜生长非常有利,该地区每年可以种植两茬<sup>[2]</sup>。广西作为重要的华南甜瓜种植优势区,对全国甜瓜销售市场的调剂具有重要作用<sup>[3]</sup>。然而广西甜瓜反季节栽培中常遇极端气候,而厚皮甜瓜的成熟期又较长,致使甜瓜果实成熟期和上市推迟,甜瓜设施栽培效益大幅度下滑,严重制约甜瓜产业的发展。选育适应广西气候的甜瓜早熟新品种,是解决这一问题的关键。但甜瓜熟性调控基因及其遗传机制尚不清楚,限制了甜瓜品种的快速选育。

熟性是作物重要的农艺性状,通常用播种到成熟收获的生育期来表示,用来综合反映作物生长发育快慢和成熟早晚,是作物品种生态适应性的重要性状之一<sup>[4]</sup>。根据生育期长短常划分为早熟、中熟和晚熟3个类型<sup>[5]</sup>。作物熟性因作物种类和成熟标志的不同,在评判标准上存在差异。如小麦、水稻常以开花期作为考察成熟的指标<sup>[6]</sup>,而在水稻熟性的遗传分析中常用抽穗期作为水稻生育期的考察指标<sup>[7]</sup>。玉米开花期性状决定玉米成熟期的早晚<sup>[8]</sup>。马铃薯的生育期常指从出苗至植株70%的叶片变黄所经历的时间<sup>[9]</sup>。丝瓜常用第一雌花节位、始花期、始收期等作为早熟性状的衡量依据<sup>[10]</sup>。甜瓜在生产上常以果实发育期来考察熟性,果实发育和成熟是决定早熟的主要因素<sup>[11]</sup>。

成熟是一个复杂的过程,通常包括果实色泽、质地,糖、酸及挥发物的组成和特征的改变<sup>[12-13]</sup>。根据果实成熟时是否释放乙烯,可分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型两种类型<sup>[14]</sup>。甜瓜的成熟机制较为复杂,同一物种内呼吸跃变型和非呼吸跃变型两种模式共存,被认为是研究果实成熟的模式物种<sup>[15]</sup>。乙烯生物合成途径的2种关键酶是1-氨基环丙烷-1-羧酸盐合酶(ACS)和ACC氧化酶(ACO),通过转录因子如ETR<sup>[16]</sup>、NOR<sup>[12]</sup>、RIN<sup>[17]</sup>和CNR<sup>[18]</sup>等形成精细而复杂的调控网络,进而调控成熟。多项研

究表明,DNA去甲基化对调控果实成熟具有重要影响<sup>[19-21]</sup>。在呼吸跃变型果实中发现的大多数成熟过程在非呼吸跃变型果实中也能通过共同的作用机制<sup>[22]</sup>或不同的激素调控途径<sup>[23]</sup>来实现。

基于连锁不平衡的全基因组关联研究(GWAS)能够识别不同自然种群基因组中的序列变异,以确定复杂性状的基因或数量性状位点(QTLs)<sup>[24]</sup>。该方法已广泛应用于水稻<sup>[25]</sup>、玉米<sup>[26]</sup>、黄瓜<sup>[27]</sup>、番茄<sup>[28]</sup>、谷子<sup>[29]</sup>、棉花<sup>[30]</sup>和大豆<sup>[31]</sup>等作物中。作为高度多样化的物种,同时也是研究关键生物过程的模型作物,甜瓜至今仅鉴定出少量与农艺性状相关的基因,包括控制果实大小、果肉颜色、果皮颜色、雌花率和酸度的基因<sup>[24,32]</sup>。有学者对不同甜瓜资源进行GWAS分析,发现了与软化和糖分积累相关的候选基因<sup>[33-34]</sup>。尽管GWAS在甜瓜上已有一些研究结果,但采用GWAS方法分析甜瓜熟性性状的研究仍然不足。鉴于此,笔者采用GWAS分析的方法,对已有的151份厚皮甜瓜资源开展熟性性状关联分析,挖掘熟性显著相关位点及候选基因,以期及早熟甜瓜品种选育奠定理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

2021—2022年连续2年2—6月,将广西农业科学院园艺研究所保存和收集的317份厚皮甜瓜材料在广西南宁市武鸣区里建西甜瓜大棚基地种植调查,筛选出179份成熟期性状典型的材料。2023—2024年2—6月,将179份材料继续种植调查,选取2年成熟期性状稳定的151份厚皮甜瓜种质材料用于GWAS分析。

### 1.2 成熟期调查

成熟期指标调查参照《甜瓜种质资源描述规范和数据标准》<sup>[35]</sup>进行。179份材料于2023—2024年连续2个周期种植,3次重复,随机区组排列,每个重复种植10株,田间栽培管理按常规管理进行。授粉后挂牌记录授粉日期和成熟采收期,调查统计果实发育期。熟性指标赋值以果实发育期天数划分,<35d赋值为1(早熟),35~40d赋值为2(中熟),>40~45d赋值为3(中晚熟),>45d赋值为4(晚熟)。

### 1.3 基因组测序

采用 CTAB 法从新鲜采集的嫩叶中提取基因组 DNA<sup>[36]</sup>。根据 Illumina 公司的说明书,每份种质至少提取 5  $\mu\text{g}$  基因组 DNA 用于构建测序文库。使用 Illumina HiSeq 2500 或 HiSeq 3000 测序仪进行测序,生成 150 碱基对或 125 碱基对的配对末端读段。

### 1.4 序列比对和变异分析

所有样本的读取数据均使用 SOAP<sub>2</sub> 软件<sup>[37]</sup>,映射到甜瓜参考基因组(版本号:v4.0)<sup>[38]</sup>,以识别单核苷酸多态性(SNPs),本研究的所有甜瓜样本均通过配对末端和单端映射读取进行 SNP 检测。使用 SOAPsnp 软件<sup>[39]</sup>,识别每个样本相对于参考基因组的潜在 SNPs。材料的基因型分布 GLF 模型中的分类信息以每条染色体中 SNP 质量 $\geq 40$  且碱基质量 $\geq 40$  为准。

评估每个位点频率,使用 GLFmulti 软件为每个 SNP 命名,以整合整个集合中的 SNP。利用 GLFmulti 提供的等位基因频率和质量评分,筛选出核心 SNP 集合<sup>[40]</sup>。保留  $P < 0.01$  的 SNP 位点用于后续分析。

### 1.5 GWAS 分析

全基因组关联研究(GWAS)分析集中在群体中等位基因频率(MAF)大于 0.05 且缺失率小于 0.4 的单核苷酸多态性(SNP)。使用高效混合模型关联加速程序(EMMAX)<sup>[38]</sup>进行与表型性状的 GWAS 分析。使用 EIGENSOFT v.6.0.1<sup>[41]</sup>对缺失值 $\leq 40\%$ 的全基因组 SNP 进行主成分分析(PCA)。通过计算 2 个指定 SNP 之间的  $r^2$  值及其距离,来评估连锁不平衡(LD)的衰减情况。选取与熟性性状显著关联的 SNP 位点上、下游 100 kb 范围内的候选基因,结合 KEGG 和 GO 分析,确定候选基因,用于下一步分析。

### 1.6 数据分析

采用 Graphpad Prism 9.0 软件进行数据分析,以  $P < 0.05$  来判断样品间的差异显著性。每组设 3 个生物学重复。

## 2 结果与分析

### 2.1 甜瓜熟性统计表

对 151 份甜瓜材料进行熟性统计分析(图 1),结果发现,151 份材料中果实发育期  $< 35$  d 的材料有 36 份,占比 25%;果实发育期 35~40 d 的材料有 52 份,占比 34%;果实发育期  $> 40\sim 45$  d 的材料有 34 份,占比 22%;果实发育期  $> 45$  d 的材料有 29

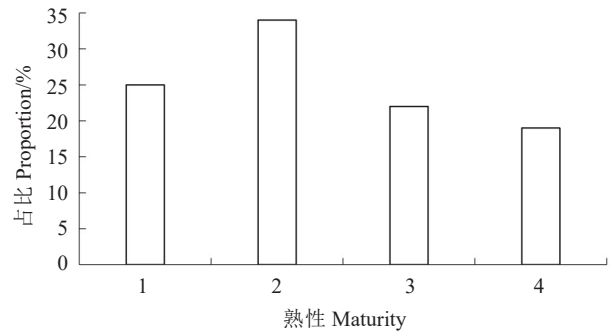


图 1 甜瓜材料的熟性分布

Fig. 1 The maturity distribution of melon materials

份,占比 19%;所选 151 份材料熟性分布涵盖 1、2、3、4 等 4 个熟性指标。熟性指标赋值为 1 的 36 份材料果实发育期均小于 35 d,为甜瓜早熟育种的优选材料。151 份甜瓜种质资源的来源及熟性表型见表 1。

### 2.2 群体结构与连锁不平衡分析

通过计算每个子组 SNP 对之间的相关系数( $r^2$ )来确定连锁不平衡(LD)。LD 衰减是指连锁不平衡减少到最大值一半时的距离。试验所用甜瓜群体材料的连锁不平衡减少到最大值一半时的距离约为 100 kb(图 2-A)。PCA 分析发现(图 2-B),试验材料群体结构呈均匀分布,符合 GWAS 的分析规律。聚类分析结果显示(图 2-C),选用的试验群体材料无显著的亲缘关系较近的种质,且试验材料分布均匀,适合做 GWAS 分析。

### 2.3 SNP 在甜瓜染色体上的分布

对测序所得差异位点进行质控,去除次要等位基因频率  $< 0.05$ ,缺失率  $> 0.3$ ,杂合比例  $> 0.8$  的位点后,共保留 2 492 111 个高质量差异位点,其中包含 SNP 位点 2 165 342 个,Indel 位点 326 769 个。统计每条染色体上的差异位点数目发现,6 号染色体上的差异位点最多,为 281 693 个,占定位染色体总数的 11.3%;除去 Chr00 未注释染色体位点,5 号染色体上的差异位点最少,为 134 774 个,占定位染色体总数的 5.41%(图 3-A)。由 1 Mb 滑窗距离的 SNP 分布可知,试验所用甜瓜群体每条染色体的 SNP 分布数目集中在 7038~8211 之间,少部分区域集中分布或 SNP 数目较少(图 3-B)。

### 2.4 甜瓜群体特征信息及结构分析

群体结构分析显示,所有种质资源在  $K=2$  时分为两个不同的亚群;当  $K=3$  时,种质类型内部出现了亚群分化,表明种质间存在遗传混合;当  $K=4$  时,种质类型分为 4 个不同的亚群(图 4)。

表1 甜瓜种质来源和熟性

Table 1 Source and maturity trait of melon germplasm resources

编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T61	新红蜜 25 号 Xinhongmi 25	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	4	T180	WM1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T62	科网甜二十六号 Kewangtian 26	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	4	T181	WM2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T63	RGG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4	T182	YGS	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T65	HFR	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T183	DSF	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T66	HMH	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T184	DTH	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T67	ZBG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T186	GTS	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T68	HT	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T187	SRT	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T70	XGY	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T188	FJ	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T75	HHY	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T189	JYG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T76	新红蜜 17 号 Xinhongmi 17	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	4	T191	RGF	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T78	WY5	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T193	HL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T79	WR	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T194	LP	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T83	YYU	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T195	YWM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4

表 1 (续)  
Table 1 (Continued)

编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T84	科网甜六号 Kewangtian 6	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	3	T196	ML-10	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sci- ences	4
T85	YYU1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T197	ML-2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T86	科网甜三号 Kewangtian 3	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	4	T200	FRG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T89	白雪甜蜜 Baixuetianmi	廊坊市科龙种子有限公司 Langfang Kelong Seed Co., Ltd.	1	T202	TXY1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T92	甜蜜脆 Xinmicui	杨凌荣丰种业有限公司 Yangling Rongfeng Seed Industry Co., Ltd.	2	T206	TXY2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T93	西蜜 6 号 Ximi 6	杨凌荣丰种业有限公司 Yangling Rongfeng Seed Industry Co., Ltd.	1	T208	ZTW1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T96	红脆宝 Hongcuibao	杨凌荣丰种业有限公司 Yangling Rongfeng Seed Industry Co., Ltd.	2	T209	ZTW2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T98	西蜜 3 号 Ximi 3	杨凌荣丰种业有限公司 Yangling Rongfeng Seed Industry Co., Ltd.	1	T211	WS1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T99	JK	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T212	ZZS	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T100	KG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T214	ZDG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T105	JKL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4	T215	中科蜜五号 Zhongkemi 5	河北茂华种业有限公司 Hebei Maohua Seed Industry Co., Ltd.	2
T108	KOL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T217	WJM2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T109	RES	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T218	CXT2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T110	HYT	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T221	CXT5	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3

表1 (续)  
Table 1 (Continued)

编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T111	THR	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T223	M-3	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T112	LWI	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T224	M-6	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T113	天龙蜜 25 号 Tianlongmi 25	新疆康乐源种子有限责任公司 Xinjiang Kangleyuan Seed Co., Ltd.	4	T225	JY2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T115	M520(康研 6 号) M520(Kangyan 6)	新疆康乐源种子有限责任公司 Xinjiang Kangleyuan Seed Co., Ltd.	4	T226	JY5	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T117	XS1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T227	WJM3	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T119	BY1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T228	WJM10	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T120	HJ	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T232	MZS1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T121	BY2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T236	MST1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T123	康乐 MC-3 Kangle MC-3	新疆康乐源种子有限责任公司 Xinjiang Kangleyuan Seed Co., Ltd.	1	T237	MST2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T124	JM3	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T238	MST8	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T125	YJM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T239	WSD	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T128	银帝王 3 号 Yindiawang 3	杨凌秦瑞农业开发有限公司 Yangling Qinrui Agricultural Development Co., Ltd.	2	T240	WSM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T133	YW1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T242	DGX	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T134	YW2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T243	XNF	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3

表 1 (续)  
Table 1 (Continued)

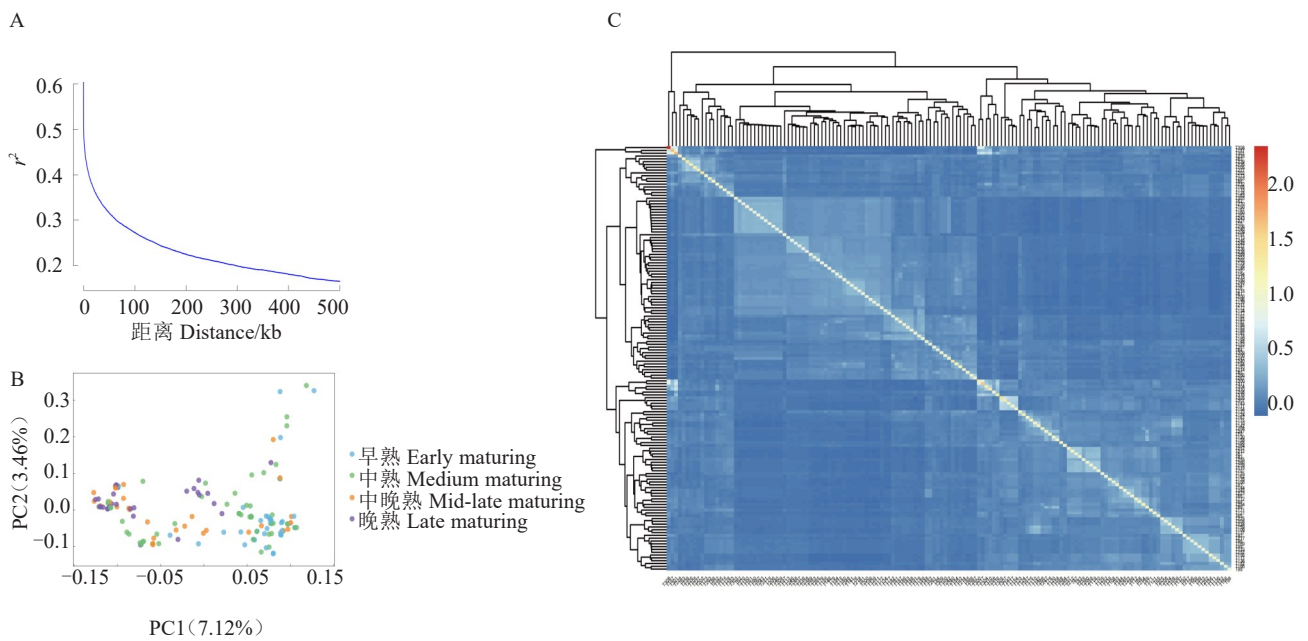
编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T135	GF	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T245	JS1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T136	YL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T246	HML	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T137	TZS	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T247	YTP	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T139	YK1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T248	WSS	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T140	山科蜜 25 号 Shankemi 25	山东科丰种业有限公司 Shandong Kefeng Seed Industry Co., Ltd.	3	T249	WSX	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T141	山科蜜 17 号 Shankemi 17	山东科丰种业有限公司 Shandong Kefeng Seed Industry Co., Ltd.	2	T252	MZS2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T142	CAK	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T253	HT2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T143	CTH1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T254	MX1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T144	CTH2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T255	MX2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T146	CXT1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T257	RDG	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T148	HZT	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T259	MM2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T150	GT	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T260	MM3	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T152	中科蜜八号 Zhongkemi 8	河北茂华种业有限公司 Hebei Maohua Seed Industry Co., Ltd.	2	T261	JYM-1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T153	LM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T262	JYM-2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4

表 1 (续)  
Table 1 (Continued)

编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T154	LYA	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T263	WXC	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T156	WT2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T264	JQL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T157	RE5	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T265	TRM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T158	RTN	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T266	HRX	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T159	JY1	河北茂华种业有限公司 Hebei Maohua Seed Industry Co., Ltd.	2	T267	XMM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T160	TZ	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4	T268	JQBL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T161	东方秋胜 25 号 Dongfangqiusheng 25	章丘市兄弟种子有限公司 Zhangqiu Brother Seed Co., Ltd.	4	T269	QL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T162	BC	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T270	WJM	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4
T163	银玉 3 号 Yinyu 3	武威安泰达种业有限责任公司 Wuwei Antaida Seed Technology Co., Ltd.	2	T298	GM12	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T165	JF1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T300	M-16	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T166	甜红玉 2 号 Tianhongyu 2	武威安泰达种业有限责任公司 Wuwei Antaida Seed Technology Co., Ltd.	1	T301	23SM1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T167	新红瑞 Xinhongrui	武威安泰达种业有限责任公司 Wuwei Antaida Seed Technology Co., Ltd.	1	T303	JHM18-1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T168	YP	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T304	FM2-Z	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T169	GH	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T305	166B	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4

表 1 (续)  
Table 1 (Continued)

编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity	编号 Number	名称 Name	来源 Source	熟性 Maturity
T171	ZC2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T307	167A	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T172	MF5	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3	T308	JM2n	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1
T173	M-12	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T309	GM-6	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T175	M-15	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	1	T310	GQY	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	3
T177	CM-1	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T316	FM2a	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T178	CM-2	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2	T317	JM23	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	2
T179	BL	广西农业科学院园艺研究所 Horticultural Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences	4				

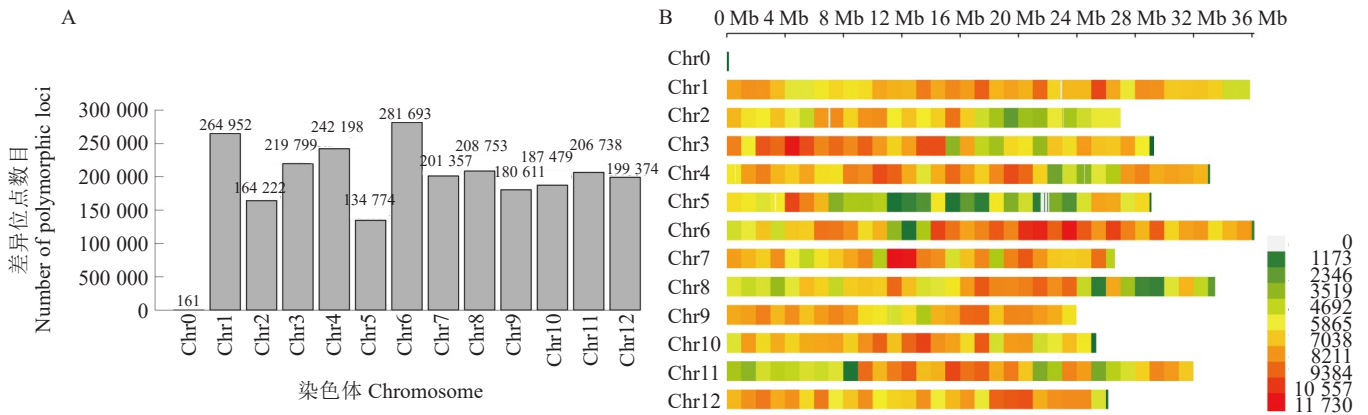


注:A. 群体 LD 衰减图;B. 群体 PCA 分布图;C. 亲缘关系聚类分析图。

Note: A. Population LD decay plot; B. Population PCA distribution map; C. Phylogenetic cluster analysis diagram.

图 2 甜瓜材料群体结构分析

Fig. 2 Population structure analysis of melon materials



注:A. 差异位点在每条染色体上的数目分布;B. 每条染色体 1 Mb 滑动窗距离内的 SNP 数量分布。

Note: A. Quantitative distribution of polymorphic loci on individual chromosome; B. SNP density distribution within 1 Mb sliding windows across each chromosome.

图3 甜瓜差异位点在染色体上的分布

Fig. 3 Distribution of polymorphic loci across melon chromosomes

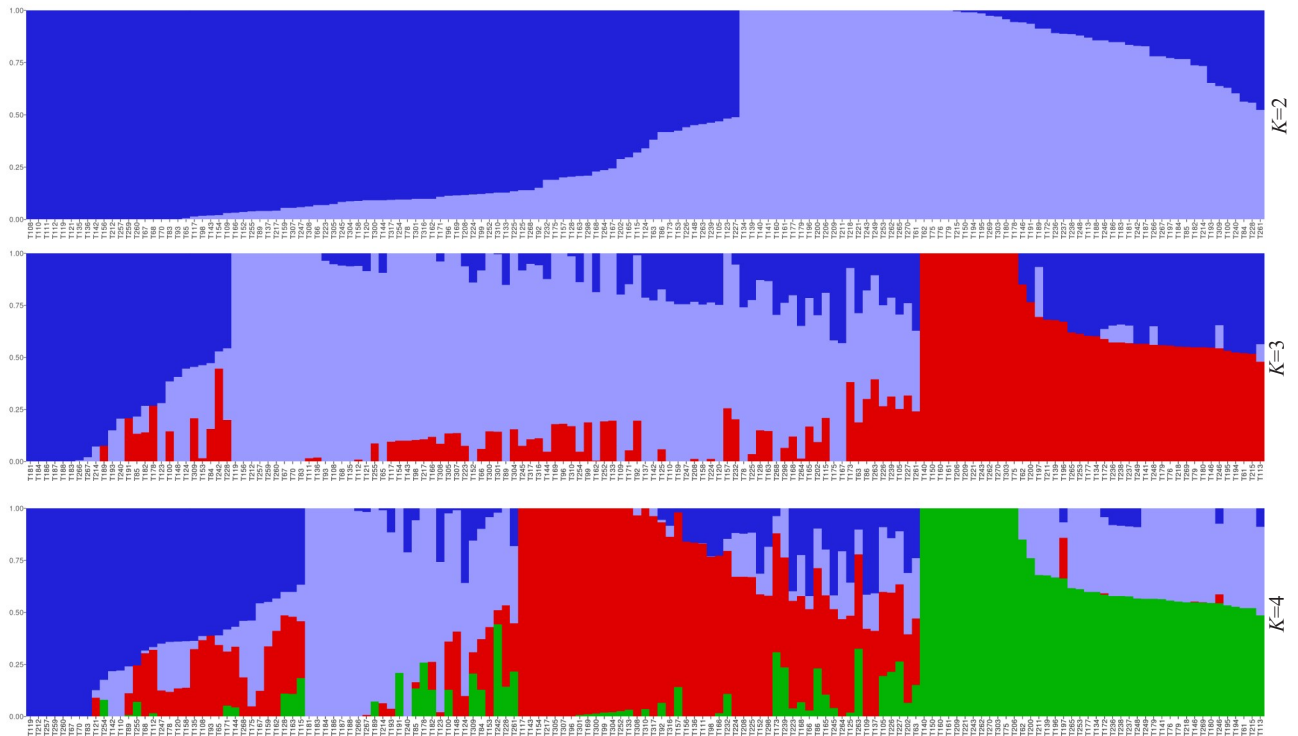


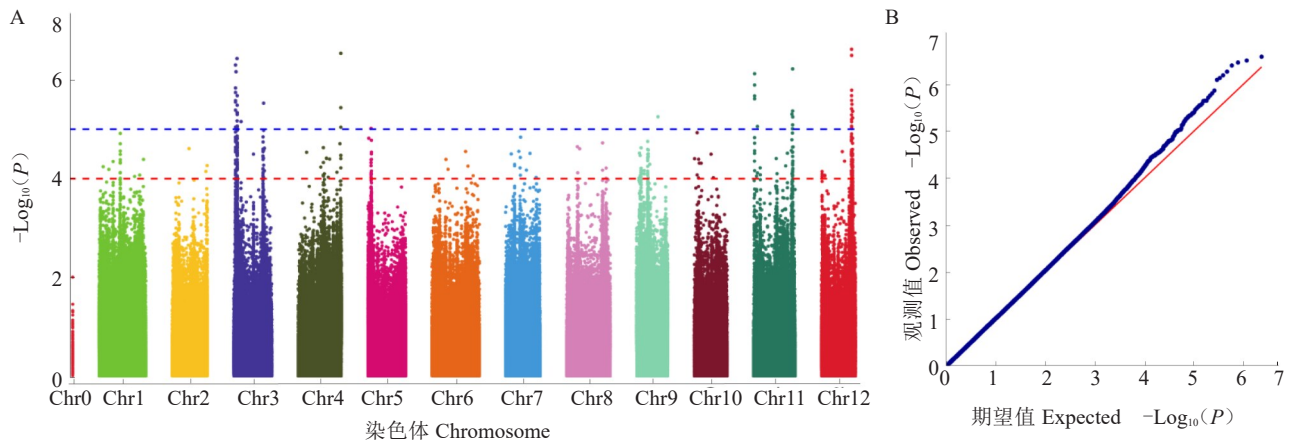
图4 群体遗传结构

Fig. 4 Population genetic structure

### 2.5 群体性状全基因组关联分析

全基因组关联研究(GWAS)结果中,以 $-\log_{10}(P\text{-value}) \geq 5$ 为阈值筛选到55个与甜瓜熟性性状显著关联的SNP位点,这些位点分布在3号、4号、5号、9号、11号和12号染色体上(图5-A)。其中关联信号最强的SNP位点位于4号和12号染色体上,其次是3号和11号染色体。 $P\text{-value}$ 观察值和

期望值前端重合,说明MLM(QK)模型适合用于该群体GWAS分析,其中QQ图 $P\text{-value}$ 观察值和期望值末端有部分明显超出期望值,推测该部分SNP位点是潜在的与熟性相关的候选位点(图5-B)。选取显著关联的55个SNP位点上下游100 kb范围内的基因,合并去重后共得到240个候选基因。显著关联SNP所在染色体上的位置区间见表2。



注:A. MLM(QK)模型的曼哈顿图;B. MLM(QK)模型的QQ图。

Note: A. Manhattan plot based on the MLM(QK)model; B. QQ plot based on the MLM(QK)model.

图5 甜瓜种质资源熟性性状的GWAS定位分析

Fig. 5 GWAS mapping analysis of maturity traits of melon germplasm resources

表2 与熟性显著关联SNP位点信息及关键候选基因功能注释

Table 2 Significant SNP loci associated with maturity traits and functional annotation of key candidate genes

染色体 Chromosome	位点位置 Site location	SNP数量 Number of SNP	基因数量 Number of gene	关键基因 Key gene	功能注释 Function annotation
Chr3	1 338 715~2 714 942	18	31	MELO3C008166 (At1g68200)	含锌指CCCH结构域蛋白14同源蛋白 Zinc finger CCCH domain-containing protein 14-like
				MELO3C008191 (RPL27)	50S核糖体蛋白L27(叶绿体型) 50S ribosomal protein L27, chloroplatic
	5 609 964	1	10	MELO3C008410 (SCPL42)	丝氨酸羧肽酶同源蛋白42 Serine carboxypeptidase-like 42
	22 823 251	1	9	MELO3C008413 (S-ACP-DES6)	硬脂酰-[酰基载体蛋白]9-去饱和酶6 Stearoyl-(acyl-carrier-protein) 9-desaturase 6
				MELO3C026512 (HMG1)	3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶A还原酶1 3-Hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase 1
				MELO3C026514 (ARPI)	RNA结合蛋白24-A RNA-binding protein 24-A
	MELO3C026518 (PPD3)	含psbP结构域蛋白3,叶绿体 PsbP domain-containing protein 3, chloroplatic			
MELO3C026519 (AHL10)	类AT-hook基序核定位蛋白10 AT-hook motif nuclear-localized protein 10-like				
Chr4	32 516 590~32 521 153	3	16	MELO3C009181 (LAX2)	类似生长素转运蛋白2 Auxin transporter-like protein 2
MELO3C009179 (At3g47570)	可能的LRR受体-类丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 Probable LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase				
Chr5	2 457 991	1	13	MELO3C014438 (DSP1)	酪氨酸蛋白磷酸酶At1g05000亚型X1 Probable tyrosine-protein phosphatase At1g05000 isoform X1
				MELO3C014437 (ACO1)	1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶1 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase 1
Chr9	16 362 602	1	6	-	-
Chr11	839 796~839 897	4	9	MELO3C034557 (TPS10)	萜类合酶10同源蛋白 Terpene synthase 10-like
	3 007 675	1	12	-	-
	29 332 923~30 001 150	6	52	MELO3C021174 (MGP4)	UDP-D-木糖:L-岩藻糖α-1,3-木糖基转移酶MGP4亚型X1 UDP- D- xylose:L- fucose alpha- 1,3- D- xylosyltransferase MGP4 isoform X1
Chr12	22 982 702~23 778 301	19	82	MELO3C002391 (PER7)	过氧化物酶7 Peroxidase 7

注:-表示无关键基因。

Note: - represents that there is no key gene.

### 2.6 关联区域内基因 KEGG 代谢途径和 GO 富集分析

对关联到的 240 个基因进行 KEGG 代谢途径富集分析发现(图 6-A),这些基因主要参与苯丙素生物合成、次级代谢物生物合成、脂肪酸代谢、氨基

酸生物合成和植物激素信号转导等过程。GO 富集分析表明(图 6-B),关联到的 240 个基因主要与液泡膜、细胞外区域、细胞壁相关途径有关。结合基因功能注释,预测主要为过氧化物、UDP-糖基转移酶、转运蛋白、生长素类转运蛋白、生长素响应蛋

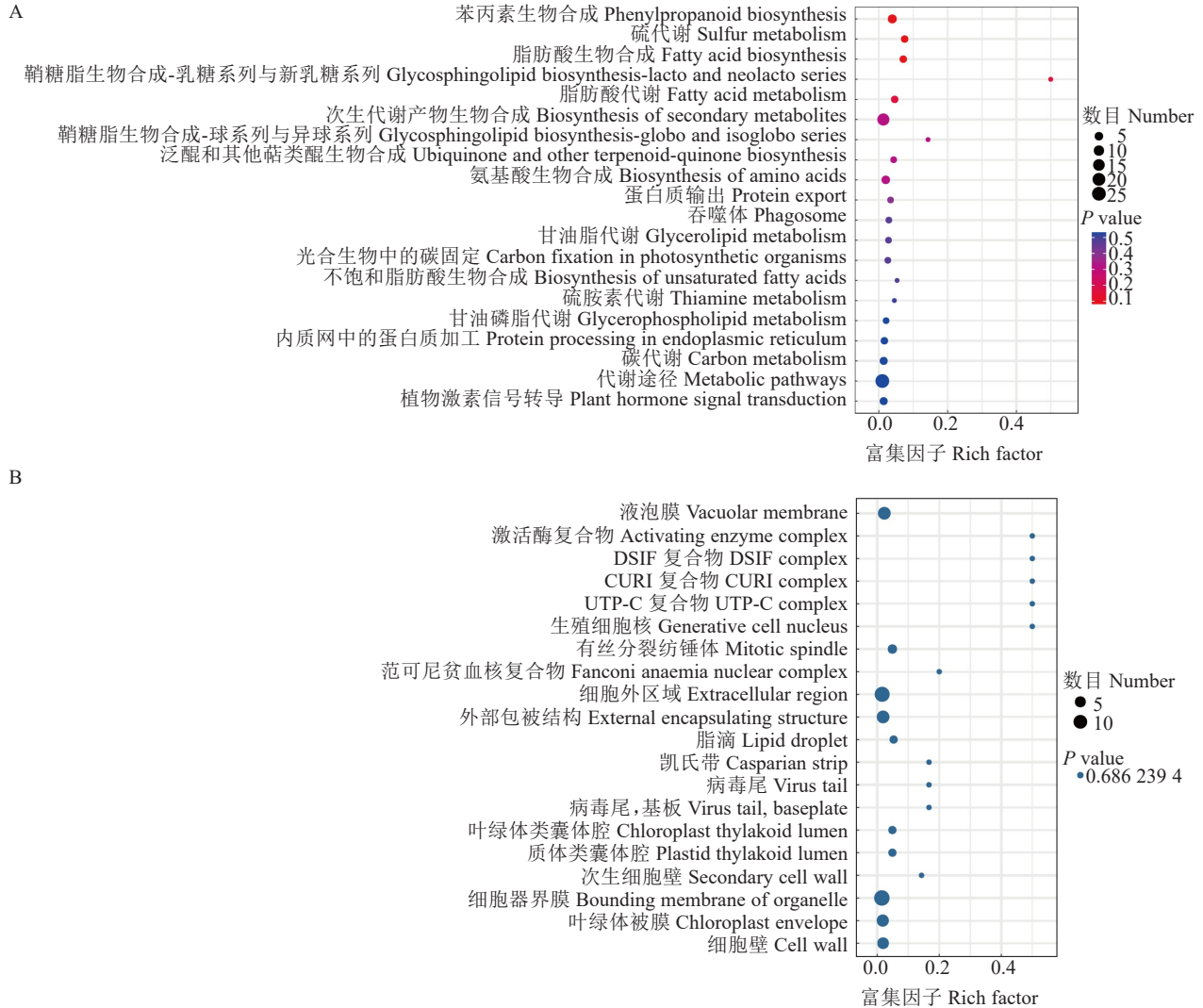
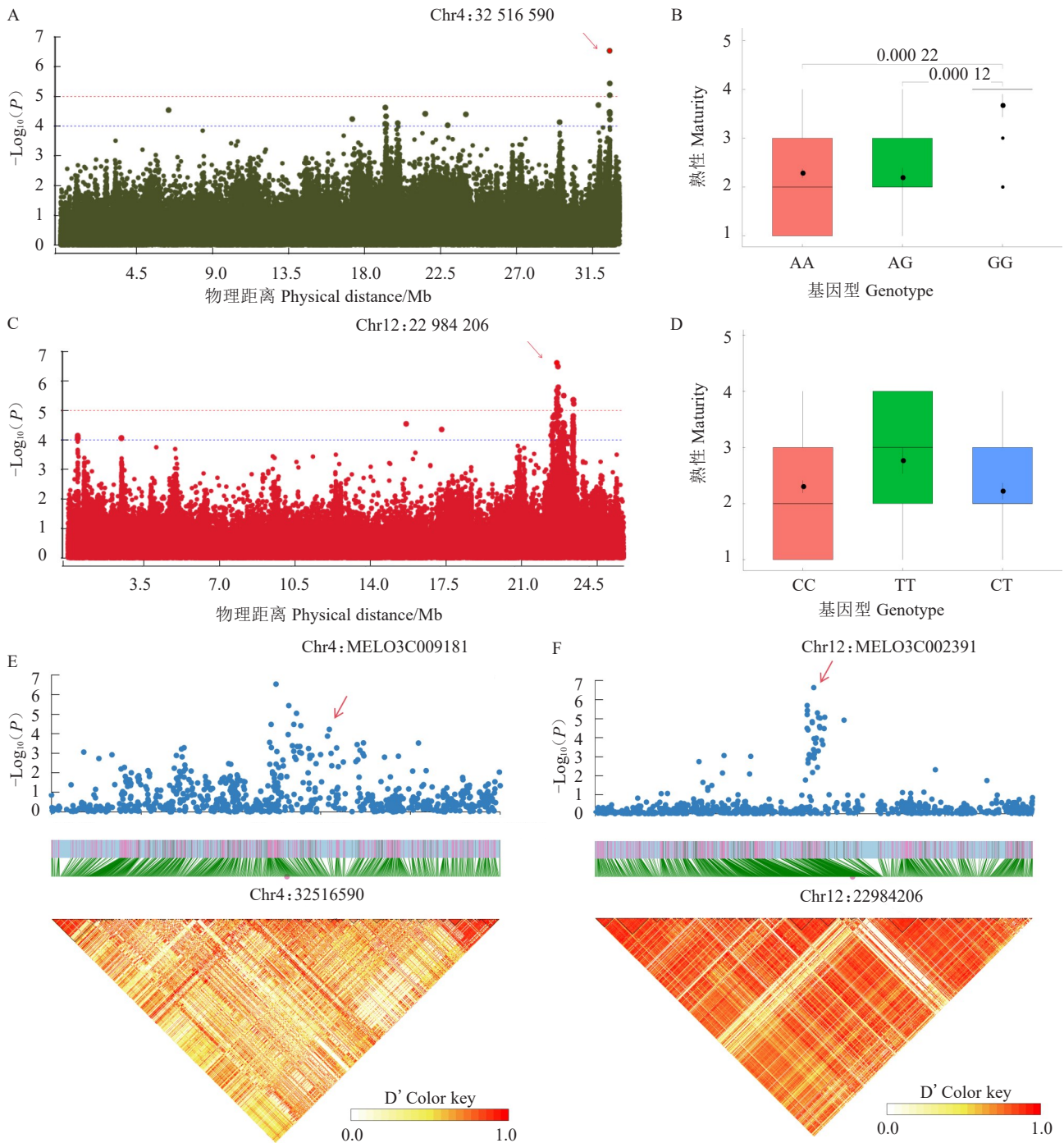


图 6 熟性候选基因 KEGG 通路(A)和 GO 富集(B)分析  
Fig. 6 KEGG pathway(A)and GO enrichment(B)analysis of maturity candidate genes

白、果胶酶、萜类合成酶、乙烯响应因子等。结合功能注释和代谢通路富集分析,发现 15 个可能与甜瓜熟性相关的候选基因(表 2),其中关联信号最强的 2 个 SNP 位点注释到 3 个候选基因。与 4 号染色体 SNP 位点紧密相关的基因为 MELO3C009181 和 MELO3C009179,与 12 号染色体 SNP 位点紧密相关的基因为 MELO3C002391。候选基因 MELO3C009181 (*LAX2*)编码类生长素转运蛋白,MELO3C002391 (*PER7*)编码过氧化物酶,可作为调控甜瓜熟性的候选基因。

### 2.7 候选基因 SNP 变异位点分析

对熟性性状的 SNP 变异位点分析发现,候选基因位点主要集中在 4 号染色体和 12 号染色体(图 7)。图 7-A 展示了 4 号染色体上熟性基因位点的分布热图,候选基因在 32516590 位点附近,该位点发现 2 个熟性候选基因 MELO3C009181 和 MELO3C009179,其中与熟性最显著相关的候选基因是 MELO3C009181(图 7-E),其变异位点与熟性关联的基因型主要为 AA(图 7-B)。候选基因 MELO3C002391 位于 12 号染色体 22984206 的 SNP



注: A. Chr4 染色体位点分布; B. Chr4 染色体候选基因分型; C. Chr12 染色体位点分布; D. Chr12 染色体候选基因分型; E. Chr4 染色体候选基因热图; F. Chr12 染色体候选基因热图。

Note: A. Chr4 locus distribution; B. Candidate gene typing of Chr4; C. Chr12 locus distribution; D. Candidate gene typing of Chr12; E. Candidate gene heat map of Chr4; F. Candidate gene heat map of Chr12.

图 7 熟性候选基因的分布与分型分析

Fig. 7 Distribution and typing analysis of maturity candidate genes

位点附近(图 7-C, 7-F), 其变异位点与熟性关联的基因型主要为 CC(图 7-D)。

### 3 讨论与结论

甜瓜成熟相关基因主要定位在与乙烯产生相

关的基因位点, Moreno 等<sup>[42]</sup>鉴定到与果实成熟过程中乙烯相关的 QTL 位点 eth3.5。随后, 1 个新的 QTL 位点 ETHQV6.3 也被证实与果实成熟和乙烯合成相关, 该位点区间被缩小到 4.5 Mb 区域<sup>[43]</sup>。Périn 等<sup>[44]</sup>使用 F<sub>2</sub> 群体检测果实成熟的 QTL, 发现

第8和第9号染色体上的2个独立基因(*AL-3*和*AL-4*)调控果实脱落,在2号和11号染色体上发现影响乙烯产生的QTL。Pereira等<sup>[15]</sup>利用211份种质进行GWAS分析,进一步确定了8号染色体上ETHQV8.1区域包含几个可能与果实成熟相关的候选基因,其他次要QTL在2、3、6、7、10和11号染色体上。Perpiñá等<sup>[45]</sup>分别在7号和10号染色体上鉴定到1个与成熟相关的QTL。Pujol等<sup>[46]</sup>研究表明,甜瓜6、8、9、11和12号染色体上存在与果实软化相关的QTL和SNP。笔者将熟性相关基因定位在3、4、5、9、11、12号染色体上,与前人的研究有重叠区域。考虑到定位区间位点较多,优先选定熟性关联信号最强的4号和12号染色体上的SNP位点所在区域来挖掘熟性候选基因,其他关联位点,如3号和11号染色体上的关联区间,也存在可能的候选基因,后续可对相关位点的基因及功能做进一步验证。

甜瓜种质群体中包含呼吸跃变型和非呼吸跃变型两个类群,生长素在果实发育及成熟过程中发挥重要作用<sup>[47]</sup>。预测的候选基因MELO3C009181(*LAX2*)编码类生长素转运蛋白,在水稻中已有报道指出,Gnp4/*LAX2*是一种RAWUL蛋白,通过生长素信号通路干扰水稻OsIAA3-OsARF25相互作用,进而调节籽粒长度<sup>[48]</sup>。还有报道指出,*LAX2*与参与生长素和油菜素类固醇信号转导途径的*LAX1*相互作用,调节腋生组织的形成过程<sup>[49-50]</sup>,表明*LAX2*在生长素信号转导途径中发挥重要作用。因此,候选基因MELO3C009181可能通过调节生长素信号来调控甜瓜成熟。

活性氧(ROS)对许多细胞过程至关重要,被称为“氧化性良应激”<sup>[51]</sup>。如ROS中的氧化剂H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可以激活涉及激酶级联反应的信号通路,如丝裂原活化蛋白激酶、磷酸肌醇3-激酶/蛋白激酶B和凋亡信号调节激酶1<sup>[52]</sup>。ROS在植物响应胁迫、调控生长发育、激素信号转导及细胞程序性死亡等过程中发挥重要作用<sup>[53]</sup>。在采后果实成熟与衰老相关研究中,已被证明H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的积累对葡萄的转色和软化起促进作用<sup>[54-55]</sup>。Guo等<sup>[56]</sup>采用H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理巨峰葡萄,与对照相比,果实成熟时间提前20d。植物中的过氧化物酶可以清除ROS,进而调节ROS参与的细胞过程。本研究定位的与12号染色体SNP位点紧密相关的基因MELO3C002391(*PER7*)可编码过氧化物酶,推测其可能在甜瓜的成熟过程中发挥作用。笔者仅对甜瓜熟性相关候选基因的富集通路和功

能注释进行分析,由于构建的分离群体还未得到F<sub>2</sub>代种子,还未得到分离群体定位、基因功能验证方面的试验结果,后续将进一步开展相关方面的研究。

综上所述,笔者利用GWAS分析,共获得高质量SNP位点2165342个和Indel位点326769,采用MLM(QK)模型筛选与熟性强关联SNP位点55个,关联位点上下游100kb范围内包含等位基因240个。结合功能注释和富集分析,候选基因主要参与生物合成、氨基酸代谢、植物激素信号转导等过程,共得到与熟性相关的候选基因15个。其中4号染色体上的生长素转运蛋白基因MELO3C009181(*LAX2*)和12号染色体上的过氧化物酶基因MELO3C002391(*PER7*)在甜瓜成熟过程中可能发挥重要作用,可作为甜瓜熟性分子机制研究和早熟优良品种选育的候选基因。

#### 参考文献

- [1] 孟令波,褚向明,秦智伟,等. 关于甜瓜起源与分类的探讨[J]. 北方园艺,2001(4):20-21.
- [2] 叶云峰,解华云,杜婵娟,等. 广西厚皮甜瓜根腐病病原菌鉴定及抗病种质筛选[J]. 中国瓜菜,2022,35(4):27-32.
- [3] 解华云,叶云峰,李桂芬,等. 130份薄皮甜瓜种质材料果实性状的遗传多样性分析评价[J]. 中国瓜菜,2024,37(5):28-40.
- [4] 冯璐,董合忠. 棉花熟性及其评价指标和方法[J]. 棉花学报,2022,34(5):458-470.
- [5] 赵妍,廖万奇,雷映霞,等. 作物熟性相关QTL定位的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(13):9-16.
- [6] 李玲,单建伟,王丽,等. 作物熟性遗传及相关基因功能研究进展[J/OL]. 分子植物育:1-11[2025-10-20]. <http://kns.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240226.1210.004>.
- [7] HU S K, SU Y, YE W, et al. Advances in genetic analysis and molecular regulation mechanism of heading date in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2012, 26 (3) : 373-382.
- [8] LIU Z, GUO R H, SHI Y S, et al. Phenotypic diversity of flowering-related traits of maize landraces from the core collection preserved in China national genebank[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(6): 1591-1602.
- [9] KAWAKAMI J, LWAMA K, JITSUYAMA Y. Soil water stress and the growth and yield of potato plants grown from microtubers and conventional seed tubers[J]. Field Crop Research, 2006, 95(1): 89-96.
- [10] 陈琴,郭元元,张力,等. 90份有棱丝瓜种质资源熟性鉴定[J]. 湖北农业科学,2023,62(增刊1):142-146.
- [11] OREN E, TZURI G, DAFNAA, et al. QTL mapping and genomic analyses of earliness and fruit ripening traits in a melon recombinant inbred lines population supported by *de novo* assembly of their parental genomes[J]. Horticulture Research, 2022 (9):uhab081.

- [12] GIOVANNONI J J. Genetic regulation of fruit development and ripening[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 170-180.
- [13] TUCKER G, YIN X, ZHANG A, et al. Ethylene and fruit softening[J]. *Food Quality and Safety*, 2017, 1(4): 253-267.
- [14] BARRY C S, GIOVANNONI J. Ethylene and fruit ripening[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2007, 26(2): 143-159.
- [15] PEREIRA L, DOMINGO M S, RUGGIERI V, et al. Genetic dissection of climacteric fruit ripening in a melon population segregating for ripening behavior[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 187.
- [16] KLEE H J, GIOVANNONI J J. Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes[J]. *Annual Review of Genetics*, 2011, 45(1): 41-59.
- [17] VREBALOV J, RUEZINSKY D, PADMANABHAN V, et al. A MADS-Box gene necessary for fruit ripening at the tomato *Ripening-Inhibitor (Rin)* locus[J]. *Science*, 2002, 296(5566): 343-346.
- [18] MANNING K, TÖR M, POOLE M, et al. A naturally occurring epigenetic mutation in a gene encoding an SBP-box transcription factor inhibits tomato fruit ripening[J]. *Nature genetics*, 2006, 38(8): 948-952.
- [19] ZHONG S L, FEI Z J, CHEN Y R, et al. Single-base resolution methylomes of tomato fruit development reveal epigenome modifications associated with ripening[J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(2): 154-159.
- [20] LIU R, HOW-KIT A, STAMMITTI L, et al. A DEMETER-like DNA demethylase governs tomato fruit ripening[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(34): 10804-10809.
- [21] LANG Z B, WANG Y H, TANG K, et al. Critical roles of DNA demethylation in the activation of ripening-induced genes and inhibition of ripening-repressed genes in tomato fruit[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(22): 4511-4519.
- [22] SEYMOUR G B, RYDER C D, CEVIK V, et al. A SEPALLATA gene is involved in the development and ripening of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) fruit, a non-climacteric tissue[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(3): 1179-1188.
- [23] CHERIAN S, FIGUEROA C R, NAIR H. 'Movers and shakers' in the regulation of fruit ripening: A cross-dissection of climacteric versus non-climacteric fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(17): 4705-4722.
- [24] 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.
- [25] HUANG X H, WEI X H, SANG T, et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 961-967.
- [26] TIAN F, BRADBURY P J, BROWN P J, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population[J]. *Nature Genetics*, 2011, 43(2): 159-162.
- [27] SHANG Y, MA Y S, ZHOU Y, et al. Biosynthesis, regulation, and domestication of bitterness in cucumber[J]. *Science*, 2014, 346(6213): 1084-1088.
- [28] TIEMAN D, ZHU G T, RESENDE M F R, et al. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor[J]. *Science*, 2017, 355(6323): 391-394.
- [29] JIA G Q, HUANG X H, ZHI H, et al. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(8): 957-961.
- [30] DU X M, HUANG G, HE S P, et al. Resequencing of 243 diploid cotton accessions based on an updated A genome identifies the genetic basis of key agronomic traits[J]. *Nature Genetics*, 2018, 50(6): 796-802.
- [31] ZHOU Z K, JIANG Y, WANG Z, et al. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean[J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(4): 408-414.
- [32] WANG X, ANDO K, WU S, et al. Genetic characterization of melon accessions in the U.S. national plant germplasm system and construction of a melon core collection[J]. *Molecular Horticulture*, 2021, 1(1): 11.
- [33] LEIDA C, MOSER C, ESTERAS C, et al. Variability of candidate genes, genetic structure and association with sugar accumulation and climacteric behavior in a broad germplasm collection of melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *BMC Genetics*, 2015, 16(1): 28.
- [34] NIMMAKAYALA P, TOMASON Y R, TOMASON Y R, et al. Genome-wide differentiation of various melon horticultural groups for use in GWAS for fruit firmness and construction of a high resolution genetic map[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1437.
- [35] 马双武, 刘君璞, 王吉明. 甜瓜种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [36] GAWEL N J, JARRET R L. A modified CTAB DNA extraction procedure for *Musa* and *Ipomoea*[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1991, 9(3): 262-266.
- [37] LI R Q, YU C, LI Y R, et al. SOAP<sub>2</sub>: An improved ultrafast tool for short read alignment[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(15): 1966-1967.
- [38] ARGYRIS J M, RUIZ-HERRERA A, MADRIZ-MASIS P, et al. Use of targeted SNP selection for an improved anchoring of the melon (*Cucumis melo* L.) scaffold genome assembly[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 4.
- [39] LI R Q, LI Y R, FANG X D, et al. SNP detection for massively parallel whole-genome resequencing[J]. *Genome Research*, 2009, 19(6): 1124-1132.
- [40] HE W, ZHAO S, LIU X, et al. ReSeqTools: An integrated toolkit for large-scale next-generation sequencing based resequencing analysis[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12(4):

- 6275-6283.
- [41] PATTERSON N, PRICE A L, REICH D. Population structure and eigenanalysis[J]. *PLoS Genetics*, 2006, 2(12): e190.
- [42] MORENO E, OBANDO J M, DOS-SANTOS N, et al. Candidate genes and OTLs for fruit ripening and softening in melon[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116(4): 589-602.
- [43] VEGAS J, GARCIA-MAS J, MONFORTE A J. Interaction between QTLs induces an advance in ethylene biosynthesis during melon fruit ripening[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(6): 1531-1544.
- [44] PÉRIN C, GOMEZ-JIMENEZ M, HAGEN L, et al. Molecular and genetic characterization of a non-climacteric phenotype in melon reveals two loci conferring altered ethylene response in fruit[J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(1): 300-309.
- [45] PERPIÑÁ G, ESTERAS C, GIBON Y, et al. A new genomic library of melon introgression lines in a cantaloupe genetic background for dissecting desirable agronomical traits[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 154.
- [46] PUJOL M, GARCIA-MAS J. Regulation of climacteric fruit ripening in melon: Recent advances and future challenges[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(20): 6224-6236.
- [47] 曾文芳, 王志强, 潘磊, 等. 生长素对油桃‘24-30’果实软化和乙烯生物合成的影响[J]. *果树学报*, 2015, 32(2): 200-205.
- [48] ZHANG Z Y, LI J J, TANG Z S, et al. Gnp4/LAX2, a RAWUL protein, interferes with the OsIAA3-OsARF25 interaction to regulate grain length *via* the auxin signaling pathway in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4723-4737.
- [49] KOMATSU K, MAEKAWA M, UJIE S, et al. LAX and SPA: Major regulators of shoot branching in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(20): 11765-11770.
- [50] TABUCHI H, ZHANG Y, HATTORI S, et al. LAX PANICLE2 of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(9): 3276-3287.
- [51] SIES H. Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: Oxidative eustress[J]. *Redox Biology*, 2017, 11: 613-619.
- [52] AVERILL-BATES D. Reactive oxygen species and cell signaling: An review[J]. *Biochimica et Biophysica Acta- Molecular Cell Research*, 2024, 1871(2): 119573.
- [53] 刘春英, 张勇, 高玲, 等. 活性氧的信号转导功能[J]. *食品与药品 A*, 2007, 9(2): 72-73.
- [54] XU L, YUE Q, XIANG G, et al. Melatonin promotes ripening of grape berry *via* increasing the levels of ABA, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, and Particularly ethylene[J]. *Horticulture Research*, 2018, 5: 41.
- [55] PILATI S, BRAZZALE D, GUELLA G, et al. The onset of grapevine berry ripening is characterized by ROS accumulation and lipoxygenase-mediated membrane peroxidation in the skin[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 87.
- [56] GUO D L, WANG Z G, LI Q, et al. Hydrogen peroxide treatment promotes early ripening of yoho grape[J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2019, 25(3): 357-362.