

DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2026.0237

尖孢镰刀菌西瓜专化型(*Fon*)致病与西瓜抗病机制及综合绿色防控研究进展

王梓晨¹, 羊佳蕊¹, 叶红霞¹, 喻景权¹, 李茂营², 胡璋健¹

(1. 浙江大学农业与生物技术学院 杭州 310058; 2. 北京市农林科学院蔬菜研究所·蔬菜生物育种全国重点实验室·国家蔬菜工程技术研究中心 北京 100097)

摘要: 西瓜(*Citrullus lanatus*)是全球范围内广泛栽培的具有重要经济价值的园艺作物。随着设施集约化栽培的普及, 长年连作导致土壤障碍频发, 其中土传病害是主要的诱因之一。由尖孢镰刀菌西瓜专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*, 简称 *Fon*)引起的枯萎病(*Fusarium wilt*)是西瓜主要的土传病害, 对西瓜产业的健康发展造成了严重威胁。本文综述了 *Fon* 的致病特征、生理小种分类及分子致病机制, 系统梳理了西瓜响应 *Fon* 侵染的抗病遗传基础与多层级分子防御体系, 重点总结了农业生态调控、生防微生物利用、天然活性物质应用及纳米生物技术等前沿综合绿色防控策略的研究进展, 并展望了未来西瓜枯萎病研究与防控的核心方向, 旨在为西瓜抗病种质资源的精准创制、致病机制的基础理论研究及西瓜枯萎病的绿色可持续防控提供理论支撑与技术参考。

关键词: 西瓜; 枯萎病; 致病机制; 抗病性; 综合绿色防控

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)07-001-13

Research progress on the pathogenesis of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*, host resistance mechanism, and integrated green control strategies in watermelon

Wang Zichen¹, Yang Jiarui¹, Ye Hongxia¹, Yu Jingquan¹, Li Maoying², Hu Zhangjian¹

(1. College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, Zhejiang, China; 2. Vegetable Research Institute, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/State Key Laboratory of Vegetable Biobreeding/National Engineering Research Center for Vegetables, Beijing 100097, China)

Abstract: Watermelon (*Citrullus lanatus*) is an economically important horticultural crop of the Cucurbitaceae family widely cultivated around the world. With the popularization of protected cultivation, soil obstacles caused by continuous cropping have emerged. *Fusarium wilt* of watermelon caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* (*Fon*) poses a serious threat to the healthy development of the watermelon industry. This paper reviews the pathogenic characteristics, physiological race classification and molecular pathogenic mechanism of *Fon*, systematically sorts out the genetic basis of disease resistance and multi-level molecular defense system of watermelon in response to *Fon* infection, and focuses on summarizing the research progress of cutting-edge integrated green control strategies such as agroecological regulation, utilization of biocontrol microorganisms, application of natural active substances and nanobiotechnology. The core directions of future research and control of watermelon *Fusarium wilt* are also prospected. This paper aims to provide theoretical support and technical references for the precise development of disease-resistant germplasm resources of watermelon, basic theoretical research on pathogenic mechanism, and green and sustainable control of watermelon *Fusarium wilt*.

Key words: Watermelon; *Fusarium wilt*; Pathogenic mechanism; Disease resistance; Integrated green control

收稿日期: 2026-03-24; 修回日期: 2026-04-08

基金项目: 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJ CX20230337); 北京市科技计划项目(Z241100001524004)

作者简介: 王梓晨, 女, 在读硕士研究生, 主要从事蔬菜抗逆研究。E-mail: wzc030917@163.com

通信作者: 李茂营, 男, 副研究员, 主要从事西瓜、甜瓜抗病育种研究。E-mail: limaoying@nrcv.org

胡璋健, 男, 副研究员, 主要从事蔬菜绿色高效栽培技术研发与示范推广工作。E-mail: zjhu90@zju.edu.cn

西瓜(*Citrullus lanatus*)原产于非洲,栽培历史悠久,是全球范围内广泛栽培、兼具重要经济价值与营养价值的鲜食园艺作物,在我国瓜类产业中占据主导地位。西瓜果肉富含番茄红素、瓜氨酸、多种维生素及矿物质营养成分,是我国设施园艺与露地瓜果生产的重要作物之一^[1-2]。近年来,我国西瓜设施栽培面积持续稳步扩大,设施农业集约化、高效化生产模式大幅提升了单位面积产量与整体生产效益,但设施土壤长期连作、高强度复种利用引发的连作障碍问题日益凸显,已成为我国设施西瓜产业绿色可持续发展的瓶颈性生态问题,在主产区规模化连片种植区域表现尤为突出。在引发西瓜连作障碍的各类因素中,土传真菌病害是核心致病因子,也是防控难度最大的制约因素^[3]。

在西瓜主要土传真菌病害中,由尖孢镰刀菌西瓜专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*, 简称 Fon) 侵染引发的西瓜枯萎病,被称为西瓜的“癌症”,属于危害程度最重、毁灭性极强的维管束系统性病害。田间发病可直接导致西瓜产量损失 30%~80%,重病田块甚至出现绝收,同时大幅降低西瓜果实商品品质,给我国西瓜产业造成巨大的经济损失与生产资源浪费,是当前全球西瓜栽培生产中面临的首要生物逆境障碍。近年来,国内外流行病学研究表明,西瓜枯萎病已在全球各主产国呈现高发、频发、大范围流行态势,病害防控形势持续严峻,防控压力逐年递增^[4-5]。

在化学防控方面,目前我国西瓜生产中主要采用棉隆、异氰尿酸及含氯药剂等进行土壤消毒处理^[6],或在西瓜生长期选用百菌清、多菌灵、甲霜灵·锰锌及恶霉灵等杀菌剂开展化学防控^[7]。但长期单一、过量且不合理施用化学药剂,一方面严重破坏土壤微生物群落结构与根际微生态平衡,造成土壤农药残留、水体环境污染等生态问题;另一方面会定向诱导 Fon 抗药性菌株的产生与进化,导致病原菌抗药性水平持续攀升,化学药剂防控效果逐年衰减,形成“用药量增加-防控效果下降-环境污染加剧”的恶性循环^[6-8]。

在农业防控方面,嫁接技术已成为目前解决西瓜连作障碍及枯萎病最成熟、应用最广泛的防控手段。我国应用嫁接技术防治西瓜枯萎病始于 20 世纪 70 年代,到 80 年代末已广泛应用于生产。目前,常用的嫁接方法有插接、贴接、双断根嫁接等,生产中主要选择葫芦、南瓜和野生西瓜等抗病性强的葫芦科作物作为砧木进行嫁接栽培防病。不同

西瓜砧木对嫁接苗亲和力和抗病能力及西瓜品质和产量等方面的影响存在显著差异。研究表明,在亲和力方面,葫芦砧亲和力优于南瓜砧,对西瓜品质无不良影响,是目前较为理想的砧木;南瓜砧抗枯萎病能力最强,但易影响西瓜品质,导致果皮变厚、瓜瓤变硬;西瓜共砧嫁接后的共生亲和力强,果实品质佳,但抗病性不好。总之,尽管嫁接是防治西瓜枯萎病的有效手段,但其在生产成本、品质保持及根结线虫次生风险等方面仍面临挑战^[9-12]。

目前,生物防治逐渐成为一种新的研究热点。生物防治技术手段主要包括筛选拮抗微生物、植物化感作用及微生物肥料等,国内外已有不少真菌、细菌和放线菌等拮抗菌防治西瓜枯萎病的研究报道^[13]。许多植物的根系分泌物都具有抑制土传病原菌生长和发育的作用,利用植物间的化感作用来防控枯萎病已成为近年来的研究热点^[14]。此外,几种拮抗菌发酵的复合微生物肥料逐渐被农户认可和接受。生物防治通过降低致病菌数量或通过生防菌分泌的抑菌物质诱导植物产生系统的抗性,有效抑制枯萎病发生,也有些生防菌通过促进西瓜对营养元素的吸收,增强植株自身抗性,从而进一步控制病害的发生^[15-17]。

传统防控模式已无法实现西瓜枯萎病长效绿色治理,更难以契合现代农业绿色低碳、可持续高质量发展的核心要求。因此,西瓜产业亟需从“经验防控”向“精准干预”跨越,基于研发集成农业生态调控、抗性砧木筛选与嫁接技术、生防微生物利用、天然活性物质应用及纳米生物技术等前沿绿色防控技术,同时从基因组、分子层面系统解析 Fon 致病分子机制,挖掘西瓜内源抗病关键基因与防御调控网络,成为当前植物病理学与园艺学领域亟待攻克的重大课题,对保障西瓜产业健康发展具有重要的理论与实践意义。本文系统综述 Fon 病理学特征、致病分子机制、西瓜抗病分子机制及综合绿色防控技术的最新研究进展,梳理现有研究短板与未来发展方向,以期对西瓜枯萎病精准防控、产量与品质协同提升及产业高质量可持续发展提供科学理论依据与技术支持。

1 尖孢镰刀菌西瓜专化型(Fon)病理学特征

1.1 Fon生物学特征与侵染致病机制

Fon 是一种典型的半活体营养型土传病原真菌,具备极强的环境适应性与逆境生存能力^[5]。在

缺乏寄主植物或遭遇极端温度、干旱、盐碱等逆境胁迫时,Fon菌丝可通过细胞质收缩、细胞壁加厚特化形成休眠结构—厚垣孢子(chlamydospores)。该结构对各类自然逆境胁迫具有极强的耐受能力,能够在土壤中休眠存活数十年之久,成为病害连年重发、难以根除的核心根源^[1]。

在自然条件下,西瓜根系持续向根际微环境分泌糖类、氨基酸、小分子有机酸等特异性根系分泌物,这类物质可有效诱导土壤中休眠的Fon厚垣孢子萌发,产生具有侵染能力的芽管,并进一步通过西瓜根尖分生区、侧根发生部位或根系机械伤口侵入寄主根系,突破皮层组织后定殖于植株木质部维管束内,快速繁殖并产生大量分生孢子,借助植株蒸腾拉力产生的水分运输动力,迅速向地上部茎、叶、果实等组织系统性地扩散蔓延^[2-3]。在侵染致病过程中,Fon一方面分泌纤维素酶、果胶酶、木质素降解酶等细胞壁降解酶系,逐步分解破坏寄主植物细胞壁与组织结构;另一方面分泌镰刀菌酸(fusaric acid)、伏马菌素(fumonisin)等毒素,干扰寄主正常生理生化代谢与细胞功能,破坏植株水分、养分运输体系。西瓜植株为抵御病原菌侵染,会在维管束导管内形成侵填体、分泌胶状物质封堵病原菌扩散通道,但该防御反应会进一步堵塞导管,导致植株水分与无机盐运输完全受阻,最终表现为整株快速萎蔫、枯死,典型病症为植株萎蔫,茎基部纵剖可见维管束变褐坏死^[3-5]。

1.2 Fon生理小种分类

Fon与西瓜长期协同进化过程中,种群不断分化,形成了遗传多样性丰富的不同生理小种,目前全球已正式鉴定并命名的Fon生理小种共4个,分别为小种0(Race 0)、小种1(Race 1)、小种2(Race 2)、小种3(Race 3)^[18]。不同生理小种致病力差异显著,寄主专化性明确,其中小种0致病力最弱,绝大多数商用栽培西瓜品种对其均表现出良好抗性,田间发病风险极低;在我国,生理小种1被大多数学者认为是优势小种,存在范围最广,是全球多数西瓜产区的主流致病小种^[19];小种2致病力极强,分布较局限,绝大多数栽培西瓜品种均缺乏针对该小种的有效抗病位点,攻克小种2抗性成为西瓜抗病育种的核心攻关方向^[20];小种3为近年在部分国家和地区新鉴定出的强致病性小种,可突破现有常规抗病品种的免疫防线,甚至能侵染对小种2具有部分抗性的西瓜种质,代表了当前Fon种群进化的最高威胁等级,田间监测与防控难度极大^[21]。

随着Fon生理小种的持续进化变异,构建快速、精准、高特异性的小种诊断检测技术,是病害早期预警、精准防控的核心前提。近年来,已通过比较基因组学技术,挖掘获得Fon小种1、2、3的特异性分子标记,成功开发了高效快速检测体系,可直接从田间土壤、植株病样等复杂样本中实现核酸水平的精准分型鉴定,为西瓜枯萎病田间早期预警、流行病学监测及靶向防控提供了关键技术支撑^[22]。

2 Fon致病的分子机制

Fon的强致病性依托于其内部复杂精密的分子调控网络,近年来,随着全基因组测序、反向遗传学、多组学联用(转录组、蛋白质组、翻译后修饰组、代谢组)等技术在病原真菌研究中的广泛应用,Fon致病机制研究已从传统病理学层面,深入至基因组结构、转录调控、蛋白质修饰、次级代谢等层面,一系列核心致病基因被相继鉴定(表1)^[23-29],其关键致病机制逐步明晰。

2.1 核心效应因子的识别与功能

高通量测序技术与无间隙全基因组组装技术的突破,为全面解析Fon致病相关因子奠定了坚实基础。Ayhan等^[23]对不同致病力Fon生理小种开展全基因组比较分析,结果表明,尖孢镰刀菌基因组由核心基因组和附属基因组组成,附属基因组中含有大量世系特异性(lineage-specific,LS)基因组岛,LS表现出极高的遗传可塑性,该区域富含转座元件,频繁的转座活动、染色体重排等,加速了Fon对寄主抗性选择适应性演化,这种遗传变异的快速累积,直接驱动了Fon生理小种0、1、2、3的分化,从而导致致病性的进化。世系特异性基因组岛密集分布分泌型效应蛋白编码基因簇,构成Fon侵染寄主、突破植物免疫防线的核心“致病武器库”,是不同小种致病力差异的关键遗传基础,此外,在无间隙基因组中的效应子预测和比较分析中鉴定了13个FonR3特异性效应子(FonR3SEs),其中10个位于核心基因组,3个位于附属基因组。通过基因敲除与互补以及相关生理试验,证明只有FonR3SE1是Fon小种3对西瓜的关键毒力因子^[23]。在众多效应蛋白中,维管束分泌蛋白(SIX)家族是调控Fon致病过程的核心功能因子,已有大量研究报道尖孢镰刀菌不同寄主专化型SIX基因SIX1-15。目前,在西瓜专化型中已鉴定出FonSIX4、FonSIX6、FonSIX8、FonSIX9、FonSIX11、FonSIX13等6个同源SIX基因^[30-31]。其中,只有FonSIX6已被广泛研究,

表 1 Fon 致病基因
Table 1 Pathogenicity genes of Fon

序号 No.	基因名称 Gene name	生理小种 Race	功能注释 Functional annotation	生物功能 Biological function	参考文献 Reference
1	<i>FonR3SE1</i>	小种 3 Race 3	生理小种 3 特异性效应因子 Race 3-specific effector	干扰宿主免疫信号或靶向防御蛋白促进侵染 Interferes with host immune signaling or targets defense proteins to promote infection	[23]
2	<i>FonSIX6</i>	小种 1 Race 1	维管束分泌蛋白 6 Secreted in xylem 6	干扰寄主免疫信号转导通路,协助病原菌定殖与扩散 Interferes with the host immune signaling pathways to facilitate pathogen colonization and expansion	[24]
3	<i>FonNADase1</i>	小种 1 Race 1	NAD 水解酶 1 Nicotinamide adenine dinucleotide glycohydrolase 1	降解宿主 NAD ⁺ ,阻断 NAD 酶活依赖的免疫反应 Degrades host NAD ⁺ to block NAD ⁺ dependent immune responses	[25]
4	<i>FonTup1</i>	小种 1 Race 1	胸腺嘧啶摄取蛋白 1 Thymidine uptake1	调控 TCA 关键基因,确保病原菌侵染时的能量供应 Regulates key TCA cycle genes to ensure energy supply during pathogen infection	[26]
5	<i>FonMDH2</i>	小种 1 Race 1	苹果酸脱氢酶 2 Malate dehydrogenase 2	参与三羧酸循环,保障菌丝生长与孢子萌发 Participates in the TCA cycle to ensure hyphal growth and spore germination	[26]
6	<i>FonNst2</i>	小种 1 Race 1	核苷酸糖转运蛋白 2 Nucleotide sugar transporter 2	维持 Fon 糖转运及内质网功能 Maintains Fon sugar transport and endoplasmic reticulum function	[27]
7	<i>FonPAT2</i>	小种 1 Race 1	棕榈酰转移酶 2 Palmitoyl acyltransferase 2	调控胞内运输,支撑病原菌发育及寄主信号感知 Regulates intracellular transport to support pathogen development and host signal perception	[28]
8	<i>FonNatA</i>	小种 1 Race 1	N-端乙酰转移酶 A N-terminal acetyltransferase A	乙酰化 FonMeaB,在优先氮源下确保 Fon 穿透寄主 Acetylates FonMeaB to ensure Fon penetration into the host under preferred nitrogen sources	[29]

Niu 等^[24]解析了 *FonSIX6* 基因功能,发现该基因具备双重调控功能。在抗病西瓜品种中,*FonSIX6* 作为无毒效应因子,可触发寄主植物效应子触发免疫反应;在感病西瓜品种中,则作为毒力因子,精准干扰寄主免疫信号转导通路,协助病原菌成功定殖与系统性扩散,充分揭示了 SIX 家族蛋白在 Fon-西瓜互作中的关键作用。Lou 等^[25]揭示了 Fon 的新型致病策略,其分泌的 NAD⁺水解酶(*FonNADase1*)为侵染效应因子,可进入西瓜宿主细胞降解 NAD⁺,从而阻断植物以 NAD 酶活性依赖的方式抑制几丁质触发的免疫反应,最终促进真菌在西瓜植株内的入侵与扩散,实现高效侵染。

2.2 转录与 RNA 水平的调控机制

Fon 侵染寄主过程中,可根据寄主体内微环境变化,实时调控能量代谢与基因转录进程,适配侵染需求。Huang 等^[26]鉴定获得核心转录共阻遏因子 *FonTup1*,该因子通过调控 *FonMDH2* 等三羧酸循环(TCA)关键基因的表达,维持病原菌侵染初期的能量代谢平衡,保障菌丝生长与孢子萌发的能量供应;相反,*FonTup1* 基因缺失突变体的分生孢子产量大幅下降,病原菌在西瓜维管束中的扩散能力显著

减弱,证实能量代谢稳态是 Fon 完成致病过程的必要前提。此外,转录后调控在 Fon 致病过程中同样发挥重要作用。Gao 等^[32]研究发现,高度保守的 RNA 结合蛋白 *FonPumilio 1*,可特异性地结合靶标 mRNA 3'非翻译区(3'UTR)富含腺嘌呤的基序,调控靶标转录本的稳定性与翻译效率;同时该蛋白可与细胞骨架 ARP2/3 复合物直接互作,调控 Fon 菌丝顶端极性生长与寄主的氧化应激抵御能力,从转录后水平精准调控病原菌的致病力。

2.3 蛋白质翻译后修饰(PTMs)的调控作用

近年来,蛋白质翻译后修饰作为 Fon 致病力精准调控的核心分子机制,相关研究取得突破性进展。泛素化、SUMO 化、磷酸化、多聚 ADP-核糖基化(PARylation)、乙酰化、棕榈酰化等多种修饰方式,通过调控 Fon 生长发育、逆境响应、蛋白分泌与转运等过程,构建起复杂的致病力调控分子网络。蛋白质稳定性调控是病原菌生存与致病的基础,Noman 等^[33]研究证实,蛋白酶体核心 α -亚基 Doa1 与去泛素化酶 Doa4 协同调控 Fon 营养生长与氧化应激响应,基因缺失会引发病原菌程序性细胞死亡,使其完全丧失侵染能力。SUMO 化修饰对 Fon

无性孢子发育、细胞毒性反应具有关键调控作用, Azizullah 等^[34]证实 SUMO E3 泛素连接酶 FonSIZ1 介导的该修饰直接参与孢子形成与毒性调控。Azizullah 等^[35]进一步研究发现, SUMO 化可直接修饰并稳定 pH 感知调节器 FonPalC, 保障病原菌在寄主维管束酸碱波动的复杂微环境中正常存活。此外, Wang 等^[36-37]解析出高度保守的 FonKin4-FonPARP1-FonPdi1 蛋白修饰级联通路, 丝氨酸/苏氨酸激酶 FonKin4 通过磷酸化激活多聚(ADP-核糖)聚合酶 FonPARP1, 活化后的 FonPARP1 对内质网分子伴侣蛋白质二硫键异构酶 FonPdi1 进行 PARYlation 修饰, 调控致病效应蛋白等分泌蛋白在内质网的折叠与分泌效率, 该通路缺失会显著降低 Fon 的致病力。在膜转运层面, Gao 等^[27]研究发现, Ero1-Pdi1 模块可催化核苷酸糖转运蛋白 FonNst2 通过氧化修饰形成分子间二硫键, 介导其发生二聚化, 确保了 Fon 正常的糖转运能力和内质网功能, 揭示了二硫键介导的蛋白质翻译后修饰对转运蛋白的关键调控作用。Xiong 等^[28]证实棕榈酰转移酶 FonPAT2 介导接头复合体 FonAP-2 棕榈酰化修饰, 调控内吞过程与囊泡运输, 为病原菌感知寄主信号、膜结构重塑提供基础。Gao 等^[29]最新研究表明, N 端乙酰基转移酶 FonNatA 复合体通过乙酰化修饰转录因子 FonMeaB, 在氮源依赖条件下调控下游 *FonNmr* 基因的表达, 从而影响病原菌的侵染能力。

2.4 次级代谢产物的免疫抑制功能

Fon 次级代谢产物是抑制寄主先天免疫、实现成功侵染的重要“工具”, 主要包括镰刀菌酸、伏马毒素、T-2 毒素、单端孢菌毒素和玉米赤霉烯酮等毒素^[38], 相关毒素的调控机制逐步明晰。Sun 等^[39]研究发现, 全域调控因子 FoVEL1 与 FoLAE1 协同调控 Fon 分生孢子形成, 是调控镰刀菌酸、丁烯酸内酯等次级代谢产物合成的核心开关。Fon 分泌的镰刀菌酸侵入西瓜细胞后, 诱导质外体碱化并破坏氧化还原平衡, 导致 ROS 积累与 MDA 含量显著升高; 在分子层面, 镰刀菌酸显著下调 *AUX/IAA*、*SAUR* 和 *GH3* 等生长素相关基因以抑制西瓜植株生长, 并协同调控脱落酸(ABA)、茉莉酸甲酯(MeJA)和水杨酸(SA)介导的防御信号通路^[40]。

3 西瓜响应 Fon 侵染的分子抗病机制

西瓜与 Fon 长期协同进化过程中, 逐步形成了多层次、系统性的先天免疫防御体系, 通过细胞膜表面病原模式识别、胞内信号级联放大、细胞核转

录重编程、植物激素交叉调控及信号分子协同作用, 构建起完整的抗病防御网络, 相关分子机制研究已取得重要进展。

3.1 西瓜抗 Fon 遗传位点解析、抗病基因挖掘与功能机制分析

传统抗病育种存在周期长、精准度低等局限, 抗病 QTL 定位、关键基因克隆与功能解析, 为西瓜分子标记辅助育种与抗病性精准改良提供了核心理论支撑。我国西瓜主产区枯萎病优势致病菌为小种 1 与小种 2, 现有研究表明, 西瓜对小种 1 的主效抗病 QTL 主要定位于 1 号染色体^[41-42], 李娜等^[43]通过精细定位, 已将其缩小至 1 号染色体 246 kb 物理区间。相关研究报道, 关键候选基因包括 1 种受体激酶(Cla004916), 1 种葡聚糖内切-1,3-葡糖苷酶前体(Cla004990)和 3 种酸性几丁质酶(Cla004914, Cla004920 和 Cla004921)^[44-45]; 对生理小种 2 的抗性受 2 个主效 QTL 协同调控, 分别定位于 9 号、10 号染色体, 在 9 号染色体 QTL 区域发现 1 个脂氧合酶基因(Cla014845), 5 个受体样激酶基因(Cla014853、Cla014955、Cla014972、Cla014725 和 Cla014728)和 4 个谷胱甘肽 S-转移酶基因(Cla014674~Cla014677); 在 10 号染色体 QTL 区域存在 1 个精氨酸生物合成双功能蛋白基因(Cla017879), 2 个受体激酶蛋白基因(Cla017918 和 Cla017919)和 1 个脂质转移蛋白基因(Cla018045), 这些 QTL 区域及其候选基因为 Fon 的抗性研究提供了重要的分子靶点。相关区间内候选抗病基因的筛选与功能验证, 可为分子标记辅助选择育种提供精准的靶点^[44-46]。

挖掘与创制高抗种质资源是防控西瓜枯萎病的根本途径。前人以高抗野生西瓜为材料, 系统开展表型鉴定与基因组学解析, 为西瓜抗病遗传研究提供了核心材料基础, 目前, 一系列西瓜枯萎病抗性相关基因被报道(表 2)^[41-54], 其中 *CiChi1/2* 编码的几丁质酶可直接水解病原菌细胞壁并诱导系统性防御^[47]; *CIPAL1*、*CI4CL1/2*、*CIC4H*、*CICCR*、*CICAD* 等苯丙烷代谢通路关键基因协同强化西瓜苯丙烷代谢途径中的木质素合成支路, 通过增强细胞壁物理屏障作用提高抗病能力^[48-49]; *CICOMT1*、*CIRBOHD*、*CINR1* 等基因可促进褪黑素合成, 多通路协同提升西瓜对枯萎病的抗性, 外源 MeJA 诱导褪黑素生物合成基因 *CICOMT1* 的上调, 促进褪黑素积累, *CICOMT1* 过表达会增强西瓜对 Fon1 的抗性, 同时 *CINR1* 介导的 NO 和 *CIRBOHD* 介导的 H₂O₂ 能促

表2 西瓜枯萎病抗性相关基因

Table 2 Genes related to watermelon *Fusarium* wilt resistance

序号 No.	基因名称 Gene name	功能注释 Functional annotation	生物功能 Biological function	参考文献 Reference
1	Cla004916	类受体激酶 Receptor-like kinase	基于小种 1 抗性的 QTL 分析, 定位于 1 号染色体, 相关功能待验证	[41-46]
2	Cla004990	葡聚糖内切-1,3-葡萄糖苷酶前体 Endo-1,3-beta-glucanase precursor	Base on the QTL analysis of the watermelon resistance to Race 1, mapped to chromosome 1, with functions yet to be validated	
3	Cla004914	酸性几丁质酶		
4	Cla004920	Acidic class chitinase		
5	Cla004921			
6	Cla014845	脂氧合酶 Lipoxygenase	基于小种 2 抗性的 QTL 分析, 定位于 9 号染色体, 相关功能待验证	
7	Cla014853	类受体激酶	Base on the QTL analysis of the watermelon resistance to Race 2, mapped to chromosome 9, with functions yet to be validated	
8	Cla014955	Receptor-like kinase		
9	Cla014972			
10	Cla014725			
11	Cla014728			
12	Cla014674	谷胱甘肽 S-转移酶		
13	Cla014675	Glutathione S-transferase		
14	Cla014676			
15	Cla014677			
16	Cla017879	精氨酸生物合成双功能蛋白 Bifunctional arginine biosynthetic protein	基于小种 2 抗性的 QTL 分析, 定位于 10 号染色体, 相关功能待验证	
17	Cla017918	受体激酶蛋白	Base on the QTL analysis of the watermelon resistance to Race 2, mapped to chromosome 10, with functions yet to be validated	
18	Cla017919	Receptor kinase protein		
19	Cla018045	脂质转移蛋白 Lipid transfer protein		
20	<i>CiChi1</i>	几丁质酶	水解菌丝细胞壁, 诱导系统性防御	[47]
21	<i>CiChi2</i>	Chitinase	Hydrolyzes the fungal cell wall and induces systemic defense	
22	<i>CIPAL1</i>	苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia-lyase 1	促进木质素合成, 加固物理防御屏障	[48]
23	<i>CI4CL1</i>	4-香豆酸辅酶 A 连接酶	协同强化木质素合成以加固物理防御屏障	[49]
24	<i>CI4CL2</i>	4-Coumarate coenzyme A ligase	Synergistically enhances lignin synthesis to reinforce physical defense barriers	
25	<i>CIC4H</i>	肉桂酸-4-羟基化酶 Cinnamate 4-hydroxylase		
26	<i>CICCR</i>	肉桂酰辅酶 A 还原酶 Cinnamoyl-CoA reductase		
27	<i>CICAD</i>	肉桂醇脱氢酶 Cinnamyl alcohol dehydrogenase		
28	<i>CICOMT1</i>	咖啡酸 O-甲基转移酶 1 Caffeic acid O-methyltransferase 1	MeJA 诱导 <i>CICOMT1</i> 上调, 促进褪黑素积累 MeJA induces the upregulation of <i>CICOMT1</i> , leading to increased melatonin accumulation	[50-51]
29	<i>CIRBOHD</i>	呼吸爆发氧化酶同源蛋白 D Respiratory burst oxidase homolog protein D	CINR1 介导的 NO 和 <i>CIRBOHD</i> 介导的 H ₂ O ₂ 促进褪黑素合成, 提高防御抗性	[51]
30	<i>CINR1</i>	硝酸还原酶 1 Nitrate reductase 1	CINR1-mediated NO and <i>CIRBOHD</i> -mediated H ₂ O ₂ promote melatonin synthesis, enhancing defense resistance	
31	<i>CIPSK1</i>	植物磺胺素前体 1 Phytosulfokine precursor 1	敲除 <i>CIPSK1</i> 表现对 Fon 抗性增强 Knockout of <i>CIPSK1</i> exhibits enhanced resistance to Fon	[52]
32	<i>CIMPK3</i>	有丝分裂原活化蛋白激酶	Fon 侵染后其表达上调, 可能参与 Fon 诱导的磷酸化信号转导	[53-54]
33	<i>CIMPK5</i>	Mitogen-activated protein kinase	Its expression is upregulated after Fon infection, suggesting its potential involvement in Fon-induced phosphorylation signaling transduction	
34	<i>CIMPK7</i>			

进褪黑素合成,提高防御抗性^[50-51]。此外,*CIPSKI*、*CIMPK3/5/7*等基因被鉴定为感病基因,敲除*CIPSKI*后表现为对Fon抗性增强^[52]; *CIMPK3/5/7*等基因在Fon侵染后表达显著上调,可能介导MAPK级联反应等参与Fon诱导的磷酸化信号转导^[53-54]。

3.2 转录调控与关键转录因子及非编码RNA功能

基于转录组测序、加权基因共表达网络分析(WGCNA)等高通量技术,西瓜响应Fon侵染的转录重编程特征已被系统解析,NLR类抗病受体、细胞壁代谢、次级代谢产物合成、抗氧化系统等核心通路在侵染后呈显著差异表达,共同构成西瓜免疫应答的核心转录调控网络^[55-56]。在免疫应答过程中多个转录因子家族发挥核心调控作用,除此之外,非编码RNA作为转录后调控的重要因子,参与西瓜抗病免疫的精细调控。Wang等^[57]研究证实,miRNA是西瓜抵御枯萎病的关键调节因子,抗病和感病品种在受侵染时展现出不同的miRNA调控网络。西瓜抵御Fon侵染的核心分子机制在于Cla-miR156h-RsmG调节模块介导的转录调控。西瓜根系通过下调Cla-miR156h的表达,解除了对靶向转录因子RsmG的转录后抑制,从而诱导ROS的爆发与木质素沉积,构建起结合生化信号与物理屏障的协同防御体系^[58]。

3.3 植物激素与信号分子的互作调控

植物激素与新型信号分子的交叉互作,是西瓜抗病信号转导的核心通路,相关研究取得重要进展。Zhu等^[59-60]研究发现,西瓜根系分泌的水杨酸可重塑根际微生物群落结构,富集有益拮抗菌群,从根际微生态层面抑制Fon的定殖与侵染;此外,抗病品种的*NPRs*、*JAR*、*PYLs*等相关基因在接种Fon后显著上调表达,这些基因的差异表达诱发了不同激素(SA、JA、ABA)间的信号交联,共同触发西瓜的免疫防御系统。Yan等^[50]研究发现,褪黑素与MeJA具有显著协同作用,外源处理可显著增强西瓜对Fon的抗性。Wang等^[51]进一步揭示,褪黑素介导的抗病反应依赖于NO的合成,NO作为上游信号诱导H₂O₂大量积累,进而激活下游防御反应。Li等^[61]的研究则证实,H₂S作为关键信号分子,通过调控*CIRBOHF*介导的H₂O₂爆发及其诱导的下游MeJA信号通路,显著增强西瓜对Fon小种2的抗性。上述激素信号分子相互交叉调控,构建了从根系微生态到植株系统免疫的多维调控网络。

3.4 基因编辑技术在抗病种质创制中的应用

规律成簇的间隔短回文重复序列(CRISPR/Cas9)等基因编辑技术的快速发展,为西瓜抗病性靶向改良提供了高效、精准的新途径,靶向敲除感病(S)基因成为创制抗病种质的重要策略。Zhang等^[52]通过CRISPR/Cas9技术敲除西瓜感病基因*CIPSKI*,获得的编辑植株枯萎病抗性显著提升,证实通过阻断病原菌识别的感病基因通路可有效增强植株抗性,基因编辑技术在西瓜多抗种质创制中具有广阔的应用前景,为快速培育高抗枯萎病西瓜新品种提供了技术支撑^[62]。

4 西瓜枯萎病的综合绿色防控策略

鉴于Fon极强的环境适应性、土壤存活能力及化学防治的诸多弊端,西瓜枯萎病防控已从单一化学防治,转向以农业生态调控为基础、抗性砧木嫁接为核心、生防微生物与纳米生物技术为前沿的综合绿色防控体系,实现病害防控与生态环境保护协同发展。

4.1 农业生态调控与物理防治技术

优化种植模式、打破单一连作、构建健康根际生态,是防控西瓜枯萎病的基础性措施。生产实践与研究证实,西瓜与小麦套作、间作模式,可显著降低枯萎病发病率与病情指数。Lü等^[63-64]和Xu等^[65]研究表明,小麦根系可持续分泌特异性化感次级代谢产物,例如香豆酸等,以及西瓜根系分泌的对羟基苯甲酸、阿魏酸和肉桂酸等有效抑制Fon厚垣孢子萌发与菌丝生长,同时提升土壤转化酶、脲酶等有益酶活性,改善土壤理化性状。西瓜-小麦套作体系可显著提升根际有益细菌丰度与微生物网络连通性,构建稳定的根际微生态,阻断Fon侵染途径^[66]。此外,合理轮作、深耕晒垡、高温闷棚、土壤消毒等物理农业措施,也可有效降低土壤中Fon菌源基数,延缓病害发生。

抗性砧木嫁接是当前西瓜生产中防控枯萎病最直接、高效、应用最广泛的技术手段^[67]。将优质栽培西瓜接穗嫁接于高抗Fon的葫芦、南瓜、野生西瓜等砧木上,砧木凭借发达根系、坚韧组织结构及特异性次生代谢产物,可有效阻隔病原菌侵染。研究表明,嫁接植株体内超氧化物歧化酶、过氧化物酶等抗氧化酶活性显著高于自根苗,可有效缓解病原菌侵染引发的膜脂过氧化损伤,增强西瓜植株抗逆性^[68]。此外,随着西瓜产业提质升级,砧木选育已从单一抗病性,转向抗病、耐低温、耐弱光、不影响

果实品质的综合性状改良,徐凯^[69]筛选出白籽南瓜砧木,其综合耐低温、抗枯萎病、提升产量和品质等优势,适用于重度设施连作地(10年以上)西瓜栽培^[70]。

4.2 生防微生物的筛选与应用

利用根际有益微生物(植物根际促生菌 PGPR、生防菌)是西瓜枯萎病绿色防控的核心技术方向,目前已筛选获得大量防控效果稳定的生防微生物资源(表3)^[71-89]。在生防细菌方面,解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) HSSN09、DHA55、DHA6、LZN01、NCPSJ7、B1619、B6等细菌菌株可在西瓜根际稳定定殖并形成生物膜,可通过分泌环状脂肽、大环内酯类抗生素等抑菌物质,显著抑制 Fon 菌丝生长与孢子萌发^[71-77]。此外,多黏类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) WY110 菌株显著抑制 Fon 孢子萌发和芽管长度,抑制率高达 100%^[78]; JK-3 可分泌抗生素物质,菌株的培养菌液和无菌滤液对 Fon 孢子萌发具有显著抑制作用^[79]; WR-2 在有机肥存在下,产生苯并噻唑、苯甲醛、2-十三烷酮和苯酚等挥发性有机化合物,可有效抑制 Fon 生长^[80]。绿针假单胞菌(*Pseudomonas chlororaphis*) HT66 菌株通过分泌吩嗪-1-羧酸、吩嗪-1-甲酰胺等吩嗪类抗生素抑制 Fon 菌丝生长与孢子萌发^[81]; P3 菌株能合成杆菌抗毒素 D、芬芥素、表面活性素、伊枯草菌素等拮抗代谢物,通过直接抑菌、根际定殖竞争与增强植株防御酶活性实现病害防控^[82]。荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) 可产生吡啶-3-乙酸和表面活性剂促进西瓜植株发育,通过水解蛋白抑制病原菌生长,从而降低枯萎病发病程度^[83]。在生防真菌方面,绿色木霉(*Trichoderma viride*) TV41 菌株能有效降低西瓜植株根茎内的 Fon 数量,延缓 Fon 在西瓜植株内的侵染进程,防控西瓜枯萎病效果在 60% 以上^[84]。哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*) T2-16 通过内生定殖与重寄生作用直接拮抗病原菌,并诱导西瓜植株产生防御酶抗性与重塑根际微生态,实现对西瓜枯萎病的高效防控与显著增产^[85]; M3 菌株在生物炭与有机肥的协同诱导下,通过建立稳定的土壤定殖体系,防控效果高达 80%,并显著促进植株生长^[86]。棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*) M45a 菌株能够诱导西瓜根部 MYB、PAL 等防御相关基因的表达,促进木质素、肉桂酸等物质积累,显著增强抗氧化酶活性,提高根际促生菌的相对丰度^[87-88]。丛枝菌根真菌(*Arbuscular mycorrhizal fungi*) 诱导西瓜根系分泌邻苯

二甲酸酯等化感物质,增加了连作西瓜根际芽单胞菌门、绿弯菌门和酸杆菌门的比例,丰富土壤微生物群落结构,强化根系防御活性^[89]。此外,由非致病性尖孢镰刀菌 Fo47 和放线菌 153 融合改良而成的生物防治剂 F1-35 通过激活西瓜茉莉酸和乙烯途径增强植株对 Fon 的防御能力^[90]。

4.3 天然生物活性物质的防控应用

天然生物活性物质作为化学杀菌剂的绿色替代产品,具备环境友好、无残留、不易诱发抗药性等优势,应用潜力巨大。研究表明,外源施加对羟基苯甲酸、阿魏酸等酚酸可显著减少菌丝体数量,降低分生孢子的萌发率^[91-92]; 棕榈酸等长链饱和脂肪酸抑制 Fon 菌丝生长和孢子产生; 且盆栽试验表明,棕榈酸提升被孢酶属、腐质酶属真菌丰度,改变了病原土壤根际微生物的群落组成^[93]; 琥珀酸等短链饱和有机酸显著抑制 Fon,其生物量和分生孢子萌发率分别降低了 10.1%~59.8% 和 14.4%~21.4%^[94]。从孜然种子中提取的枯茗酸不仅能抑制比卡菌素、镰刀菌酸等毒素合成的基因表达,还能增强植株体内超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶等抗氧化酶活性^[95]。天然植物精油成分百里香酚可特异性地破坏 Fon 细胞壁合成通路,促进活性氧积累,破坏细胞壁和细胞膜完整性,诱导病原菌细胞凋亡^[96]。此外,从海南杜鹃分离出的杜鹃素和万寿菊中提取的 2,5-二环亚戊基环戊酮等类黄酮物质均能干扰 Fon 的细胞生理代谢过程,破坏病原菌菌丝结构完整性,具备极高的生防开发价值^[97-98]。

4.4 纳米生物技术的精准防控应用

纳米技术与农业植保领域的交叉融合,为西瓜枯萎病精准绿色防控提供了革命性技术路径,可有效突破传统药剂递送效率低、缓释性差、靶向性弱的技术瓶颈。相较于传统金属抑菌剂存在重金属污染风险,生物源绿色纳米颗粒具备低毒、高靶向、对环境友好等优势。研究表明,生物功能化锰纳米颗粒可直接破坏 Fon 侵染结构,抑制镰刀菌酸的合成,同时微调根际代谢组,激活西瓜系统抗性^[99-100]。除此之外,SA 掺杂铁纳米生物刺激素、仿生纳米镁材料,兼具高效抑菌与寄主免疫增效功能,可显著提升西瓜植株抗氧化酶活性,增强抗病能力^[101]。

5 展 望

近年来,西瓜枯萎病研究实现了从传统病理学、全基因组分析,到病原菌分子调控、寄主-病原菌

表 3 不同生防菌防治枯萎病的应用功能

Table 3 Application functions of different biocontrol agents in controlling <i>Fusarium wilt</i>			
菌种 Strain	菌株 Strain	功能 Function	参考文献 Reference
解淀粉芽孢杆菌 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	HSSN09	产生他克莫司类似物等次级代谢产物,抑制菌丝形成和孢子萌发 Produces secondary metabolites such as tacrolimus analogues to inhibit hyphal formation and spore germination	[71]
	DHA55	分泌伊枯草菌素、表面活性素、芬芥素等多种抗真菌脂肽,发挥显著抗真菌作用 Secretes various antifungal lipopeptides, such as iturin, surfactin, and fengycin, to exert significant antifungal effects	[72]
	DHA6	分泌环状脂蛋白肽(CLPs)诱导氧化应激并破坏结构,抑制 Fon 菌丝生长和孢子萌发 Secretes cyclic lipopeptides (CLPs) to induce oxidative stress and disrupt structural integrity, thereby inhibiting Fon hyphal growth and spore germination	[73]
	LZN01	产生肉芽素、鞘翅螺蛋白等抗真菌化合物,具有显著抑菌活性 Produces antifungal compounds such as granaticin and pterin to exert significant antimicrobial activity	[74]
	NCPSJ7	分泌 C14-Iturin A 等抗真菌化合物,抑制 Fon 菌丝生长与孢子萌发 Secretes antifungal compounds such as C14-iturin A to inhibit Fon hyphal growth and spore germination	[75]
	B1619	富集放线菌与芽孢杆菌等益生菌,提高菌落多样性和稳定性 Enriches beneficial microbes such as <i>Actinobacteria</i> and <i>Bacillus</i> , enhancing microbial diversity and community stability	[76]
	B6	激活抗氧化酶系统(SOD、POD),诱导植株系统抗性 Activates the antioxidant enzyme system (SOD, POD) to induce systemic acquired resistance (SAR) in plants	[77]
多黏类芽孢杆菌 <i>Paenibacillus polymyxa</i>	WY110	显著抑制 Fon 孢子的萌发和芽管长度,抑制率高达 100% Significantly inhibited <i>Fon</i> spore germination and germ tube length, with an inhibition rate of up to 100%	[78]
	JK-3	分泌抗生物质,抑制孢子萌发 Secretes antibiotics to inhibit spore germination	[79]
	WR-2	复配有机肥可产生挥发性有机化合物,有效抑制 Fon Compound organic fertilizer produces volatile organic compounds (VOCs) that effectively inhibit Fon	[80]
绿针假单胞菌 <i>Pseudomonas chlororaphis</i>	HT66	分泌吩嗪类抗生素,抑制 Fon 菌丝生长与孢子萌发 Secretes phenazine antibiotics to inhibit Fon hyphal growth and spore germination	[81]
	P3	具有杆菌抗霉素、芬芥素、伊枯草菌素等多种脂肽合成基因 Possesses multiple lipopeptide synthesis genes, such as bacillomycin, fengycin, and iturin	[82]
荧光假单胞菌 <i>Pseudomonas fluorescens</i>		产生吲哚-3-乙酸和表面活性剂,促进植株发育 Produces indole-3-acetic acid and surfactants to promote plant development	[83]
绿色木霉 <i>Trichoderma viride</i>	TV41	减缓 Fon 侵染,降低西瓜根茎内 Fon 数量 Slows down the process of Fon infection and reduces the fungal load of Fon within the roots and stems of watermelon plants	[84]
哈茨木霉 <i>Trichoderma harzianum</i>	T2-16	诱导西瓜防御酶活性并重塑根际微生态 Induces defense enzyme activity in watermelon and reshapes the rhizosphere micro-ecology	[85]
	M3	协同生物炭肥稳定定殖,防控效果高达 80% Synergizes with biochar-based fertilizer for stable colonization, achieving a control efficacy of up to 80%	[86]
棘孢木霉 <i>Trichoderma asperellum</i>	M45a	激活防御相关基因与抗氧化酶活性,诱导木质素等积累 Activates defense-related genes and antioxidant enzyme activities, inducing the accumulation of lignin and other metabolites	[87-88]
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi		分泌化感物质,优化群落结构,丰富土壤微生物群落 Secretes allelochemicals to optimize community structure and enrich the soil microbial community	[89]

跨界互作的纵深发展,基因编辑、纳米生物技术等前沿技术的应用,也为抗病育种与病害防控提供了新路径。但目前实验室研究成果向田间规模化转化仍存在诸多短板,技术集成度、落地性不足,未来研究与防控工作需聚焦以下核心方向,推动西瓜产业绿色高质量发展。

5.1 构建智慧监测与精准防控体系

依托大数据、物联网、高光谱成像、无人机遥感及机器学习算法,建立西瓜枯萎病智能识别、发生动态精准预测的数字化植保平台,实现病害早期预警与大田动态监测;结合纳米靶向药剂、精准施药技术,推动传统“普洒普施”向“点对点精准防控”升级,大幅度降低农药用量,提升防控效率。同时,建立全球西瓜枯萎病原菌流行病学云端数据库,实现遗传变异数据共享,重点针对 *Fon* 小种 2、小种 3 及新发强致病性菌株,构建全球核心产区基因组变异实时监测网络,建立全谱系流行病学风险评估模型,实现病害的动态闭环管控。

5.2 深化寄主-病原菌跨界互作机制研究

未来研究应重点深化寄主-病原菌跨界互作机制。需进一步通过结构生物学、表观遗传学与代谢组学等多维手段,系统解析 *Fon* 效应蛋白跨膜转运及其与寄主免疫受体互作的精细分子构型,探明小分子 RNA 双向跨界传递介导的基因沉默调控网络。同时,应深入解析化感物质与信号分子介导的跨界调控机制,通过明确致病与抗病的核心分子靶点,为创制新型绿色抑菌物质与免疫诱抗剂奠定坚实的理论基础。

5.3 加速纳米生物农药和微生物制剂的田间应用

加快研发 pH 敏感、酶靶向释放的环境友好型纳米生物农药,攻克生防菌剂、纳米制剂规模化生产与田间应用关键技术,制定适配不同产区、不同种植模式的绿色防控技术规程;强化农业调控、嫁接、生防、纳米技术的集成应用,提升绿色防控技术的田间稳定性与实用性,替代传统的化学防控模式。

5.4 前沿生物育种技术集成与种业创新攻关

依托西瓜泛基因组大数据与人工智能预测技术,整合野生西瓜抗病种质资源,利用多重基因编辑技术聚合抗病基因、敲除感病基因,兼顾产量、品质与抗病性,创制高抗、优质、耐逆的突破性西瓜新品种;集成分子标记辅助育种、基因编辑、全基因组选择育种技术,加快抗病品种选育与推广,从根本上解决西瓜枯萎病危害,从而缓解连作障碍。

通过分子生物学、微生物生态学、纳米材料学、

园艺育种学的多学科交叉融合,构建“良种+良法+绿色药剂”三位一体的综合防控体系,可实现西瓜枯萎病的长效绿色防控,破解设施西瓜连作障碍难题,推动我国及全球西瓜产业的绿色可持续发展。

参考文献

- [1] Everts L K, Himmelstein C J. *Fusarium* wilt of watermelon: Towards sustainable management of a re-emerging plant disease[J]. Crop Protection, 2015, 73: 93-99.
- [2] Ziaur M R, Khairulmazmi A, Abdulaziz K B, et al. Biology, diversity, detection and management of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* causing vascular wilt disease of watermelon (*Citrullus lanatus*): A review[J]. Agronomy, 2021, 11(7): 1310.
- [3] Tong Y Y, Du H S, Xiao J, et al. Watermelon wilt disease: Causes, harms, and control measures[J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 16: 1601130.
- [4] Lal D, Dev D, Kumari S, et al. *Fusarium* wilt pandemic: Current understanding and molecular perspectives[J]. Functional and Integrative Genomics, 2024, 24(2): 41.
- [5] Gordon R T. *Fusarium oxysporum* and the *Fusarium* wilt Syndrome[J]. Annual Review of Phytopathology, 2017, 55(1): 23-39.
- [6] 王卿, 林玲. 瓜类枯萎病研究进展[J]. 中国瓜菜, 2016, 29(3): 1-6.
- [7] 吕湘江, 李清萍, 范淑英. 西瓜枯萎病综合防治研究进展[J]. 北方园艺, 2015(6): 187-190.
- [8] Hudson O, Waliullah S, Ji P, et al. Molecular characterization of laboratory mutants of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* resistant to prothioconazole, a demethylation inhibitor (DMI) fungicide[J]. Journal of Fungi, 2021, 7(9): 704.
- [9] 吴学宏, 卢志军, 王品品, 等. 西瓜枯萎病综合防治研究进展[J]. 植物保护, 2011, 37(4): 27-32.
- [10] 郑琦, 毕扬, 云晓敏, 等. 西瓜枯萎病的研究进展及其防治[J]. 中国植保导刊, 2007(2): 11-13.
- [11] 刘伟, 张艳秋, 徐刚, 等. 西瓜枯萎病防治研究进展[J]. 安徽农业科学, 2004(6): 1235-1237.
- [12] 刘广, 羊杏平, 徐锦华, 等. 西瓜甜瓜嫁接栽培技术研究进展[J]. 中国瓜菜, 2009, 22(1): 28-31.
- [13] 刘冬, 李萍, 毕璋友, 等. 西瓜枯萎病生物防治技术研究进展[J]. 信阳农林学院学报, 2017, 27(3): 82-85.
- [14] Hao W Y, Ren L X, Ran W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Plant and Soil, 2010, 336(1/2): 485-497.
- [15] 张绍丽, 黄磊, 王友平, 等. 西瓜枯萎病生防菌研究进展[J]. 长江蔬菜, 2022(16): 27-31.
- [16] 杨嘉妮, 马乔女, 顾欣, 等. 西瓜枯萎病生防细菌的筛选与生防机制研究[J/OL]. 园艺学报, 1-17[2026-03-20]. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2025-0286>.
- [17] 高游慧, 郑泽慧, 张越, 等. 根际微生态防治作物土传真菌病害的机制研究进展[J]. 中国农业大学学报, 2021, 26(6): 100-113.
- [18] 张伟, 褚海艳, 于辉, 等. 西瓜尖孢镰刀菌生理小种的诊断[J]. 现代园艺, 2024, 47(17): 13-16.
- [19] 耿丽华, 郭绍贵, 吕桂云, 等. 西瓜枯萎病菌生理小种鉴定技术体系的建立和验证[J]. 中国蔬菜, 2010(20): 52-56.

- [20] Biswas A, Wechter P, Ganapathi V, et al. Comparative genomic prediction of resistance to *Fusarium* wilt (*Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 2) in watermelon: Parametric and nonparametric approaches[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2025, 138(1): 35.
- [21] Zhou X, Everts K, Bruton B. Race 3, a new and highly virulent race of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* causing fusarium wilt in watermelon[J]. Plant Disease, 2010, 94(1): 92-98.
- [22] 董文盼, 杨纪潇, 杨项明, 等. 尖孢镰刀菌西瓜专化型 RPA 检测方法的建立与评价[J]. 南京农业大学学报, 2024, 47(4): 665-673.
- [23] Ayhan H D, Wang H, Zhang L, et al. Gap-free comparative genomics uncover virulence factors for *Fusarium* wilt of watermelons[J]. PLoS Pathogens, 2025, 21(8): e1013455.
- [24] Niu X W, Zhao X Q, Ling K S, et al. The *FonSLX6* gene acts as an avirulence effector in the *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*-watermelon pathosystem[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 28146.
- [25] Lou J J, Xiong X H, Wang J J, et al. *Fusarium oxysporum* NAD⁺ hydrolase FonNADase1 is essential for pathogenicity and inhibits plant immune responses[J]. Microbiological Research, 2025, 294: 128088.
- [26] Huang Z L, Lou J J, Gao Y Z, et al. FonTup1 functions in growth, conidiogenesis and pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* through modulating the expression of the tricarboxylic acid cycle genes[J]. Microbiological Research, 2023, 272: 127389.
- [27] Gao Y Z, Xiong X H, Wang H, et al. Ero1-Pdi1 module-catalysed dimerization of a nucleotide sugar transporter, FonNst2, regulates virulence of *Fusarium oxysporum* on watermelon[J]. Environmental Microbiology, 2022, 24(3): 1200-1220.
- [28] Xiong X H, Gao Y Z, Wang J J, et al. Palmitoyl transferase FonPAT2-catalyzed palmitoylation of the FonAP-2 complex is essential for growth, development, stress response, and virulence in *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Microbiology Spectrum, 2022, 11(1): e0386122.
- [29] Gao Y Z, Wang Y Y, Wang H, et al. N-terminal acetyltransferase complex FonNatA acetylates transcriptional factor FonMeaB to regulate the pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* on watermelon[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 320: 145979.
- [30] Lievens B, Houterman P M, Rep M. Effector gene screening allows unambiguous identification of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* races and discrimination from other formae speciales[J]. FEMS Microbiology Letters, 2009, 300(2): 201-215.
- [31] Lievens B, Rep M, Thomma B P H J. Recent developments in the molecular discrimination of formae speciales of *Fusarium oxysporum*[J]. Pest Management Science, 2008, 64(8): 781-788.
- [32] Gao Y Z, Xiong X H, Wang H, et al. *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* pumilio 1 regulates virulence on watermelon through interacting with the ARP2/3 complex and binding to an a-rich motif in the 3' UTR of diverse transcripts[J]. mBio, 2023, 14(2): e0015723.
- [33] Noman M, Azizullah, Ahmed T, et al. Degradation of α -Subunits, Doa1 and Doa4, are critical for growth, development, programmed cell death events, stress responses, and pathogenicity in the watermelon *Fusarium* wilt fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(30): 11667-11679.
- [34] Azizullah, Noman M, Gao Y, et al. The SUMOylation pathway components are required for vegetative growth, asexual development, cytotoxic responses, and programmed cell death events in *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(1): 94.
- [35] Azizullah, Noman M, Gao Y, et al. The SUMOylation pathway regulates the pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* in watermelon through stabilizing the pH regulator FonPalC via SUMOylation[J]. Microbiological Research, 2024, 281: 127632.
- [36] Wang J J, Gao Y Z, Xiong X H, et al. The Ser/Thr protein kinase FonKin4-poly (ADP-ribose) polymerase FonPARP1 phosphorylation cascade is required for the pathogenicity of watermelon fusarium wilt fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1397688.
- [37] Wang J J, Gao Y Z, Xiong X H, et al. Poly (ADP-ribose) polymerase FonPARP1-catalyzed PARYlation of protein disulfide isomerase FonPdi1 regulates pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* on watermelon[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 291: 139046.
- [38] 韩鲁明, 王丽君, 曹莎, 等. 西瓜砧木种传尖孢镰刀菌粗毒素研究[J]. 中国植保导刊, 2013, 33(2): 13-17.
- [39] Sun Y, Zhang X H, Chai Z Q, et al. Involvement of *FoVEL1* and *FoLAE1* in conidiation, virulence and secondary metabolism of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2025, 24(10): 3941-3952.
- [40] 丁卓颖. 西瓜细胞响应镰刀菌酸胁迫的生理与分子机制[D]. 海口: 海南大学, 2024.
- [41] 张屹, 张海英, 郭绍贵, 等. 西瓜枯萎病菌生理小种 1 抗性基因连锁标记开发[J]. 中国农业科学, 2013, 46(10): 2085-2093.
- [42] Lambel S, Lanini B, Vivoda E, et al. A major QTL associated with *Fusarium oxysporum* race 1 resistance identified in genetic populations derived from closely related watermelon lines using selective genotyping and genotyping-by-sequencing for SNP discovery[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(10): 2105-2115.
- [43] 李娜, 王吉明, 尚建立, 等. 西瓜枯萎病生理小种 1 抗性 QTL 精细定位与 InDel 标记开发[J]. 中国农业科学, 2017, 50(1): 131-141.
- [44] 李腾威. 西瓜枯萎病抗性种质资源筛选及 0 号生理小种抗性相关基因初定位[D]. 郑州: 河南农业大学, 2025.
- [45] 孙洪宝, 许勇, 任毅, 等. 西瓜抗枯萎病菌生理小种 1 与 2 的遗传和染色体定位分析[J]. 中国瓜菜, 2019, 32(8): 203-204.
- [46] Branham S E, Levi A, Farnham M W, et al. A GBS-SNP-based linkage map and quantitative trait loci (QTL) associated with resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 2 identified in *Citrullus lanatus* var. *citroides*[J]. Theoretical and Applied

- Genetics, 2017, 130(2):319-330.
- [47] 轩长青. 几丁质酶基因 *CiChi1* 和 *CiChi2* 提高西瓜枯萎病生理小种 1 (Fon1) 抗性的分子机制[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2024.
- [48] Dong C J, Shang Q M. Genome-wide characterization of phenylalanine ammonia-lyase gene family in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. Planta, 2013, 238(1):35-49.
- [49] 王硕. 西瓜枯萎病抗性反应中苯丙烷代谢及关键基因 *CI4CL* 的克隆[D]. 河北保定: 河北农业大学, 2021.
- [50] Yan J Y, Zhao T S, Chen Y, et al. Positive interaction between melatonin and methyl jasmonate enhances *Fusarium* wilt resistance in *Citrullus lanatus* [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16:1508852.
- [51] Wang Z Y, Li S Y, Zhao T S, et al. NO-dependent H₂O₂ signaling regulates melatonin-induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 1 in watermelon [J]. Plant Physiology, 2025, 199(3):kiaf564.
- [52] Zhang M, Liu Q L, Yang X P, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *Clpsk1* in watermelon to confer resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. Plant Cell Reports, 2020, 39(5):589-595.
- [53] Zhang X L, Li Y P, Xing Q J, et al. Genome-wide identification of mitogen-activated protein kinase (MAPK) cascade and expression profiling of *CmMAPKs* in melon (*Cucumis melo* L.) [J]. PLoS One, 2020, 15(5):e0232756.
- [54] 宋秋明. 西瓜 MAPK 和 MAPKK 家族基因的鉴定、表达模式和功能分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [55] Zhang C, Fang X F, Zhang J, et al. Weighted gene co-expression network analysis identifies hub genes governing resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* in watermelon (*Citrullus lanatus*) [J]. Horticulturae, 2025, 11(6):625.
- [56] Zheng Y, Bai Z Q, Mu R, et al. Transcriptomic insights into watermelon (*Citrullus lanatus*) resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*: Hormonal cross-talk and defence-related gene regulation [J]. Journal of Phytopathology, 2025, 173(5):e70180.
- [57] Wang X Y, Zhu Z C, Zhang C, et al. Evaluation of differential miRNA expression between *Fusarium* wilt-resistant and -susceptible watermelon varieties [J]. Scientia Horticulturae, 2024, 332:113189.
- [58] Wang X Y, Zhang C, Zhu Z C, et al. Functional and molecular characterization of *Cla-miR156h* as a key regulator of watermelon (*Citrullus lanatus*) resistance against *Fusarium* wilt caused by *Fusarium oxysporum* [J]. Scientia Horticulturae, 2025, 345:114151.
- [59] Zhu F Y, Fang Y, Wang Z W, et al. Salicylic acid remodeling of the rhizosphere microbiome induces watermelon root resistance against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* infection [J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13:1015038.
- [60] Zhu F Y, Wang Z W, Fang Y, et al. Study on the role of phytohormones in resistance to watermelon *Fusarium* wilt [J]. Plants, 2022, 11(2):156.
- [61] Li S Y, Zhao T S, Chang N, et al. H₂O₂-dependent ethyl jasmonate regulates H₂S-induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 2 in *Citrullus lanatus* [J]. Plant Cell Environment, 2025, 48(9):6618-6631.
- [62] Pan W B, Cheng Z T, Han Z G, et al. Efficient genetic transformation and CRISPR/Cas9-mediated genome editing of watermelon assisted by genes encoding developmental regulators [J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2022, 23(4):339-344.
- [63] Lü H F, Cao H S, Nawaz M A, et al. Wheat intercropping enhances the resistance of watermelon to *Fusarium* Wilt [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9:696.
- [64] Lü H, Yan C S. Effects of wheat intercropping on growth and occurrence of *Fusarium* wilt in watermelon [J]. PeerJ, 2024, 12:e17587.
- [65] Xu W H, Wang Z G, Wu F Z. The effect of D123 wheat as a companion crop on soil enzyme activities, microbial biomass and microbial communities in the rhizosphere of watermelon [J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6:899.
- [66] Yu H J, Chen S C, Zhang X X, et al. Rhizosphere bacterial community in watermelon-wheat intercropping was more stable than in watermelon monoculture system under *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* invasion [J]. Plant and Soil, 2019, 445 (1/2):369-381.
- [67] Liu X N, La S K, Chen C, et al. Research progress on the effect of grafting technology on disease resistance and stress resistance of watermelon [J]. Horticulturae, 2025, 11(10):1271.
- [68] Zhang M, Yang X P, Xu J, et al. Physiological responses of watermelon grafted onto bottle gourd to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* infection [C]//Programme and Abstracts of 1st IAHA International Symposium on Vegetable Grafting, 2015:107-111.
- [69] 许凯. 设施西瓜抗枯萎病耐低温砧木的筛选与鉴定[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- [70] Smith L C, Freeman H J, Burelle K N, et al. Screening cucurbit rootstocks for resistance to *Meloidogyne* spp. and *Rotylenchulus reniformis* [J]. HortScience, 2019, 54(1):125-128.
- [71] Yang B Y, Yang J X, Wang G, et al. Tacrolimus analogue produced by *Bacillus amyloliquefaciens* HSSN09 suppresses watermelon *Fusarium* wilt by antagonizing Fon [J]. Biological Control, 2024, 189:105447.
- [72] Almutar D M K, Alzawar N S A, Noman M, et al. Suppression of *Fusarium* wilt in watermelon by *Bacillus amyloliquefaciens* DHA55 through extracellular production of antifungal lipopeptides [J]. Journal of Fungi, 2023, 9(3):336.
- [73] Al-Mutar D M K, Noman M, Alzawar N S A, et al. Cyclic lipopeptides of *Bacillus amyloliquefaciens* DHA6 are the determinants to suppress watermelon *Fusarium* wilt by direct antifungal activity and host defense modulation [J]. Journal of Fungi, 2023, 9(6):687.
- [74] Xu W H, Wang H X, Lv Z H, et al. Antifungal activity and functional components of cell-free supernatant from *Bacillus amyloliquefaciens* LZN01 inhibit *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* growth [J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2019, 33(1):1042-1052.
- [75] Wang J H, Qiu J Y, Yang X Y, et al. Identification of lipopeptide iturin A produced by *Bacillus amyloliquefaciens* NCPSJ7 and its

- antifungal activities against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Foods, 2022, 11(19):2996.
- [76] 王夏雯, 孟佳丽, 刘永锋, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B1619 对连作西瓜生长及枯萎病发生的影响[J]. 福建农业学报, 2019, 34(11): 1302-1308.
- [77] 王静, 宁燕夏, 糟雪云, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B6 防治西瓜枯萎病及对西瓜幼苗抗氧化酶的诱导作用[J]. 中国植保导刊, 2018, 38(6):5-10.
- [78] 宋顺华, 吴萍, 邢宝田, 等. 多粘类芽孢杆菌 WY110 对西瓜枯萎病的控制作用[J]. 植物保护学报, 2011, 38(6):571-572.
- [79] 陈文俊, 曾蓉, 陆金萍, 等. 西瓜根际细菌 JK-3 的鉴定及其拮抗性的初步研究[J]. 上海农业学报, 2011, 27(1):68-72.
- [80] Raza W, Yuan J, Ling N, et al. Production of volatile organic compounds by an antagonistic strain *Paenibacillus polymyxa* WR-2 in the presence of root exudates and organic fertilizer and their antifungal activity *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Biological Control, 2015, 80:89-95.
- [81] 宗媛娜, 彭华松, 张雪洪. *suH*B 基因对绿针假单胞菌 HT66 生防能力的影响[J]. 微生物学通报, 2021, 48(1):35-45.
- [82] Yang D Y, Zhang X Q, Li Z X, et al. Antagonistic effect of *Bacillus* and *Pseudomonas* combinations against *Fusarium oxysporum* and their effect on disease resistance and growth promotion in watermelon[J]. Journal of Applied Microbiology. 2024, 135(5):1xae074.
- [83] Hua G K H, Wang L, Chen J, et al. Biological control of *Fusarium* wilt on watermelon by fluorescent pseudomonads[J]. Bio-control Science and Technology, 2020, 30(3):212-227.
- [84] 陆楚月, 马艳, 王巧, 等. 绿色木霉 TV41 对尖孢镰刀菌 FW0 在西瓜植株空间分布和枯萎病防控效果的影响[J]. 微生物学通报, 2015, 42(11):2159-2167.
- [85] 肖密. 哈茨木霉 T2-16 对西瓜枯萎病防治效果及机理初探[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2015.
- [86] 张昱, 顾欣, 刘文辉, 等. 生物炭与有机肥配施哈茨木霉 M3 对西瓜枯萎病的防治效果[J]. 中国生物防治学报, 2026, 42(1): 82-95.
- [87] Zhang Y, Xiao J L, Yang K, et al. Transcriptomic and metabolomic insights into the biocontrol mechanism of *Trichoderma asperellum* M45a against watermelon *Fusarium* wilt[J]. PLoS One, 2022, 17(8):e0272702.
- [88] Zhang Y, Tian C, Xiao J L, et al. Soil inoculation of *Trichoderma asperellum* M45a regulates rhizosphere microbes and triggers watermelon resistance to *Fusarium* wilt[J]. AMB Express, 2020, 10(1):189.
- [89] Li W, Zhu C S, Song Y L, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi by inducing watermelon roots secretion phthalates, altering soil enzyme activity and bacterial community composition to alleviate the watermelon wilt[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 593.
- [90] Dong X M, Lian Q G, Chen J, et al. The improved biocontrol agent, F1-35, protects watermelon against *Fusarium* wilt by triggering jasmonic acid and ethylene pathways[J]. Microorganisms, 2022, 10(9):1710.
- [91] Wu H S, Shen S H, Han J M, et al. The effect *in vitro* of exogenously applied p-hydroxybenzoic acid on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Phytopathologia Mediterranea, 2010, 48(3): 439-446.
- [92] Wu H S, Luo J, Raza W, et al. Effect of exogenously added ferulic acid on *in vitro* *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 124(4):448-453.
- [93] Ma K X, Kou J M, Rahman M K U, et al. Palmitic acid mediated change of rhizosphere and alleviation of *Fusarium* wilt disease in watermelon[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2021, 28(2):3616-3623.
- [94] Wu H S, Liu Y D, Zhao G M, et al. Succinic acid inhibited growth and pathogenicity of *in vitro* soil-borne fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, 2011, 61(5):404-409.
- [95] Sun Y, Wang Y, Han L R, et al. Antifungal activity and action mode of cuminic acid from the seeds of *Cuminum cyminum* L. against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* (Fon) causing *Fusarium* wilt on watermelon[J]. Molecules, 2017, 22(12):2053.
- [96] Zhang M, Ge J, Yu X Y. Transcriptome analysis reveals the mechanism of fungicidal of thymol against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Current Microbiology, 2018, 75(4): 410-419.
- [97] Li Y, Zhao J, Gao K. Activity of flavanones isolated from rhododendron hainanense against plant pathogenic fungi[J]. Nature Product Communications, 2016, 11(5):611-612.
- [98] Du R C, Liu J D, Sun P P, et al. Inhibitory effect and mechanism of *Tagetes erecta* L. fungicide on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1):14442.
- [99] Noman M, Ahmed T, Ljaz U, et al. Bio-functionalized manganese nanoparticles suppress *Fusarium* wilt in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) by infection disruption, host defense response potentiation, and soil microbial community modulation[J]. Small, 2023, 19(2):e2205687.
- [100] Noman M, Ahmed T, Lslam S M, et al. Bacterial extracellular biomolecules- derived multimodal manganese nanoparticles control watermelon *Fusarium* wilt by dysregulating fusaric acid biosynthesis pathway and precise tuning of rhizosphere metabolome[J]. Journal of Nanobiotechnology, 2025, 23(1):452.
- [101] Noman M, Ahmed T, Shahid M, et al. Salicylic acid-doped iron nano- biostimulants potentiate defense responses and suppress *Fusarium* wilt in watermelon[J]. Journal of Advanced Research, 2023, 59:19-33.