

新疆甜瓜种质资源遗传多样性及果肉硬度性状 GWAS 分析

朱婉婷^{1,2}, 李江峰^{1#}, 詹倩如³, 要振阳⁴, 朱迎春⁵, 郭艳霞^{1*}, 骆翔^{2*}

(¹哈密市农业农机技术推广服务中心, 新疆哈密 839000; ²河南大学农学院, 河南开封 475000; ³信阳市农业科学院油料作物研究所, 河南信阳 464000; ⁴河南农业大学, 郑州 450002; ⁵中国农业科学院西部农业研究中心, 新疆昌吉 831100)

摘要:【目的】甜瓜作为重要的全球性果蔬作物, 果肉硬度等品质性状直接影响市场竞争力。旨在分析甜瓜种质资源遗传多样性和群体结构, 定位果肉硬度相关基因。【方法】利用高通量测序技术对 292 份全球各地的甜瓜种质资源进行基因组分析, 构建了一个大规模遗传变异图谱, 并结合果肉硬度性状开展全基因组关联分析(GWAS)及单倍型分析。【结果】甜瓜种质群体可以分为地方品种(Pop1)和栽培品种(Pop2)两个主要分支, 这两类品种在遗传多样性和群体结构上均存在显著差异。GWAS 分析表明, 在甜瓜 8 号染色体上存在与果肉硬度显著相关的 SNP 位点, 该区域涉及多个细胞壁合成和重塑相关的候选基因, 如肌醇单磷酸酶(MELO3C007440.2)和核苷酸-糖转运蛋白(MELO3C007449.2)等。这些基因可能通过调控果胶及细胞壁多糖的合成和重塑, 从而影响果肉硬度。单倍型分析进一步揭示, 硬质果肉与 hap001 单倍型密切相关, 而软质或脆性果肉则与 hap004 单倍型显著关联。【结论】研究分析了新疆甜瓜种质资源遗传多样性, 定位了甜瓜果肉硬度的候选基因, 发掘了与果肉硬度相关的单倍型, 为甜瓜果肉硬度及其他品质性状的遗传改良提供了新的分子标记, 并为甜瓜分子标记辅助选择育种奠定了基础。

关键词: 甜瓜; 全基因组关联分析; 果肉硬度

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2025)05-0979-14

Genetic diversity and GWAS analysis of flesh hardness trait in Xinjiang melon germplasm resources

ZHU Wanting^{1,2}, LI Jiangfeng^{1#}, ZHAN Qianru³, SHUA Zhenyang⁴, ZHU Yingchun⁵, GUO Yanxia^{1*}, LUO Xiang^{2*}

(¹Hami Agricultural and Agricultural Machinery Technology Promotion Service Center, Hami 839000, Xinjiang, China; ²College of Agriculture, Henan University, Kaifeng 475000, Henan, China; ³Oil Crops Research Institute, Xinyang Academy of Agricultural Sciences, Xinyang 464000, Henan, China; ⁴Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China; ⁵Institute of Western Agriculture, CAAS, Changji 831100, Xinjiang, China)

Abstract: 【Objective】Melon, as an important global fruit and vegetable crop, is highly influenced by fruit flesh hardness and other quality traits, which directly affect its market competitiveness. Melon is widely cultivated worldwide and holds significant economic value, especially in Xinjiang, China, which serves as a major production hub. Xinjiang is the home to a diverse array of melon varieties, with key cultivation areas including Hami, Turpan, Korla and Changji. In recent years, the melon planting area has continued to expand, with Xinjiang accounting for one-third of the national production. However, the Xinjiang melon industry faces challenges such as severe homogenization, a reliance on a limited number of parental lines for breeding, and low breeding efficiency. Conducting genetic diversity analyses of melon germplasm and identifying key trait-associated genes and loci can provide critical information for developing genetic improvement strategies. This, in turn, can promote varietal diversity and en-

收稿日期: 2024-12-11

接受日期: 2025-02-21

基金项目: 河南省农业援疆项目(202107); 新疆人才发展基金重点人才计划项目(XJARS-06-22); 新疆维吾尔自治区重点研发计划项目(2023B02017-2)

作者简介: 朱婉婷, 女, 农艺师, 研究方向为哈密瓜育种、栽培、病虫害防治。E-mail: 1056835446@qq.com。#为共同第一作者。

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: 1726895607@qq.com; E-mail: tjaulx@126.com

hance the industry's market competitiveness. Flesh hardness is a key quality characteristic, however, and little research has been reported on the genetic basis of fruit flesh hardness in melon. This study aims to analyze the genetic diversity and population structure of melon germplasm and to locate genes associated to flesh hardness. **【Methods】** High-throughput sequencing technology was used to analyze the genomes of 292 melon accessions from around the world, constructing a large-scale genetic variation map. The Neighbor-Joining Method was applied to calculate the genetic distance matrix, and a phylogenetic tree was built. Genome-wide association analysis (GWAS) and haplotype analysis were performed in conjunction with the flesh hardness trait. **【Results】** The melon germplasm population was divided into two distinct branches: Branch I (Pop1) and Branch II (Pop2). Pop1 predominantly clustered local varieties from Xinjiang of China, Japan and the former Soviet Union, with Xinjiang varieties making up the majority (90.84%). Pop2 was mainly composed of cultivated varieties, widely distributed across various regions, including multiple provinces of China (Xinjiang, Shaanxi, Taiwan, Gansu, Inner Mongolia and Liaoning), Japan, the former Soviet Union, the United States, Canada, Iran, Turkey, Hungary, South Africa and India, with Xinjiang varieties constituting 67.5%. Genome-wide linkage disequilibrium (LD) analysis confirmed significant differences in genetic diversity and population structure between the two groups. LD analysis revealed that the LD decay distance for the entire melon germplasm population was 49.2 kb when r^2 decreased to half ($r^2 = 0.33$). However, when analyzed separately, the LD decay distances for landraces and cultivated varieties were 57 kb and 45.9 kb, respectively, indicating that cultivated varieties exhibited a faster LD decay rate than landraces. This suggests that cultivated varieties have undergone stronger selective pressures and genetic drift. Furthermore, nucleotide diversity analysis showed that the nucleotide diversity of cultivated varieties (2.537×10^{-3}) was significantly ($p < 0.01$) higher than that of landraces (1.989×10^{-3}), further supporting the idea of rapid evolution in genetic diversity among cultivated varieties. Through GWAS, we explored the variation of flesh traits, especially the important agronomic trait of flesh hardness. Based on phenotypic and genotypic data, we identified a significant association signal on chromosome 8 of the melon genome (Chr08:2815957_2831112; $P = 2.36 \times 10^{-7}$). This region contained 11 significant associated SNPs, which explained 9.04% of the phenotypic variation. Functional annotation revealed that this region harbored candidate genes related to cell wall biosynthesis and remodeling, like inositol monophosphatase (MELO3C007440.2) and nucleotide-sugar transporter (MELO3C007449.2). These genes may influence flesh hardness by regulating the synthesis and remodeling of pectin and cell wall polysaccharides. Five SNPs were found in the coding region of MELO3C007451.2, which were in strong linkage disequilibrium, allowing the population to be divided into four haplotypes. The 98.05% of local varieties carried the hap001 haplotype. Hap004 haplotype materials exhibited soft and brittle characteristics, while hard materials carried hap001, hap002 and hap003 haplotypes. **【Conclusion】** The high geographical and cultivation environment differentiation of melon germplasm reflects significant genetic differences between local and cultivated varieties, especially the diversified geographical origins of Xinjiang melons. The study identified candidate genes associated with melon flesh hardness, including MELO3C007434, MELO3C007435, MELO3C007436, MELO3C007437, MELO3C007438, MELO3C007439, MELO3C007440 and MELO3C007441, which were confirmed as selection genes related to the differentiation between wild and cultivated species. We speculate that these genes may play a key role in the domestication process of flesh hardness from wild to cultivated species. In addition, candidate genes like inositol monophosphatase (MELO3C007440.2) and nucleotide-sugar transporter (MELO3C007449.2), involved in pectin and cell wall polysaccharide synthesis, may be important regulatory factors influencing flesh hardness. Fur-

thermore, we discovered several haplotypes associated with flesh hardness in the population, and the differences in these haplotypes were closely related to phenotypic variation in flesh texture. Notably, haplotype differentiation showed a clear association between hard and soft flesh samples, highlighting the connection between genotype and phenotype. This study provides new molecular markers for the genetic improvement of melon flesh hardness and other quality traits, laying the foundation for marker-assisted selection in melon breeding.

Key words: *Cucumis melo* L.; Genome-wide association analysis (GWAS); Flesh hardness

甜瓜(*Cucumis melo* L.)是葫芦科二倍体植物($2n = 2x = 24$),广泛栽培于全球,尤其在西方国家作为水果食用^[1]。甜瓜富含维生素C、维生素A、钾和膳食纤维等营养成分,能保护心血管健康并促进消化。甜瓜含有约90%的水分,是天然的补水食物,同时具有抗氧化作用,有助于减少自由基损伤并延缓衰老。在传统医学中,甜瓜具有清热解毒、利尿等保健功效。甜瓜经济价值较高,尤其在中国新疆,是重要的生产基地。新疆甜瓜品种多样,哈密、吐鲁番、库尔勒和昌吉等地为甜瓜的主要种植区。近年来,甜瓜种植面积不断扩大,甜瓜产量占全国的三分之一。新疆甜瓜产业同质化、育种集中在少数亲本上、选育效率低等问题。对甜瓜种质资源进行遗传多样性分析,发掘重要性状基因位点可为制定遗传改良策略提供重要信息,促进品种多样性并提升市场竞争力。

甜瓜果实糖度、酸度、果肉颜色及硬度等是重要的品质特性,一直是遗传改良的关键研究领域。近年来,随着分子标记技术的发展,已经鉴定了许多与甜瓜品质相关的基因和数量性状位点(QTL),为提升甜瓜的市场品质和消费者接受度提供了理论基础和实践依据。Harel-Beja等^[2]通过使用来自两个*Cucumis melo* L. 亚种(野生亚种PI 414723和甜瓜亚种Dulce)的重组自交系群体,构建了一个富含果实性状的遗传图谱。该图谱鉴定了6个与果实糖含量(特别是主要影响甜度的蔗糖)相关的QTLs,以及3个与果实肉质颜色和类胡萝卜素含量相关的QTLs。Cohen等^[3]基于Dulce(非酸性)和PI 414323(酸性)品种构建了重组自交系群体,鉴定了多个与pH、柠檬酸和苹果酸含量相关的QTLs。研究发现,一个与pH相关的主要QTL与柠檬酸和苹果酸含量的QTL共定位,在这些QTLs中,酸性特性竟然来自非酸性亲本。

Sherman等^[4]结合大规模分离群体法与自主设计的微阵列技术,成功识别出与pH性状紧密相关的

标记,且这些标记在所有种质资源中与pH性状显著关联。Cohen等^[5]基于图位克隆的方法,从甜瓜中鉴定出一个对果实酸度有重大影响的特异性基因家族-C. *melo* pH基因(*CmpH*),该基因在甜瓜品种中表现出高酸度和低酸度的自然遗传变异。通过在黄瓜和番茄中功能性沉默*CmpH*的同源基因,成功获得了低酸度的果实,证明*CmpH*基因调控甜瓜的果实酸度。Tzuri等^[6]发现,甜瓜果肉中类胡萝卜素的积累与*CmOr*基因的多态性相关联,*CmOr*基因与果肉颜色共同分离,且在种质资源中呈现两种单倍型:一种与橙色果肉相关,另一种则与白色或绿色果肉相关。形态学研究表明,甜瓜果肉硬度受多种因素的影响^[7],其中果肉细胞大小扮演着关键角色。细胞越小,甜瓜果肉质越趋于坚硬^[8]。杨丽萍等^[9]的研究表明,在花后的35~40 d期间,是软质与脆质甜瓜质地特征形成的关键阶段。此阶段内,两种甜瓜的果肉细胞面积、细胞间隙大小以及细胞壁酶活性均表现出显著差异。进一步表达分析证实细胞壁扩展酶基因(如*CmEXP3*、*CmEXP5*、*CmEXP9*)在软肉与脆肉甜瓜果肉中的表达模式存在明显区别。此外,Chen等^[10]通过QTL定位技术,成功识别出一个控制甜瓜果肉硬度的主效位点(*ff2.1*),进一步利用F₂群体将*ff2.1*位点精细定位到了一个包含3个功能基因的28.3 kb区域内。这些发现不仅加深了对甜瓜果肉硬度遗传基础的理解,也强调了深入探究与甜瓜果肉硬度相关基因的重要性,对改良甜瓜质地至关重要。

随着高通量测序技术的进步,甜瓜双单倍体品系DHL92的基因组已完成测序,组装的N50 scaffold大小为4.68 Mb,N90指数为78^[11]。然而,由于标记覆盖不足和重组缺失,部分大且富含基因的scaffold未能被锚定,且已锚定的scaffold未定向。为解决这一问题,Argyris等^[12]利用DHL92亲本品系的重测序数据,从未锚定的scaffold中开发了新的SNP标

记,构建了由580个单核苷酸多态性(SNP)组成的高分辨率遗传图谱。该图谱将354.8 Mb的序列(包含141个scaffold,平均大小为2.5 Mb)锚定至12条甜瓜染色体,且90%的组装结果得到了定向。此外,Lyu等^[13]对来自地方品种甜瓜(*Cucumis melo* ssp. *agrestis*)样本进行了染色体级别的基因组组装,并通过整合多个已测序的甜瓜基因组数据,构建了一个甜瓜泛基因组图谱。比较基因组分析揭示了340万个遗传变异,主要为缺失/存在变异(PAV),并与蔗糖代谢相关基因的功能调控密切相关。这些研究为甜瓜群体遗传多样性分析及果肉硬度的全基因组关联分析(GWAS)提供了依据。

Zhao等^[14]基于1175个甜瓜样本的重测序数据,构建了全面的基因组变异图谱,并采用GWAS方法对16个农艺性状进行了研究,发现了208个位点与果实质量、品质和形态显著相关,验证了GWAS在发掘关键性状遗传变异中的有效性。基于这些研究,笔者收集了292份甜瓜种质资源,其中76%来自新疆地区,旨在通过群体重测序技术进一步揭示群体基因组变异和遗传多样性特征,采用GWAS方法鉴定与果肉硬度相关的基因,以期为甜瓜的遗传改良奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料及表型鉴定

本研究所用甜瓜种质资源群体,由新疆哈密市农业农机技术推广服务中心提供。甜瓜果肉硬度鉴定以所取瓜中心部位为观测对象,用品尝的方法鉴定果肉质。根据鉴定结果,参照《西瓜种质资源描述规范和数据标准》^[15]做以下分类:软(果肉质松,含水量多)、脆(果肉质较实,含水量适中)、柔(果肉质地实,含水量较少)、硬(果肉质地实,含水量较多)。

1.2 DNA提取及基因型分析

采用CTAB法从新鲜幼叶中提取基因组DNA^[16]。每份种质至少提取5 µg基因组DNA,将提取好的DNA送华大基因公司进行文库构建和测序。每份种质的DNA文库构建采用约500 bp的插入片段大小,并按照制造商说明书(Illumina Inc., 9885 Towne Centre Drive, San Diego, CA 92121, USA)进行操作。所有种质均使用Illumina HiSeq 2500测序仪进行测序。

对下机数据Raw reads进行过滤,去除接头和低

质量的Reads,以此保证信息分析质量。将过滤后的Clean reads应用于后续分析。使用比对软件BWA^[17]将Reads比对到参考基因组上。进一步使用SAMtools过滤掉非唯一和未比对上的Reads^[18]。Picard包(<http://broadinstitute.github.io/picard/>, version: 1.87)被用来过滤重复Reads。基因组分析工具包GATK被用来检测全基因组SNP变异^[19]。在群体中等位基因频率低于1%、缺失率大于80%、杂合位点频率大于5%的SNP被剔除。

1.3 遗传多样性和群体结构分析

使用邻接法计算种质群体距离矩阵,构建系统发育树,并在MEGA 5.0^[20]中展示。使用PLINK软件(版本1.90)计算连锁不平衡(LD),参数设置为-ld-window-r2 0、-ld-window 99999、-ld-window-kb 1000。

1.4 全基因组关联分析和单倍型分析

仅使用群体中最小等位基因频率(MAF)≥0.05且缺失率<0.1的SNP进行全基因组关联分析。使用EMMAX(版本beta)软件包基于混合线性模型进行关联分析。关联分析结果可视化采用qqman包进行^[21]。通过Bonferroni测试的显著性阈值(1/SNP数目)定义了全基因组的显著性临界值。采用geneHapR包进行单倍型及可视化分析^[22]。

2 结果与分析

2.1 甜瓜种质群体基因分型

本研究聚焦于292份来自全球多个区域的甜瓜种质资源,包含157个地方品种和135个栽培品种,涵盖的分布区域包括中国、加拿大、美国、南非、苏联、日本、土耳其、匈牙利、印度和伊朗等,其中约76%的样本来源于中国新疆。利用新一代高通量测序技术,成功获得了3.57 T碱基的序列数据,平均每个样本的测序量为12.25 Gb,且平均测序深度为33 X,已覆盖甜瓜基因组的33倍^[12]。通过将测序数据读取比对至甜瓜参考基因组^[12],共识别了2 280 089个SNP标记(图1-A~B),平均每千碱基包含6.3个SNP,显示出该群体中广泛的基因组变异。通过这一大规模基因组数据集的构建,将有助于甜瓜遗传多样性研究、关键性状基因的发掘以及群体遗传结构的深入解析。

2.2 甜瓜种质群体结构和连锁不平衡分析

基于全基因组SNP数据,构建了甜瓜种质群体

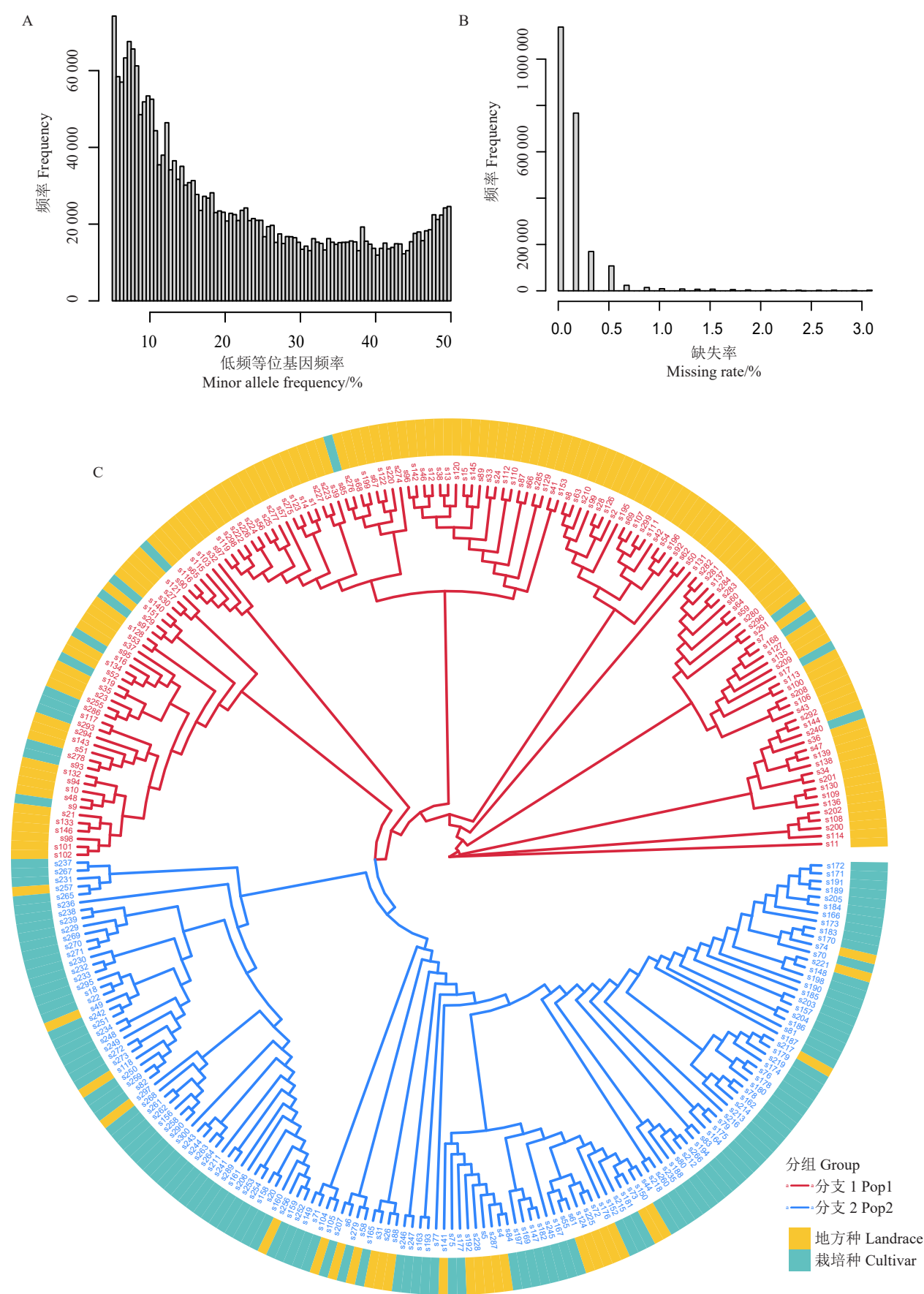


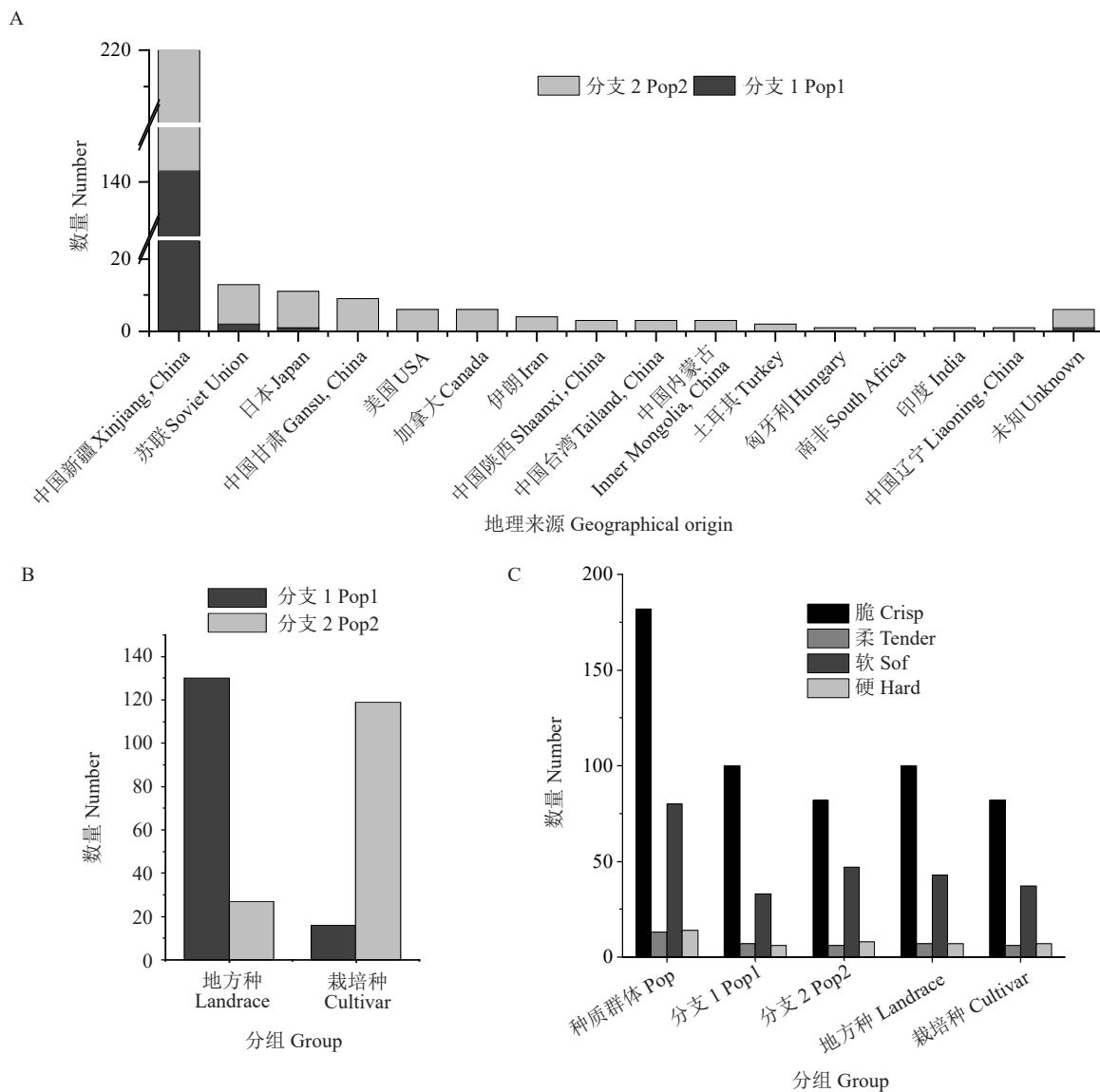
图 1 甜瓜群体 SNP 基因分型及遗传多样性分析

Fig. 1 SNP genotyping and genetic diversity analysis of melon population

的系统发育树(图1-C),发现该群体可分为两个显著的分支:分支I(Pop1)和分支II(Pop2)。Pop1主要聚集了来自中国新疆、日本和苏联的地方品种,其中新疆地区的地方品种占绝大多数(90.84%,图2-A)。而Pop2主要由栽培品种组成(图2-B),这些栽培品种分布广泛,包括中国(新疆、陕西、台湾、甘肃、内蒙古、辽宁)、日本、苏联、美国、加拿大、伊朗、土耳其、匈牙利、南非和印度等国家,其中新疆的栽培品种占67.5%。种质资源群体按果肉硬度性状可以分为脆、柔、软、硬4种,其中以脆和软为主(图2-C)。这一群体结构揭示了甜瓜种质在地理栽培环境以及果

肉硬度上的高度分化,反映了地方品种和栽培品种之间的显著遗传差异,尤其是新疆甜瓜可能具有多样化的地理来源和果肉性状变异。

全基因组LD分析进一步表明,整个甜瓜种质群体的LD在衰减至一半($r^2 = 0.33$)时,标记对之间的距离为49.2 kb(图3)。然而,当分析地方品种和栽培品种时,LD衰减至一半的距离分别为57.0 kb和45.9 kb,显示出栽培品种的LD衰减速率较地方品种更快,提示栽培品种经历了更大的选择压力和遗传漂变。此外,核酸多态性分析表明,栽培品种的核酸多态性($2.537e-3$)显著($p < 0.01$)高于地方品种



A. 群体地理来源信息; B. 不同分组群体材料信息统计; C. 不同分组群体材料肉质硬度性状分布。

A. Geographical origin of the population; B. Statistical information of materials in different groups; C. Distribution of flesh hardness trait in materials from different groups.

图2 甜瓜群体特征信息及结构分析

Fig. 2 Characteristics and structure analysis of the melon population

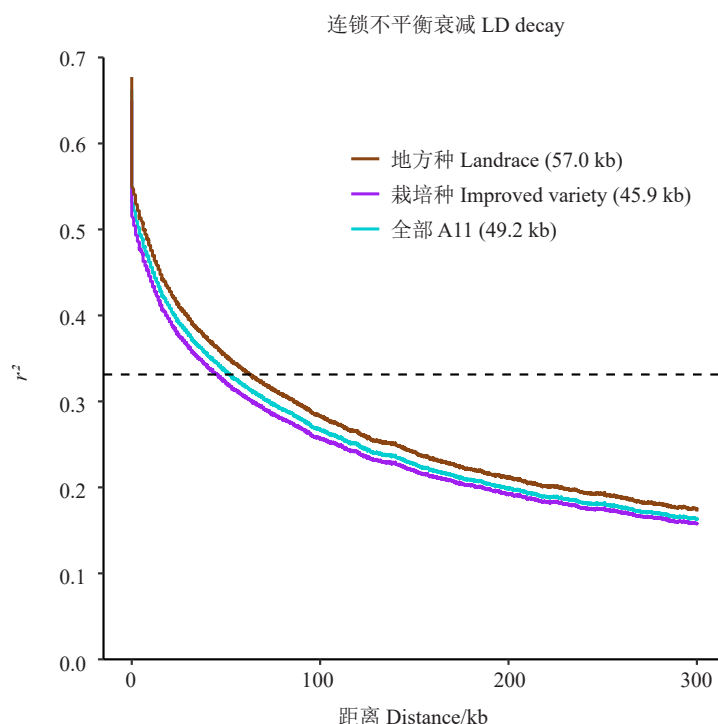


图3 不同分组材料的连锁不平衡分析

Fig. 3 Linkage disequilibrium analysis of materials from different groups

($1.989\text{e-}3$),进一步证明了栽培品种在遗传多样性上的快速演化。

2.3 甜瓜种质群体果肉硬度变异及GWAS分析

基于表型性状(表1)和基因型数据,在甜瓜基因组的8号染色体上发现了一个显著的关联信号(Chr08:2815957~2831112; $p=2.36\text{e-}07$,图4-A~B)。该区域包含11个显著的关联SNPs,能够解释9.04%的表型变异。

2.4 果肉硬度相关候选基因鉴定及单倍型分析

为了探究肉质相关的候选基因,参考群体LD衰减距离,笔者在最强关联SNP(chr08-2828062)上下游50 kb范围(Chr08:2768094~2867376)内共鉴定到了18个基因。基因组注释信息表明,在该关联区域鉴定到的基因主要为编码蛋白基因和酶,如硫酸腺苷转移酶(MELO3C007436.2),纤维鞘CABYR结合蛋白(MELO3C007438.2),肌醇转运蛋白(MELO3C007442.2),花粉绒毡层决定因子1蛋白(MELO3C007447.2),核苷酸-糖转运蛋白(MELO3C007449.2),E3泛素蛋白连接酶(MELO3C007439.2),肌醇单磷酸酶(MELO3C007440.2),环形E3泛素转移酶(MELO3C007441.2),双功能3-脱氢奎尼酸脱水酶/莽草酸脱氢酶(MELO3C007451.2)等。转录组分析表明,

有9个编码蛋白或酶基因在绿瓢和黄瓢的种质果肉中高表达(图5)。因此,推测这些蛋白和酶可能通过调控关键代谢生物合成路径来影响果肉硬度。

肌醇单磷酸酶(MELO3C007440.2)位于显著关联SNP(Chr08:2820234)上游24.98 kb处,主要调控肌醇代谢,参与植物细胞壁多糖(尤其是果胶)合成和重塑^[23]。显著关联SNP(Chr08:2830666)下游14 kb处鉴定到一个编码核苷酸-糖转运蛋白基因MELO3C007449.2。核苷酸糖是细胞壁多糖(包括果胶和半纤维素)合成的关键底物^[24],MELO3C007449.2有可能负责核苷酸糖从胞质转运到高尔基体,在细胞壁多糖合成中发挥重要作用。显著关联SNP(Chr08:2830666)下游30.49 kb处鉴定到一个双功能3-脱氢奎尼酸脱水酶/莽草酸脱氢酶合成基因MELO3C007451.2(图4-C)。莽草酸途径是合成芳香族氨基酸的关键代谢通路,这些氨基酸是木质素和其他细胞壁相关次生代谢物的前体^[25],推测MELO3C007451.2可能参与细胞壁强化和重塑过程。在MELO3C007451.2编码区存在5个SNPs,这些SNPs处于强连锁不平衡水平,可以将群体划分为4个单倍型(图4-D~E)。98.05%的地方品种都享有hap001单倍型。hap004单倍型材料表现为软和脆,而硬质材料享有hap001, hap002和hap003单倍型

表 1 群体不同单倍型肉质性状表型分布

Table 1 Phenotypic distribution of flesh hardness trait in different haplotypes of the population

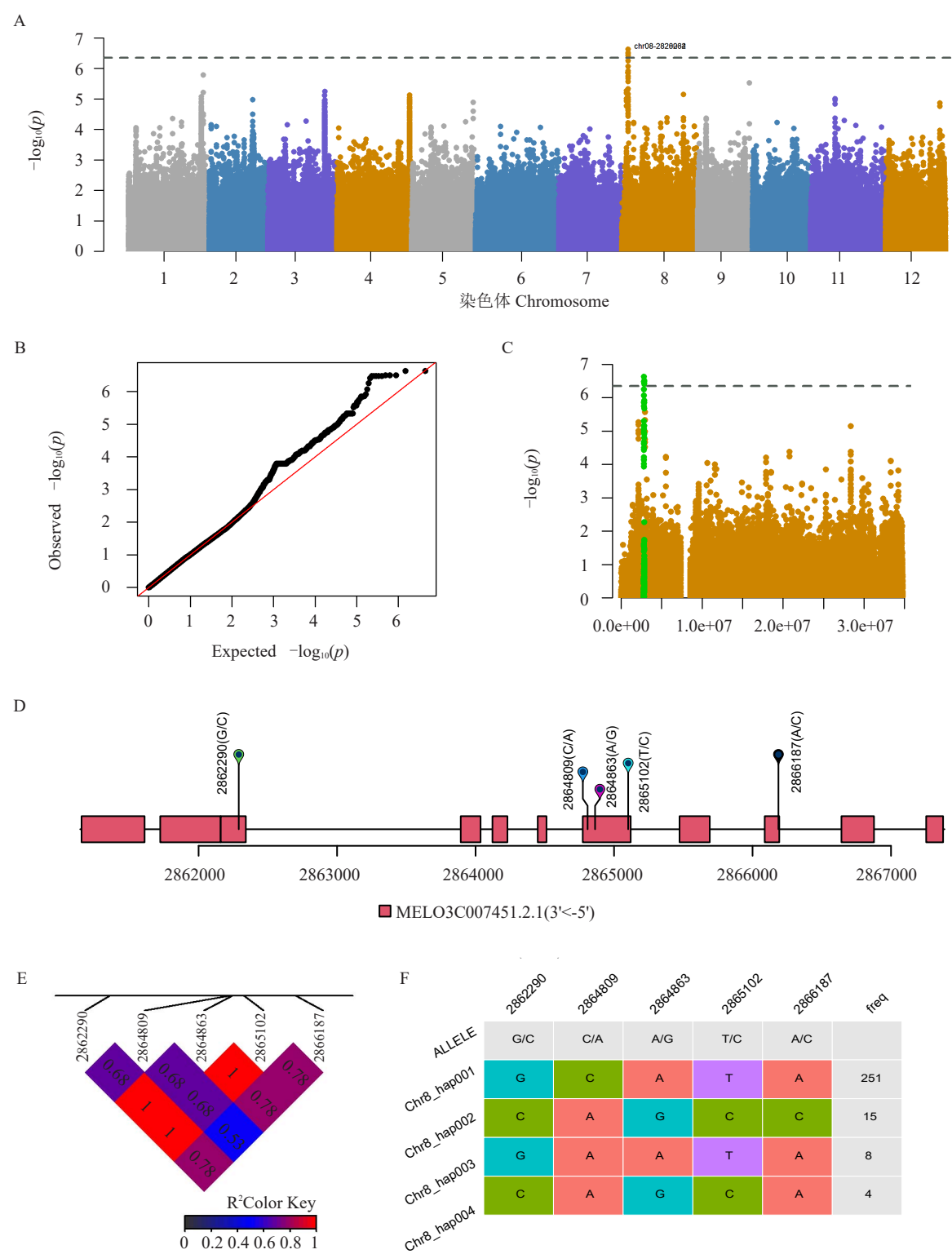
编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype	编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype
s81	日本 Japan	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s164	伊朗 Iran	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s83	中国台湾 Tailand, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s106	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s95	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s151	未知 Unknown	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s96	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s159	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s101	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s160	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s104	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s91	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s111	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s50	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s120	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s168	日本 Japan	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s269	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s276	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s273	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s153	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s139	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s174	加拿大 Canada	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s97	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1	s56	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s75	中国台湾 Tailand, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s257	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s134	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s192	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s129	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s222	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s92	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s152	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s118	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s202	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s103	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s217	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s57	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s8	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s71	中国陕西 Shaanxi, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1	s274	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s65	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s270	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s136	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s24	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s131	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s162	日本 Japan	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s280	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s150	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s119	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s4	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s281	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s140	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1
s98	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s169	美国 USA	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s94	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s9	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s85	苏联 Soviet Union	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s163	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s132	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s58	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s259	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s69	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s275	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s21	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s89	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s142	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1
s90	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s48	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s133	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s138	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s130	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s72	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s99	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s224	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s87	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s228	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s100	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s149	中国陕西 Shaanxi, China	NA	单倍型 1 Hap1
s252	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s147	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s182	中国甘肃 Gansu, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s122	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s93	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s1	苏联 Soviet Union	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s283	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s27	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1
s278	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s144	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s105	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s253	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1

注:NA表示缺失。
Note: NA means the date is missing.

表 1 (续) Table 1 (Continued)							
编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype	编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype
s241	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s226	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s60	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s230	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s107	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s39	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s282	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s14	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s156	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s200	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s135	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s102	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s284	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s66	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1
s84	苏联 Soviet Union	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s67	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s30	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s179	未知 Unknown	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s23	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s188	日本 Japan	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s237	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s176	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s143	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s114	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s73	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s177	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s62	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s214	未知 Unknown	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s88	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s121	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s246	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s287	中国内蒙古 Inner Mongolia, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s245	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s128	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s173	美国 USA	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s70	中国陕西 Shaanxi, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s137	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s77	日本 Japan	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s197	土耳其 Turkey	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s195	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1
s271	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s165	加拿大 Canada	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s167	日本 Japan	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s216	中国甘肃 Gansu, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s146	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s181	中国甘肃 Gansu, China	NA	单倍型 1 Hap1
s110	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s64	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s213	未知 Unknown	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s268	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s223	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s295	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s227	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s296	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s32	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s55	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s158	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s231	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s124	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s61	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s42	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s20	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s292	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s220	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s236	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1	s52	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s254	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s126	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s31	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s16	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s255	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s240	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s194	印度 India	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s7	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s178	未知 Unknown	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s11	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s59	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s13	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s54	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s18	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s279	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s19	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s161	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s22	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s49	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s36	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s206	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s41	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s29	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s43	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s285	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s44	美国 USA	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s235	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s46	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s35	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s47	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1

表 1 (续) Table 1 (Continued)

编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype	编号 ID	地理来源 Location	性状 Trait	单倍型 Haplotype
s199	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s53	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s286	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s112	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s127	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s123	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s261	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s207	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s68	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s208	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s300	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s209	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s297	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s210	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s290	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s225	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1
s51	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 1 Hap1	s233	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s289	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s243	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s145	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s256	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s141	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s258	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s28	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s262	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s248	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s263	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s25	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s266	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s242	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s267	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s5	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s291	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s299	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s293	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1
s2	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s80	伊朗 Iran	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s264	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s78	日本 Japan	硬 Hard	单倍型 2 Hap2
s294	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s170	美国 USA	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s201	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s189	日本 Japan	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s26	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s171	美国 USA	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s17	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s74	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s251	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s212	伊朗 Iran	脆 Crisp	单倍型 2 Hap2
s113	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s183	中国甘肃 Gansu, China	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s250	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s205	苏联 Soviet Union	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s33	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s203	加拿大 Canada	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s63	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s238	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 2 Hap2
s249	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s148	中国新疆 Xinjiang, China	NA	单倍型 2 Hap2
s244	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s218	加拿大 Canada	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s37	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s219	日本 Japan	硬 Hard	单倍型 2 Hap2
s109	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s239	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 2 Hap2
s34	中国新疆 Xinjiang, China	软 Soft	单倍型 1 Hap1	s190	日本 Japan	脆 Crisp	单倍型 3 Hap3
s12	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s184	中国甘肃 Gansu, China	硬 Hard	单倍型 3 Hap3
s115	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s221	中国新疆 Xinjiang, China	硬 Hard	单倍型 3 Hap3
s117	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s172	美国 USA	硬 Hard	单倍型 3 Hap3
s229	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s185	中国甘肃 Gansu, China	软 Soft	单倍型 3 Hap3
s211	苏联 Soviet Union	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s166	南非 South Africa	软 Soft	单倍型 3 Hap3
s10	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s191	日本 Japan	脆 Crisp	单倍型 3 Hap3
s116	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s215	中国甘肃 Gansu, China	脆 Crisp	单倍型 3 Hap3
s15	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s76	匈牙利 Hungary	软 Soft	单倍型 4 Hap4
s232	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s180	未知 Unknown	软 Soft	单倍型 4 Hap4
s265	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s157	加拿大 Canada	软 Soft	单倍型 4 Hap4
s108	中国新疆 Xinjiang, China	柔 Tender	单倍型 1 Hap1	s196	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 4 Hap4
s247	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1	s38	中国新疆 Xinjiang, China	脆 Crisp	单倍型 1 Hap1



A. 全基因组关联分析曼哈顿图;B. 全基因组关联分析 QQ 图;C. Chr8 上关联分析曼哈顿图;D. MELO3C007451.2 基因编码区 SNP 变异分析;E. MELO3C007451.2 基因编码区 SNP 连锁不平衡分析;F. MELO3C007451.2 基因编码区 SNP 单倍型分析。

A. Manhattan plot of genome-wide association analysis; B. QQ plot of genome-wide association analysis; C. Manhattan plot of association analysis on Chr 8; D. SNP variation analysis in the coding region of the MELO3C007451.2.1; E. Linkage Disequilibrium analysis of SNPs in the coding region of the MELO3C007451.2.1; F. Haplotypic analysis of SNPs in the coding region of the MELO3C007451.2.1.

图 4 群体肉质性状全基因组关联分析

Fig. 4 Genome-wide association analysis of flesh hardness trait in the melon population

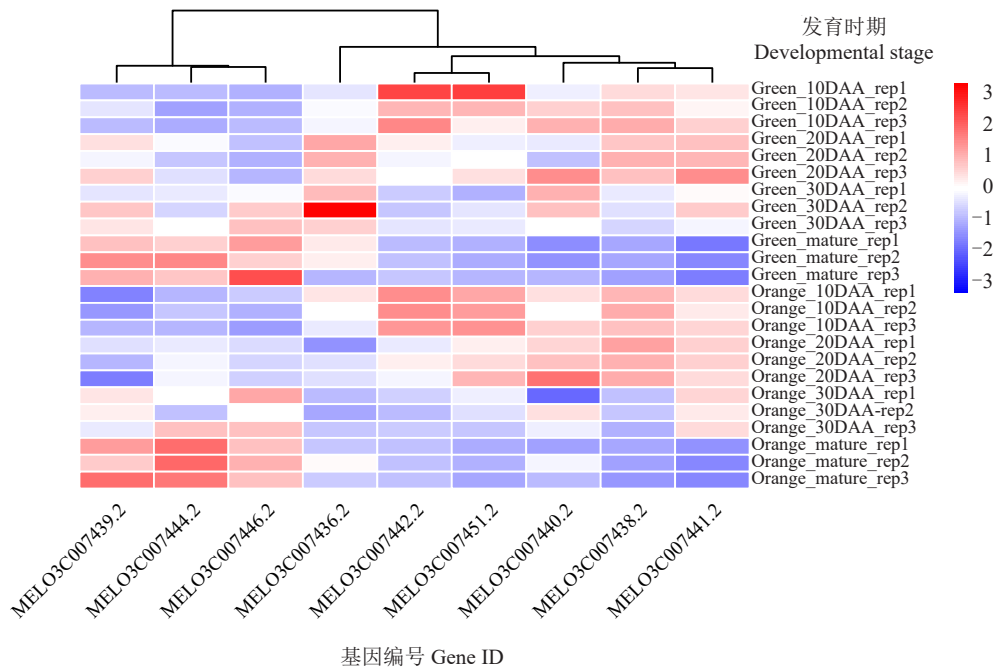


图5 候选基因在果肉发育过程中的表达分析

Fig. 5 Expression analysis of candidate genes during flesh development

(图4-F)。这些候选基因和单倍型为研究甜瓜种质资源群体分化和表型变异提供了新的视角。

3 讨 论

甜瓜是一种重要的经济果蔬作物,已经栽培了几千年。甜瓜作为一种形态多样的异交物种,普遍认为其起源于非洲^[26-27]。Sebastian等^[28]研究表明,甜瓜和黄瓜实际上都起源于亚洲。Zhao等^[14]研究表明,甜瓜经历了3次独立的驯化事件,其中两次发生在印度,一次发生在非洲。Luan等^[29]评估了来自印度、非洲、克里特岛/希腊、日本、欧洲、美国、西班牙和中国68个栽培品种的遗传多样性,证实中国的甜瓜品种是甜瓜改良的丰富遗传多样性来源。笔者通过对292份来自全球多个区域的甜瓜种质资源进行高通量测序,成功构建了一个大规模的遗传变异图谱,为甜瓜基因组研究和育种提供了数据支持。研究表明,甜瓜种质群体可分为两个显著的分支(Pop1和Pop2),其中Pop1主要由地方品种组成,Pop2则由栽培品种占主导。地理来源上分析发现,来自新疆的种质群体分散在了两个不同的亚群。来自美国、印度的资源和中国资源分布在了Pop2中,支持了Luan等^[29]的结论,即美国品种资源与中国厚皮甜瓜在形态学性状上非常相似。这一群体结构的差异反映了甜瓜在不同地理区域和栽培环境中的适

应性演化,进一步加深了对甜瓜驯化和遗传演化的理解,尤其是新疆甜瓜的独特性,可能揭示了该地区丰富的地理多样性和栽培历史。

通过全基因组关联分析,笔者首次在甜瓜基因组中识别了与果肉硬度相关的重要SNP位点,并发现这些位点位于8号染色体上的一个显著区域(Chr08:2815957~2831112)。该区域上下游50 kb区域内包含18个基因,其中MELO3C007434、MELO3C007435、MELO3C007436、MELO3C007437、MELO3C007438、MELO3C007439、MELO3C007440、MELO3C007441被证实为受选择基因,与野生种和栽培种分化相关^[14]。笔者猜测这些基因可能在果肉硬度方面从野生种到栽培种驯化过程中扮演了重要角色。进一步基因注释结果表明,这些关联基因可能通过影响植物细胞壁的合成与重塑过程,进而调控果肉硬度性状。肌醇单磷酸酶(MELO3C007440.2)和核苷酸-糖转运蛋白(MELO3C007449.2)等候选基因,参与了果胶和细胞壁多糖的合成,可能是影响果肉硬度的重要调控因子。该研究结果和曾文芳等^[30]的综述结论一致,即果实质地软化主要由细胞壁结构的改变和细胞壁组分的降解所引起。GWAS结合转录组分析数据进一步揭示了影响果肉硬度的细胞壁酶基因,特别是双功能3-脱氢奎尼酸脱水酶/莽草酸脱氢酶合成基因

MELO3C007451.2。对口感不同的甜瓜材料细胞壁酶活性的研究表明,果实质地的变化受多个细胞壁扩展酶基因共同调控,并且花后35 d为细胞壁扩展酶基因表达的关键时期^[9],进一步支持了笔者的结论。因此,基于GWAS结果,不仅有利于揭示果肉硬度的遗传基础,还为后续的分子机制研究提供了新的视角。这些发现为未来甜瓜育种中果肉硬度等性状的分子标记辅助选择提供了有力支持。

此外,笔者在群体中还发现了多个与果肉硬度相关的单倍型,这些单倍型的差异与果肉质地的表型变异密切相关。特别是在硬质和软质果肉的样本中,单倍型分化表现出明显的关联,突出了基因型与表型之间的联系。值得注意的是,硬质甜瓜普遍携带特定的单倍型(如hap001),而软质或脆性品种则主要表现为hap004等单倍型。这一结果为揭示甜瓜果肉硬度的遗传背景提供了有价值的线索,也为后续通过单倍型选择来进行品种改良提供了重要依据。

随着基因组学、表型分析和育种技术的持续发展,甜瓜在品质改良方面将迎来更加精准和高效的育种方法。通过深入解析甜瓜基因组的结构变异、PAVs以及功能变异,有望发现更多与果肉硬度等品质性状相关的关键基因。结合现代技术,如基因编辑和基因组选择,可以加速甜瓜品种的改良,特别是在提高消费者偏好的品质方面。

4 结 论

笔者研究分析了新疆甜瓜种质资源的遗传多样性,定位了与甜瓜果肉硬度相关的候选基因,发掘了与果肉硬度相关单倍型,为甜瓜果肉硬度及其他品质性状的遗传改良提供了新的分子标记,并为甜瓜分子标记辅助选择育种奠定了基础。

参考文献 References:

- [1] BURGER Y, PARIS H, COHEN R, KATZIR N, TADMOR Y, LEWINSOHN E, SCHAFFER A. Genetic diversity of *Cucumis melo*[J]. Horticultural Reviews, 2009, 36: 165-198.
- [2] HAREL-BEJA R, TZURI G, PORTNOY V, LOTAN-POMPAN M, LEV S, COHEN S, DAI N, YESELSON L, MEIR A, LIBHABER S E, AVISAR E, MELAME T, VAN KOERT P, VERBAKEL H, HOFSTEDE R, VOLPIN H, OLIVER M, FOUGEDOIRE A, STALH C, FAUVE J, COPES B, FEI Z, GIOVANNONI J, ORI N, LEWINSOHN E, SHERMAN A, BURGER J, TADMOR Y, SCHAFFER A A, KATZIR N. A genetic map of melon highly enriched with fruit quality QTLs and *EST* markers, including sugar and carotenoid metabolism genes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(3): 511-533.
- [3] COHEN S, TZURI G, HAREL-BEJA R, ITKIN M, PORTNOY V, SA'AR U, LEV S, YESELSON L, PETRIKOV M, ROGACHEV I, AHARONI A, OPHIR R, TADMOR Y, LEWINSOHN E, BURGER Y, KATZIR N, SCHAFFER A A. Co-mapping studies of QTLs for fruit acidity and candidate genes of organic acid metabolism and proton transport in sweet melon (*Cucumis melo* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(2): 343-353.
- [4] SHERMAN A, ESHED R, HAREL-BEJA R, TZURI G, PORTNOY V, COHEN S, RUBINSTEIN M, SCHAFFER A A, BURGER J, KATZIR N, OPHIR R. Combining bulk segregation analysis and microarrays for mapping of the pH trait in melon[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(2): 349-358.
- [5] COHEN S, ITKIN M, YESELSON Y, TZURI G, PORTNOY V, HAREL-BAJA R, LEV S, SA'AR U, DAVIDOVITZ-RIKANATI R, BARANES N, BAR E, WOLF D, PETREIKOV M, SHEN S, BEN-DOR S, ROGACHEV I, AHARONI A, AST T, SCHULDINER M, BELAUSOV E, ESHED R, OPHIR R, SHERMAN A, FREI B, NEUHAUS H E, XU Y M, FEI Z J, GIOVANNONI J, LEWINSOHN E, TADMOR Y, PARIS H S, KATZIR N, BURGER Y, SCHAFFER A A. The PH gene determines fruit acidity and contributes to the evolution of sweet melons[J]. Nature Communications, 2014, 5: 4026.
- [6] TZURI G, ZHOU X J, CHAYUT N, YUAN H, PORTNOY V, MEIR A, SA'AR U, BAUMKOLER F, MAZOUREK M, LEWINSOHN E, FEI Z J, SCHAFFER A A, LI L, BURGER J, KATZIR N, TADMOR Y. A 'Golden' SNP in CmOr governs the fruit flesh color of melon (*Cucumis melo*) [J]. The Plant Journal, 2015, 82(2): 267-279.
- [7] 潘好斌, 刘东, 邵青旭, 高歌, 齐红岩. 不同品种薄皮甜瓜成熟期果实质地品质分析及综合评价[J]. 食品科学, 2019, 40(21): 35-42.
- [8] PAN Haobin, LIU Dong, SHAO Qingxu, GAO Ge, QI Hongyan. Analysis and comprehensive evaluation of textural quality of ripe fruits from different varieties of oriental melon (*Cucumis melo* var. *makuwa* Makino)[J]. Food Science, 2019, 40(21): 35-42.
- [9] 李三培, 华德平, 高星, 徐伟欣, 杨旭辉, 刘莉. 不同类型甜瓜成熟过程中果肉质地及其细胞显微结构的变化[J]. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1118-1125.
- [10] LI Sanpei, HUA Deping, GAO Xing, XU Weixin, YANG Xuhui, LIU Li. Variation characteristics of flesh texture and cell microstructure of different types of melon during ripening[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(6): 1118-1125.
- [9] 杨丽萍, 马荣雪, 周永海, 程登虎, 魏春华, 张显, 张勇. 甜瓜质地差异及相关细胞壁酶活性变化[J]. 中国瓜菜, 2020, 33(5): 12-17.
- [10] YANG Liping, MA Rongxue, ZHOU Yonghai, CHENG Denghu, WEI Chunhua, ZHANG Xian, ZHANG Yong. Study on the difference of melon texture and related cell wall enzyme[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2020, 33(5): 12-17.
- [10] CHEN K X, DAI D Y, WANG L, YANG L M, LI D D, WANG C, JI P, SHENG Y Y. SLAF marker based QTL mapping of fruit-related traits reveals a major-effect candidate locus ff2.1 for

- flesh firmness in melon[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(11): 3331-3345.
- [11] GARCIA-MAS J, BENJAK A, SANSEVERINO W, BOURGEOIS M, MIR G, GONZÁLEZ V M, HÉNAFF E, CÂMARA F, COZZUTO L, LOWY E, ALIOTO T, CAPELLA-GUTIÉRREZ S, BLANCA J, CAÑIZARES J, ZIARSOLO P, GONZALEZ-IBEAS D, RODRÍGUEZ-MORENO L, DROEGE M, DU L, ALVAREZ-TEJADO M, LORENTE-GALDOS B, MELÉ M, YANG L M, WENG Y Q, NAVARRO A, MARQUES-BONET T, ARANDA M A, NUEZ F, PICÓ B, GABALDÓN T, ROMA G, GUIGÓ R, CASACUBERTA J M, ARÚS P, PUIGDOMÈNECH P. The genome of melon (*Cucumis melo* L.)[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(29): 11872-11877.
- [12] ARGYRIS J M, RUIZ-HERRERA A, MADRIZ-MASIS P, SANSEVERINO W, MORATA J, PUJOL M, RAMOS-ONSINS S E, GARCIA-MAS J. 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.
- [13] LYU X L, XIA Y L, WANG C H, ZHANG K J, DENG G C, SHEN Q H, GAO W, ZHANG M Y, LIAO N Q, LING J, BO Y M, HU Z Y, YANG J H, ZHANG M F. Pan-genome analysis sheds light on structural variation-based dissection of agronomic traits in melon crops[J]. Plant Physiology, 2023, 193(2): 1330-1348.
- [14] ZHAO G W, LIAN Q, ZHANG Z H, FU Q S, HE Y H, MA S W, RUGGIERI V, MONFORTE A J, WANG P Y, JULCA I, WANG H S, LIU J P, XU Y, WANG R Z, JI J B, XU Z H, KONG W H, ZHONG Y, SHANG J L, PEREIRA L, ARGYRIS J, ZHANG J, MAYOBRE C, PUJOL M, OREN E, OU D D, WANG J M, SUN D X, ZHAO S J, ZHU Y C, LI N, KATZIR N, GUR A, DOGIMONT C, SCHAEFER H, FAN W, BENDAHDANE A, FEI Z J, PITRAT M, GABALDÓN T, LIN T, GARCIA-MAS J, XU Y Y, HUANG S W. A comprehensive genome variation map of melon identifies multiple domestication events and loci influencing agronomic traits[J]. Nature Genetics, 2019, 51(11): 1607-1615.
- [15] 马双武, 刘君璞. 西瓜种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- MA Shuangwu, LIU Junpu. Descriptors and data standard for watermelon[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005.
- [16] MURRAY M G, THOMPSON W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucleic Acids Research, 1980, 8(19): 4321-4326.
- [17] LI H, DURBIN R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform[J]. Bioinformatics, 2009, 25(14): 1754-1760.
- [18] LI H, HANDSAKER B, WYSOKER A, FENNELL T, RUAN J, HOMER N, MARTH G, ABECASIS G, DURBIN R, 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. The sequence alignment/map format and SAMtools[J]. Bioinformatics, 2009, 25(16): 2078-2079.
- [19] MCKENNA A, HANNA M, BANKS E, SIVACHENKO A, CIBULSKIS K, KERNYTSKY A, GARIMELLA K, ALT-SHULER D, GABRIEL S, DALY M, DEPRISTO M A. The genome analysis toolkit: A mapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data[J]. Genome Research, 2010, 20(9): 1297-1303.
- [20] TAMURA K, PETERSON D, PETERSON N, STECHER G, NEI M, KUMAR S. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods[J]. Molecular Biology and Evolution, 2011, 28(10): 2731-2739.
- [21] TURNER S D. Qqman: An R package for visualizing GWAS results using Q-Q and Manhattan plots[J]. The Journal of Open Source Software, 2018, 3(25): 731.
- [22] ZHANG R L, JIA G Q, DIAO X M. GeneHapR: An R package for gene haplotypic statistics and visualization[J]. BMC Bioinformatics, 2023, 24(1): 199.
- [23] 张梦, 谢益民, 杨海涛, 姚兰. 肌醇在植物体内的代谢概述: 肌醇作为细胞壁木聚糖和果胶前驱物的代谢途径[J]. 林产化学与工业, 2013, 33(5): 106-114.
- ZHANG Meng, XIE Yimin, YANG Haitao, YAO Lan. Myo-inositol metabolism as the precursor of xylan and pectin in plants[J]. Chemistry and Industry of Forest Products, 2013, 33(5): 106-114.
- [24] 王夏青, 宋伟, 张如养, 陈怡凝, 孙轩, 赵久然. 玉米茎秆抗倒伏遗传的研究进展[J]. 中国农业科学, 2021, 54(11): 2261-2272.
- WANG Xiaqing, SONG Wei, ZHANG Ruyang, CHEN Yining, SUN Xuan, ZHAO Jiuran. Genetic research advances on maize stalk lodging resistance[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(11): 2261-2272.
- [25] 章霄云, 郭安平, 贺立卡, 孔华. 木质素生物合成及其基因调控的研究进展[J]. 分子植物育种, 2006, 4(3): 431-437.
- ZHANG Xiaoyun, GUO Anping, HE Lika, KONG Hua. Advances in study of lignin biosynthesis and its genetic manipulation[J]. Molecular Plant Breeding, 2006, 4(3): 431-437.
- [26] JR KIRKBRIDE J H. Biosystematics monograph of the genus *Cucumis* (*Cucurbitaceae*)[M]. Boone, NC, USA: Parkway Publishers, 1993.
- [27] ROBINSON R W, DECKER-WALTERS D S. Cucurbits[M]. Wallingford, Oxon, UK; New York, N. Y: CAB International, 1997.
- [28] SEBASTIAN P, SCHAEFER H, TELFORD I R H, RENNER S S. Cucumber (*Cucumis sativus*) and melon (*C. Melo*) have numerous wild relatives in Asia and Australia, and the sister species of melon is from Australia[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(32): 14269-14273.
- [29] LUAN F S, DELANNAY I, STAUB J E. Chinese melon (*Cucumis melo* L.) diversity analyses provide strategies for germplasm curation, genetic improvement, and evidentiary support of domestication patterns[J]. Euphytica, 2008, 164(2): 445-461.
- [30] 曾文芳, 王志强, 牛良, 潘磊, 丁义峰, 鲁振华, 崔国朝. 桃果实肉质研究进展[J]. 果树学报, 2017, 34(11): 1475-1482.
- ZENG Wenfang, WANG Zhiqiang, NIU Liang, PAN Lei, DING Yifeng, LU Zhenhua, CUI Guochao. Research process on peach fruit flesh texture[J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(11): 1475-1482.