

不同西瓜短蔓遗传资源的表型比较与等位性分析

张敏娟, 王登科, 段世享, 豆峻岭, 杨森, 刘东明, 牛欢欢, 朱华玉, 胡建斌, 孙守如, 马长生, 杨路明
(河南农业大学园艺学院, 郑州 450002)

摘要: 近年来, 设施栽培已成为我国西瓜栽培的主要方式之一, 而矮生种质资源在设施栽培中具有广阔的应用前景。矮化是西瓜一个重要的株型农艺性状, 它有利于高密度种植、机械化管理和病虫害防治, 而且能减少人工整枝打杈, 可有效降低生产成本, 适应当前简约化栽培的需求。本试验前期收集到 14 份国内外西瓜短蔓种质, 经多年连续自交获得纯合自交系, 将这 14 份短蔓种质进行双列杂交, 对这些种质及其杂交后代的株型相关农艺性状进行表型调查分析和等位性检测。结果表明 14 份种质可被分为两类短蔓自然突变体, I 类短蔓突变体 d1、d2、d3、d6 的短蔓性状由隐性基因 *Cldw1* 控制, II 类短蔓突变体的短蔓性状则由另一个隐性基因 *Cldf* 控制。两类短蔓突变体的杂交 F_1 为长蔓, I 类短蔓突变体 d1 和 II 类短蔓突变体 d5 的 F_2 群体蔓型分离比为 9:3:3:1, 进一步明确了两类短蔓突变体的株高性状分别由两对隐性单基因控制。本研究通过对不同西瓜短蔓种质株型的调查分析, 丰富了对西瓜短蔓资源的认识, 为西瓜短蔓新品种的培育奠定了良好基础。

关键词: 西瓜; 短蔓; 等位性分析

The Phenotypic Variations and Allelic Analysis of Different Dwarf Germplasm Resources in Watermelon (*Citrullus lanatus*)

ZHANG Min-juan, WANG Deng-ke, DUAN Shi-xiang, DOU Jun-ling, YANG Sen, LIU Dong-ming, NIU Huan-huan, ZHU Hua-yu, HU Jian-bin, SUN Shou-ru, MA Chang-sheng, YANG Lu-ming
(College of Horticulture, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002)

Abstract: In recent years, facility cultivation in watermelon has become one of the main ways in China, and dwarf germplasm resources have broad application prospects for their unique advantages in facility cultivation. Dwarf is one important agronomic trait in modulating plant architecture, and dwarf watermelon varieties are adaptable for high-density planting, mechanizing management and pest control, which can effectively reduce costs and meet the current needs of simplified watermelon cultivation. In this study, 14 dwarf germplasms, which were collected from domestic and foreign countries, were subjected for self-pollination with several generations to obtain homozygous inbred lines. Fourteen dwarf germplasms were subjected for diallel crosses, and their hybrid offspring were analyzed for plant architecture related agronomic traits. Based on allelic tests for 14 dwarf germplasms, two types (class-I and class-II) on the dwarf phenotype were observed. The dwarf trait in class-I mutants d1, d2, d3 and d6 was controlled by the same recessive gene *Cldw1*, while the dwarf trait in class-II mutants was controlled by another recessive gene *Cldf*. The F_1 hybrid derived from inter-crosses

收稿日期: 2022-06-16 修回日期: 2022-07-08 网络出版日期: 2022-08-01

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220616001>

第一作者研究方向为瓜类分子育种, E-mail: 2930520431@qq.com

通信作者: 杨路明, 研究方向为瓜类基因组与分子育种, E-mail: lumingyang@henau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32172602, 32172574, 32102389); 河南省农业良种联合攻关项目 (2022010503); 河南省高校科技创新人才项目 (21HASTIT038)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (32172602, 32172574, 32102389); Funding of Joint Research on Agricultural Varieties Improvement of Henan Province (2022010503); The Program for Science and Technology Innovation Talents in Universities of Henan Province (21HASTIT038)

between two classes were observed with long vine, and the segregation ratio of the vine type in F_2 population d1 and d5 was 9 : 3 : 3 : 1, thus confirming that the dwarf trait in two types of mutants were controlled by two different recessive genes. The analysis of different dwarf germplasm mutants in this study provided better understanding for watermelon dwarf resources, which has implication in breeding for new watermelon dwarf varieties.

Key words: watermelon; dwarf; allelic analysis

西瓜 (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai) 为葫芦科西瓜属一年生蔓生草本作物, 是世界上一种重要的园艺作物。在我国, 西瓜栽培不再仅仅局限于露地栽培, 设施栽培面积也在逐年扩大, 而较长的主蔓和侧蔓严重影响了设施栽培环境下的通风透光, 易导致植株间病虫害的蔓延, 最终影响西瓜的产量和品质。矮化植株株型紧凑, 适宜密植, 能充分利用土地和光照资源, 进而提高经济效益。因此选育适合设施栽培且株型合理的西瓜矮化新品种已成为西瓜的一个重要育种目标。

矮化突变体首先在水稻和小麦中发现, 进而引发了第一次“绿色革命”, 并显著提高了作物产量^[1-2], 后来在玉米^[3]、棉花^[4]、花生^[5-6]、大豆^[7]、甘蓝型油菜^[8]和番茄^[9]等作物上均发现了矮化突变体, 这些均为不同作物的矮化育种奠定了材料基础。葫芦科作物中矮化突变体的研究也有很多, 其中黄瓜矮化突变体的类型有 *cp*^[10]、*cp2*^[11]、*scp*^[12]、*scp-1*^[13]、*scp-2*^[14]和 *si*^[15]; 甜瓜矮化突变体的类型有 *si-1*、*si-2*^[16]、*si-3*^[17]、*mdw1*^[18]和 *si*^[19]; 南瓜突变体的类型有 *cga*^[20-21]、*Bu*^[22]和 *qCmB2*^[23]。在西瓜上, 1956年在 Bush Desert King 中首次发现了自然矮化突变体 *BDK* (*dw-1*), 之后研究者又在不同材料中发现了多个其他类型的矮化突变体: *WB-2* (*dw-2*)、*dw-1s*^[24-25]以及与雄性不育性状连锁的短蔓突变体^[26]。研究表明, 短蔓突变体的矮化性状由一个新位点 *dw-3* 控制^[27], 然而由于该材料雄性不育的特性, 导致其在后来的繁种过程中丢失。杨华等^[28]发现了一种与 *dw-1*、*dw-2* 非等位的短蔓突变体 *d5-6y*, 蔓长约 80~90 cm, 分枝约 4~6 条, 其植株形态与 *dw-1*、*dw-2*、*dw-3* 有显著差异, 且与 *dw-1*、*dw-2* 杂交获得 F_1 均为长蔓, 与长蔓西瓜配制 F_2 , 长短比为 3 : 1, 表明 *d5-6y* 的短蔓性状由 1 对隐性基因控制, 并将其命名 *dw-4*。短蔓小果西瓜突变体 *dsh* 的遗传分析表明其矮化表型由一对隐性基因控制^[29]。而后研究者通过 ⁶⁰Co 辐射获得了一个西瓜短蔓突变体 *SV-1*, 将其与长蔓品种配制 6 世代

并观察蔓长特征, 遗传分析证明该突变体由一对隐性基因控制^[30]。马国斌等^[31]对收集到的两份矮生材料研究发现, 其中一份由两对隐性基因控制, 基因型为 *dw1dw1dw2dw2*, 而另一份由一对隐性基因控制, 基因型为 *dw2dw2*。上述报道局限于西瓜短蔓突变体的发现、遗传规律及生理生化等方面的研究, 随着分子生物学的飞速发展, 多个西瓜短蔓基因被定位克隆, 西瓜短蔓性状大多由隐性单基因控制。Dong 等^[32]通过重测序、BSA (Bulked segregation analysis) 技术及生信分析获得了控制 *dsh* 突变体短蔓表型的候选基因 *Clc010726*, 该基因编码 GA20ox。Wei 等^[33]和 Gebremeskel 等^[34]分别利用 BSA 重测序技术和连锁分析精细定位了同一个控制西瓜短蔓的候选基因 *Clc015407*, 该基因编码 GA3ox, 命名为 *Cldf*。本实验室前期利用短蔓自交系 WM102 与正常蔓型亲本 WT4 配制 F_2 作图群体, 结合 BSA 以及连锁分析, 定位到了另外一个控制西瓜短蔓的候选基因 *Clc010337*, 该基因编码 ABCB 转运蛋白, 将其命名为 *Cldw1*^[35]。

本研究以河南农业大学园艺学院瓜类分子育种团队保存的 14 份西瓜短蔓种质为材料, 比较它们之间株型相关农艺性状的差异, 并利用双列杂交的方法构建不同短蔓种质间的 F_1 群体, 通过对 F_1 、 F_2 群体的表型鉴定, 对控制 14 份短蔓种质株高性状的基因进行了等位性检测。本研究的开展为今后系统研究不同短蔓性状形成的分子机理提供了材料基础, 同时通过对同一基因在不同遗传背景下的表现对比分析为今后更好的进行西瓜株型改良和短蔓育种奠定了理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料 d1~d14 均为纯合的短蔓自交系, WT4 为纯合的正常蔓型自交系。其中短蔓种质 d1 携带隐性 *Cldw1* (*Clc010337*) 基因, d5 携带隐性 *Cldf* (*Clc015407*) 基因。14 份短蔓种质经过多年种植观察发现, 蔓长显著低于正常蔓型, 其中最高的

短蔓种质仅为正常蔓型材料株高的 2/3, 这些种质由河南农业大学园艺学院瓜类分子育种团队收集保存。

1.2 试验方法

2019年春季于河南农业大学扶沟科教园区塑料大棚内种植 14 份短蔓种质, 同时种植正常蔓型材料 WT4 作为对照, 每个材料各 15 株, 短蔓种质间双列杂交配制 F_1 , 即一组亲本间进行所有可能的杂交; 2019年秋季于河南农业大学毛庄科教园区塑料大棚内种植这 14 份材料及其 F_1 各 5 株; 以携带 *Cldw1* 的短蔓突变体 d1 和携带 *Cldf* 的短蔓突变体 d5 为亲本, 配制 d1 × d5 的 F_2 分离群体。2020年春季于河南农业大学毛庄科教园区塑料大棚内种植 d1 × d5 的 F_2 群体共 50 株。扶沟科教园区采用双蔓整枝配制后代, 毛庄科教园区采用单蔓整枝观察表型, 株距 40 cm × 50 cm, 常规田间管理。

1.2.1 田间性状调查 所有材料均在三叶一心定植。首先在 2019年春季在定植后 50 d 测量短蔓种质 d1~d14 和正常蔓型材料 WT4 的株高, 选取长势一致且果实生长期一致的 10 株进行测量, 即从地面到主蔓生长点顶端的高度, 观察不同短蔓材料在株高上的差异; 而后在定植后 60 d 进一步统计测量株高、节数和第 8~12 节节间长度。为了更详细的观测株型相关的其他性状, 于 2019年秋季在定植前测量 d1~d14 及其 F_1 的下胚轴长度, 于定植后 15 d、30 d、45 d、60 d 观察测量株高、节数、第 8~15 节的节间长度及茎粗。2020年春季分别在定植后 25 d 和 40 d 观察 d1 × d5 的 F_2 分离群体的蔓型长短并进行统计。测量工具为卷尺、钢尺和游标卡尺。

1.2.2 dCAPS 分子标记检测与等位性分析 DNA 的提取: 取正常蔓型材料 WT4、短蔓材料 d1~d14 的幼嫩叶片, 采用改良的 CTAB 法^[36]提取样品的 DNA。

dCAPS3 的 PCR 扩增: 采用本实验室前期开发的与 d1 短蔓性状基因 *Cldw1* 共分离的 dCAPS3 分子标记^[35], 序列为 F: 5'-TATGCTTACTCTCACTGGAATT-3', R: 5'-TTAACATTGCAGCCAA AAATAG-3'。PCR 反应体系为 10 μL, 含 DNA 模板 (60 mg/L) 1 μL, F-Primer (5 mol/L) 0.5 μL, R-Primer (5 mol/L) 0.5 μL, ddH₂O 3 μL, TIANDZ Magic Mix 5 μL。PCR 反应程序分为: 95 °C 预变性 5 min; 94 °C 变性 45 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1 min, 35 个

循环; 72 °C 延伸 5 min, 4 °C 保温。然后用限制性内切酶 EcoRI 进行酶切反应, 酶切体系 10 μL, 包括 5 μL 的 PCR 产物, 0.5 μL 的限制性内切酶, 1 μL 的 10 × buffer, 3.5 μL ddH₂O。在 37 °C 酶切 1 h, 80 °C 灭活 20 min。电泳及染色: 扩增产物用体积分数 8.0% 聚丙烯酰胺凝胶分离, 电泳缓冲液为 1 × TBE, 150 V 恒定电压电泳分离 1 h, 电泳后银染显色, 统计带型。

Cldf 的变异位点检测: 前期研究结果显示, *Cldf* 基因的第一个内含子的最后一位碱基由 G 突变为 A, 可变剪切导致 CDS 存在 13 bp 缺失造成了短蔓表型的发生, 分析 *Cldf* 序列发现该位点不能开发相应的 dCAPS 标记, 因此我们采用 PCR 扩增后序列比对的方法进行变异位点检测。根据 Sun 等^[37]的定位结果设计变异位点的扩增引物, 序列为 F: 5'-TACGGCCTCGTTCGTATCTC-3', R: 5'-GCAAGTCTCCAACCTGAACCA-3'。PCR 反应体系为 20 μL, 含 DNA 模板 (60 mg/L) 2 μL, F-Primer (10 mol/L) 1 μL, R-Primer (10 mol/L) 1 μL, ddH₂O 6 μL, KOD Mix 10 μL。PCR 反应程序为: 98 °C 预变性 3 min; 98 °C 变性 10 s, 56 °C 退火 5 s, 72 °C 延伸 10 s, 30 个循环; 72 °C 延伸 5 min, 4 °C 保温。电泳: 扩增产物用质量分数 1% 的琼脂糖凝胶分离, 电泳缓冲液为 1 × TAE, 150 V 恒定电压电泳分离 10 min。将扩增的 PCR 产物交予擎科测序部进行上机测序, 将返回的测序结果用 SnapGene 进行比对。

1.3 数据分析

田间调查的株高相关性状使用 Excel 2007 统计数据, SPSS 25 进行显著性分析。卡方检验如下:

$$X_c^2 = \sum \frac{(|O - E|)^2}{E}$$

式中: X_c^2 为卡方值, O 为观察值, E 为理论值。

2 结果与分析

2.1 不同西瓜短蔓种质资源农艺性状比较

2.1.1 不同西瓜短蔓种质田间观察 短蔓突变体 d1、d2、d3 和 d6 的叶片较大且边缘弯曲, 茎较粗, 生长锥密集, 成熟后期有自封顶现象; 另外 10 份突变体分枝能力较强, 叶片细长, 裂片缺刻深且基本无重叠 (表 1)。田间植株形态如图 1 所示。

表 1 14 份短蔓种质的卷须、叶片及其他特征

Table 1 Tendrils, leaf and other characteristics of 14 dwarf germplasms

种质编号 Germplasm number	卷须特征 Tendrils characteristics	叶片及其他特征 Leaf and other characteristics
d1	多为 2 杈, 长约 3 cm	叶片直立, 叶缘上翘, 叶端急尖, 裂片圆形重叠少; 茎较粗, 生长锥密集, 成熟后期有自封顶现象
d2	卷须多杈, 长约 4 cm	叶片平展, 叶缘上翘, 叶端急尖, 裂片长重叠少; 茎较粗, 生长锥密集, 成熟后期有自封顶现象
d3	卷须多为 2 杈, 长约 4 cm	叶片平展, 叶缘上翘, 叶端急尖, 叶片缺刻深, 裂片长且基本不重叠; 茎较粗, 生长锥密集, 成熟后期有自封顶现象
d4	卷须多为 2 杈, 长约 6 cm	叶片平展, 叶面基本无褶皱, 叶端渐尖, 裂片长且不重叠
d5	卷须多杈, 长约 5 cm	叶片下垂, 叶面褶皱重, 叶端渐尖, 裂片形状长且不重叠; 生长锥密集
d6	卷须多杈, 长约 2 cm	叶片平展, 叶面褶皱轻, 叶片缺刻深, 叶端急尖, 裂片较圆基本不重叠; 茎较粗, 生长锥密集, 成熟后期有自封顶现象
d7	卷须多为 2 杈, 长约 5 cm	叶片直立, 叶面平展, 叶端渐尖, 裂片长且无重叠
d8	卷须多杈, 长约 9 cm	叶片直立, 叶面平展, 叶端渐尖, 叶片缺刻深, 裂片长且无重叠
d9	卷须多杈, 长约 8 cm	叶片直立, 叶面无褶皱, 叶端渐尖, 叶片缺刻深, 裂片较长无重叠
d10	卷须多 2 杈, 长约 5 cm	叶片平展, 叶面褶皱轻, 叶端渐尖, 叶片缺刻深, 裂片长且无重叠
d11	卷须多杈, 长约 8 cm	叶片直立, 叶面平展, 叶端渐尖, 叶片缺刻深, 裂片较长无重叠
d12	卷须多杈, 长约 8 cm	叶片直立, 叶面平展, 叶端渐尖, 裂片无重叠
d13	卷须多杈, 长约 7 cm	叶片下垂, 叶面平展无褶皱, 叶缘急尖, 叶片缺刻深, 裂片无重叠
d14	卷须多杈, 长约 8 cm	叶片下垂, 叶面平展无褶皱, 叶片缺刻深, 叶端渐尖, 裂片长且无重叠

d1 携带隐性 *Cldw1* (*ClA010337*) 基因, d5 携带隐性 *Cldf* (*ClA015407*) 基因

d1 carries the recessive gene *Cldw1* (*ClA010337*) and d5 carries the recessive gene *Cldf* (*ClA015407*)



从左至右依次为 d1、d2、d5、d4、d7

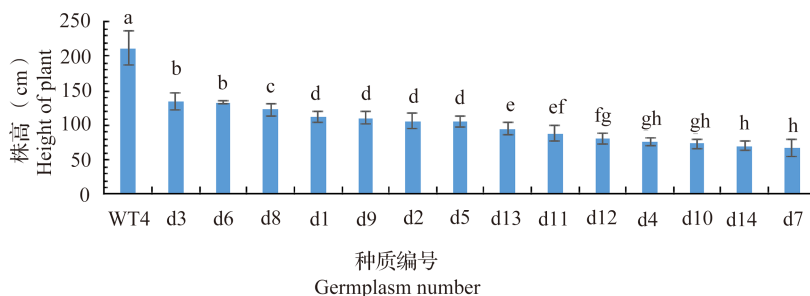
From left to right are d1, d2, d5, d4 and d7

图 1 不同短蔓种质在定植后 50 d 的形态特征

Fig.1 Morphological characteristics of different dwarf germplasm resources at 50 days after transplanting

2.1.2 不同短蔓种质株型相关性状比较 对定植后 50 d 短蔓种质及正常蔓型材料的株高进行测量分析,结果表明,正常蔓型 WT4 与所有短蔓材料的株高有显著性差异(图 2)。而在短蔓材料中,d3 与

d6 差异不显著,与其他材料均差异显著;d1、d2 与 d5、d9 差异不显著,与其他材料均差异显著;d11 与 d13、d12 差异不明显,与其他材料均差异显著;其中 d3 最高为 134.11 cm,d7 最矮为 67.56 cm。



不同小写字母代表在 $P < 0.05$ 水平下的差异显著性,下同

Different lowercase letters represent significant differences at the $P < 0.05$ level, the same as below

图 2 2019 年春季正常蔓型 WT4 与短蔓种质 50 d 株高对比直方图

Fig.2 Histogram of height comparison between long line WT4 and dwarf lines at 50 days after transplanting in the spring of 2019

为了判断不同生长发育期对株高相关性状差异的影响,对定植后 60 d 短蔓材料 d1~14 的株高、节数和第 8~12 节的节间长度进行测量,其差异性分析结果表明,在株高这一性状中,d8 与其他短蔓材料差异显著;d3 的株高显著高于 d1、d2 和 d6,d2 显著高于 d1;其中 d8 最高为 195.67 cm,d13 最低为 115.00 cm(表 2)。在节间数目这一性状中,d1、d2、d3 和 d6 差异均不显著,d5 显著高于 d4、d7、d10、d14 和 d6。其中 d5 节数最多为 39.67,d14 最少为 31.33。在节间长度这一性状中,d3、d6 和 d8、d11 差异不显著;d8、d11、d9、d13 和 d5 差异不显著;d3 的节间长度显著高于 d1、d2,d8 的节间长度高于除 d3 以外的其他材料。其中 d3 最大为 5.77 cm,d10 最小为 3.70 cm。

2.2 短蔓种质基因型的分类

已知短蔓材料 d1 为 dw1 型,前期本实验室已经图位克隆了候选基因 *Cldw1*,并开发了与其共分离的分子标记 dCAPS3 标记。利用这个标记对 14 个短蔓材料进行 PCR 扩增和酶切,以正常蔓型材料 WT4 作为对照,结果如图 3 所示,d2、d3、d6 与 d1 的扩增带型一致,即这 3 个短蔓材料控制性状的基因与 *Cldw1* 等位,将 d1、d2、d3、d6 定为 I 类短蔓突变体;而 d4、d5、d7~d14 与 d1 的扩增带型不一致,即与 *Cldw1* 非等位,将这些材料定为 II 类短蔓突变体。d5 为西瓜种质资源库引进的 *Cldf*(*Cla015407*) 类型,为了证实 II 类突变体是否由同一个基因控制,将这些材料的基因序列进行比对(图 4),以正常蔓型材料 WT4 作为对照,结果

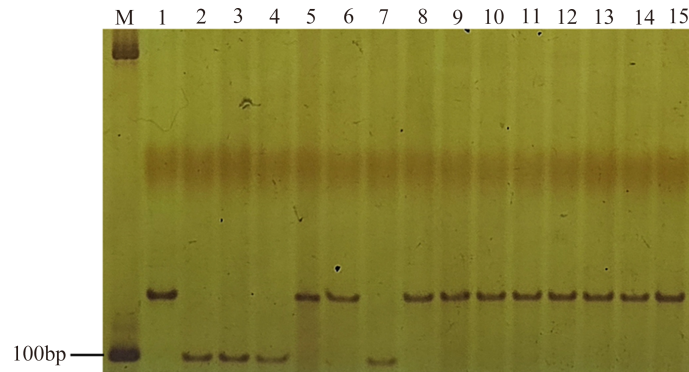
表明 II 类短蔓突变体材料中 *Cla015407* 第一个内含子的最后一位碱基皆由 G 突变为 A,因此判定 II 类突变体的短蔓性状受同一个基因 *Cla015407* 控制。

表 2 短蔓种质 60 d 株高与节间数目、节间长度的显著性分析
Table 2 Significance analysis of plant height, internode number and internode length in short vine materials at 60 days after transplanting

种质编号 Germplasm number	株高 (cm) Plant height	节间数目 Internode number	节间长度 (cm) Internode length
d1	139.44 ± 3.32de	34.50 ± 3.21abc	4.20 ± 0.31de
d2	148.00 ± 7.07c	33.50 ± 4.95bc	4.40 ± 0.71cdef
d3	167.67 ± 4.93b	36.00 ± 2.00abc	5.77 ± 1.30a
d4	137.75 ± 2.75de	32.50 ± 1.73c	4.08 ± 0.50def
d5	154.33 ± 2.08c	39.67 ± 3.06a	4.57 ± 0.61bcdef
d6	146.00 ± 8.54cd	32.33 ± 6.43c	5.23 ± 0.64abc
d7	123.40 ± 8.73fg	32.00 ± 2.24c	3.82 ± 0.40ef
d8	195.67 ± 4.16a	38.67 ± 3.06ab	5.47 ± 0.45ab
d9	174.00 ± 4.76b	38.50 ± 1.73ab	4.83 ± 0.49bcd
d10	131.75 ± 1.50ef	33.50 ± 3.42bc	3.70 ± 0.14f
d11	154.67 ± 5.51c	36.33 ± 3.06abc	5.07 ± 0.31abc
d12	130.60 ± 4.83ef	35.60 ± 3.21abc	4.10 ± 0.28def
d13	115.00 ± 4.53g	34.80 ± 2.77abc	4.70 ± 0.34bcde
d14	126.33 ± 6.66f	31.33 ± 5.51c	4.47 ± 0.59cdef

表中数据为平均值 ± 标准差

The data in the table are mean ± standard deviation



M: DL2000; 1: WT4; 2: d1; 3: d2; 4: d3; 5: d4; 6: d5; 7: d6; 8: d7; 9: d8; 10: d9;
11: d10; 12: d11; 13: d12; 14: d13; 15: d14

图3 短蔓种质(d1~d14)的 *Cldw1* (*Cla010337*) 等位性检测分析

Fig.3 *Cldw1* (*Cla010337*) allelic detection analysis of dwarf germplasms (d1-d14)

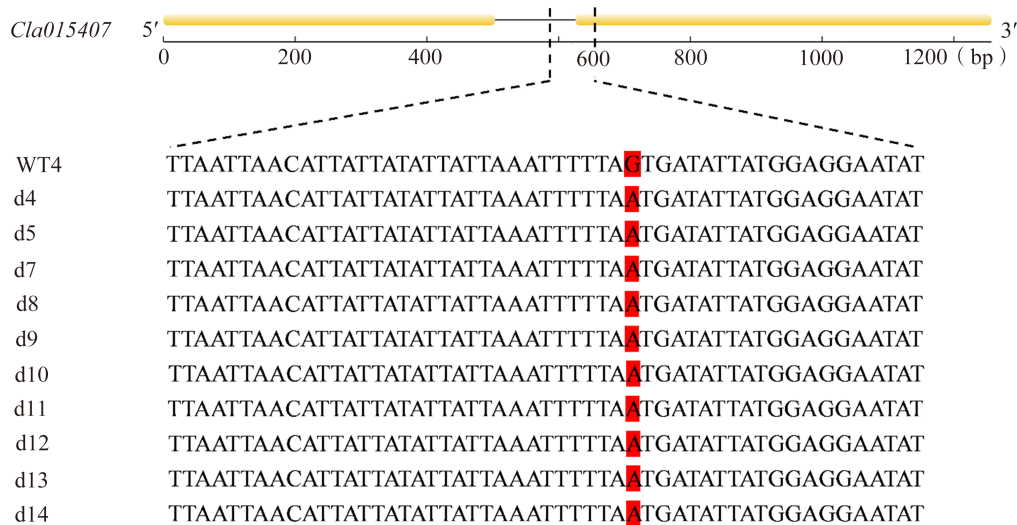


图4 II类短蔓突变体的 *Cldf* (*Cla015407*) 基因序列分析

Fig.4 Sequence analysis of *Cldf* (*Cla015407*) in class-II dwarf mutants

2.3 不同短蔓种质及其部分 F₁ 株型相关性状比较

2019年春季在短蔓材料d1~14间进行双列杂交配制F₁,并于秋季种植14份短蔓材料及杂交组合。对短蔓材料d1~14定植后15 d、30 d、45 d和60 d的株高测量调查,其显著性分析表明,定植后60 d,d8与d9的株高差异不显著,但显著高于除d9以外的其他材料;d6、d3、d2、d13、d7、d1、d14和d5差异不显著,d11、d10、d4和d12差异不显著(表3)。鉴于定植60 d后短蔓材料进入生殖生长期,株高发育基本停滞,以此对短蔓材料进行划分。根据株高数值及差异性,可将短蔓材料分为三类,一级矮化(200~250 cm):d8(249.33 cm)和d9(223.75 cm);二级矮化(150~200 cm):d6(200.00 cm)、d3(189.50 cm)、d2

(182.67 cm)、d13(179.33 cm)、d7(167.50 cm)、d1(167.33 cm)、d14(165.33 cm)和d5(165.00 cm);三级矮化(100~150 cm):d11(140.00 cm)、d10(118.00 cm)、d4(107.00 cm)和d12(106.00 cm)。在矮化分类中,同一类别的矮化种质间株高差异不显著。

在定植后15 d、30 d、45 d观察统计所有杂交组合的株型,记录结果如图5所示。从F₁的株型可以看出,d2、d3、d6与携带*Cldw1*的d1杂交F₁表型均为短蔓,这与分子标记dCAPS3的基因分型结果一致,说明I类短蔓突变体d2、d3、d6携带的短蔓基因和*Cldw1*等位。携带*Cldw1*的d1与d4、d5、d7、d8、d10、d12、d13和d14杂交F₁均为长蔓,与分子标记基因分型结果一致,而且II类短蔓突变体

与携带 *Cldf* 的 d5 杂交 F₁ 表型均为短蔓,说明 d4、d7~d14 携带的短蔓基因与 *Cldf* 等位。对 2019 年秋季定植的部分短蔓材料及杂交 F₁ 的下胚轴高度、株高、节间数目、节间长度和茎粗进行分析,由图 6 可知,两类突变体之间在下胚轴长度、节间数目和茎粗上没有组间显著界限,即三种性状在组间的表现

没有明显聚类,不能通过其表现区分两类突变体。而 I 类突变体 d1 和 II 类突变体 d5、d7 的 F₁ 株高和节间长度显著高于 I 类突变体中 d1 和 d2、d3、d6 的 F₁,也显著高于 II 类突变体中 d5 和 d7 的 F₁ 株高和节间长度;即两类突变体组间杂交的 F₁ 株高和节间长度显著高于两类突变体各自组内的杂交 F₁。

表 3 不同西瓜短蔓种质株高的比较分析

Table 3 Comparative analysis of plant height of different watermelon dwarf germplasm resources

种质编号 Germplasm number	定植时间 (d) Days after transplanting			
	15	30	45	60
d1	29.00 ± 1.73ab	104.75 ± 7.54cd	132.00 ± 16.37de	167.33 ± 5.51cd
d2	25.67 ± 3.06bcd	93.75 ± 4.99de	177.00 ± 7.21abc	182.67 ± 18.01c
d3	26.33 ± 4.93bc	110.75 ± 13.15bc	150.00 ± 25.5cd	189.50 ± 9.19bc
d4	10.33 ± 2.36	51.25 ± 6.99i	92.00 ± 8.66f	107.00 ± 19.08e
d5	22.33 ± 4.04cde	103.00 ± 6.48cd	134.50 ± 17.10de	165.00 ± 21.21cd
d6	33.83 ± 1.61a	122.50 ± 2.65ab	185.75 ± 7.93ab	200.00 ± 15.58bc
d7	13.00 ± 4.36fg	62.50 ± 6.86hi	115.75 ± 17.06ef	167.50 ± 31.82cd
d8	31.00 ± 3.61ab	129.50 ± 1.29a	196.75 ± 6.60a	249.33 ± 39.11a
d9	25.00 ± 4.58bcd	115.75 ± 7.27bc	198.75 ± 8.96a	223.75 ± 15.20ab
d10	13.50 ± 4.27fg	64.25 ± 9.14h	110.75 ± 9.18ef	118.00 ± 9.85e
d11	19.73 ± 3.16de	79.25 ± 8.81fg	131.67 ± 22.81de	140.00 ± 27.84de
d12	8.90 ± 0.66g	73.33 ± 1.15gh	98.75 ± 5.74f	106.00 ± 12.53e
d13	18.77 ± 1.97ef	103.25 ± 4.79cd	163.25 ± 18.39bc	179.33 ± 10.12cd
d14	22.00 ± 2.65cde	90.00 ± 17.68ef	133.50 ± 35.29de	165.33 ± 34.85cd

	d1	d2	d3	d4	d5	d6	d7	d8	d9	d10	d11	d12	d13	d14
d1		s	s	h	h	s	h	h	-	h	-	h	h	h
d2			-	h	h	-	h	h	-	h	-	h	h	h
d3				h	h	s	h	-	-	-	-	-	-	h
d4					s	-	s	s	s	s	s	s	s	-
d5						h	s	s	s	s	s	s	s	s
d6							-	-	-	h	-	-	-	-
d7								s	s	s	s	s	s	s
d8									s	s	s	s	s	s
d9										s	s	s	s	s
d10											-	s	s	s
d11												-	s	s
d12													s	s
d13														s
d14														

s: 矮化; h: 正常蔓型; -: 无

s: Dwarf; h: Normal vine type; -: None

图 5 短蔓种质之间杂交 F₁ 的株高性状

Fig.5 Plant height characters of F₁ hybrids between dwarf germplasm resources

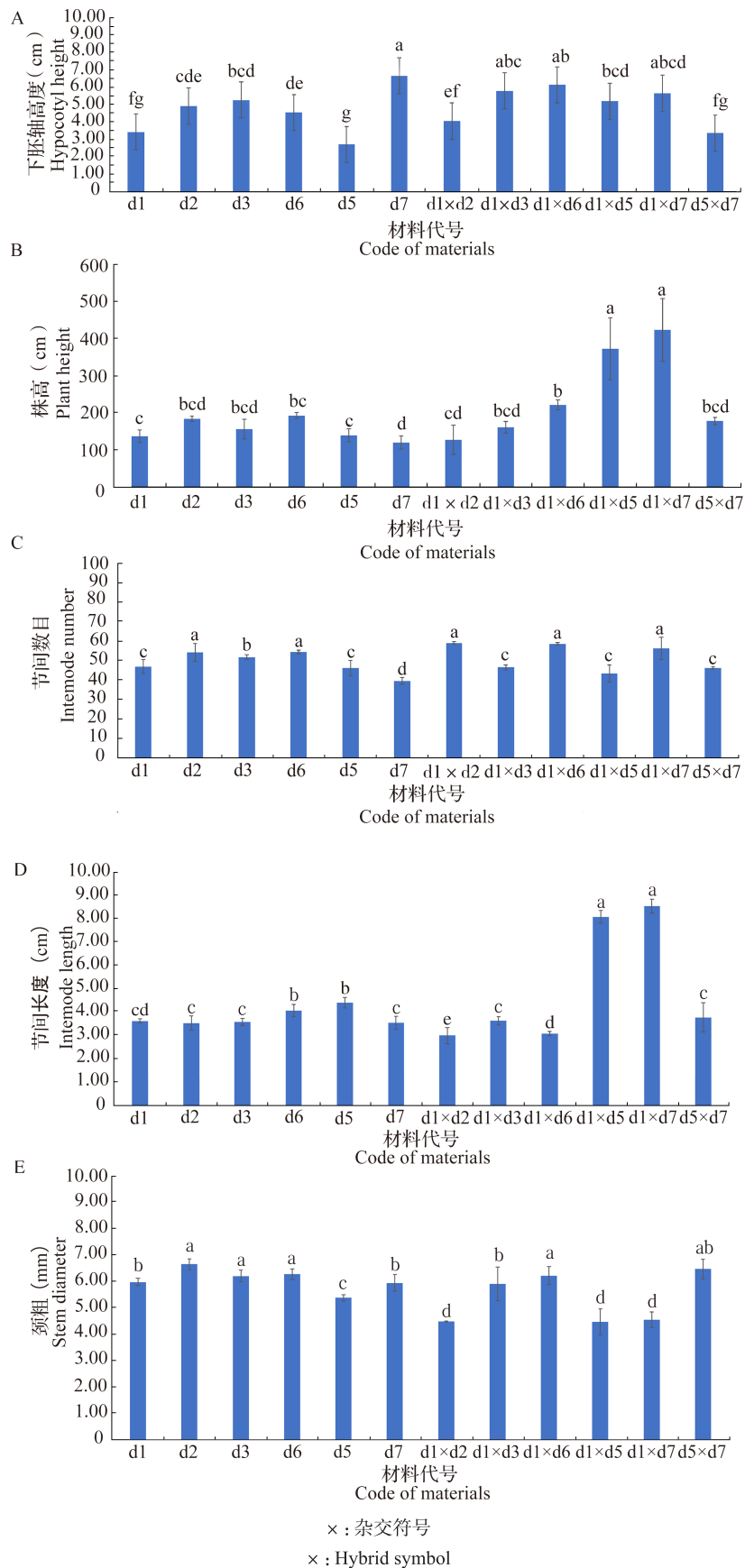


图 6 部分短蔓种质及杂交 F₁ 定植前下胚轴高度和定植 45 d 株高、节数、节间长度和茎粗柱形图
Fig.6 Column chart of hypocotyl height before transplanting and plant height, node number, internode length and stem diameter at 45 days after transplanting of some dwarf germplasm resources and F₁ hybrids

2.4 F₂ 群体的株高分离

于定植后 25 d 和 40 d 观察 d1 × d5 的 F₂ 分离群体株高, χ^2 检验结果见表 4。从表 4 可以看出 d1 × d5 的 F₂ 蔓型分离比经 χ^2 检验为 9:3:3:1, 进一步说明 d1 和 d5 分别由两对隐性单基因控制其矮化性状。由图 7 可见, F₂ 分离群体表型出现 4 种类

型: 正常蔓型、矮化(d1 型、d5 型)、极度矮化。在定植后第 40 d, F₂ 分离群体中正常蔓型的株高达到 200 cm。矮化蔓型有两种形态, 一种接近于 d1 的表型, 即有明显的主茎, 另一种接近 d5 的表型, 有多个分枝; F₂ 群体中两种矮化类型株高均值分别达到 60 cm 和 40 cm。极度矮化蔓型, 株高仅有 20 cm。

表 4 F₂ 分离群体株高 χ^2 检验

Table 4 The χ^2 test of plant height of F₂ segregation population

组合及世代 Combinations and generations	正常蔓型株数 Number of normal vine plants	短蔓株数 Number of dwarf plants			理论比例 Theoretical ratio	χ^2
		d1 型矮化 d1 type dwarf	d5 型矮化 d5 type dwarf	极度矮化 Super dwarf		
		d1 × d5 F ₁	15	0		
d1 × d5 F ₂	27	13	9	1	9:3:3:1	2.907

$\chi^2_{0.05,3}=7.815$



从左至右依次为正常蔓型、矮化(d1 型)、矮化(d5 型)和极度矮化
From left to right are normal vine, dwarf(dw1), dwarf(df) and extremely dwarf

图 7 F₂ 分离群体的株高比较

Fig.7 Comparison of plant height in F₂ segregating population

3 讨论

等位性检测是基于杂交后代性状的分离情况, 以确定基因间的等位性的一种方法^[38]。目前在西瓜上发现的一些短蔓/矮化突变材料, 主要是通过株高等农艺性状的表型观察, 以及配制 F₁、F₂、BC 群体进行短蔓基因的遗传分析和等位性检测^[26-31]。本研究收集了 14 份西瓜短蔓种质资源, 经田间观察发现, 不同突变体类型的株型性状差异较大, 对其

进行表型调查及双列杂交, 结合分子标记检测以及后代的表型分析进行不同短蔓种质资源的等位性检测。本研究首先对短蔓种质进行表型调查及分析, 结果显示短蔓种质 d1~d14 于 2019 年春季定植 50 d 后较正常株高分别降低 47.02%、49.86%、36.56%、63.89%、50.07%、36.93%、68.02%、42.07%、47.46%、65.44%、58.25%、61.59%、55.10% 和 66.70%, II 类突变体中只有 d8 和 d9 的株高降低率小于 I 类突变体 d2, 其余均大于 I 类的株高降低

率。前人研究发现短蔓突变体的株高约为正常蔓型材料的 1/3~1/2 左右,但是并未对矮化资源进行明确分类^[39]。鉴于 2019 年秋季定植 60 d 后短蔓材料的株高发育基本停滞,根据株高数值及差异性对短蔓材料进行划分,可将短蔓材料分为三类,一级矮化(200~250 cm),二级矮化(150~200 cm),三级矮化(100~150 cm)。但 14 份短蔓种质株型相关性状在 2019 年春季和 2019 年秋季的数据趋势不是完全一致,因此有以下推测:一是种植环境不同,分别是在扶沟和郑州两地种植,土壤气候存在差异;二是栽培方式不同,春季采用的双蔓整枝,秋季采用的是单蔓整枝;三是季节不同,春季和秋季的光照温度等条件不同,在株高这一性状中,除了 d4、d10、d11 和 d12,其余材料的株高均是秋季高于春季。这些结果也暗示株高生长发育过程受到环境如光照或温度的影响。

从形态学上来说,节间数目变少、节间长度缩短可以导致植株矮化;从细胞学上来说,细胞数目变少、细胞体积减小导致植株矮化;从分子上来说,激素合成代谢或者信号传导的基因功能缺失引起调控路径发生变化也会导致植株矮化^[40]。前人研究中绝大多数西瓜短蔓性状由隐性单基因控制,而马国斌等^[31]将西瓜蔓型分为长、中、短三种类型,中蔓由一对独立的隐性基因控制,短蔓由两对独立的隐性基因控制,由两对隐性基因控制的短蔓材料是 dw1 型和 dw2 型的叠加,即基因型为 *dw1dw1dw2dw2*,并未发现两对隐性基因控制的自然突变体。而本研究发现 d1 和 d5 的短蔓性状均由隐性单基因控制,认为西瓜短蔓是一个质量性状。目前研究最多的西瓜短蔓基因是编码 GA3ox 的 *ClA015407*^[33-34]。在赤霉素生物合成的第三阶段,GA₁₂ 在 GA3ox 的作用下,最终会合成具有生物活性的 GA,当 GA 合成缺陷型矮化突变体的生物活性 GA 合成受到抑制时,会导致植株的矮化。前期定位到的矮化基因是编码 ABCB 转运蛋白的 *ClDw1*,生长素的极性运输需要转运蛋白 ABCB 作为载体,当其功能发生缺陷时,生长素的正常运输会受到影响,也会导致植株的矮化^[35]。鉴于短蔓材料 d1 由隐性单基因 *ClDw1* 控制,d5 由另一个隐性单基因 *ClDf* 控制,本研究利用与 *ClDw1* 共分离的分子标记 dCAPS3、*ClDf* 的变异位点测序引物对 14 份短蔓材料进行基因型分型。结果显示 14 份短蔓材料可分为两类,Ⅰ类短蔓突变体受 *ClDw1* 控制,包含 4 份纯合自交系,即 d1、d2、d3 和 d6;杨鼎新^[41]曾对控制西瓜短蔓性状的 4 个

不同基因位点的短蔓类型进行简要描述,本研究中Ⅰ类突变体中 4 份短蔓资源的田间形态与其描述的 dw-1 型一致,即具有较粗的茎和较大的叶,叶缘上翘,生长锥密集,花器发育不良等表型。Ⅱ类突变体受 *ClDf* 控制,包含 10 份纯合自交系,即 d4、d5、d7~d14。

将 14 份短蔓种质进行双列杂交,统计所有杂交后代的蔓型,结果显示Ⅰ类突变体组内的 F₁ 杂交组合均为短蔓,Ⅱ类突变体组内的 F₁ 杂交组合株高表现均为短蔓,而Ⅰ类突变体与Ⅱ类突变体的 F₁ 杂交组合株高表现均为长蔓;进一步验证了控制两类短蔓突变体株高性状的基因非等位。对部分杂交组合的株高和节间长度进行调查,结果显示两类突变体组间杂交的 F₁ 株高和节间长度显著高于两类突变体各自组内的杂交 F₁。以Ⅰ类短蔓突变体 d1 (*dw1*) 和Ⅱ类短蔓突变体 d5 (*df*) 为亲本构建 F₂ 群体,F₂ 分离群体表型出现 4 种类型:正常蔓型,矮化(d1 型、d5 型),极度矮化。其中极度矮化蔓型,株高显著低于两短蔓亲本,推测这一表型是两个非等位矮化基因叠加产生的。这一结果与马国斌等^[31]发现的由两对隐性基因控制的短蔓材料 (*dw1dw1dw2dw2*) 表现相似,至于 *df* 与 *dw2* 是否为同一个基因型还有待验证。

本研究证明了这 14 份短蔓种质是由两个不同的基因控制,基于不同的基因型,可以将这 14 份短蔓种质分为两类短蔓突变体。但是这两类短蔓突变体之间的株高、节数和节间长度并没有严格的区分,这可能是由于这 14 份短蔓材料的遗传背景差别较大。由于西瓜的遗传基础较为狭窄,在一定程度上限制了其种质创新与遗传改良。在我国西瓜产业发展过程中,西瓜种质资源发挥着重要作用,其中短蔓种质资源是我们探明株高形成遗传基础及调控网络不可或缺的材料基础。

4 结论

本研究收集了国内外 14 份西瓜短蔓种质资源,系统比较了这些材料与株型相关的农艺性状,并结合双列杂交和分子标记及测序分析对这些材料进行了等位性检测。利用 d1 短蔓材料携带基因 *ClDw1* 共分离的分子标记 dCAPS3 标记对正常蔓型 WT4 和 14 份短蔓种质进行基因型分型,明确了 d2、d3、d6 与 d1 携带相同的短蔓基因,将这 4 份短蔓种质归为Ⅰ类突变体;等位杂交和测序分析表明其他 10 份短蔓种质是由另一个短蔓基因 *ClDf* 控制,因此归

为Ⅱ类突变体。对不同西瓜短蔓种质及其杂交后代群体的株高分析表明同一短蔓基因在不同的遗传背景下株高也有一定的差异,而在同一背景下或相似背景下Ⅰ类突变体高于Ⅱ类突变体。本研究结果为更好地利用这些西瓜短蔓种质资源进行矮化育种提供了材料来源和理论基础。

参考文献

- [1] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, Suzuki J, Masuda H, Maehara Y, Tanji M, Sato M, Nasu S, Minobe Y. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: Rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Research*, 2002, 9(1): 11-17
- [2] Peng J R, Richards D E, Hartley N M, Murphy G P, Devos K M, Flintham J E, Beales J, Fish L J, Worland A J, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape J W, Gale M D, Harberd N P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 1999, 400(6741): 256-261
- [3] 王文秀, 王磊. 玉米矮秆基因研究进展. *生物技术通报*, 2018, 34(11): 22-26
Wang W X, Wang L. Research progress on maize dwarf genes. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(11): 22-26
- [4] 季高翔. 一个新的棉花矮化突变体基因的精细定位及功能初步验证. 北京: 中国农业科学院, 2018
Ji G X. Fine mapping and preliminarily functional verification of a novel cotton dwarf mutant gene in upland cotton. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018
- [5] Huang L, Ren X P, Wu B, Li X P, Chen W G, Zhou X J, Chen Y N, Manish K, Jiao Y Q, Luo H Y, Lei Y, Rajeev K, Liao B S, Jiang H F. Development and deployment of a high-density linkage map identified quantitative trait loci for plant height in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 1-10
- [6] 李欢倪, 仇静静, 马俊杰, 李长生, 侯蕾. 花生半矮化突变体 *sdm1* 的表型分析与赤霉素响应研究. *山东农业科学*, 2017, 49(12): 1-5
Li H N, Qiu J J, Ma J J, Li C S, Hou L. Phenotypic analysis of peanut semi-dwarf mutant *sdm1* and its response to gibberellin. *Shandong Agricultural Sciences*, 2017, 49(12): 1-5
- [7] 李元龙, 王中华, 冯献忠. 大豆矮化突变体苗期表型观察及对外源激素的响应. *西北农业学报*, 2017, 26(7): 1014-1019
Li Y L, Wang Z H, Feng X Z. Phenotypic observation and response to exogenous hormones in a soybean dwarf mutant at seedlings stage. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2017, 26(7): 1014-1019
- [8] 宋稀, 蒲定福, 田露申, 余青青, 杨玉恒, 代兵兵, 赵昌斌, 黄成云, 邓武明. 甘蓝型油菜半矮秆突变体 *dw-1* 的遗传分析与激素响应特性. *中国农业科学*, 2019, 52(10): 1667-1677
Song X, Pu D F, Tian L X, Yu Q Q, Yang Y H, Dai B B, Zhao C B, Huang C Y, Deng W M. Genetic analysis and characteristics of hormone response of a semi-dwarf mutant *dw-1* in *Brassica napus* L. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019, 52(10): 1667-1677
- [9] 刘辉, 谢庆敏, 王昕, 余楚英, 李汉霞. 番茄矮化突变体 *dl* 的鉴定及遗传分析. *核农学报*, 2015, 29(3): 448-453
Liu H, Xie Q M, Wang X, Yu C Y, Li H X. Identification and genetic analysis of *dl*, a dwarf mutant of tomato. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2015, 29(3): 448-453
- [10] Li Y H, Yang L M, Pathak M, Li D W, He X M, Weng Y Q. Fine genetic mapping of *cp*: A recessive gene for compact (dwarf) plant architecture in cucumber, *Cucumis sativus* L. *Theoretical Applied Genetics*, 2011, 123(6): 973-983
- [11] Kubicki B, Soltysiak U, Korzeniewska A. Induced mutation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) V. Compact type of growth. *Genetica Polonica*, 1986, 27(3-4): 289-298
- [12] Niemirowicz-Szczytt K, Rucinska M, Korzeniewsia A. An induced mutation in cucumber: Super compact. *Cucurbit Genetics Cooperative Report*, 1996, 19: 1-3
- [13] Wang H, Li W Q, Qin Y G, Pan Y P, Wang X F, Weng Y Q, Chen P, Li Y H. The cytochrome P450 gene *CsCYP85A1* is a putative candidate for super compact-1 (*Scp-1*) plant architecture mutation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 266
- [14] Hou S S, Niu H H, Tao Q Y, Wang S H, Gong Z H, Li S, Weng Y Q, Li Z. A mutant in the *CsDET2* gene leads to a systemic brassinosteroid deficiency and super compact phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical Applied Genetics*, 2017, 130(8): 1693-1703
- [15] Lin T, Wang S H, Zhong Y, Gao D L, Cui Q Z, Chen H M, Zhang Z H, Shen H L, Weng Y Q, Huang S W. A truncated F-box protein confers the dwarfism in cucumber. *Journal of Genetics and Genomics*, 2016, 43(4): 223-226
- [16] Paris H S, Nerson H, Karchi Z. Genetics of internode length in melons. *Journal of Heredity*, 1984, 75(5): 403-406
- [17] Knavel D E. Inheritance of a short-internode mutant of mainstream Muskmelon. *HortScience*, 1990, 25(10): 1274-1275
- [18] Hwang J, Oh J, Kim Z, Staub J E, Chung S M, Park Y. Fine genetic mapping of a locus controlling short internode length in melon (*Cucumis melo* L.). *Molecular Breeding*, 2014, 34(3): 949-961
- [19] 张肖静. 甜瓜短蔓 (short-internode) 基因的精细定位. 郑州: 河南农业大学, 2018
Zhang X J. Fine mapping a short internode gene in melon. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2018
- [20] Wu T, Cao J. Differential gene expression of tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) bush mutant during internode development. *Scientia Horticulturae*, 2008, 117(3): 219-224
- [21] Wu T, Cao J. Molecular cloning and expression of a bush related *CmV1* gene in tropical pumpkin. *Molecular Biology Reports*, 2010, 37(2): 649-652
- [22] 王深浩. 中国南瓜矮生基因 *Bu* 的比较定位及其矮生性状的生理研究. 北京: 中国农业科学院, 2010
Wang S H. Comparative mapping of the dwarf gene *Bu* from tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) and physiological research of its dwarf character. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010
- [23] Zhang G Y, Ren Y, Sun H H, Guo S G, Zhang F, Zhang J, Zhang H Y, Jia Z C, Fei Z J, Xu Y, Li H Z. A high-density genetic map for anchoring genome sequences and identifying QTLs associated with dwarf vine in pumpkin (*Cucurbita maxima* Duch.). *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 1-13

- [24] Robinson R W, Munger H M, Whitaker T W. Genes of cucurbitaceae. Hortscience, 1976, 11 (6): 554-568
- [25] Guner N, Wehner T C. Gene list for watermelon. Cucurbit Genetics Cooperative Report, 2003, 26: 76-92
- [26] 李茜, 黄河勋, 张孝祺, 李庆怀, 魏振承. 短蔓雄性不育西瓜利用研究初报. 广东农业科学, 1993 (5): 23-24
Li Q, Huang H X, Zhang X Q, Li Q H, Wei Z C. Preliminary study on utilization of short-vine male sterile watermelon. Guangdong Agricultural Sciences, 1993 (5): 23-24
- [27] 黄河勋, 张孝祺, 魏振承, 李庆怀, 李茜. 短蔓雄性不育西瓜的研究. 中国西瓜甜瓜, 1995 (3): 6-9
Huang H X, Zhang X Q, Wei Z C, Li Q H, Li Q. Studies on short-vine male sterile watermelon. China Watermelon and Melon, 1995 (3): 6-9
- [28] 杨华, 李永刚. 介绍 1 个新的短蔓西瓜基因. 中国瓜菜, 2009, 22 (4): 25-26
Yang H, Li Y G. A new gene for dwarfism in watermelon. China Cucurbits and Vegetables, 2009, 22 (4): 25-26
- [29] Li Y G, Xu A J, Dong W, Li Z, Li G S. Genetic analysis of a dwarf vine and small fruit watermelon mutant. Horticultural Plant Journal, 2016, 2 (4): 224-228
- [30] 张瑛, 周如美, 李爱民, 张永泰, 祁建波. 短蔓西瓜突变体的获得及其遗传分析. 中国瓜菜, 2010, 23 (3): 30-31
Zhang Y, Zhou R M, Li A M, Zhang Y T, Qi J B. Induction of a short-vine watermelon mutant and its genetic analysis. China Cucurbits and Vegetables, 2010, 23 (3): 30-31
- [31] 马国斌, 陈海荣, 谢关兴, 张辉. 矮生西瓜的研究与利用. 上海农业学报, 2004 (3): 58-61
Ma G B, Chen H R, Xie G X, Zhang H. Research and utilization of dwarf watermelon. Acta Agricultural Shanghai, 2004 (3): 58-61
- [32] Dong W, Wu D F, Li G S, Wu D, Wang Z C. Next-generation sequencing from bulked segregant analysis identifies a dwarfism gene in watermelon. Scientific Reports, 2018, 8 (1): 1-7
- [33] Wei C H, Zhu C Y, Yang L P, Zhao W, Ma R X, Li H, Zhang Y, Ma J X, Yang J Q, Zhang X. A point mutation resulting in a 13 bp deletion in the coding sequence of *Claf* leads to a GA-deficient dwarf phenotype in watermelon. Horticulture Research, 2019, 6: 132
- [34] Gebremeskel H, Dou J L, Li B B, Zhao S J, Muhammad U, Lu X Q, He N, Liu W G. Molecular mapping and candidate gene analysis for GA₃ responsive short internode in watermelon (*Citrullus lanatus*). International Journal of Molecular Sciences, 2019, 21 (1): 290
- [35] Zhu H Y, Zhang M J, Sun S R, Yang S, Li J X, Li H, Yang H H, Zhang K G, Hu J B, Liu D M, Yang L M. A single nucleotide deletion in an ABC transporter gene leads to a dwarf phenotype in watermelon. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1399
- [36] 王跃君. 甜瓜遗传图谱构建及果实和种子相关性状 OTL 定位. 郑州: 河南农业大学, 2019
Wang Y J. Genetic map construction and OTL mapping of fruit and seed related traits in melon. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2019
- [37] Sun Y Y, Zhang H Q, Fan M, He Y J, Guo P G. A mutation in the intron splice acceptor site of a GA3ox gene confers dwarf architecture in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). Scientific Reports, 2020, 10 (1): 1-15
- [38] 王晓娟, 潘振远, 刘敏, 刘忠祥, 周玉乾, 何海军, 邱法展. 一个新的玉米 *silky1* 基因等位突变体的遗传分析与分子鉴定. 作物学报, 2019, 45 (11): 1649-1655
Wang X J, Pan Z Y, Liu M, Liu Z X, Zhou Y Q, He H J, Qiu F Z. Genetic analysis and molecular characterization of a new allelic mutant of *silky1* in maize. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45 (11): 1649-1655
- [39] 闫苗苗. 短蔓西瓜种质遗传多样性评价及短蔓相关性状遗传分析. 湖北: 华中农业大学, 2015
Yan M M. Genetic diversity evaluation of dwarf watermelon and inheritance analysis of the dwarf-related traits. Hubei: Huazhong Agricultural University, 2015
- [40] 何少勇. 玉米矮秆突变体的等位性鉴定及对外源激素的敏感性研究. 雅安: 四川农业大学, 2017
He S Y. Allelic identification of maize dwarf mutants and sensitivity to exogenous hormones. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2017
- [41] 杨鼎新. 西瓜短蔓性状的利用. 中国瓜菜, 2010, 23 (1): 31-33
Yang D X. Utilization of dwarf trait in watermelon. China Cucurbits and Vegetables, 2010, 23 (1): 31-33