

西瓜雄花两性花同株性状的遗传分析及基因定位

张来生, 薛晓航, 刘飞亚, 王玺凯, 杨 森, 刘东明,

闫文凯, 牛欢欢, 朱华玉, 杨路明, 豆峻岭

(河南农业大学园艺学院·河南省瓜类作物种质创新与利用工程技术研究中心 郑州 450046)

摘要:葫芦科作物因具备被子植物的全部 7 种性型, 成为研究植物性别决定机制的理想模式作物。西瓜主要性型为雌雄异花同株性型, 也有部分种质为雄花两性花同株性型, 即在西瓜植株上, 会同时产生雄花和两性花。为研究西瓜的性别决定机制, 以雄花两性花同株性型种质 WM254 和正常雌雄异花同株性型种质 WT2 为试验材料, 通过配制 F₂ 分离群体, 发现西瓜雄花两性花同株性型由隐性单基因控制。利用 BSA-seq 测序结合 F₂ 群体连锁分析将西瓜雄花两性花同株性型基因初步定位在 3 号染色体 29.45~29.58 Mb 之间, 该区间内包含 14 个候选基因, 其中包含多个可能与性型分化相关的候选基因。基于该候选区间, 开发出了 1 个与西瓜雄花两性花同株性型紧密连锁的分子标记。本研究结果为进一步精细定位西瓜雄花两性花同株性型调控基因及后续基因功能的验证奠定了基础, 同时也为葫芦科作物性型分化的研究提供了参考。

关键词: 西瓜; 两性花; 基因定位; 分子标记

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)05-032-06

Genetic analysis and gene mapping of andromonoecious trait in watermelon

ZHANG Laisheng, XUE Xiaohang, LIU Feiya, WANG Xikai, YANG Sen, LIU Dongming, YAN Wenkai, NIU Huanhuan, ZHU Huayu, YANG Luming, DOU Junling

(College of Horticulture, Henan Agricultural University/Henan Engineering Research Center for Germplasm Innovation and Utilization of Cucurmal Crops, Zhengzhou 450046, Henan, China)

Abstract: Cucurbitaceae crops, which exhibit all seven sexual types found in angiosperms, have become ideal model organism for investigating the mechanisms of plant sex determination. The primary sexual type in watermelon is monoecious, while certain germplasm lines exhibit the andromonoecious sexual type, wherein both male and hermaphroditic flowers are produced simultaneously on the same watermelon plant. To investigate the sex determination mechanism in watermelon, the andromonoecious germplasm WM254 and normal monoecious germplasm WT2 were used as experimental materials. By constructing an F₂ segregating population, it was discovered that the andromonoecious trait in watermelon is controlled by a recessive single gene. Through a combination of BSA-seq sequencing and linkage analysis within the F₂ population, the gene responsible for the andromonoecious trait in watermelon was preliminarily localized to a region between 29.45 Mb and 29.58 Mb on chromosome 3. This interval contains 14 candidate genes, several of which are potentially related to sexual differentiation. Based on this candidate region, a molecular marker tightly linked to the andromonoecious trait in watermelon was developed. The findings of this study lay a foundation for further fine mapping of the gene regulating andromonoecy in watermelon and subsequent functional validation, while also providing a reference for research on sex type differentiation in Cucurbitaceae species.

Key words: Watermelon; Andromonoecious; Gene mapping; Molecular marker

收稿日期: 2026-01-15; 修回日期: 2026-03-09

基金项目: 国家自然科学基金(32172602, 32172574, 32102389); 河南省农业良种联合攻关(2022010503); 河南省重大科技专项(221100110400); 河南省科技攻关计划(242102111124, 242102111115)

作者简介: 张来生, 男, 在读硕士研究生, 研究方向为瓜类作物遗传育种。E-mail: laishengzhang415@163.com

通信作者: 豆峻岭, 男, 副教授, 主要从事瓜类作物基因组与分子育种研究工作。E-mail: doujunling@henau.edu.cn

植物的性别分化是在长期进化过程中形成的,性别是高等植物的进化标志^[1]。植物性别分化是遗传因素与环境条件互相作用的复杂结果,主要体现在花器官雌雄蕊的分化和发育过程^[2]。对于单花而言,植物的花有3种类型:雌花(单花具有雌蕊)、雄花(单花具有雄蕊)、两性花(单花既有雄蕊又有雌蕊)^[3],而同一植株上这3种花的不同组合方式则构成了植物性别多样化的表型^[4]。植物的性型根据不同组合可分为以下7种:全雌株(全株只产生雌花)、全雄株(全株只产生雄花)、雌雄同株(同一植株上既有雄花又有雌花)、两性花株(全株只产生两性花)、雄花两性花同株(同一植株上既有雄花又有两性花)、雌花两性花同株(同一植株上既有雌花又有两性花)、三性同株(同一植株上既有雌花和雄花也有两性花)等^[5]。而这7种性型在瓜类作物中均有分布,这种复杂的性别系统为研究植物性别决定的分子机制提供了良好的模型。

西瓜(*Citrullus lanatus*)是全球重要的葫芦科经济作物,产量和品质与其性别分化有着密切关系。对西瓜这种以果实为收获目标的植物而言,雌雄异花同株是大部分栽培品种的常见性型。然而,在一些种质资源中也存在全雌株、雄花两性花同株性型等变异类型,尤其是雄花两性花同株性型在西瓜野生种质资源中较为常见,这类植株上会同时着生雄花和两性花^[5]。深入研究特殊性别表型的遗传基础与调控机制不仅具有重要的理论价值,更能为西瓜育种实践提供关键的基因资源和技术支撑。相较于同为葫芦科的黄瓜等模式作物,西瓜性别分化的遗传研究起步较晚,但近年来也取得了重大进展。早期研究认为,西瓜的雄花两性花同株性型由一对隐性核基因控制,该基因被命名为*a*基因^[6-7]。这一结论自20世纪20—40年代提出以后,在相当长的一段时间都是西瓜性别遗传研究的主要框架,在2007年,国际葫芦科遗传学会发布的西瓜基因目录中关于性型的记录仍有*a*基因^[8]。而随着研究的不断深入,尤其是强雌系和全雌系突变体的发现,西瓜性别分化的遗传模型进一步丰富。研究表明,西瓜的性别表达并非由单一基因控制,而是受多基因调控。目前已确定有3对关键等位基因参与调控西瓜性别分化,分别是*a*(*CitACS4/CIACS7*)、*gy*(*CIWIP1*)和*tm*^[2,9-10],其中,雄花两性花同株性型由隐性基因*a*控制,雌雄异花同株性型由显性*A*控制,雌花两性花同株性型由隐性基因*tm*控制^[11],同时有研究推测*a*可能对*tm*具有隐性上位效应^[12],而

隐性单基因*gy*控制西瓜全雌性型^[13]。

本研究以雌雄异花同株种质WT2与雄花两性花同株种质WM254为双亲构建F₂群体,研究西瓜雄花两性花同株性型的遗传规律,利用BSA-seq技术进行初步定位,结合参考基因组对候选区间内的基因进行注释,并开发与该性状紧密连锁的分子标记,以期为全面解析西瓜性别分化的复杂网络奠定基础,也为培育新型的西瓜杂交品种提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验所用的雌雄异花同株种质WT2和雄花两性花同株种质WM254均由河南农业大学园艺学院瓜类基因组与分子育种实验室提供。试验材料于2024—2025年种植于河南农业大学毛庄科教园区。

1.2 方法

1.2.1 两性花鉴定标准 (1)雌花是否具有外观正常的子房;(2)雄蕊花粉是否有活力。其中雄蕊花粉是否有活力通过自交并套袋观察其子房是否膨大来判定,将群体中每朵具有子房且未开放的雌花进行套袋处理以隔绝外界花粉,待开花时摘下套袋,观察其表型。若无雄蕊且子房外观正常则为雌花;若有雄蕊且子房外观正常,则取其雄蕊上的花粉涂抹在该花柱头上,后续观察其是否能坐果,若能坐果则为两性花,若不能坐果则为雌花^[5]。

1.2.2 性型鉴定标准 鉴定单株前30节节位着生的花器官,根据Kenigsbuch等^[14]的方法进行性型鉴定,鉴定标准如下:(1)雌雄异花同株性型:同一植株中着生有雌花和雄花,且雌花:雄花约为1:4;(2)雄花两性花同株性型:同一植株中着生有雄花和两性花,且两性花:雄花约为1:6。

1.2.3 DNA提取及混池构建 在F₂群体中,选取20株雌雄异花同株植株和20株雄花两性花同株植株以及双亲材料的幼嫩叶片,参照段世享^[15]的方法提取DNA,然后利用Nano-Drop微量分光光度计检测DNA浓度,将20株雌雄异花同株植株DNA等量混合,20株雄花两性花同株植株DNA等量混合,构建极端混池,分别命名为性型-W和性型-M。2个亲本及2个极端混池由北京百迈客生物科技有限公司进行文库构建和测序。使用Illumina平台将亲本重测序数据进行过滤。通过Hisat2工具将过滤后的数据映射到西瓜97103 v2版本(<http://www.cucurbitgenomics.org/>)的参考基因组上。使用Sam-

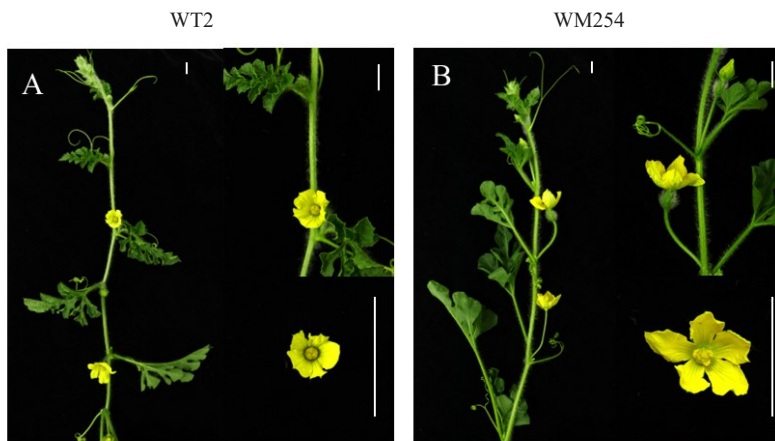
tools^[16]和 Bcftools^[17]工具筛选出亲本材料中的 SNP 和 InDel 位点,并过滤掉质量低的位点。将 2 个亲本材料中质量高的 SNP 和 InDel 位点进行比对。从初步定位区间内,挑选出在亲本间具有多态性且 ≥ 3 bp 的 InDel 位点设计为 InDel 标记。

1.2.4 连锁分析 利用筛选得到的在亲本间、混池间存在多态性的标记以及开发出来的新标记,对 F₂ 代分离群体中单株进行聚丙烯凝胶电泳检测。与亲本 WT2 条带相同的判读为“a”,与亲本 WM254 条带相同的判读为“b”,与 F₁ 条带相同的判读为“h”。将得到的数据输入 Joinmap 5.0^[18](LOD ≥ 3)软件中,通过计算将分子标记与 *Cland* 基因座进行连锁分析,并绘制连锁图谱。

2 结果与分析

2.1 亲本表型观察及群体遗传规律分析

雌雄异花同株种质 WT2(图 1-A),同一植株在整个生命周期内着生有雌花和雄花,且比例约为 1:4。雄花两性花同株种质 WM254(图 1-B),同一植株在整个生命周期内着生有两性花和雄花,且比例约为 1:6。使用雌雄异花同株亲本 WT2 和雄花两性花同株亲本 WM254 杂交构建 F₁ 群体,其中 F₁ 群体均为雌雄异花同株性型。F₁ 自交获得 F₂ 代,在种植的 270 株 F₂ 群体中出现了雌雄异花同株和雄花两性花同株两种性型,分别有 204 株和 66 株,分离比为 3:1(表 1),证明该雄花两性花同株性型由



注:比例尺为 2 cm。

Note: The scale is 2 cm.

图 1 亲本表型观察

Fig. 1 Observation of parental phenotype

表 1 西瓜雄花两性花同株性型遗传分析

Table 1 Genetic analysis of male flower and bisexual flower homotype in watermelon

材料	总株数	正常植株数	雄花两性花同株植株数	分离比	χ^2	$\chi^2_{(0.05,1)}$
Material	Number of total individuals	Number of normal individuals	Number of andromonoecious individuals	Ratio		
WT2	10	10	0			
WM254	10	0	10			
F ₁	10	10	0			
F ₂	270	204	66	3:1	0.058 8	3.841

隐性单基因控制,将其命名为 *Cland*(*Citrullus lanatus andromonoecious*)。

2.2 西瓜雄花两性花同株性型的 BSA-seq 分析

为快速确定候选基因,笔者从 F₂ 群体中选取 20 株雌雄异花同株性型植株和 20 株雄花两性花同株性型植株进行 BSA-seq 测序,每个文库测序深度均达到 40 \times ,共获得 36.63 Gb 洁净数据,将其比对到西瓜参考基因组 97103 v2 版本上后,在两混池间共

检测到 121 292 个 InDel 位点和 2 105 684 个 SNP 位点。根据 BSA-seq 结果(图 2),将控制西瓜雄花两性花同株性型的候选基因定位在 3 号染色体末端区域 18.6 Mb 区间内。

2.3 西瓜雄花两性花同株性型基因初定位

根据亲本重测序结果,在候选区间上下游的区域开发了 35 对 InDel 分子标记,将这些标记在两亲本中进行多态性检测,其中 10 对 InDel 分子标记多

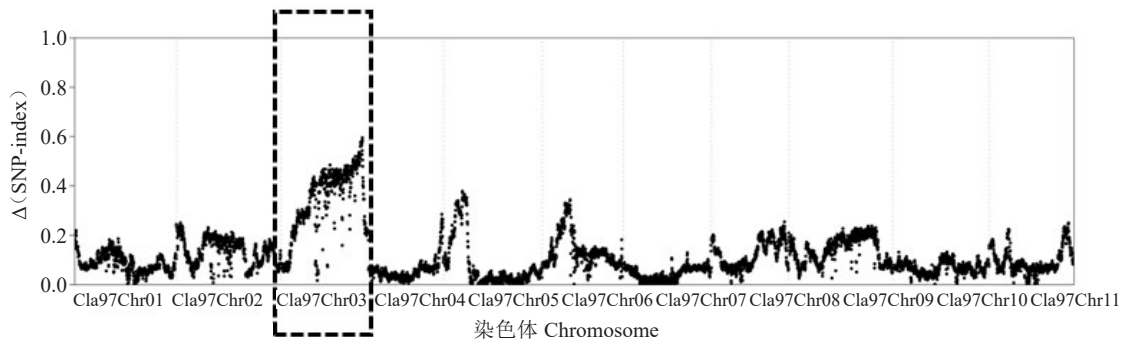


图2 西瓜雄花两性花同株性型的BSA-seq结果

Fig. 2 BSA-seq results of male flower and bisexual flower homotype in watermelon

态性较好(表2)。利用10对InDel分子标记对270个F₂群体单株进行检测,结合西瓜雄花两性花同株性型进行关联分析,进一步证明了BSA-seq数据的可靠性。

在270株F₂群体中筛选重组单株对西瓜雄花

两性花同株性型基因进行定位。检测结果显示,InDel-30和InDel-31标记处各有1株重组单株,证明西瓜雄花两性花同株性型基因定位在InDel-30和InDel-31标记之间,其中InDel-30标记位于3号染色体29.45 Mb处,InDel-31标记在3号染色体

表2 InDel分子标记信息

Table 2 InDel molecular marker information

标记名称 Marker name	物理位置 Physical position/bp	引物序列 Primer sequence	片段大小 Segment size/bp
InDel-19	27 030 943	F:AAGGTTGGACGGGTAAAAAG R:ATTGAGATTGGGGTGATGAA	94
InDel-20	28 059 240	F:CCCACGTTGCTGTGAGAGTA R:AGTTGATGAAGAATTAAGGCAAT	150
InDel-24	28 560 589	F:TGCTAAGCATCAAAATGGAGA R:TGGCGAATATACTTTTATGCAA	126
InDel-21	29 019 662	F:CATGCCCTTCTGTCTCTCTC R:ATTGAGATTCCCGTGACGA	122
InDel-27	29 268 127	F:AACTGGGTTTGAACATTTGG R:GGCAAGTTTAGAACACCAATGA	130
InDel-30	29 452 033	F:TGTAACTCCCTCGACTATGTGAA R:CATAGAGCTGGGATGTCTTGTG	144
InDel-31	29 586 896	F:AGATCAGAGCTTGAGGACTAGA R:TCCTCCACGGACTATTTACA	116
InDel-7	29 725 020	F:TGAAGGAACAACCCTCCATT R:TGAACATCAATTGGAGTTAAAAATA	212
InDel-34	30 329 905	F:TTTGTCTGCCTTTGTAGGA R:ACATCCATAATTGGGGTTCTA	103
InDel-35	30 885 659	F:AAGGGCTAAATGAACGTTTT R:TCTGTCTCTCTTGTGTCAAA	115

29.58 Mb处,该区间大小为134 Kb,进一步缩小了西瓜雄花两性花同株性型基因的候选区间(图3)。

根据西瓜参考基因组97103 v2版本的注释,该区间内包含14个候选基因,分别是Cla97C03G066040、Cla97C03G066050、Cla97C03G066060、Cla97C03-G066070、Cla97C03G066080、Cla97C03G066090、Cla97C03G066100、Cla97C03G066110、Cla97C03-G066120、Cla97C03G066130、Cla97C03G066140、

Cla97C03G066150、Cla97C03G066160、Cla97C03-G066170。其中有13个已注释的基因和1个未注释的基因(Cla97C03G066100)(表3)。

2.4 分子标记的开发

为进一步确定候选基因,在134 Kb的区间内针对剩余的77个InDel位点进一步开发了InDel分子标记,通过亲本间的多态性检测发现,在物理位置29 514 745 bp处开发的InDel-36标记(F:TCCATG-

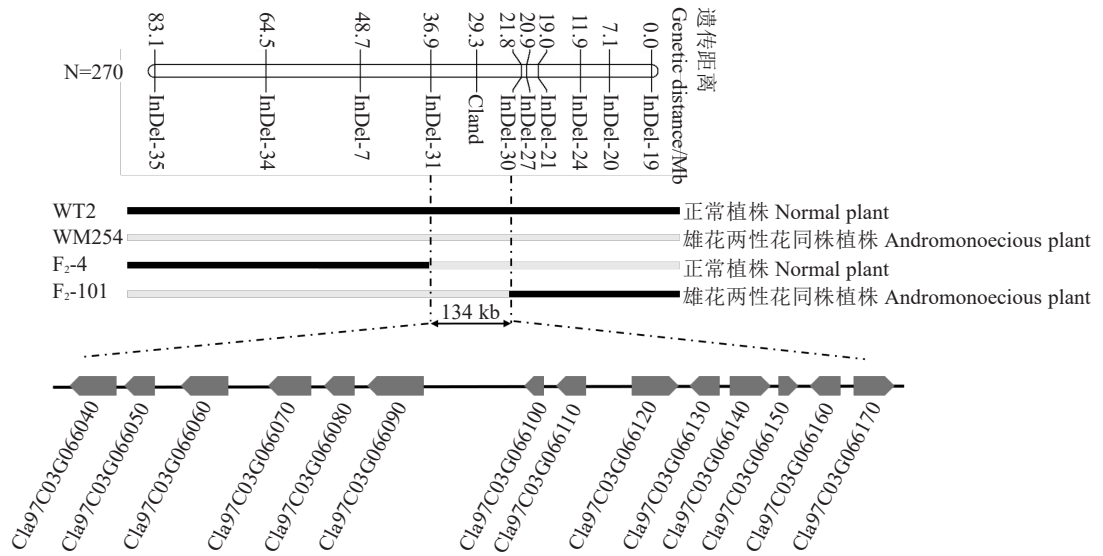


图3 Cland 遗传图谱的构建

Fig. 3 Construction of Cland genetic map

CATACCCTAGAAAA; R: ACATAGGGAGTGTG-GTGGAT)在亲本间具有明显的多态性,将这一标记在270株F₂群体中进行鉴定,发现该分子标记与西

瓜雄花两性花同株性型紧密连锁。由此可以证明, InDel-36 标记可以用来鉴定西瓜的雄花两性花同株性型。

表3 候选区间内基因

Table 3 Genes in candidate interval

序号 Number	基因号 Gene ID	基因功能 Gene function	基因位置 Gene location
1	Cla97C03G066040	线粒体载体蛋白 Mitochondrial carrier protein	Cla97Chr03:29 452 365~29 456 117 (-)
2	Cla97C03G066050	无机焦磷酸酶 3 Inorganic pyrophosphatase 3	Cla97Chr03:29 458 987~29 461 786 (-)
3	Cla97C03G066060	花粉特异蛋白 SF21 Pollen-specific protein SF21	Cla97Chr03:29 467 723~29 471 160 (-)
4	Cla97C03G066070	底物载体家族蛋白 Substrate carrier family protein	Cla97Chr03:29 482 563~29 486 540 (-)
5	Cla97C03G066080	精氨酸 N-甲基转移酶 1.1 Protein arginine N-methyltransferase 1.1	Cla97Chr03:29 491 761~29 495 010 (-)
6	Cla97C03G066090	xaa-前肽酶 xaa-Pro dipeptidase	Cla97Chr03:29 497 083~29 505 053 (-)
7	Cla97C03G066100	未知蛋白 Unknown protein	Cla97Chr03:29 529 770~29 530 364 (-)
8	Cla97C03G066110	1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶 7 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate synthase 7	Cla97Chr03:29 538 047~29 539 766 (-)
9	Cla97C03G066120	MVB 通路蛋白中 Vps4 活性调节蛋白 Regulator of Vps4 activity in the MVB pathway protein	Cla97Chr03:29 568 538~29 573 091 (+)
10	Cla97C03G066130	氧化还原酶/过渡金属离子结合蛋白 Oxidoreductase/transition metal ion-binding protein (DUF3531)	Cla97Chr03:29 576 098~29 579 270 (-)
11	Cla97C03G066140	叶绿体移动受损相关蛋白 Protein related plastid movement impaired	Cla97Chr03:29 581 414~29 584 970 (+)
12	Cla97C03G066150	60S 核糖体蛋白 L31 60S ribosomal protein L31	Cla97Chr03:29 586 527~29 587 970 (+)
13	Cla97C03G066160	组蛋白-赖氨酸 N-甲基转移酶 Histone-lysine N-methyltransferase	Cla97Chr03:29 589 237~29 591 454 (-)
14	Cla97C03G066170	β -半乳糖苷酶 β -galactosidase	Cla97Chr03:29 595 663~29 599 121 (+)

3 讨论与结论

在植物中,影响植物性别分化的因素是多样的,不仅受到基因的调控,而且与环境、激素等条件密切相关。在葫芦科植物中,目前已鉴定出很多性别相关的主效基因,如控制黄瓜全雌性状的 *F* 基

因^[19]和 *Csaco2* 基因^[20]、两性花性状 *m* 基因^[21]、全雄性性状 *a* 基因^[22]等。甜瓜性别表达基因 *a* 已被定位到2号染色体3.59 cM之间^[23]; 苦瓜的全雌基因 *gy1* 也已被定位到3号染色体52 Kb的区间内^[24]。在西瓜中,通过 QTL 定位发现了9个与性别表达相关的基因,其中控制雄花两性花同株性型的基因定位在3

号染色体上^[25],与本研究结果一致。

笔者利用 BSA-seq 技术将西瓜雄花两性花同株性型基因精确定位于 3 号染色体 29.45~29.58 Mb 区间(134 Kb),该区间内共包含 14 个候选基因,其中 Cla97C03G066110 编码 1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶 7,该酶是乙烯生物合成途径中的限速酶。而乙烯在瓜类作物性别决定中起核心作用,且通常促进雌花分化^[26];除此之外,Cla97C03G066060 的基因注释为花粉特异性蛋白 SF21,可能与雄蕊正常发育或功能有关。这一结果不仅为基因克隆提供了精准靶点,同时也为通过分子标记辅助选择技术进行高效育种奠定了基础。

综上所述,影响植物性别分化的因素多样且复杂,通过构建雌雄异花同株和雄花两性花同株的 F₂ 代分离群体,发现西瓜雄花两性花同株性型由隐性单基因控制,结合 BSA-seq 技术将控制西瓜雄花两性花同株性型的基因精确定位在 3 号染色体末端 134 Kb 的区间内,在该区间内的 14 个候选基因中存在可能影响西瓜雄花两性花同株性型的相关基因。本研究结果为后续基因克隆和功能研究奠定了基础。

参考文献

- [1] 胡宝刚. 西瓜 ACC 合成酶基因的表达分析与克隆[D]. 天津: 天津大学, 2010.
- [2] 单文英. 西瓜花发育的细胞形态学观察及其性别决定候选基因 *CIACS-7* 的表达分析[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2013.
- [3] 傅靖棋, 秦柏婷, 蔡佳友, 等. 植物性别分化研究进展[J]. 分子植物育种, 2022, 20(14): 4833-4839.
- [4] 梁少华. 温度与生长调节剂对西瓜性型分化的调控影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2020.
- [5] 纪高洁. 西瓜性型遗传规律及性别决定相关基因的鉴定与功能分析[D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [6] ROSA J T. The inheritance of flower types in *Cucumis* and *Citrullus*[J]. *Hilgardia*, 1928, 3(9): 233-250.
- [7] PORTER D R. Inheritance of certain fruit and seed characters in watermelons[J]. *Hilgardia*, 1937, 10(12): 489-509.
- [8] 郭敏. 西瓜遗传图谱构建及其强雌性状的基因定位研究[D]. 天津: 天津大学, 2009.
- [9] JI G J, ZHANG J, GONG G Y, et al. Inheritance of sex forms in watermelon (*Citrullus lanatus*)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 193: 367-373.
- [10] ZHANG J, GUO S G, JI G J, et al. A unique chromosome translocation disrupting *CIWIP1* leads to gynoecey in watermelon [J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(2): 265-277.
- [11] 吴起顺, 吴波. 甜瓜全雌系的选育及两套性系统的互作机制[J]. 吉林蔬菜, 2019(4): 65-69.
- [12] 孙洪宝, 纪高洁, 许勇, 等. 西瓜性型遗传规律[J]. 中国瓜菜, 2019, 32(8): 205.
- [13] JIANG X T, LIN D P. Discovery of watermelon gynoeceous gene *gy*[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2007, 34(1): 141-142.
- [14] KENIGSBUCH D, COHEN Y. The inheritance of gynoecey in muskmelon[J]. *Genome*, 1990, 33(3): 317-320.
- [15] 段世享. 西瓜植株黄化基因 *Chyp* 的图位克隆与功能验证[D]. 郑州: 河南农业大学, 2023.
- [16] HENG L, BOB H, ALEC W, et al. The sequence alignment/map format and SAMtools[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(16): 2078-2079.
- [17] VAGHEESH N, PETR D, AYLWYN S, et al. BCFtools/RoH: A hidden Markov model approach for detecting autozygosity from next-generation sequencing data[J]. *Bioinformatics*, 2016, 32(11): 1749-1751.
- [18] STAM P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: Join Map [J]. *The Plant Journal*, 1993, 3(5): 739-744.
- [19] GALUN E. Study of the inheritance of sex expression in the cucumber: The interaction of major genes with modifying genetic and non-genetic factors[J]. *Genetica*, 1962, 32(1): 134-163.
- [20] CHEN H M, SUN J J, LI S, et al. An ACC oxidase gene essential for cucumber carpel development[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(9): 1315-1327.
- [21] LI Z, HUANG S W, LIU S Q, et al. Molecular isolation of the *M* gene suggests that a conserved-residue conversion induces the formation of bisexual flowers in cucumber plants[J]. *Genetics*, 2009, 182(4): 1381-1385.
- [22] BOUALEM A, TROADEC C, CAMPS C, et al. A cucurbit androecy gene reveals how unisexual flowers develop and dioecy emerges[J]. *Science*, 2015, 350(6261): 688-691.
- [23] 范文林, 王贤磊, 李群, 等. 甜瓜果长基因 *fl* 与性别表达基因 *a* 的遗传分析及定位[J]. 新疆农业科学, 2018, 55(10): 1765-1774.
- [24] 王伟李. 苦瓜全雌基因定位及硝酸银诱导两性花形成的机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [25] PROTHRO J, ABDEL-HALEEM H, BACHLAVA E, et al. Quantitative trait loci associated with sex expression in an inter-subspecific watermelon population[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2013, 138(2): 125-130.
- [26] FABREGAS N, YOSHIDA T, FERNIE A R. Bidirectional cross-talk between plant hormone signaling and metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2026, 200(2): kiaf630.