

瓠瓜果实长短基因的 QTL 定位

许庆龙, 范鹏飞, 陈迪开, 靳志恒, 吴新胜, 廖南峤

(宁波微萌种业有限公司 浙江宁波 315100)

摘要: 瓠瓜果实长短是决定其商品品质的关键因素之一, 揭示调控瓠瓜果实伸长的分子与生理机制, 可为优质瓠瓜品种的遗传改良奠定理论基础。采用正向遗传学方法, 以瓠瓜长果形材料 E22A509M-S 为母本、短果形材料 GB-16-S 为父本构建 F₂ 分离群体, 进行瓠瓜果实长短的基因定位。通过 BSA-seq 分析, 在 10 号染色体 10 611~18 022 641 bp (18 Mb) 区间检测到与瓠瓜果实长短相关的 QTL 位点, 通过加密分子标记和筛选重组单株进行精细定位, 最终将区间缩小至 2 286 097~2 422 721 bp (136.6 kb) 之间。结合双亲重测序, 筛选出该区间内有 10 个编码基因, 其中 HG10007188 (IQ-DOMAIN14-like) 在亲本间存在导致氨基酸改变的非同义突变。该基因属于钙依赖性钙调蛋白结合蛋白 IQD 家族, 已在番茄、黄瓜、西瓜和冬瓜中被报道参与果实伸长调控, 推测其可能是调控瓠瓜果实长短的关键候选基因。本研究揭示了调控瓠瓜果实发育的新位点, 为后续候选基因的功能验证与分子机制解析奠定了理论基础。

关键词: 瓠瓜; 果实长度; 基因定位; BSA-seq

中图分类号: S642.9

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)07-040-07

QTL mapping of fruit length gene in bottle gourd

Xu Qinglong, Fan Pengfei, Chen Dikai, Jin Zhiheng, Wu Xinsheng, Liao Nanqiao

(Ningbo Weimeng Seed Co., Ltd., Ningbo 315100, Zhejiang, China)

Abstract: Fruit length is a critical determinant of commercial quality in gourd (*Lagenaria siceraria*), unraveling the regulatory networks underlying gourd fruit length development offers a theoretical basis for breeding elite gourd cultivars with superior commercial traits. Using forward genetic methods, we constructed an F₂ genetic population from a long-fruit inbred line E22A509M-S and short-fruit inbred line GB-16-S to map the key genes controlling bottle gourd fruit length. Initial mapping efforts identified a candidate gene for this trait within a 10 611-18 022 641 bp region (18 Mb) on chromosome 10, utilizing bulked segregant analysis by sequencing (BSA-seq). Through further fine-mapping with high-density molecular markers and the screening of recombinant individual, the authors refined the mapped interval to a 136.6 kb genomic segment (2 286 097-2 422 721 bp). By integrating whole-genome resequencing of the parents, among this region, ten protein-coding genes were identified within this region and a nonsynonymous mutation leading to an amino acid change was detected in HG10007188 (IQ-DOMAIN14-like) between two parents. This gene belongs to the calcium-dependent calmodulin-binding protein IQD family, members of which have been reported to be involved in fruit elongation in tomato, cucumber, watermelon, and wax gourd. These findings suggest that HG10007188 is a key candidate gene regulating fruit length in bottle gourd. In this study, revealed new loci in the regulation of gourd fruit development and the theoretical foundation was laid for subsequent candidate gene functional verification and molecular mechanism analysis.

Key words: Bottle gourd; Fruit length; Gene mapping; BSA-seq

瓠瓜 [*Lagenariasiceraria* (Molina) Standl.] 为葫芦科葫芦属一年生攀援草本植物, 又名瓠子、蒲瓜、长瓜、夜开花等, 原产于非洲, 在我国也广泛分布, 为我国南方地区重要的特色瓜类蔬菜作物, 种植地区主要分布在浙江、湖北、湖南、江西、江苏、广东、广西等^[1-2]。瓠瓜用途广泛, 日常生活中, 主要以嫩

瓜作菜用, 有清热利水、止渴、解毒等功效, 果实老熟后经一定处理可作容器、工艺品、制乐器等。此外, 瓠瓜因其抗病性强、亲和力高, 常被用作西瓜、甜瓜等作物的嫁接砧木^[3-4]。果实形状是葫芦科作物最重要的生物学和商品性状之一, 是一个由多重 QTLs (数量性状位点) 控制的复杂性状。瓠瓜的果

收稿日期: 2026-01-15; 修回日期: 2026-04-16

作者简介: 许庆龙, 男, 农艺师, 研究方向为蔬菜新品种选育。E-mail: xql@nbweimeng.com

通信作者: 廖南峤, 男, 高级农艺师, 研究方向为蔬菜分子育种。E-mail: lnqiao@zju.edu.cn

形自然变异丰富,有扁圆形、近圆形、牛腿形、棒形、短圆筒、长圆筒、长颈圆球、梨形、长把梨形、细腰葫芦等,是研究葫芦科果形变化的优良材料。

果实大小作为蔬菜的首要外观品质性状,影响消费者的喜好,也会直接影响产量高低,一直受到植物育种领域的关注^[5]。目前,国内外关于果实大小基因定位的研究已有较多报道,其中番茄作为蔬菜类的模式作物,对果实大小的研究较为深入,葫芦科作物黄瓜、甜瓜果实大小的研究报道也较多^[6],而瓠瓜果实大小的基因定位研究成果较少^[7]。近年来消费者对园艺作物果实品质的要求多样化,果实形状、大小、颜色等农艺性状基因的挖掘成为瓜类蔬菜遗传育种研究的重点。

瓠瓜各方面研究起步相对较晚,基因组重测序于2021年完成^[7],推动了果形相关的研究工作开展。研究瓠瓜果形调控基因,对改良瓠瓜果形,进而选育出外形美观和品质俱佳的瓠瓜新品种、满足消费者需求及提高经济效益具有重要意义。笔者以瓠瓜长果形材料E22A509M-S为母本、短果形材料GB-16-S为父本进行杂交,构建F₂遗传分离群体,通过混合分组测序(BSA-seq)对控制果实长短的遗传位点进行定位,根据全基因组重测序数据,对瓠瓜果实长短相关的候选基因进行预测,以期阐明瓠瓜果实大小的遗传机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试瓠瓜材料E22A509M-S和GB-16-S均由宁波微萌种业有限公司自主选育获得。以瓠瓜长果形材料E22A509M-S为母本(以下简称X)、短果型材料GB-16-S为父本(以下简称Y),2023年春季双亲进行杂交获得F₁,当年秋季经F₁严格自交获得F₂代群体种子,F₂单株自交即为F₃种子。初定位F₂群体(474个株系)于2024年春季种植在宁波微萌种业有限公司邱隘农场基地大棚内;精细定位F₃群体于2024年秋季和2025年春季种植在宁波微萌种业有限公司邱隘农场基地大棚内,分别包括20和25个株系。

1.2 方法

1.2.1 瓠瓜果实长短表型数据测量 对授粉后2周的X、Y、F₁、F₂和F₃群体的瓠瓜果实长度进行测量并记录。每株测量2个果实表型数据,取平均值。

1.2.2 瓠瓜果实长短初定位 根据瓠瓜果实长度

测量数据,挑选F₂群体中长果实20株和短果实20株,取挑选植株的嫩叶构建长果实和短果实两个极端混池,并取两亲本的嫩叶一起送至北京诺禾致源科技股份有限公司测序(Illumina NovaSeq6000平台),测序大小亲本为6Gb,混池为12Gb。

使用Fastq软件对测序数据进行质控,使用bwa软件将净数据对比到瓠瓜参考基因组上(<http://cucurbitgenomics.org/v2/organism/29>),使用samtools软件进行sam文件排序并为bam文件建立索引,使用GATK软件检测样本的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphisms, SNP)和插入缺失标记(insertion and deletion, InDel)。利用SNP-index法计算与性状关联的候选区域^[8]。分别计算长果实和短果实两个极端混池的SNP-index值,两个极端混池的SNP-index值做差得到 $\Delta(\text{SNP-index})$, $\Delta(\text{SNP-index})$ 值超过阈值线的区域即为可能调控果实长短的QTL区域。

基于亲本重测序数据及瓠瓜参考基因组,在QTL候选区域内筛选在亲本间有多态型的SNP开发成KASP引物。引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。

1.2.3 瓠瓜果实长短基因的精细定位 分别在2024年春季和秋季播种瓠瓜F₂种子用作瓠瓜长短果基因定位的群体,后续进行重组单株筛选。将F₂重组单株单瓜收种获得的F₃种子分别在2024年秋季和2025年春季播种,筛选出纯合植株定植,后续观察表型用于精细定位。

2 结果与分析

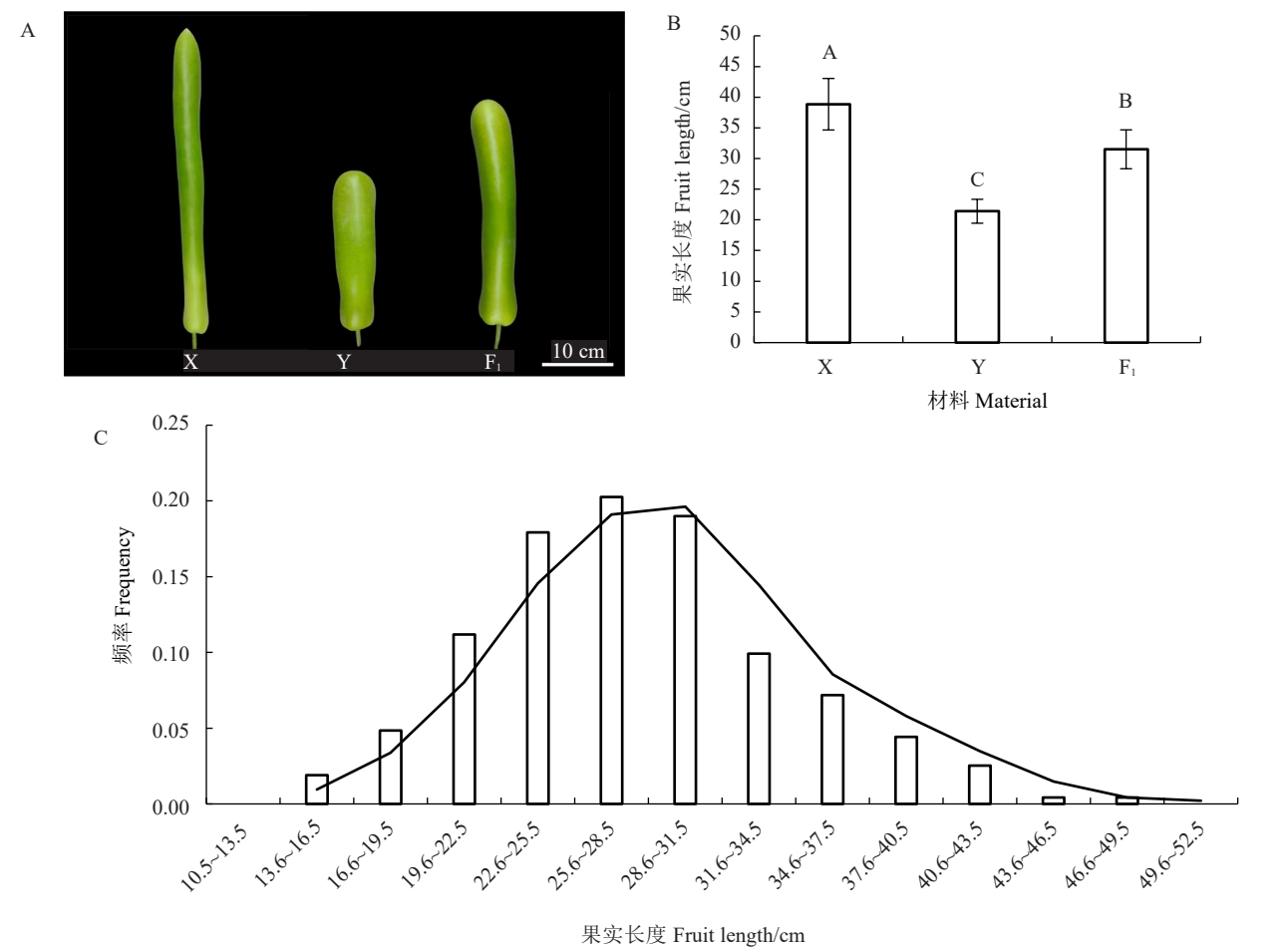
2.1 瓠瓜果实长短性状分析

如图1-A~B所示,瓠瓜长果形X和短果形Y果实长度差异极显著,平均长度分别为38.85和21.40cm,亲本X的果实长度极显著大于亲本Y。以长果形X和短果形Y进行杂交获得的F₁,其平均果实长度为31.50cm,处于两亲本之间。

以长果形X和短果形Y为亲本构建F₂分离群体,对F₂分离群体474个株系的果实长度进行调查。结果显示,在F₂分离群体中,果实长度表现出不连续变化,整体呈现正态分布(图1-C),此外,一些株系的果实长度表现出超亲遗传现象,表明双亲中可能存在多个微效QTL位点,符合数量性状的遗传规律,挑选极端表型构建混池进行BSA-seq分析。

2.2 瓠瓜果实长短性状初定位

由表1可知,长果形亲本X获得净数据5.00Gb,



注:A. 亲本 X、Y 和 F₁ 果实表型;B. 亲本 X、Y 和 F₁ 果实长度量化统计;C. F₂ 群体果实长度分布直方图。不同大写字母表示在 0.01 水平差异极显著。

Note: A. Fruit phenotype of parental lines X, Y, and their F₁ hybrid; B. Quantification of fruit length in parental lines X, Y and the F₁ hybrid; C. Frequency distribution histogram of fruit length in the F₂ population. Different capital letters indicate extremely significant difference at 0.01 level.

图 1 瓠瓜果实长短性状对比

Fig. 1 Comparison of long fruit and short fruit in bottle gourd

表 1 测序数据的质量统计					
Table 1 Quality statistics of sequencing data					
样品 Sample	净数据 Clean data/Gb	Q20/ %	Q30/ %	GC 含量 GC content/%	比对率 Mapping rate/%
X	5.00	96.65	90.99	36.43	99.79
Y	5.08	96.42	90.52	34.14	99.78
长果混池(L) Long fruit mixed pool(L)	10.38	96.48	90.73	36.21	99.42
短果混池(S) Short fruit mixed pool(S)	9.93	96.74	91.26	35.28	99.58

短果形亲本 Y 获得净数据 5.08 Gb,长果形混池获得净数据 10.38 Gb,短果形混池获得净数据 9.93 Gb。4 个样品的 Q20 以上水平碱基占比均大于 96%,Q30 以上占比均大于 90%。长果形 X 亲本 GC 含量为 36.43%,短果形 Y 亲本 GC 含量为 34.14%,长

果形极端池 GC 含量为 36.21%,短果形极端池 GC 含量为 35.28%,4 个样品 GC 分布均匀,测序数量充足,质量合格。将过滤后的序列比对到瓠瓜参考基因组上,4 个样品的比对率均在 99%以上,样品测序正常。

利用 SNP-index 算法对重测序数据进行关联分析,如图 2 所示,在 10 号染色体前端存在 1 个超过置信区间的区域,该区域可能与瓠瓜果实长短性状显著相关。后续分析得到该区域位于 10 号染色体 10 611~18 022 641 bp(18 Mb)区间。基于亲本重测序数据及瓠瓜参考基因组,在 QTL 候选区域内筛选在亲本间有多态型的 SNP 开发成 KASP 标记,用于精细定位。

2.3 瓠瓜果实长短基因的精细定位

根据 BSA-seq 分析的初步结果,在 10 号染色



注:红线和绿线条分别表示 95%和 99%置信区间,黑线条为通过滑动窗口分析得到的 Δ SNP 指数平均值拟合曲线。
Note: The red and green lines represent the 95% and 99% confidence intervals, respectively. The black line shows the fitted curve of the average Δ SNP index obtained through sliding window analysis.

图 2 基于 SNP-index 算法生成的 BSA-seq 分析结果
Fig. 2 BSA-seq analysis results based on the SNP-index algorithm

体 10 611~18 022 641 bp 区间内开发了 8 对 KASP 标记(表 2),对 2024 年春季 F_2 群体进行重组单株的筛选。该性状属于数量性状,在 F_2 重组单株中难以缩小区间,将 F_2 重组单株自交获取 F_3 种子,在 F_3 苗期进行纯合基因型的筛选,后续进行表型调查进一步缩小区间。如图 3 所示,2024 年秋季利用 4 对 KASP 标记对 20 个 F_3 株系纯合基因型植株进行表型鉴定,将区间缩小至 1 595 572~5 785 216 bp (4.19 Mb)之间。为了进一步缩小区间,2025 年

春季在 1 595 572~5 785 216 bp 区间内利用 5 对 KASP 标记对 25 个 F_3 株系纯合基因型植株进行表型鉴定,将区间缩小至 1 914 723~2 422 721 bp (508.0 kb)内,在此区间内又开发 2 对新 KASP 标记,并在 1 595 572~5 785 216 bp 之间开发新的 KASP 标记,对候选区间进行加密,最终将区间缩小至 2 286 097~2 422 721 bp(136.6 kb)之间。
利用瓠瓜参考基因组,在 10 号染色体 2 286 097~2 422 721 bp 区间内共检测到 10 个蛋

表 2 定位所用 KASP 标记
Table 2 KASP markers used for mapping

标记名称 Marker name	正向引物序列 Forward primer sequence	反向引物序列 Reverse primer sequence
98777	AAACGGGAATGGAGACGGCTTC[A/G]	GTTTGGCTCAAGCTTCTCTCCAC
1367366	GAACAACCCTTGAGCTCAACCA[G/A]	AGGTAGAGTCGAGGTCCAGCA
1595572	ACAAGCAGCTAAGGACGCAGCA[A/G]	CTGCAAGATCCTTTGCTGCCAACAA
3199739	ATCTCCCGTCCCACAATTGTTG[G/A]	GGATGTCATGTACGAAAGCTTGTGC
5785216	TCCATTCTATGCCGTTGGCCA[G/A]	GAGGGTTGACCTAGAGTTCCAAATC
7202308	TTCTCTGCCGCTTCCAAATT[G/A]	CACTCGAATTCAAGCACAAAGCACA
8563779	TATAAAGCTAGTTGTGCGACGC[A/T]	GAAGGTCAACAAGGGGTCAATT
14213357	TTATAGGCGACTGCTCCATTCA[G/A]	GACACACTTCCTTCATCCACTTACT
1914723	CTTTCGAAGCATCCACGCAG[T/C]	CAGTACTCCCTAACTTGTTTCTGG
2422721	GGTAGAAGTGGAATTGGGCCT[G/A]	GAGGTCACTTTTGGGCCTATCTTC
2797668	CATGTCAGTGCATCCGTCAC[A/G]	GAAACCGTCATGGAATTCCATTGGA
3020162	CGGATTCTTCTGTCATTCTCG[C/T]	CCCAGCAGTGAGATTACTTACTGAG
2228099	TTTCCATCCGCCACAAACGC[A/G]	ATAGCCCACCGCTGAACA
2286097	TGCTGGTCTCGCATCTGAAG[G/A]	CCAGTGGAAGATTATCCACATAGC

注:中括号中的碱基表示亲本差异 SNP 位点的 2 种碱基。
Note: Different bases in square brackets represent the SNPs of the parents.

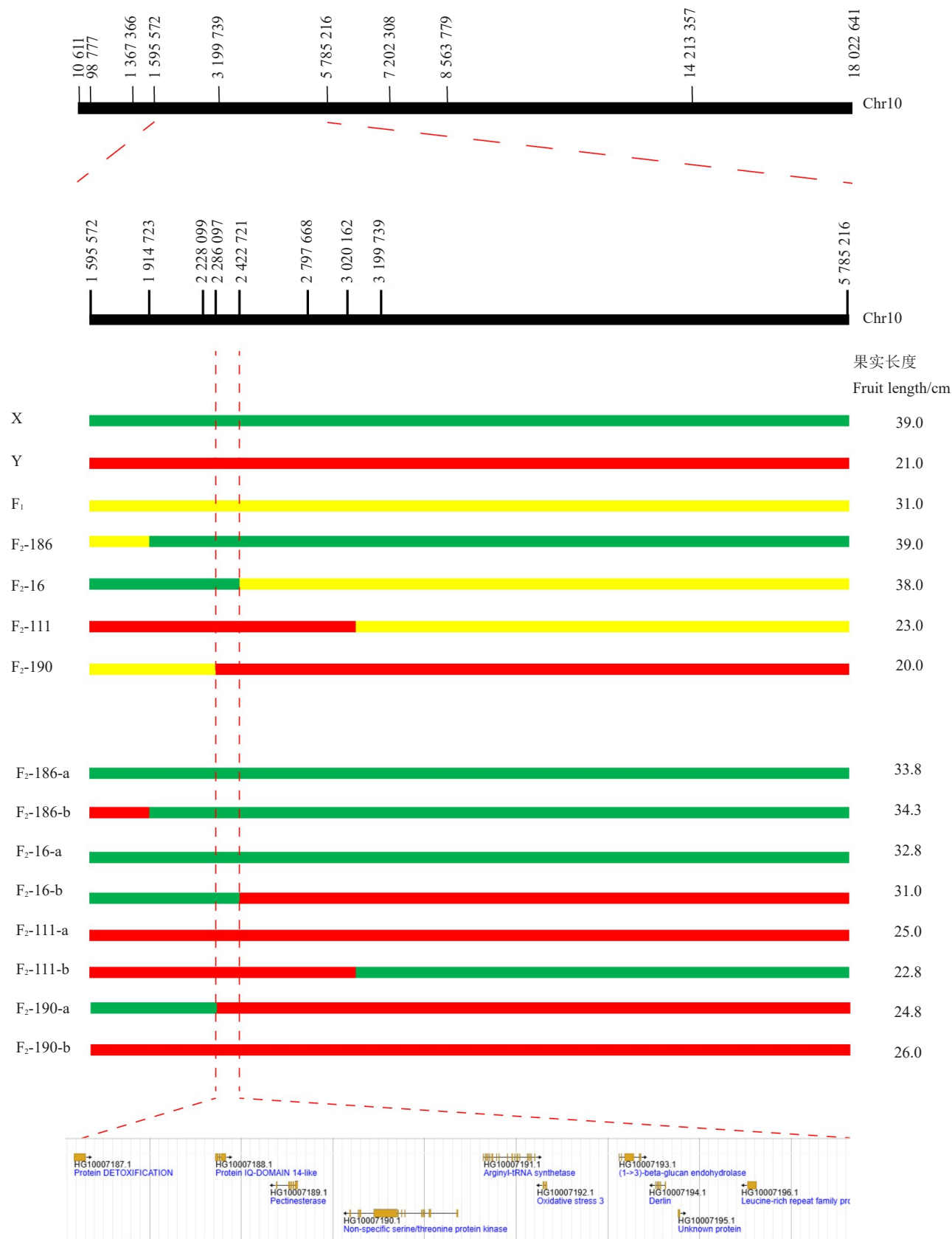


图3 瓠瓜果实长短基因的精细定位
Fig. 3 Fine mapping of gene controlling fruit length in bottle gourd

白编码基因(表 3),结合亲本材料重测序数据,发现 HG10007188、HG10007190、HG10007193 等 3 个基因在编码区存在导致氨基酸改变的非同义突变,该变异可能通过影响蛋白质功能与基因表达调控双重机制参与表型调控,因此这 3 个基因可能为调控瓠瓜果实长短发育的关键候选基因。

表 3 候选区间的基因信息
Table 3 Gene information of candidate interval

基因 ID Gene ID	功能注释 Function annotation	变异位置 Variation location	参考基因组 Reference genomic	等位变异 Allelic variation	CDS 突变类型 Type of CDS mutation
HG10007187	蛋白质解毒 Protein DETOXIFICATION				
HG10007188	蛋白质 IQ-DOMAIN14 样 ProteinIQ-DOMAIN14-like	2 347 101 2 347 670	C G	T T	非同义突变 Nonsynonymous mutation 非同义突变 Nonsynonymous mutation
HG10007189	果胶酯酶 Pectinesterase				
HG10007190	非特异性丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 Non-specific serine/threonine proteinkinase	2 369 459	C	T	非同义突变 Nonsynonymous mutation
HG10007191	精氨酸-tRNA 合成酶 Arginyl-tRNA synthetase				
HG10007192	氧化应激 3 Oxidativestress3				
HG10007193	(1->3)- β -葡聚糖内水解酶 (1->3)- β -glucanendohydrolase	2 403 434	C	T	非同义突变 Nonsynonymous mutation
HG10007194	德林 Derlin				
HG10007195	未知蛋白质 Unknown protein				
HG10007196	富含亮氨酸的重复家族蛋白/ 伸缩蛋白家族蛋白 Leucine-rich repeat family protein/ extensin family protein				

3 讨论与结论

目前,在茄科和葫芦科作物中,各种农艺性状的定位研究较多,在果实大小方面,已经鉴定到多个与番茄果实大小有关的基因,其中部分基因已被克隆,这些基因从细胞分裂、细胞大小、子房室数目等方面调控果实大小。在葫芦科作物中,许多与果实大小有关的位点被定位,部分基因被认为参与果实大小的调控^[6]。

Weng 等^[9]在多个黄瓜群体和 QTLs 模型中鉴定了 12 个与果实伸长相关的 QTLs 位点。Pan 等^[10]检测到 8 个与黄瓜果实大小有关的 QTLs,其中 FS5.2 对圆形果实影响最大。Gao 等^[11]预测了 3 个有关黄瓜果实大小和形状的候选基因。Monforte 等^[12]利用复合区间作图法,检测到 8 个与甜瓜果实大小相关的 QTLs。Lian 等^[13]通过全基因组重测序构建了 2 张高密度遗传图谱,在第 11 号染色体和第 5 号染色体上分别发现了 2 个与甜瓜果实大小有关的位点。通过重测序技术,Xie 等^[14]预测 Bhi10G00138 和 Bhi10G00196 为调控冬瓜果实大小的候选基因。相比于其他作物,瓠瓜在果实大小方面的研究相对滞后,汪颖等^[15]结合构建的遗传连

锁图谱,检测到了 24 个与瓠瓜果实形状相关的 QTLs。穆子涵等^[16]利用 BSA-Seq 方法鉴定出 3 个与瓠瓜果形相关的区域。Xu 等^[7]通过基因组组装,鉴定到 1 个控制瓠瓜果形的 QTL 位点。

笔者采用正向遗传学方法,以瓠瓜长果形材料 E22A509M-S 为母本、短果形材料 GB-16-S 为父本构建 F₂ 分离群体,进行瓠瓜果实长短性状的基因定位。通过 BSA-seq 分析和精细定位,在 10 号染色体上将控制瓠瓜长短的基因定位到 136.6 kb 区间内,包含 10 个蛋白编码基因,其中 HG10007188、HG10007190、HG10007193 等 3 个基因在编码区存在导致氨基酸改变的非同义突变。该变异可能通过影响蛋白质功能与基因表达调控双重机制参与表型调控,因此这 3 个基因可能为调控瓠瓜果实长短发育的关键候选基因。根据基因功能注释,HG10007188 属于 IDQ 蛋白家族,该家族成员是一种钙依赖性钙调蛋白结合蛋白,以往研究表明,番茄^[17]、西瓜^[18]、黄瓜^[19]和冬瓜^[20]中 IQD 蛋白家族成员与果实伸长相关;HG10007190 编码非特异性丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,该蛋白激酶主要通过磷酸化靶蛋白的丝氨酸/苏氨酸残基调节信号转导、植物生长发育及抵抗非生物胁迫等多种生命活动过程^[21-23];

HG10007193 为(1->3)- β -葡聚糖内水解酶,该水解酶可以催化木葡聚糖分子的断裂和连接,并改变植物细胞壁的纤维-木葡聚糖复合结构,使其成为细胞壁重塑的关键酶之一^[24]。

综上所述,笔者揭示了瓠瓜 10 号染色体在果实发育调控中的新位点,结合基因组注释与亲本重测序,筛选出该区间内包含 10 个编码基因,其中 HG10007188(IQ-DOMAIN14-like)在亲本间存在导致氨基酸改变的非同义突变。该基因属于钙依赖性钙调蛋白结合蛋白 IQD 家族,已在番茄、黄瓜、西瓜和冬瓜中被报道参与果实伸长调控,预测其可能是调控瓠瓜果实长短的关键候选基因。本研究结果为候选基因的功能验证与分子机制解析奠定了理论基础,同时也为瓠瓜果形改良的分子标记辅助选择提供了新型标记位点。

参考文献

- [1] 李艳伟,施俊生,汪宝根,等.浙江地方瓠瓜种质资源的表型鉴定与遗传多样性分析[J].植物遗传资源学报,2020,21(5):1135-1147.
- [2] 钦洁,张力,黄皓,等.广西瓠瓜种质资源调查收集与鉴定分析[J].中国瓜菜,2025,38(4):62-66.
- [3] 庞兆良,莫小平,罗华,等.瓠瓜砧木新品种雪峰强砧 1 号的选育[J].中国瓜菜,2020,33(5):66-68.
- [4] 李秉衡,袁野,童辉,等.不同砧木嫁接黄瓜亲和性分析及对生长和果实品质的影响[J].福建农业学报,2025,40(10):1040-1047.
- [5] 贺超英,王丽,严立新,等.果实起源与多样化的进化发育机制[J].中国科学:生命科学,2019,49(4):301-319.
- [6] 张婷婷,薛婉钰,刘娜,等.几种主要果菜类蔬菜果形遗传及其调控机制研究进展[J].园艺学报,2022,49(10):2189-2204.
- [7] Xu P, Wang Y, Sun F S, et al. Long-read genome assembly and genetic architecture of fruit shape in the bottle gourd[J]. The Plant Journal, 2021, 107(3):956-968.
- [8] Hill J T, Demarest B L, Bisgrove B W, et al. MMAPPR: Mutation mapping analysis pipeline for pooled RNA-seq[J]. Genome Research, 2013, 23(4):687-697.
- [9] Weng Y Q, Colle M, Wang Y H, et al. QTL mapping in multiple populations and development stages reveals dynamic quantitative trait loci for fruit size in cucumbers of different market classes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(9):1747-1763.
- [10] Pan Y P, Qu S P, Bo K L, et al. QTL mapping of domestication and diversifying selection related traits in round-fruited semi-wild Xishuangbanna cucumber (*Cucumis sativus* L. var. *xishuangbannensis*) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(7):1531-1548.
- [11] Gao Z H, Zhang H Y, Cao C X, et al. QTL mapping for cucumber fruit size and shape with populations from long and round fruited inbred lines[J]. Horticultural Plant Journal, 2020, 6(3):132-144.
- [12] Monforte A J, Oliver M, Gonzalo M J, et al. Identification of quantitative trait loci involved in fruit quality traits in melon (*Cucumis melo* L.) [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2004, 108:750-758.
- [13] Lian Q, Fu Q S, Xu Y Y, et al. QTLs and candidate genes analyses for fruit size under domestication and differentiation in melon (*Cucumis melo* L.) based on high resolution maps[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1):126.
- [14] Xie D S, Xu Y C, Wang J P, et al. The wax gourd genomes offer insights into the genetic diversity and ancestral cucurbit karyotype[J]. Nature Communications, 2019, 10(1):5158.
- [15] 汪颖,黄莉娟,徐沛,等.利用 SNP 标记定位瓠瓜果形相关性状 QTLs[J].分子植物育种,2020,18(14):4680-4686.
- [16] 穆子涵,吴晓花,李艳伟,等.基于 BSA 方法的瓠瓜果形相关性状主效 QTL 分析[J].分子植物育种,2021,22(13):4291-4296.
- [17] Wu S, Xiao H, Cabrera A, et al. SUN regulates vegetative and reproductive organ shape by changing cell division patterns[J]. Plant Physiology, 2011, 157(3):1175-86.
- [18] 豆峻岭,刘文革,赵胜杰,等.西瓜果实长圆的遗传及候选基因定位[J].中国瓜菜,2019,32(8):158-159.
- [19] Wei Q Z, Fu W Y, Wang Y Z, et al. Rapid identification of fruit length loci in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using next-generation sequencing (NGS)-based QTL analysis[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1):27496.
- [20] Cheng Z K, Liu Z G, Xu Y C, et al. Fine mapping and identification of the candidate gene BFS for fruit shape in wax gourd (*Benincasa hispida*) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(12):1-13.
- [21] Alderwick L J, Molle V, Kremer L, et al. Molecular structure of embra, a response element of serthr kinase signaling in mycobacterium tuber culosis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(8):2558-2563.
- [22] Faucher S P, Viau C, Gros P P, et al. The *prpZ* gene cluster encoding eukaryotic-type Ser/Thr protein kinases and phosphatases is repressed by oxidative stress and involved in *Salmonella enterica* serovar Typhi survival in human macrophages[J]. FEMS Microbiology Letters, 2008, 281(2):160-166.
- [23] Pereira S F F, Goss L, Dworkin J. Eukaryote-like serine/threonine kinases and phosphatases in bacteria[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2011, 75(1):192-212.
- [24] Wu D, Liu A, Qu X Y, et al. Genome-wide identification, and phylogenetic and expression profiling analyses, of *XTH* gene families in *Brassica rapa* L. and *Brassica oleracea* L.[J]. BMC Genomics, 2020, 21(1):782.