

# 笋瓜节间长发育逆转及其遗传模型研究

向成钢, 王长林, 王学香, 陈 花, 王迎杰

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘要:** 分别以短蔓型和长蔓型笋瓜材料为亲本构建6世代群体, 测量各群体不同节位节间长的变化, 对节间长性状进行遗传规律分析。研究表明: 节间长性状受核基因控制, F<sub>2</sub>群体的节间长性状在生长过程中存在发育逆转现象, 逆转时期发生在6~15节位之间。遗传模型分析结果显示, 在幼苗期和逆转期, 笋瓜的节间长受到2对主效基因控制, 符合E1模型, 主基因方差能解释F<sub>2</sub>群体方差的70%以上; 生长后期则受到主效单基因控制, 符合D4模型, 但主效基因效应不强, 只能解释F<sub>2</sub>群体方差的10%, 且环境因素对植株生长后期节间长具有明显影响。

**关键词:** 笋瓜; 节间长; 发育逆转

## Analysis on Internodes Length Development Reversal and Genetic Model of *Cucurbita maxima*

XIANG Cheng-gang, WANG Chang-lin, WANG Xue-xiang, CHEN Hua, WANG Ying-jie

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** Genetic population derived from a line 'Agol' (dwarf) and 'Xue1' (vine) was used to analyze the inheritance of internode length in *Cucurbita maxima*. The result showed that dwarf and vine was determined by nuclear genes. Developmental reversal of dominance were found in this study. The genetic model showed that the internode length were controlled by two major gene (genetic model E1) in early development and reversal of dominance stage, and the major gene could explain more than 70% variation. But in the late development stage, it was controlled by a single gene (genetic model D4), which explaining 10% variation. The results also proved that in late development stage environment it had significantly effect on internode length development. This study would provide more information for dwarf-type genetic mechanism also the results would lay a good foundation for *Cucurbita maxima* dwarf-type breeding.

**Key words:** *Cucurbita maxima*; internode length; developmental reversal of dominance

笋瓜 (*Cucurbita maxima* Duchesne) 是南瓜属中的一个重要栽培种, 在世界各地广泛栽培<sup>[1]</sup>。合理株型对提高产量具有重要意义, 南瓜属中矮生型南瓜 (植株无明显主蔓, 呈丛生状) 和短蔓型西葫芦 (有明显主蔓, 但主蔓节间短缩, 伸长极缓慢) 已在生产中应用。由于矮生型、短蔓型品种可以密植, 更

有利于提高整体光合利用率, 从而提高总产量, 并且便于机械化采收; 而长蔓型植株一方面光合利用率相对较低, 另一方面在植株生长过程中需要整枝、压蔓或人工搭架、吊绳、绕蔓等, 需要投入更多的劳动量<sup>[2-4]</sup>, 不适宜机械化操作。目前对南瓜属株高的研究在西葫芦和南瓜上已有较多报道<sup>[3-10]</sup>, 而在笋

收稿日期: 2013-03-28 修回日期: 2013-06-13 网络出版日期: 2013-12-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131219.1114.010.html>

基金项目: 中国农业科学院基本科研业务费预算增量项目 (2013ZL10); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201303112); 国家科技支撑计划 (2012BAD02B03); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (2060302-2-12); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

第一作者研究方向为蔬菜育种。E-mail: z0501080535@126.com

通信作者: 王长林, 主要从事南瓜遗传育种及相关技术研究工作。E-mail: wangchanglin@caas.cn

瓜上研究相对较少。在西葫芦和南瓜上短蔓、矮生对长蔓表现为单基因控制的显性性状,并且节间长受节间细胞数目和单个细胞长度的共同控制,且植物激素对节间长起着重要的调控作用<sup>[11]</sup>。在笋瓜上的研究认为,存在 2 对非显性基因对节间长进行控制,且在发育过程中存在显性发育逆转现象 (developmental reversal of dominance), 即植株在发育前期表现出一个亲本的特性,而在发育后期表现出另一个亲本的特性<sup>[3,11-12]</sup>。但具体的逆转时期及相应的遗传模型及遗传参数则无进一步报道。

本试验以 1 个短蔓型和 1 个长蔓型笋瓜材料为亲本,构建了 6 世代临时遗传群体,通过对不同节位节间长的测量,分析笋瓜发育逆转的遗传模型,并对不同生长时期的遗传参数进行分析,从而为短蔓型笋瓜的选育工作提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

$P_1$  为来自欧洲的短蔓型自交系 Agol,  $P_2$  为长蔓型自交系雪 1。试验所需的 6 世代群体于 2011 年春季和秋季在中国农业科学院蔬菜花卉研究所廊坊试验农场配制,分别构建正反交  $F_1$ 、 $BC_1$ 、 $BC_2$  及  $F_2$ 。

### 1.2 试验方法

6 世代群体于 2012 年 3 月 14 日播种,3 月 31

日定植于廊坊试验农场大棚内。 $P_1$  及  $P_2$ 、正交  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$ )、反交  $F_1$  ( $P_2 \times P_1$ ) 各定植 32 株,  $BC_1$ 、 $BC_2$  各定植 48 株,  $F_2$  定植 344 株。株行距 0.5 m  $\times$  1.2 m。采用随机区组设计,各世代均设 3 次重复。整个生长期按照常规生产管理。

2012 年 7 月 10 日收瓜后,选取 25 节位以下节间均充分伸长且能完整测得数据的植株,舍弃断株,将植株连根拔起,量取各个单株 1~5 节、6~10 节、11~15 节、16~20 节、21~25 节的长度。

### 1.3 数据分析

采用 EXCEL 对数据进行初步分析,使用 6 世代联合分析软件中的 IECM 算法进行遗传模型分析并计算相应遗传参数。

## 2 结果与分析

去除在生长过程中因多种病害导致枯死及人工误操作导致主蔓折断的植株,最终实际测得  $P_1$  20 株、 $P_2$  25 株、正交  $F_1$  27 株、反交  $F_1$  21 株、 $BC_1$  31 株、 $BC_2$  34 株、 $F_2$  269 株。

### 2.1 正反交对 $F_1$ 节间长的影响

对正反交  $F_1$  不同分段节位平均每 5 节位节间长数据进行差异性检验 (表 1)。结果表明:供试材料各段节间长的差异均无统计学意义,说明节间长这一性状在本试验中表现为受核基因组控制,与胞质遗传无关。

表 1 正反交对  $F_1$  节间长的影响

Table 1 Effect of orthogonal and back crossing on internode length of  $F_1$

项目 Item	节位 Nodes					综合均值 General average
	1~5	6~10	11~15	16~20	21~25	
正交 $F_1$ Orthogonal crossing $F_1$	4.81 a	14.44 a	59.56 a	66.56 a	66.15 a	42.30 a
反交 $F_1$ Back crossing $F_1$	5.14 a	14.95 a	55.86 a	61.48 a	62.00 a	39.96 a
$F$ 检验 $F$ test	0.29	0.40	0.05	0.29	0.11	0.10
$T$ 检验 $T$ test	0.11	0.30	0.08	0.09	0.12	0.09

同一列内相同小写字母表示差异不显著

The same small letter means significant difference

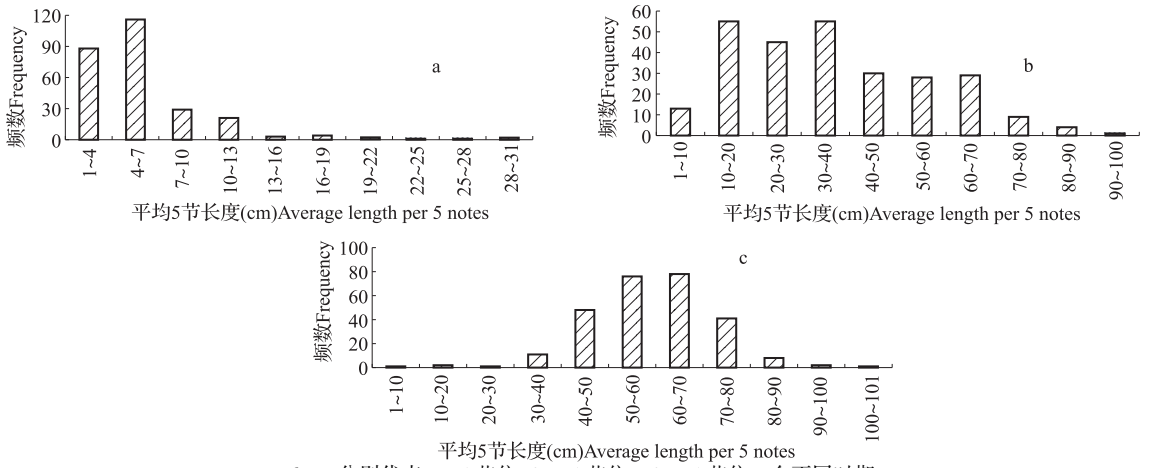
### 2.2 发育逆转时期分析

从图 1 可知,  $P_2$  和  $F_1$  均有一个显著的节间长变长过程,但  $P_2$  的节间长变长发生在 1~10 节期间,10 节位以后其节间长达到稳定,而  $F_1$  则是在 15 节位以后才达到稳定。短蔓亲本  $P_1$  在生长过程中节间长持续增加,但增幅很小。 $F_1$  在其发育过程中存在一个明显的逆转现象,该逆转主要发生在 6~15

节位期间。在 1~5 节位,  $F_1$  表现为短蔓性状,其节间长接近于短蔓亲本  $P_1$ ,而在 6~15 节位期间,  $F_1$  的节间长开始显著增加,15 节位以后趋近于长蔓亲本  $P_2$ 。

虽然在 1~5 节位  $F_1$  偏向于  $P_1$ ,但 2 组数据间的差异有统计学意义 ( $P < 0.05$ ),6~15 节二者间的节间长差异仍然有统计学意义 ( $P < 0.05$ ),到 16 节





a、b、c 分别代表 1~5 节位、6~15 节位、16~25 节位 3 个不同时期

a, b, and c represent three development stage in this experiment, 1-5 nodes, 6-15 nodes, and 16-25 nodes

图 2 3 个不同发育时期 F<sub>2</sub> 5 节位平均节间长频数分布图

Fig. 2 Frequency distribution of 5 nodes average length of three development stage

表 3 不同时期各个遗传模型 AIC 值

Table 3 AIC of different genetic model in three development stage

模型 Model	模型代号 Model code	1~5 节位 1-5 nodes	6~15 节位 6-15 nodes	16~25 节位 16-25 nodes
1 对主基因 1 pair of major gene model	A1	2238	2733	3431
	A2	2558	2731 *	3508
	A3	2238	3404	3656
	A4	2701	3205	3438
2 对主基因 2 pairs of major gene model	B1	2198	3297 *	3384
	B2	2206	3489	3449
	B3	2547	3595	3601
	B4	2521	3488	3549
	B5	2205	3636	3650
	B6	2196	3641	3648
多基因 Polygene model	C0	2344	3484	3394
	C1	2368	3508	3424
1 对主基因 + 多基因 1 pair of major gene + polygene model	D0	2208	3456	3397
	D1	2196	3452	3380 *
	D2	2194	3450 *	3378 *
	D3	2205	3461	3392
	D4	2362	3484	3378 *
2 对主基因 + 多基因 2 pairs of major gene + polygene model	E0	2208	3456	3383
	E1	2170 *	3450 *	3382
	E2	2172	3456	3426
	E3	2374	3465	3408
	E4	2392	3496	3432
	E5	2168 *	3459	3428
	E6	2424	3475	3434

\* 备选遗传模型 \* Optional genetic model

表 4 1~5 节位备选模型的适合性检验

Table 4 Test of goodness-fit-of-fit in the two selected genetic model on nodes 1-5

模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$nW^2$	$D_n$
E1	P <sub>1</sub>	1.39(0.24)	4.28(0.04)	13.80(0.00)	0.788(>0.05)	0.362(>0.05)
	P <sub>2</sub>	5.91(0.02)	11.84(0.00)	18.91(0.00)	1.682(>0.05)	0.370(>0.05)
	F <sub>1</sub>	0.34(0.56)	1.29(0.26)	46.17(0.00)	0.857(>0.05)	0.319(>0.05)
	BC <sub>1</sub>	1.49(0.22)	3.86(0.05)	9.77(0.00)	0.620(>0.05)	0.311(>0.05)
	BC <sub>2</sub>	0.69(0.41)	0.26(0.61)	1.40(0.24)	0.192(>0.05)	0.210(>0.05)
	F <sub>2</sub>	0.03(0.86)	2.12(0.15)	26.28(0.00)	1.840(>0.05)	0.188(>0.05)
E5	P <sub>1</sub>	3.88(0.05)	7.16(0.01)	9.52(0.00)	0.994(>0.05)	0.415(>0.05)
	P <sub>2</sub>	8.60(0.00)	14.34(0.00)	14.37(0.00)	1.883(>0.05)	0.393(>0.05)
	F <sub>1</sub>	0.31(0.58)	1.47(0.23)	49.13(0.00)	0.901(>0.05)	0.326(>0.05)
	BC <sub>1</sub>	0.70(0.41)	2.41(0.12)	9.28(0.00)	0.499(>0.05)	0.285(>0.05)
	BC <sub>2</sub>	1.50(0.23)	1.24(0.27)	0.05(0.83)	0.413(>0.05)	0.207(>0.05)
	F <sub>2</sub>	32.42(0.00)	49.93(0.00)	38.57(0.00)	6.421(>0.05)	0.278(>0.05)

括号内数字表示差异显著性水平,下同 Numerical value in the brackets means the significant level,the same as below

从表 4 可见,3 个不同发育阶段存在不同的备选遗传模型,1~5 节位备选模型为 E1、E5;6~15 节位备选模型为 A2、B1、D2、E1;16~25 节位备选模型为 D2、D4。对 1~5 节位的 E1 和 E5 模型进行检验(表 4)。

由表 4 可见,在所有检测指标中,E5 达到显著性的个数为 11 个,而 E1 达到显著性的个数只有 8 个,特别是在分离群体 F<sub>2</sub> 部分,E5 的 3 个适合性均匀分布检测指标  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$  均为显著,故排除 E5,接受 E1 为 1~5 节位最适模型。6~15 节位情况比较复杂,备选模型包括 A、B、D、E 类模型,故首先通过似然比测验鉴定多基因的存在性。

$$L = \prod_{j=1}^{n1} f(y_{1j}; \mu_1, \sigma_e^2) \prod_{j=1}^{n2} f(y_{2j}; \mu_2, \sigma_e^2) \prod_{j=1}^{n3} f(y_{3j}; \mu_3, \sigma_e^2) \prod_{i=1}^{n6} \sum_i p_i f_i(y_j)$$

公式中  $\mu_1$ 、 $\mu_2$ 、 $\mu_3$  分别为 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub> 的群体分布平均数, $y_{1j}$ 、 $y_{2j}$ 、 $y_{3j}$  分别为 3 个群体的观察值,n1、n2、n3 分别为 3 个群体的样本容量。构造无效假设 H<sub>0</sub>:  $\sigma^2 = \sigma_e^2$  (不存在多基因)和备择假设 H<sub>A</sub>:  $\sigma^2 > \sigma_e^2$  (存在多基因,多基因遗传方差  $\sigma_{pg}^2 = \sigma^2 - \sigma_e^2$ )。计算 2 种假设下的似然函数极大值 L<sub>0</sub> 和 L<sub>A</sub> (代入 A1 模型的极大似然函数值和 C0 模型下的极大似然函数值)。LnL<sub>0</sub> = -1362.81, LnL<sub>A</sub> = -1732.18,  $\lambda = 2(LnL_A - LnL_0) \sim \chi^2$  计算得  $\lambda = 369.37 > \chi^2$ , 推翻无效假设 H<sub>0</sub>, 接受备择假设 H<sub>A</sub>。即 6~15 节位接受多基因控制假设,故推翻 A2、B1。对 D2 和 E1 模型进一步进行适合性检验(表 5)。

由表 5 可见,D2 达到显著性的个数明显较 E1 多,特别是在分离群体 BC<sub>1</sub> 部分,D2 的 2 个适合性均匀分布检测指标  $U_1^2$ 、 $U_2^2$  均为显著,故排除 D2,接受 E1 为 6~15 节位最适模型。

对 16~25 节位的 D2 和 D4 模型进行适合性检验,发现 2 个模型无明显区别,故对成分分布进行卡方检验,以便确定最适模型。

对于 D2 模型,F<sub>2</sub> 分布应符合以下正态分布:

$$x_{6i} \sim \frac{1}{4}N(\mu_{61}, \sigma_5^2) + \frac{1}{2}N(\mu_{62}, \sigma_5^2) + \frac{1}{4}N(\mu_{63}, \sigma_5^2)$$

而对于 D4 模型,F<sub>2</sub> 成分分布则适合以下分布:

$$x_{6i} \sim \frac{1}{4}N(\mu_{61}, \sigma_6^2) + \frac{3}{4}N(\mu_{62}, \sigma_6^2)$$

本试验中,在 D2 模型下算得  $\mu_{61} = 51.48$ ,  $\mu_{62} = 61.30$ ,  $\mu_{63} = 61.34$ , N = 269,  $\sigma_5^2 = 91.32$ ; 在 D4 模型下算得  $\mu_{61} = 51.44$ ,  $\mu_{62} = 61.33$ , N = 269,  $\sigma_6^2 = 53.41$ 。

对 F<sub>2</sub> 观察值成分分布与理论分布卡方分析结果见表 6,由表 6 可知,在 D2 与 D4 模型下,卡方值差异均具有统计学意义,无法从成分分布挑选出最适模型。使用模型似然比进行卡方检验,16~25 节位 D2 模型和 D4 模型最大似然值分别为 -1681.2090 和 -1681.2086。计算得  $\chi^2 = 0.00$ ,说明 2 个模型之间差异无统计学意义。在 16~25 节位主基因方差占遗传总方差实际只达到 10.94%,故在这里讨论 D2 还是 D4 模型实际意义不大,鉴于 16~25 节位中,F<sub>2</sub> 峰值频数分布基本与 P<sub>2</sub> 重合(表 2),故在此接受 D4 模型(显性效应等于加性效应)。



表 5 6~15 节位备选模型的适合性检验

Table 5 Test of goodness-fit-of-fit in the two selected genetic model on nodes 6-15

模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW^2$	$D_n$
D2	P <sub>1</sub>	2.91(0.09)	0.37(0.54)	17.46(0.00)	1.507(>0.05)	0.566(>0.05)
	P <sub>2</sub>	1.13(0.29)	0.50(0.48)	1.67(0.20)	0.198(>0.05)	0.144(>0.05)
	F <sub>1</sub>	0.79(0.37)	1.42(0.23)	1.73(0.19)	0.178(>0.05)	0.172(>0.05)
	BC <sub>1</sub>	9.98(0.00)*	9.10(0.00)*	0.03(0.87)	0.997(>0.05)	0.281(>0.05)
	BC <sub>2</sub>	0.00(0.97)	0.00(0.99)	0.02(0.90)	0.017(>0.05)	0.064(>0.05)
	F <sub>2</sub>	0.52(0.47)	1.26(0.26)	2.89(0.09)	0.262(>0.05)	0.072(>0.05)
E1	P <sub>1</sub>	0.02(0.89)	1.83(0.18)	23.86(0.00)	1.240(>0.05)	0.445(>0.05)
	P <sub>2</sub>	0.00(0.97)	0.08(0.77)	1.71(0.19)	0.067(>0.05)	0.088(>0.05)
	F <sub>1</sub>	0.63(0.43)	1.24(0.27)	1.88(0.17)	0.159(>0.05)	0.165(>0.05)
	BC <sub>1</sub>	0.00(0.98)	0.14(0.71)	1.90(0.17)	0.061(>0.05)	0.117(>0.05)
	BC <sub>2</sub>	0.32(0.57)	0.48(0.49)	0.34(0.56)	0.052(>0.05)	0.084(>0.05)
	F <sub>2</sub>	0.00(0.97)	0.00(0.98)	0.00(0.98)	0.072(>0.05)	0.047(>0.05)

表 6 16~25 节位成分分布适合性卡方检验

Table 6 Tests of fitness for component distribution in two selected models on nodes 16-25

模型 Model	世代 Generation	基因型 Genotype	估计基因型值 Estimated genotype value	估计基因型占总群体比例 Estimated segregation ratio	预期比 Expectation ratio	$\chi^2$
D2	F <sub>2</sub>	AA	68.5	0.25	1	1.14
		Aa	59.33	0.50	2	0.03
		aa	5.45	0.25	1	3.16
D4	F <sub>2</sub>	AA	67.13	0.25	1	0.75
		Aa	53.02	0.75	2	2.12
		aa	0.00	0.00	1	13.24

根据  $AIC$  值,进行适合性检验、多基因存在性检验、成分分布检验等最终得出各不同发育时期的遗传模型,1~5、6~15 节位时期最适模型均为 E1,16~25 节位时期则选择 D4 作为遗传模型。基于最适模型,对各个时期最适模型 F<sub>2</sub> 的二阶遗传参数进行计算,结果见表 7。从表 7 可以看出,在不同发育时期节间长受到不同遗传模型的控制。在中低节位下(1~5、6~15),节间长受到 2 对主效基因的控制,2 对主效基因加性效应值相等而显性效应值不同,并且 2 对主效基因之间存在互作现象。在这

2 个时期主基因方差分别能解释植株的节间长总方差的 73.4% 和 86.26%,可见这一时期主基因对于节间长的控制作用极为明显,而环境方差占总方差的比例较小,说明这一时期环境对节间长影响不大。而在高节位(16~25)阶段,节间长受到一个主基因控制且该主基因方差只能解释总方差的 10.94%,与中低节位相比主基因的效应明显降低,该时期主基因的效应被明显抑制,而环境对节间长的影响显著升高。无论是哪个发育时期,始终存在微效基因效应,且这种微效基因效应在高节位比重增加。

表 7 各个时期最适模型下遗传参数估计

Table 7 Genetic parameters estimated for the most fitting model of different development stage

节位 Nodes	模型 Model	m	aA	aB	dA	dB	[a]	[d]	$\sigma_e^2$	$\sigma_{mg}^2$	$\sigma_{pg}^2$	$\sigma_{j_2}^2$	$h_{mg}^2(\%)$	$h_{pg}^2(\%)$
1~5	E1	8.01	4.30	4.3	-3.81	0.83	1.07	2.04	3.63	14.12	1.48	19.23	73.4	7.7
6~15	E1	25.65	5.57	5.57	11.55	18.44	-20.39	1.93	33.13	341.44	21.26	395.83	86.26	5.4
16~25	D4	38.5	-10.26				-20.13	30.7	98.29	18.66	53.63	170.58	10.94	31.4

$$\sigma_c^2 = \sigma_{mg}^2 + \sigma_{pg}^2$$

### 3 结论与讨论

本试验通过对已构建的 6 世代群体植株节位的分段测量,表明节间长这一性状是一个受核基因组控制的性状,且在发育过程中存在发育逆转现象,发育逆转时期一般发生在 6~15 节位之间,之后节间长达到稳定。

对不同节位构建出的遗传模型显示:在 1~5、6~15 节位节间长度受到 2 个主效基因的共同控制,且主基因能解释总方差的 70% 以上,之后 16~25 节位节间长则表现为单主效基因和多基因共同控制,且主效基因对节间长控制力减弱,这一时期节间长更多的是受到环境的影响。

逆转的本质属于一种基因表达的时空调控,但目前南瓜属上相关的研究很少,目前在南瓜属作物上发现存在逆转现象的除了节间长之外还有皮色,一般表现为宽深色条纹对窄淡条纹的逆转<sup>[13]</sup>。而在其他物种上对于逆转现象在实际生产中早有应用,比如喷施外源激素对黄瓜进行性别逆转<sup>[14]</sup>或通过控制光温条件对大白菜发育进行控制<sup>[15]</sup>等,但逆转的分子机制还有待进一步研究。

对西葫芦和南瓜的研究显示:节间长度受到细胞分裂及细胞伸长的共同控制,且发现节间长往往对一些外源植物激素如赤霉素等非常敏感,可见在生长过程中控制节间长的因素比较复杂,或许这也可以部分解释在生长后期环境对节间长度影响增大<sup>[11,16]</sup>。本试验中在植株发育前期双主效基因能提供很强的控制力,但随着生长发育,主基因逐渐被抑制,进而使节间长受到更多因素的影响。截至目前只克隆到南瓜上一个关于株高的 *cmv1* 基因,该基因被证明与 NADPH 酶有关<sup>[10]</sup>,但从本试验来看发育逆转的机制肯定不止这一个酶在起作用,进一步的研究应该采用一种动态的、连续调查的方法,以 RNA 时空表达差异为切入点,以便进一步明确株高发育逆转的机制。

与西葫芦和南瓜相比,笋瓜的节间长表现出一种动态变化的过程,这无疑为选育笋瓜短蔓品种提出更高要求,对于短蔓品种的选育必须观察到至少 15 节位以后,而且笋瓜的节间长很可能是一种属于环境敏感型性状。因此,在短蔓型笋瓜的栽培中还应考虑环境的作用。

#### 参考文献

- [1] 周俊国,李新峥,朱月林,等. 蔓生型南瓜资源部分植物学数量性状的评价探讨[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(1):30-34
- [2] Ferriol M, Pico B. Winter Squash[J]. Hand Plant Breed,2008,1(4):317-349
- [3] Edelstein M, Paris H S, Nerson H. Dominance of bush growth habit in spaghetti squash (*Cucurbita pepo*) [J]. Euphytica,1989,43:253-257
- [4] Wu T, Zhou J H, Zhang Y F, et al. Characterization and inheritance of a bush-type in tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) [J]. Sci Hort,2007,114(1):1-4
- [5] 周祥麟,李海真. 中国南瓜无蔓性状的遗传性及其生产利用的研究[J]. 山西农业科学,1991(1):1-6
- [6] Paris H S, Edelstein M. Same gene for Bush growth habit in *Cucurbita pepo* ssp. *pepo* as in *C. pepo* ssp. *ovifera* [J]. Cucurbit Genet Coop Rep,2001,24:80-81
- [7] 虞慧芳,曹家树,武涛. 无蔓南瓜对外源 GA<sub>3</sub> 处理的生理反应[J]. 园艺学报,2006,3(6):1331-1334
- [8] Wu T, Cao J S. Differential gene expression of tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) bush mutant during internode development [J]. Sci Hort,2008,117:219-224
- [9] 王深浩,李海真,张忠华,等. 南瓜矮生基因 *Bu* 的比较定位[J]. 园艺学报,2011,38(1):95-100
- [10] Wu T, Cao J S. Molecular cloning and expression of a bush related *CmVI* gene in tropical pumpkin [J]. Mol Biol Rep,2010,37(2):649-65
- [11] 武涛,秦智伟,周秀艳,等. 葫芦科作物矮化突变体的遗传学及细胞生理学研究进展[J]. 中国蔬菜,2009(24):1-6
- [12] Denna D W, Munger H M. Morphology of the bush and vine habits and the allelism of the bush genes in *Cucurbita maxima* and *C. pepo* squash [J]. Proc Am Soc Hort Sci,1963,82:370-377
- [13] Paris H S. Genes for 'reverse' fruit striping in squash (*Cucurbita pepo*) [J]. J Hered,2009,100(3):371-379
- [14] 孙义甫. GA<sub>3</sub> 对乙烯利抑制黄瓜苗生长的逆转效应[J]. 长江蔬菜,1996(4):17-20
- [15] 赵金芳. 大白菜发育逆转的温光诱导条件及其效应研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2001
- [16] Singh D. Inheritance of certain economic characters in the squash, *Cucurbita maxima* Duch [M]. Minnesota; Minnesota Agricultural Experiment Station,1949,186:30