

DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2025.0716

蛇甜瓜果实形态建成的激素和转录组分析

王庆涛^{1,2}, 唐伶俐^{1,3}, 贺玉花¹, 田梅⁴, 徐永阳¹, 孔维虎¹,
张健¹, 赵文华¹, 卢克云¹, 赵光伟^{1,3}

(1. 中国农业科学院郑州果树研究所 郑州 450009; 2. 根河市农牧科技事业发展中心 内蒙古根河 022350;
3. 中国农业科学院中原研究中心 河南新乡 453500; 4. 宁夏农林科学园艺研究所 银川 750004)

摘要: 蛇甜瓜(*Cucumis melo* var. *flexuosus*)是适合酱渍加工的独特甜瓜变种,在我国广泛栽培。本研究旨在通过解析不同果实发育时期的激素含量变化和转录组特征,挖掘调控果实形态建成的关键遗传因子,为甜瓜品质改良提供理论依据。以蛇甜瓜 551 为材料,设置 5 个关键发育时期:授粉前 5 d(ZF5, -5 DAP)、开花当日(Z0, 0 DAP)、授粉后 9 d(Z9, 9 DAP)、授粉后 15 d(Z15, 15 DAP)和授粉后 25 d(Z25, 25 DAP),采集果肉组织进行激素含量测定和 RNA-Seq 分析。结果表明,不同时期转录组分析共鉴定到 12 052 个差异表达基因(DEGs),其中 37 个基因与激素生物合成及信号转导相关。GO 富集显示,DEGs 主要参与膜系统构建和 DNA 结合转录调控。KEGG 分析揭示 DEGs 显著富集于次生代谢产物生物合成、植物激素信号转导和氨基酸代谢等通路。在激素含量测定中,IAA 主要在果实发育前期参与调控果实膨大,GA24 和 cZR 也参与调控果实的前期发育。值得注意的是,生长素、赤霉素和细胞分裂素信号途径相关基因呈现动态表达特征,其中 Z0~Z9 阶段,AUX/IAA 基因的表达式差异为 2~3 倍。综上,植物激素信号网络在蛇甜瓜 551 果实纵向生长中发挥核心调控作用,其中生长素信号枢纽基因 AUX/IAA(MELO3C012951、MELO3C012952)与 SAUR(MELO3C002378)在果实快速伸长期(Z0~Z15)呈梯度表达模式,表明这些基因可能通过调控细胞扩张驱动果实形态建成。

关键词: 甜瓜;果实发育;转录组分析;差异表达基因;植物激素

中图分类号: S652 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-2871(2026)05-023-09

Hormonal and transcriptomic analysis of fruit development in snake melon

WANG Qingtao^{1,2}, TANG Lingli^{1,3}, HE Yuhua¹, Tian Mei⁴, XU Yongyang¹, KONG Weihu¹, ZHANG Jian¹, ZHAO Wenhua¹, HU Keyun¹, ZHAO Guangwei^{1,3}

(1. Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, Henan, China; 2. Nongmu Technology Development Center of Genhe City, Genhe 022350, Inner Mongolia, China; 3. Zhongyuan Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453500, Henan, China; 4. Institute of Horticulture, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan 750004, Ningxia, China)

Abstract: Snake melon (*Cucumis melo* var. *flexuosus*) is a unique melon variety suitable for pickling and widely cultivated in China. Using snake melon 551 as material, this study aimed to identify key genetic factors regulating fruit morphogenesis by analyzing the change of hormonal content and transcriptomic characteristics at different fruit development stages, thereby providing a theoretical basis for melon quality improvement. Five key developmental stages of snake melon 551 were established: 5 days before pollination (ZF5, -5 DAP), day of flowering (Z0, 0 DAP), 9 days after pollination (Z9, 9 DAP), 15 days after pollination (Z15, 15 DAP), and 25 days after pollination (Z25, 25 DAP). Flesh tissue was collected for hormonal content measurement and RNA-Seq analysis. DESeq2 was used to screen differentially expressed genes (DEGs). GO functional annotation, KEGG pathway, and WGCNA analyses were employed to identify key metabolic pathways, and qRT-PCR was used to validate the expression patterns of core genes. The results showed that transcrip-

收稿日期:2025-10-14;修回日期:2026-01-06

基金项目:河南省科技攻关计划(252102110298);河南省重大科技专项(221100110400);国家现代农业产业技术体系(CARS-25-2025-G6);中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2025-ZFRI);西瓜甜瓜优质多抗新品种选育及绿色高效栽培技术与示范(NKYGZL-2026-09)

作者简介:王庆涛,男,硕士,研究方向为甜瓜遗传与育种。E-mail:179558400@qq.com

通信作者:唐伶俐,女,助理研究员,研究方向为甜瓜遗传与育种。E-mail:tanglingli@caas.cn

tome analysis across different stages identified a total of 12 052 DEGs, among which 37 genes were related to hormone biosynthesis and signal transduction. GO enrichment revealed that DEGs were primarily involved in membrane system construction and DNA-binding transcription regulation. KEGG analysis indicated these genes were significantly enriched in pathways such as secondary metabolite biosynthesis, plant hormone signal transduction, and amino acid metabolism. Hormonal assays showed that IAA mainly regulated fruit expansion in the early developmental stage, while GA24 and cZR also participated in regulating early fruit development. Notably, genes related to auxin, gibberellin, and cytokinin signaling pathways exhibited dynamic expression patterns. During the Z0-Z9 stage, the expression difference of *AUX/IAA* genes was 2-3 fold. The plant hormone signaling network plays a core regulatory role in the longitudinal growth of snake melon 551 fruit. Specifically, the auxin signaling hub genes *AUX/IAA* (MELO3C012951, MELO3C012952) and *SAUR* (MELO3C002378) showed a gradient expression pattern during the rapid fruit elongation period (Z0-Z15), suggesting these genes may drive fruit morphogenesis by regulating cell expansion.

Key words: Melon; Fruit development; Transcriptome analysis; Differential expressed gene; Plant hormone

果实发育可分为坐果期、生长期和成熟期3个关键阶段^[1]。随着发育进程的推进,果实内部细胞呈现不同的形态特征。从细胞生物学视角分析,果实的形态建成始于高活性的细胞增殖阶段,其中坐果期的细胞分裂速率直接影响器官大小,表型观察表明,该时期细胞丰度与最终果实体积呈显著正相关。值得关注的是,甜瓜子房形态建成主要受遗传因素主导,受环境因素干扰较小^[2]。

果实生长发育早期以细胞数目增加为主,后期转为细胞体积膨大,不同物种在该阶段的调控网络存在显著差异,如番茄等肉质果实会经历典型的细胞膨大期,而柑橘类果实呈现多层细胞分化的特殊模式^[3]。研究表明,授粉后果实发育初期细胞的增殖期持续时长是决定最终细胞形态特征的关键因素^[4]。此阶段由生长素(auxin/IAA)、细胞分裂素(cytokinin/CK)与赤霉素(gibberellin/GA)协同调控细胞周期进程并促进细胞径向扩张,在果实形态建成的关键发育阶段发挥核心调控作用^[5],其中 Auxin/IAA 通过激活 ARF 转录因子调控细胞分裂,GA 则通过调控 DELLA 蛋白降解促进细胞扩张^[6]。组织细胞形态学分析表明,甜瓜果实大小取决于内部细胞数量和细胞体积,且与细胞体积呈正相关^[7]。成熟期早晚也影响果实大小,其调控机制表现出显著的果实类型特异性。乙烯(ethylene)作为典型气态激素,被证实通过 EIN3/EIL 信号通路主导呼吸跃变型果实的成熟进程;而非呼吸跃变型果实成熟受 ABA-JAZ 与 IAA-ARF 模块的动态平衡调控^[8]。值得注意的是,多组学分析揭示各类激素间存在复杂的级联放大效应,如乙烯前体 ACC 合成可激活 JA 信号转导,这种交叉对话网络(cross-talk network)为多维调控果实成熟奠定了分子基础。

果实形态发育机制解析是植物发育生物学研

究的重要方向。以葫芦科作物甜瓜(*Cucumis melo* L.)为研究对象,其丰富的果型变异为探究果实形态建成机制提供了理想模型。目前针对西瓜、黄瓜等近缘作物的果实发育研究已取得重要进展,然而,甜瓜作为园艺生产上的一种重要经济作物,其果长调控机制仍缺乏系统性研究。鉴于此,笔者选取长果型种质资源蛇甜瓜 551 为材料,结合不同发育阶段的动态转录组分析与激素含量测定,研究植物激素信号转导通路关键基因的动态表达特征,以揭示植物激素在蛇甜瓜果实纵向伸长中的核心调控作用,并构建生长素与赤霉素协同介导的蛇甜瓜果实伸长生长的分子网络模型,以期深化对园艺作物果实形态建成机制的理论认识,也为甜瓜分子辅助育种提供新的候选基因和调控靶点。

1 材料与方法

1.1 材料种植及处理

蛇甜瓜 551 (*Cucumis melo* var. *flexuosus*) 是从国家西甜瓜中期库引种后(编号:ZTG00906)经连续多代自交而来,属厚皮甜瓜 *flexuous* 变种。试验材料种植于中国农业科学院郑州果树研究所新乡试验基地。果实长度可达 150 cm,在授粉 25 d 时果实已基本成形。采集同一天授粉的果实,调查表型数据和取样。根据果实生长发育期分为以下 5 个时期:开花前 5 d (ZF5, 提前观察从子房花苞到开花所需时间判断该取样时期)、开花当日 (Z0)、授粉后 9 d (Z9)、授粉后 15 d (Z15) 和授粉后 25 d (Z25)。每个时期取 9 个果实,3 个重复,每个重复 3 个果实。ZF5、Z0 样品较小取全部果实,Z9、Z15 和 Z25 样品去除果皮和瓜瓢,取果实中部的果肉切碎混匀后用液氮快速冷冻,保存在 -80 °C 冰箱备用。

1.2 方法

1.2.1 果实形态测定 甜瓜果实长度、果实宽度、果形指数(纵径/横径)测量和统计参考《甜瓜种质资源描述规范和数据标准》^[9]。

1.2.2 总 RNA 提取及检测、cDNA 合成和转录组测序 使用 FastPure Universal Plant Total RNA 提取试剂盒(诺唯赞,南京)分别对不同时果实样品进行总 RNA 提取,提取过程按照说明书进行。使用 NanoDrop 1000 分光光度计(赛默飞,美国)对 RNA 浓度和质量进行初步检测,取 2 μ L RNA 样品进行琼脂糖凝胶电泳,检测 RNA 样品的质量。cDNA 由 StarScript Pro All-in-one RT Mix with gDNA

Removers 试剂盒(康润,北京)合成,转录组文库测序由武汉康测科技有限公司完成。

1.2.3 转录组数据分析 使用 Fastp 工具过滤测序 reads,获得高质量的 clean reads^[10]。将这些 clean reads 与甜瓜参考基因组 Version 3.6.1 (<http://cucurbitgenomics.org/>) 比对,进行基因结构注释、基因表达分析等。使用 EdgeR 包确定差异表达基因(DEGs)^[11]。对这些基因进行 GO 和 KEGG 功能注释和富集分析^[12]。使用 WGCNA 包^[11]构建加权基因共表达网络。通过 qRT-PCR 验证差异表达基因,采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法计算基因的相对表达量^[13]。定量引物由生工(上海)生物工程股份有限公司合成(表 1)。

表 1 qRT-PCR 定量引物
Table 1 The primers for qRT-PCR

基因 ID Gene ID	正向引物 Forward primer	反向引物 Reverse primer
MELO3C007251	AGGAGGAGGATGTTGAAGAA	TAGTGTCGGAAGCAGTAAGAGT
MELO3C022854	CTCCTACTCCGATCCTCTTCA	GAATGGCTTGATTGGCAGTGA
MELO3C017825	ATGTTGCCAAACTTTGATC	GGAATAATGATGATTGTGGAGG
MELO3C002378	GAAGATGCCGAGGTGGAATA	CCTATACCCAACGCCATTCTA
MELO3C007804	ACCTTCTGTGGCTCCTCTCT	ATCGTTCCATGCTGTCAACTG
MELO3C005874	GAACGAGCCTGCTGAGAATC	CCTCCTAACCAAGAGACCATAACA
MELO3C013799	AGCAGACTGGTGAAGTTGTT	GGTGATTTCATCTCCGCAATG
MELO3C013810	TTGGTGGAAACATCGTCGTTAC	CATTCTGGAGGCGTCATAAAGC

1.2.4 激素含量测定 超低温保存的果实样本在液氮冷冻状态下用研磨仪研磨(30 Hz, 1 min)至粉末状;称取 50 mg 研磨后的样本,分别加入 10 μ L 质量浓度为 100 ng \cdot mL⁻¹ 的内标混合溶液及 1 mL 甲醇/水/甲酸(体积比 15:4:1)提取剂,混匀后涡旋 10 min,于 4 $^{\circ}$ C、12 000 r \cdot min⁻¹ 条件下离心 5 min,取上清液至新的离心管中进行浓缩;然后用 100 μ L 80%甲醇/水溶液复溶,过 0.22 μ m 滤膜,置于进样瓶中,用于 LC-MS/MS 分析^[14-15],测定生长素(IAA)、赤霉素(GA24)、反式玉米素核苷(cZR)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)含量。

1.3 数据分析

采用 GraphPad Prism 8 软件进行数据处理和分析。

2 结果与分析

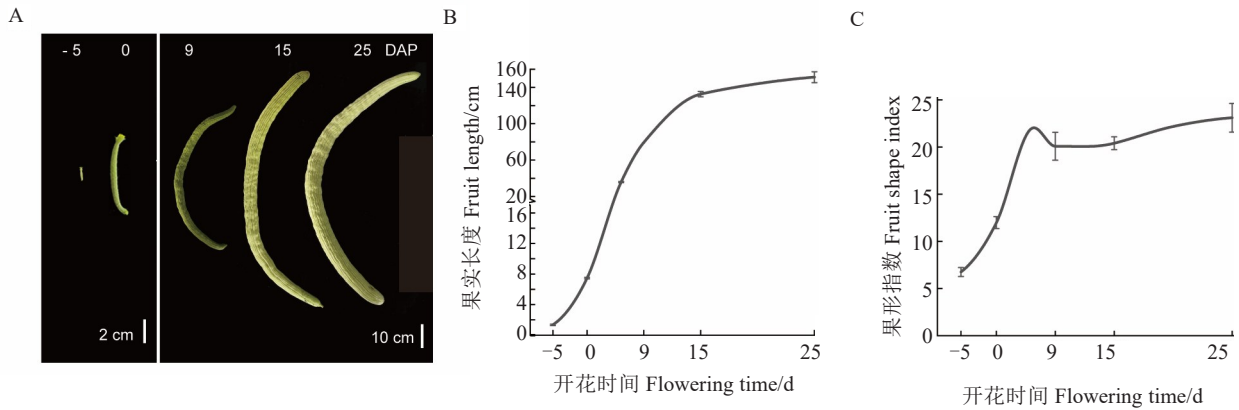
2.1 蛇甜瓜 551 果实长度和果形指数的动态变化

为了掌握蛇甜瓜 551 果实发育的形态建成周期,笔者对其不同发育时期的果实进行了表型观察。从开花前 5 d(ZF5)到授粉后 15 d,果实伸长变

化较大;在授粉后 15~25 d,果实长度变化相对较小(图 1-A~B)。果形指数从开花前 5 d 到授粉后 9 d(Z9)逐渐增大,且变化较大,而在授粉后 9~25 d,果形指数变化相对较小(图 1-C)。以上结果表明,蛇甜瓜 551 果实的伸长主要集中于发育早期,后期果实生长和形态变化趋于平缓。

2.2 转录组差异表达基因分析

对转录组数据进行分析,共鉴定出 12 052 个 DEGs,其中上调表达基因 6269 个,下调表达基因 5783 个。在 ZF5-vs-Z0、Z0-vs-Z9、Z9-vs-Z15 和 Z15-vs-Z25 中分别鉴定出 2052、6230、2027 和 1743 个 DEGs(图 2-A)。此外,将 ZF5-vs-Z0、Z0-vs-Z9、Z9-vs-Z15 和 Z15-vs-Z25 不同分组的 DEGs 进行联合分析,共得到 61 个共表达的 DEGs(图 2-B)。ZF5-vs-Z0、Z0-vs-Z9、Z9-vs-Z15 和 Z15-vs-Z25 分别存在 637、3799、662 和 592 个特有的 DEGs。由此可见,授粉后 0 到 9 d(Z0~Z9)DEGs 数量较多,随着果实发育,DEGs 数量逐渐减少。以上结果表明,果实发育初期伸长较为迅速,差异表达基因数量明显多于其他时期。

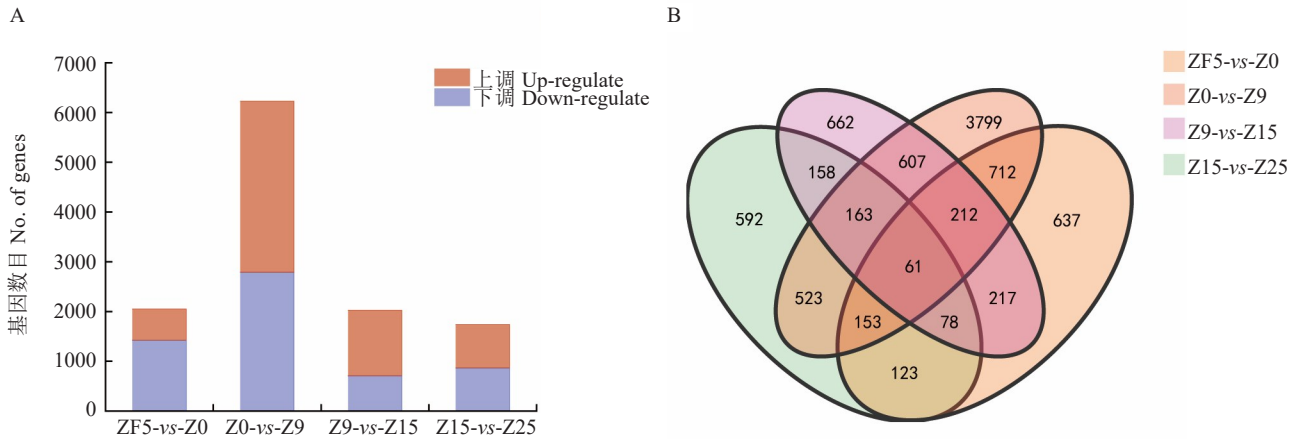


注:A. 不同发育时期的表型;B. 不同发育时期的果实长度;C. 不同发育时期的果形指数。

Note: A. Phenotypes at different developmental stages; B. Fruit length at different developmental stages; C. Fruit shape index at different developmental stages.

图1 蛇甜瓜 551 不同发育时期的果实表型

Fig. 1 Fruit phenotypes of snake melon 551 at different developmental stages



注:A. 不同样本的差异表达基因数目;B. 样品间差异表达基因维恩图。

Note: A. The number of differentially expressed genes in different samples; B. Venn diagram of differentially expressed genes between samples.

图2 差异表达基因分析

Fig. 2 The analysis of differentially expressed genes

2.3 差异表达基因的GO富集分析

对差异表达基因进行GO富集分析,DEGs主要富集在生物过程(biological process),其次是分子功能(molecular function),细胞组分(cellular component)富集DEGs数量最少(图3)。DEGs在生物过程板块主要富集在细胞发育和代谢过程;在细胞组分板块中,DEGs主要富集在膜和细胞组分上;而在分子功能板块中,DEGs主要富集在蛋白结合和催化活性等方面。以上分析结果表明,差异表达基因在不同生物学功能层面均有参与。

2.4 差异表达基因的KEGG富集分析

KEGG分析发现,在 $P\text{-value} \leq 0.05$ 条件下,ZF5-vs-Z0、Z0-vs-Z9、Z9-vs-Z15和Z15-vs-Z25的DEGs均显著富集到代谢通路、次生代谢物的生物

合成和植物激素信号转导。ZF5-vs-Z0特异性富集到了苯丙氨酸代谢通路,Z0-vs-Z9特异富集到了氨基酸代谢通路,Z9-vs-Z15特异性富集到了 α -亚麻酸代谢,Z15-vs-Z25特异富集到了氮代谢通路(图4)。以上结果表明,次生代谢和植物激素在甜瓜果实发育过程中发挥了重要作用。

2.5 激素信号转导途径相关差异表达基因的筛选与分析

为探究果实发育相关的植物激素通路,笔者对不同发育时期果实的内源激素含量进行了测定。结果表明,脱落酸、水杨酸、茉莉酸、生长素和赤霉素信号转导的基因与果实发育时期存在相关性。由表2可知,脱落酸和茉莉酸含量随果实发育呈先降低后升高的趋势;水杨酸含量呈先降低后升高再

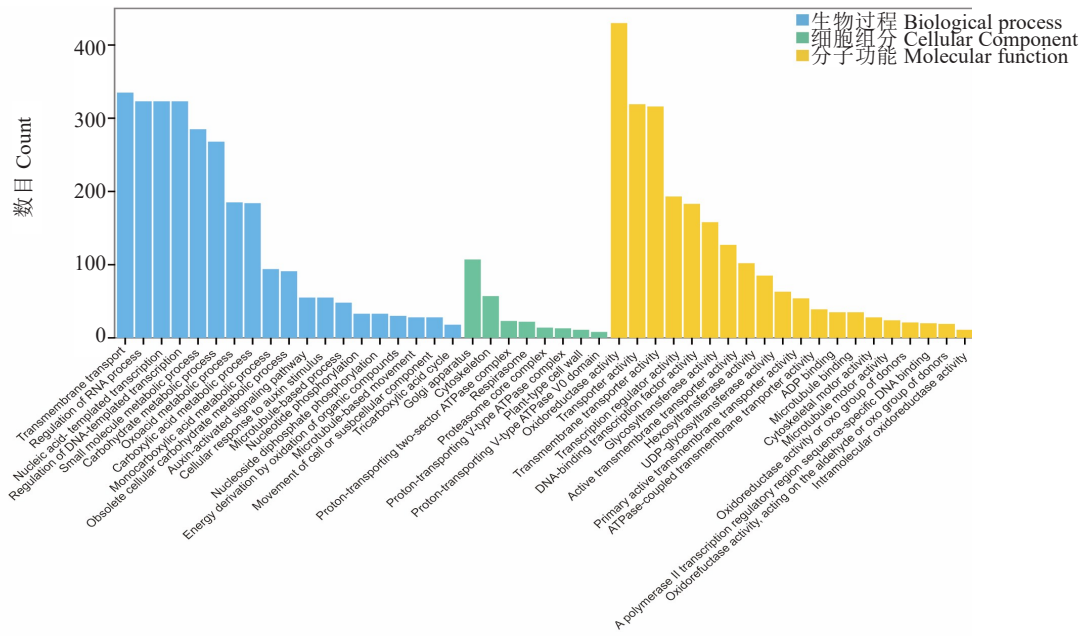
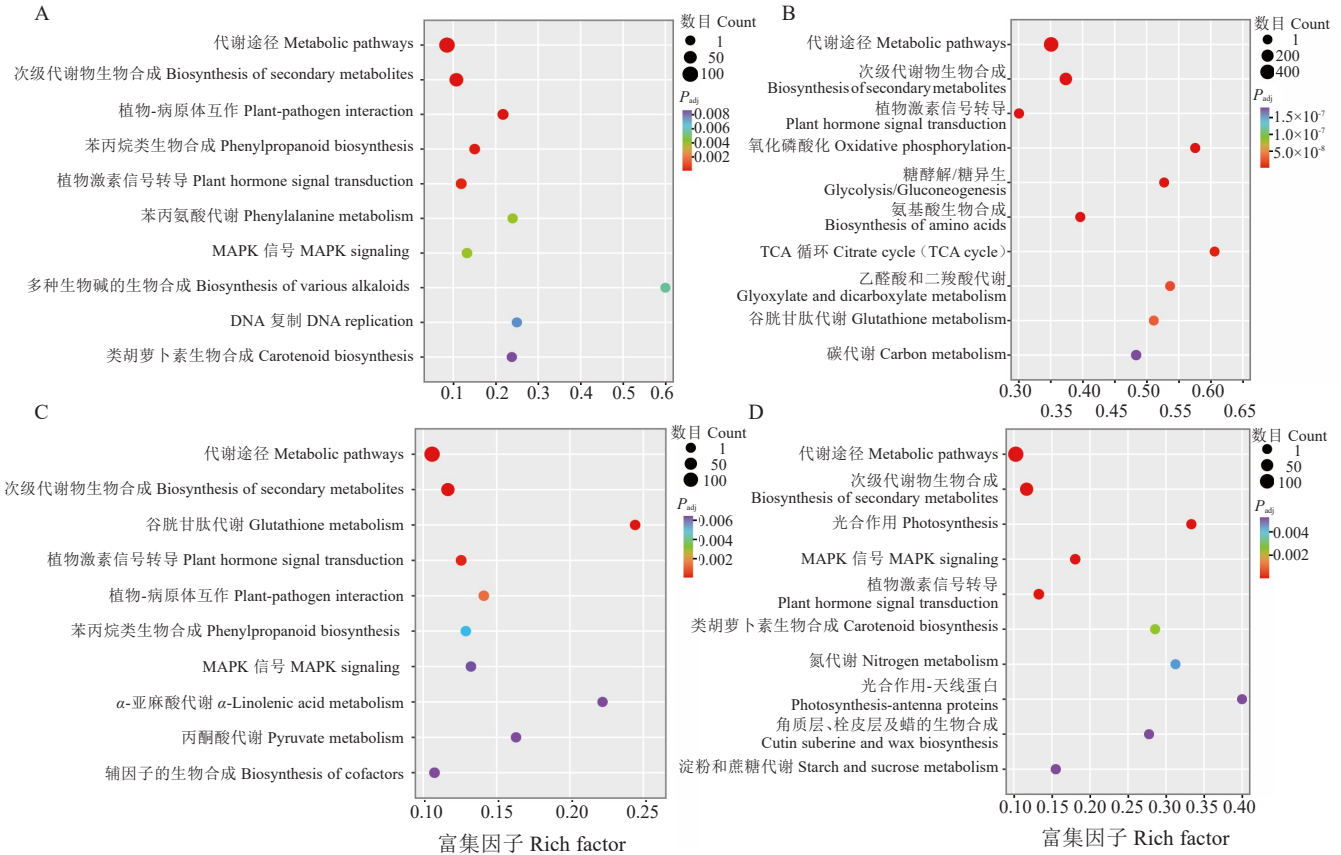


图3 蛇甜瓜 551 果实差异表达基因的 GO 富集分析

Fig. 3 GO enrichment analysis of differentially expressed genes in snake melon 551 fruit



注: A. ZF5-vs-Z0 差异表达基因的 KEGG 富集分析; B. Z0-vs-Z9 差异表达基因的 KEGG 富集分析; C. Z9-vs-Z15 差异表达基因的 KEGG 富集分析; D. Z15-vs-Z25 差异表达基因的 KEGG 富集分析。

Note: A. KEGG enrichment analysis of ZF5-vs-Z0 differentially expressed genes; B. KEGG enrichment analysis of Z0-vs-Z9 differentially expressed genes; C. KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes in Z9-vs-Z15; D. KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes in Z15-vs-Z25.

图4 蛇甜瓜 551 果实不同发育时期 DEGs 的 KEGG 富集分析

Fig. 4 KEGG enrichment analysis of DEGs in different developmental stages of snake melon 551 fruit

表 2 蛇甜瓜 551 果实不同发育时期的植物内源激素含量变化

Table 2 Changes of plant endogenous hormone content in different development stages of snake melon 551 fruit (ng·g⁻¹)

发育阶段 Development stage	w(生长素) IAA content	w(反式玉米素核苷) cZR content	w(赤霉素) GA24 content	w(脱落酸) ABA content	w(茉莉酸) JA content	w(水杨酸) SA content
ZF5	17.733±0.482 b	1.552±0.125 a	2.804±0.047 a	81.202±14.53 a	21.214±1.140 a	89.872±6.926 a
Z0	18.789±0.265 a	0.818±0.046 b	2.464±0.187 b	34.476±4.381 b	15.009±1.187 b	32.087±1.755 b
Z9	7.303±0.789 c	0.362±0.016 c	1.143±0.097 c	7.105±0.565 c	3.746±0.324 c	7.435±0.388 c
Z15	1.670±0.192 d	0.330±0.028 c	0.308±0.055 d	3.792±0.366 c	2.511±0.128 c	10.245±0.305 c
Z25	1.679±0.265 d	0.351±0.058 c	0.000±0.000 e	15.800±2.171 c	14.660±1.167 b	7.621±0.062 c

注: 同列不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。

Note: Different small letters in the same column represent significant difference(P<0.05).

降低的变化趋势; IAA 含量从 ZF5 到 Z0 升到最高, 然后随着果实发育逐渐降低; GA24 和反式玉米素核苷(cZR)含量在授粉前最高, 随着果实发育逐渐降低。以上结果表明, IAA 主要在果实发育前期参与调控果实膨大, GA24 和 cZR 也参与调控果实的前期发育。

通过对植物激素信号转导通路分析, 共发现 37 个与果长发育相关的基因, 包括 25 个生长素、7 个细胞分裂素和 5 个赤霉素生物合成及其信号转导

基因, 同时, 生长素、细胞分裂素和赤霉素含量在果实不同发育时期也存在显著差异。其中, 与生长素合成相关的基因 *AUX/IAA* 和 *SAUR* 在蛇甜瓜 551 果实发育全过程表达, 且表达量相差 2~3 倍; 在 ZF5~Z9 时期, 生长素、赤霉素和细胞分裂素信号转导通路的 *GH3*、*GID1*、*DELLA*、*AHP* 和 *B-ARR* 等部分基因均存在差异表达(图 5)。以上结果表明, 蛇甜瓜 551 果实的伸长生长是生长素、细胞分裂素和赤霉素协同作用的结果。

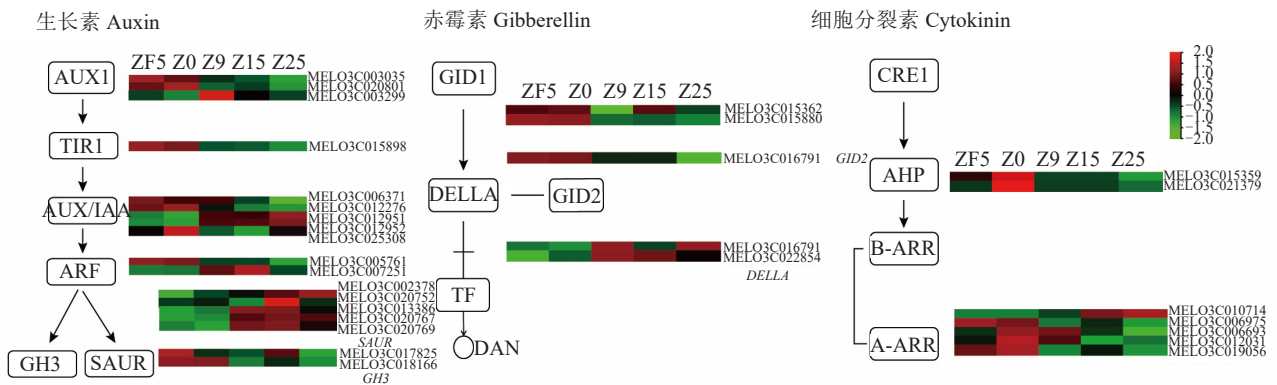


图 5 激素合成与信号转导途径中基因的差异表达

Fig. 5 Differential expression of genes in hormone synthesis and signal transduction pathways

2.6 实时荧光定量 PCR 验证

为了验证激素相关 DEGs 表达模式的准确性, 笔者对 MELO3C007251、MELO3C022854、MELO3C017825、MELO3C002378、MELO3C007804、MELO3C005874、MELO3C013799 和 MELO3C013810 进行了定量表达验证(图 6)。结果表明, 这 8 个基因的相对表达量变化与转录组变化趋势基本一致。

2.7 共表达网络分析

为研究果实发育相关基因, 笔者进行了加权共表达分析, 筛选出显著表达差异的 17 981 个基因。通过计算网络权重来确定最佳阈值数, 在 Power = 5

时, 相关性达到 85%, 平均连接度接近于 0。基于这个 Power 值, 笔者生成了临近矩阵和拓扑矩阵, 将基因根据相异度进行聚类, 并利用动态剪切法将聚类树划分为 13 个独立模块, 这些模块相互独立并有助于进行后续模块分析, 以确保研究的公平性和客观性。在 13 个共表达基因网络中, ME turquoise 板块与果实质量、果实长度和果形指数呈高度负相关(图 7-A), 分析发现 turquoise 模块中的基因差异表达可能是影响果实发育的主要原因。为挖掘基因网络中的关键候选基因, 笔者从 ME turquoise 模块中选取出(MM>0.85、GS>0.85)1142 个与果实质

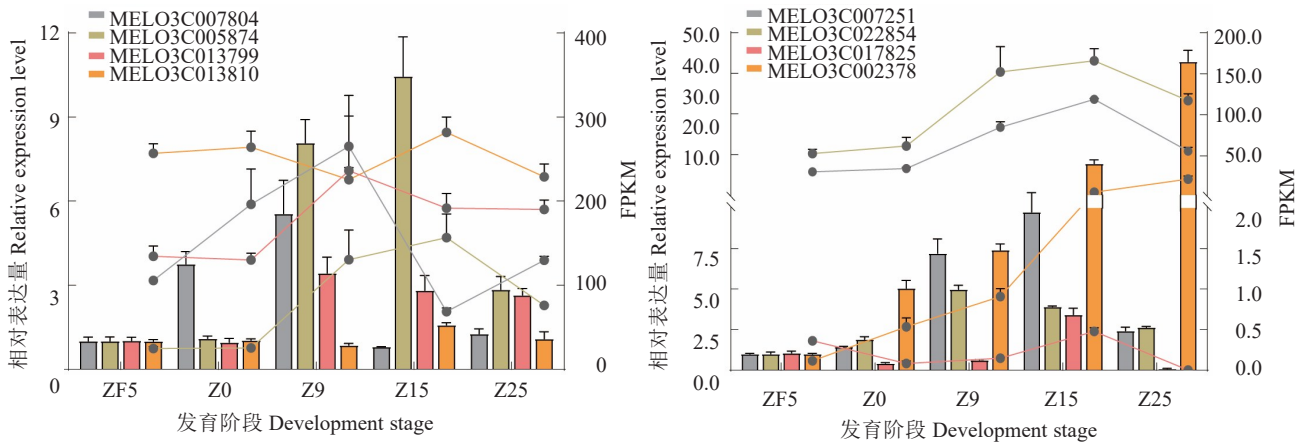
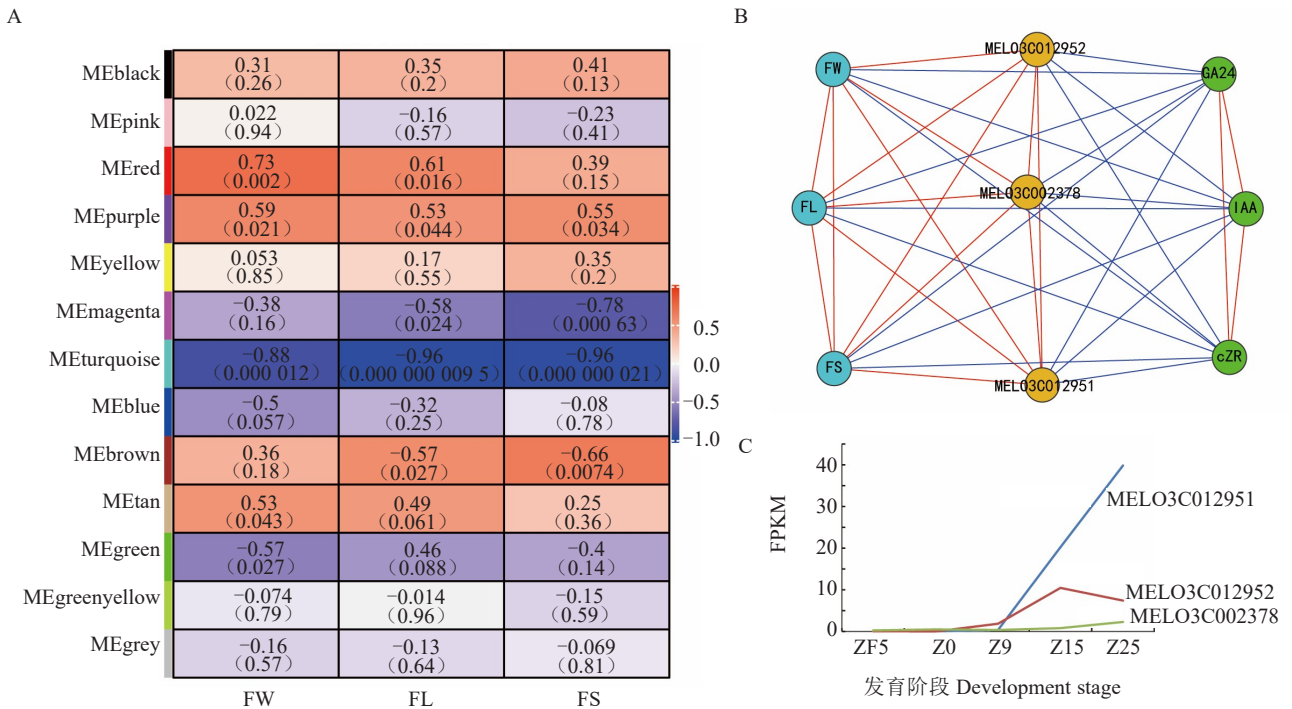


图6 差异表达基因的qRT-PCR验证

Fig. 6 qRT-PCR verification of differentially expressed genes



注:A. 基于 Pearson 相关性的模块-性状关联。B. 3 个生长素响应蛋白相关基因与表型及植物激素的相关性;C. 生长素响应蛋白相关基因的表达。FW. 果实质量;FL. 果实长度;FS. 果形指数。

Note: A. Module-trait association based on Pearson correlation. B. 3 auxin response protein-related genes were related to phenotype and plant hormones; C. Auxin response protein related gene expression. FW. Fruit mass; FL. Fruit length; FS. Fruit shape index.

图7 WGCNA 联合分析

Fig. 7 WGCNA joint analysis

量、果实长度和果形指数 3 个性状相关的基因,将这些基因与 37 个生长素、细胞分裂素和赤霉素合成及信号转导相关基因进行富集,发现 4 个生长素相关基因处于该模块核心位置。其中 2 个属于 *AUX/IAA* 基因家族 (MELO3C012951、MELO3C012952), 1 个属于 *SAUR* 基因家族 (MELO3C002378)(图 7-B)。此外,还发现这 3 个生长

素响应蛋白的基因表达情况与果实发育过程密切相关(图 7-C)。

3 讨论

在黄瓜中,细胞分裂通常在授粉后的 4~5 d 达到高峰期,随后果实迅速膨大,该过程在授粉后 2 周内完成^[16]。甜瓜细胞分裂高峰期持续 5~10 d,果

实的生长则在2~3周内完成^[5]。笔者基于RNA-seq数据,分析了蛇甜瓜551果实不同发育时期与果长形态建成相关的差异表达基因。通过对比ZF5-vs-Z0、Z0-vs-Z9、Z9-vs-Z15和Z15-vs-Z25,鉴定到大量差异表达基因,除ZF5-vs-Z0外,其他组中上调基因数量均超过下调基因数量,表明有更多基因参与果实发育,其中Z0-vs-Z9差异表达基因数量最多,说明授粉后0~9 d是果实发育的一个关键时期,而随着果实发育,差异表达基因数量逐渐减少,不同发育时期果实长度和果形指数的变化也能解释这一现象。

植物激素在果实发育过程中起重要的调节作用,直接或间接影响果实细胞分裂和膨大,最终影响果实大小和形状^[17]。Li等^[18]通过转录组分析发现,生长素相关基因在甜瓜果实发育的早期阶段迅速上调。生长素信号响应因子SAUR、AUX/IAA和GH3基因的启动子区都包含保守的生长素响应元件。这些生长素响应因子的活性受生长素响应因子ARF的调控,ARF通过与这些元件特异性结合来调节生长素的响应^[19-20]。AUX/IAA则通过与ARF特异性结合,调节生长素早期响应基因的转录^[21]。同时,SAUR对生长素非常敏感^[22]。在蛇甜瓜551果实发育的最初阶段,转录组数据显示,SAUR相关基因的表达量最先上调表达,表明当生长素达到一定浓度时,SAUR首先对生长素信号作出响应,并通过调节果实发育中的生长素合成和运输来促进果实发育。

笔者通过测定植物激素含量发现,在授粉后0~9 d的果实发育DEGs中,生长素、细胞分裂素和赤霉素相关通路的基因协同调控果实的快速伸长。不同果实发育时期的IAA、cZR和GA24含量测定结果表明,IAA在开花当天含量最高,而cZR和GA24在果实形成初期含量最高,随着果实发育逐渐降低。生长素是与果实发育相关的重要激素之一,通过调节细胞分裂和膨大调控果实发育的起始和大小。研究发现,SLARF9通过负向调控细胞分裂来调节番茄果实大小^[23],生长素转录抑制因子SILAA17则可导致番茄果实变大^[16]。在黄瓜中,Cs-FUL1⁴也主要是通过影响生长素转运体PIN-FORMED1(PINI)和PIN7的表达,降低生长素含量,进而影响果实长度^[24]。本研究发现,生长素响应蛋白基因AUX/IAA(MELO3C012951、MELO3C012952)和SAUR(MELO3C002378)在蛇甜瓜551果实形态建成中高表达,表明生长素在调控果

实伸长中发挥重要作用,与前人的研究结果一致。细胞分裂素是参与果实发育的另一个激素,通过调节细胞分裂过程影响果实形状。多项研究证明,冬枣中的细胞分裂素与果实细胞分裂活动呈正相关^[25]。赤霉素对果实发育的作用不同,与其他激素协同调节果实生长^[26]。研究发现,赤霉素通过调节生长素最大值分布,使其受体DELLA蛋白在植物坐果和果实发育中发挥重要作用^[27-28]。

4 结论

笔者利用551果长形态建成不同发育时期的RNA-seq数据,挖掘与果长发育相关的差异表达基因,共筛选出12 052个差异表达基因,其中有6269个基因上调表达,5783个基因下调表达。通过进一步的GO和KEGG分析,筛选出了37个与植物激素通路相关的基因。这些基因涉及生长素(25个)、细胞分裂素(7个)、赤霉素(5个)的生物合成及其信号转导。其中,生长素响应蛋白基因AUX/IAA(MELO3C012951、MELO3C012952)和SAUR(MELO3C002378)可能在蛇甜瓜551果实形态建成中起关键作用。激素含量测定结果表明,IAA主要在果实发育前期参与调控果实膨大,GA24和cZR也参与调控果实的前期发育。本研究结果为深入理解甜瓜果实伸长发育的分子机制提供了重要线索。

参考文献

- [1] HUANG W, HU N, XIAO Z, et al. A molecular framework of ethylene-mediated fruit growth and ripening processes in tomato[J]. Plant Cell, 2022, 34(9): 3280-3300.
- [2] PAN Y P, WANG Y H, MCGREGOR C, et al. Genetic architecture of fruit size and shape variation in cucurbits: A comparative perspective[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(1): 1-21.
- [3] GIOVANNONI J J. Genetic regulation of fruit development and ripening[J]. Plant Cell, 2004, 16: 170-180.
- [4] HIGASHI K, HOSOYA K, EZURA H. Histological analysis of fruit development between two melon (*Cucumis melo* L. *reticulatus*) genotypes setting a different size of fruit[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(339): 1593-1597.
- [5] 刘丙花,姜远茂,彭福田,等.甜樱桃红灯果实发育过程中果肉及种子内源激素含量变化动态[J].果树学报, 2008, 25(4): 593-596.
- [6] HE H, YAMAMURO C. Interplays between auxin and GA signaling coordinate early fruit development [J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhab078.
- [7] HARADA T, KURAHASHI W, YANAI M, et al. Involvement of cell proliferation and cell enlargement in increasing the fruit size of *Malus* species[J]. Scientia Horticulturae, 2005, 105(4):

- 447-456.
- [8] CHEN T, QIN G Z, TIAN S P. Regulatory network of fruit ripening: Current understanding and future challenges [J]. *New Phytologist*, 2020, 228(4): 1219-1226.
- [9] 马双武, 刘君璞, 王吉明, 等. 甜瓜种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [10] CHEN S, ZHOU Y Q, CHEN Y, et al. Fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. *Bioinformatics*, 2018, 34: 884-890.
- [11] 彭佳伟, 张叶, 寇单单, 等. ‘仓方早生’桃及其早熟芽变不同发育时期果实的转录组分析[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(5): 964-980.
- [12] 徐献斌, 耿晓月, 李慧, 等. 基于转录组分析 ABA 促进葡萄花青苷积累相关基因[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(1): 134-151.
- [13] 何平, 李林光, 王海波, 等. 遮光性套袋对桃果实转录组的影响[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(6): 1088-1097.
- [14] LI Y, ZHOU C X, YAN X J, et al. Simultaneous analysis of ten phytohormones in *Sargassum horneri* by high-performance liquid chromatography with electrospray ionization tandem mass spectrometry [J]. *Journal of Separation Science*, 2016, 39(10): 1804-1813.
- [15] FLOKOVÁ K, TARKOWSKÁ D, MIERSCH O, et al. UH-PLC-MS/MS based target profiling of stress-induced phytohormones[J]. *Phytochemistry*, 2014, 105: 147-157.
- [16] ANDO K, GRUMET R. Transcriptional profiling of rapidly growing cucumber fruit by 454-pyrosequencing analysis[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2010, 135(4): 291-302.
- [17] SU L Y, BASSA C, AUDRAN C, et al. The auxin SI-IAA17 transcriptional repressor controls fruit size via the regulation of endoreduplication-related cell expansion[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(11): 1969-1976.
- [18] LI J, WU Z, CUI L, et al. Transcriptome comparison of global distinctive features between pollination and parthenocarpic fruit set reveals transcriptional phytohormone cross-talk in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(7): 1325-1342.
- [19] 欧春青, 姜淑琴, 王斐, 等. 梨全基因组生长素反应因子(ARF)基因家族鉴定及表达分析[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(2): 327-340.
- [20] TAO S B, ESTELLE M. Mutational studies of the Aux/IAA proteins in *Physcomitrella* reveal novel insights into their function[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(4): 1534-1542.
- [21] 胡晓, 侯旭, 袁雪, 等. ARF 和 Aux/IAA 调控果实发育成熟机制研究进展[J]. *生物技术通报*, 2017, 33(12): 37-44.
- [22] HE Y J, LIU Y, LI M Z, et al. The *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA32 protein regulates ABA-mediated responses to drought stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 625493.
- [23] DE JONG M, WOLTERS-ARTS M, SCHIMMEL B C, et al. Solanum lycopersicum AUXIN RESPONSE FACTOR 9 regulates cell division activity during early tomato fruit development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(11): 3405-3416.
- [24] ZHAO J Y, JIANG L, CHE G, et al. A functional allele of *Cs-FUL1* regulates fruit length through repressing *CsSUP* and inhibiting auxin transport in cucumber[J]. *Plant Cell*, 2019, 31(6): 1289-1307.
- [25] 彭勇, 张小燕, 彭福田, 等. 沾化冬枣花果发育过程中氮素和细胞分裂素的变化动态研究[J]. *华北农学报*, 2007, 22(5): 97-100.
- [26] OZGA J A, YU J, REINECKE D M. Pollination-, development-, and auxin-specific regulation of gibberellin 3 β -hydroxylase gene expression in pea fruit and seeds[J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(3): 1137-1146.
- [27] MÁKILÄ R, WYBOUW B, SMETANA O, et al. Gibberellins promote polar auxin transport to regulate stem cell fate decisions in cambium [J]. *Nature Plants*, 2023, 9(4): 631-644.
- [28] ZHU Z G, LIANG H L, CHEN G P, et al. The bHLH transcription factor SIPRE2 regulates tomato fruit development and modulates plant response to gibberellin[J]. *Plant Cell Reports*, 2019, 38(9): 1053-1064.