

赤霉素调控甜瓜侧枝生长发育的初步探究

张琳, 赖骏, 王佳瑜, 孙语, 孔可心, 吕元佐

(河北科技师范学院园艺科技学院·河北省特色园艺种质挖掘与创新利用重点实验室 河北秦皇岛 066600)

摘要: 本研究主要探究不同浓度赤霉素(GA_3)对甜瓜侧枝生长发育的调控及其分子机制。分别施用 0、50 和 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 GA_3 进行处理, 结合表型观测、转录组测序以及 qRT-PCR 验证, 初步分析了不同浓度 GA_3 溶液对甜瓜侧枝生长发育的影响。研究结果表明, 当 GA_3 浓度(ρ , 后同)为 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 处理显著促进侧枝伸长, 而当 GA_3 浓度为 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 处理更利于侧芽萌发。转录组分析发现, 赤霉素生物合成途径中的 3 个关键酶基因上调表达, 表明 GA_3 -50 特异性激活萜类生物合成、植物激素信号转导等通路; 而 GA_3 -100 则显著富集 MAPK 信号、淀粉与蔗糖代谢等途径。qPCR 结果进一步显示, *CmBRC1* 与 *CmGA2ox1* 等关键基因随 GA_3 浓度变化呈现不同的表达趋势, *CmDELLA* 和 *CmGID1* 等 GA 信号相关基因对不同浓度 GA_3 处理表现出差异性表达响应。综上, GA_3 通过浓度调控方式协调激素信号、代谢和转录调控, 影响甜瓜侧枝的生长发育, 具体表现为低浓度促进侧芽萌发, 而高浓度更侧重于促进侧枝伸长。本研究为甜瓜分枝性状的遗传调控及赤霉素在生产中的应用提供了理论依据。

关键词: 甜瓜; 赤霉素; 侧枝; 转录组

中图分类号: S652

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)09-104-11

Preliminary study on the regulation of lateral branch growth and development in melon by gibberellin

Zhang Lin, Lai Jun, Wang Jiayu, Sun Yu, Kong Kexin, Lü Yuanzuo

(College of Horticulture Science and Technology, Hebei Normal University of Science & Technology/Hebei Key Laboratory of Specialty Germplasm Resources Exploration and Innovative Utilization of Horticulture Crops, Qinhuangdao 066600, Hebei, China)

Abstract: This study primarily investigated the regulation of gibberellin (GA_3) at different concentrations on the growth and development of lateral branch in melon and the underlying molecular mechanisms. GA_3 treatments were applied at concentrations of 0, 50, and $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Combined with phenotypic observation, transcriptome sequencing, and qRT-PCR validation, the effects of different GA_3 concentrations on lateral branch development were preliminarily analyzed. The results showed that treatment with $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ GA_3 significantly promoted lateral branch elongation, while $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ GA_3 was more favorable for lateral bud germination. Transcriptome analysis revealed that three key enzyme genes in the gibberellin biosynthesis pathway were up-regulated, indicating that GA_3 -50 specifically activates pathways such as terpenoid biosynthesis and plant hormone signal transduction. In contrast, GA_3 -100 significantly enriched pathways including MAPK signaling as well as starch and sucrose metabolism. qPCR results further showed that key genes such as *CmBRC1* and *CmGA2ox1* exhibited distinct expression trends in response to changes in GA_3 concentration, while GA signaling-related genes such as *CmDELLA* and *CmGID1* displayed differential expression responses to different GA_3 concentrations. In summary, GA_3 modulates hormone signaling, metabolic reprogramming, and transcriptional regulation in a concentration-dependent manner to influence lateral branch development in melon, specifically manifesting as low concentrations promoting lateral bud germination, whereas high concentrations preferentially enhance lateral branch elongation. This study provides a theoretical basis for the genetic regulation of branching traits in melon and the application of gibberellin in agricultural production.

Key words: Melon; Gibberellin; Lateral branch; Transcriptome

收稿日期: 2026-02-24; 修回日期: 2026-05-04

基金项目: 新疆维吾尔自治区农业科技创新稳定支持项目(xjnkylwdzc-2026002-3); 国家西甜瓜产业技术体系(CARS-25); 河北省属高校基本科研业务费(2025JK006)

作者简介: 张琳, 女, 在读硕士研究生, 研究方向为甜瓜遗传与育种。E-mail: 1572391657@qq.com

通信作者: 吕元佐, 男, 讲师, 研究方向为甜瓜遗传与育种。E-mail: 17703650666@163.com

甜瓜(*Cucumis melo* L.)属葫芦科(*Cucurbitaceae*)黄瓜属(*Cucumis*)一年生蔓性草本植物,在全球温带至热带地区广泛栽培^[1]。甜瓜作为全球十大水果作物之一,具有重要的经济价值和营养价值^[2]。在园艺栽培实践中,多种重要的经济作物如芸薹属油菜、葫芦科黄瓜、茄科番茄等均表现出较强的侧枝分生现象。其中,甜瓜植株的生物学特性尤为突出,其主茎各节位均能分化形成次级分枝。这种特殊的生长习性导致在实际栽培管理中必须投入大量人工进行整枝。因此,深入探究甜瓜侧枝发育的调控机制,对优化株型、提高生产效率具有重要的理论意义和应用价值。

植物分枝是指植物在生长过程中侧芽或侧枝的发育和延伸,是植物株型的重要组成部分,是一种重要的农艺性状^[3]。分枝对植物的形态建成、资源分配和适应环境变化具有重要作用。首先,植物可以通过分枝优化冠层结构,有效提高植物光合作用效率,增加植物产量^[4];其次,植物可以通过分枝在不同的环境条件下调整资源分配,更好地利用土壤中的营养成分^[5];最后,分枝可以帮助植物应对环境变化和逆境压力,提高植物的适应性和生存能力^[6]。在农业生产中,部分植物分枝数增加可以提高产量;而部分植物需要减少分枝数来塑造株型,提高经济效益。因此,对于植物分枝形成的分子机制需要进行更加深入的研究才能精准调控分枝、优化植株结构和提高资源利用效率,进而增加产量、提高经济效益。近年来,葫芦科作物相关的侧枝分枝性状研究已取得较大进展。任国良等^[7]将黄瓜无侧枝基因 *nlb* 初步定位在第1染色体上,获得遗传距离分别为 15.9 cM 和 16.2 cM 的连锁标记,为侧枝基因的图位克隆提供了重要依据;张肖静等^[8]在甜瓜中检测到 6 个侧枝相关性状 QTL,并将主效 QTL *lbi17.1* 和 *lbi17.1* 精细定位至 LGVI 的较小区域,分别解释了 41.27%和 55.17%的表型变异,为侧枝性状的分子标记辅助育种奠定了基础;Yang 等^[9]证明 *CsAFP3-like* 基因通过 ABA 信号通路调控黄瓜侧枝的有限生长,为分枝性状的遗传调控提供了功能性证据;另外,Fang 等^[10]研究表明,*CmSVPc* 基因正向调控甜瓜侧枝的发育,其表达下调导致侧枝生长受阻且顶端分生组织几乎消失,为甜瓜分枝性状的遗传调控提供了试验依据。

赤霉素(Gibberellins, GA)为四环二萜类植物激素,在植物生长发育过程中发挥关键调控作用,包括但不限于促进茎秆伸长、种子萌发、开花诱导及

果实发育等生理过程^[11]。迄今已鉴定出 130 余种天然赤霉素,其中 GA₁、GA₃ 和 GA₄ 等亚型表现出较高的生物活性。赤霉素(GA)在叶腋分生组织(axillarymeristem, AM)的形成和生长中也起到重要的调控作用^[12]。GA 调控植物分枝的机制十分复杂。在木本科植物中,GA 和细胞分裂素(cytokinin, CTK)协同作用促进侧芽生长,其中 GA₃ 在促进芽分枝方面的作用十分显著^[13],而 GA 的生物合成抑制剂多效唑能够显著降低 CTK 对腋芽生长的促进作用,2 种激素都影响着维持芽休眠的关键基因 *BRC1* 和 *BRC2* 的表达^[14]。而在水稻中,高水平 GA 可以激活 APC/C,促进 AM 中的 MOC1 降解,从而抑制分蘖^[15]。另一项研究也表明,GA 可触发 DELLA 蛋白 SLR1 的降解,导致茎伸长和水稻分蘖数调节因子 MOC1 的降解,从而导致分蘖数的减少,GA 与 SLR1 和 MOC1 协同调控水稻分蘖芽的生长^[16]。拟南芥叶腋处特异表达的 *LAS* 可以结合并诱导 GA 失活关键酶 GA2ox4 的表达,在叶腋处形成一个低 GA 含量区域,使得 DELLA 蛋白积累并抑制 SPL9 (SQUAMOSA- PROMOTER BINDING PROTEIN LIKE 9),从而提高 *LAS* 的转录水平,促进腋芽的形成,DELLA-SPL9-LAS-GA2ox4 形成一个反馈循环途径,在时间和空间上实现对腋芽形成的精细调控^[17]。通过 GA 负调控 *OsH1* 和 *OsTB1* 基因的表达,进而抑制水稻分蘖^[6]。GA 同时也是独脚金内酯(strigolactone, SL)生物合成调控因子,GA 信号通过调控 SL 生物合成基因的表达来控制植物分枝,也可通过上调 SL 的特异性受体基因 *D14* 的表达来抑制分枝^[17-23]。

赤霉素作为关键的內源生长调节物质,通过介导植物体内多层次的信号传导网络,对侧枝的形成过程产生重要的调控作用^[20]。研究表明,较高水平的 GA 能够诱导 APC/CTE (E3 泛素蛋白连接酶复合体)活化,加速水稻分蘖相关因子 MOC1 的蛋白降解^[24],进而抑制分蘖发生。在甘蓝型油菜诱变实验中,经 EMS 处理获得的 Bnd2 突变体表现出矮化且分枝增多的性状^[25],推测该表型可能与 GA 信号转导途径关键基因的突变相关。此外,对水稻 *sd13* 突变体的研究表明,外源 GA 处理可部分恢复其矮化多蘖表型^[26],通过转录组测序发现该突变体中参与 GA 失活代谢的 *OsGA13ox* 基因表达水平显著升高。

综上所述,GA 调控分枝的研究在拟南芥、水稻等模式植物中已经较为深入,但在甜瓜这一具有重

要经济价值的葫芦科作物中,赤霉素对侧枝生长发育的系统调控研究仍需继续深入。另外,赤霉素在甜瓜栽培体系中的应用展现出十分重要的研究价值与实践意义。就农业生产实践角度而言,外源赤霉素的精准施用为甜瓜分枝性状的定向调控提供了有效手段^[27]。甜瓜作为无限生长型作物,其适度的分枝发育有助于增加结果位点,提高整体坐果率^[28]。然而,过度分枝会导致同化产物在营养器官与生殖器官间的分配失衡,不仅造成养分浪费,还会降低果实品质和商品性。赤霉素的合理应用能够有效协调营养生长与生殖生长的动态平衡,在保证植株健壮生长的同时促进生殖生长^[19]。这一技术突破使得传统栽培中繁重的人工整枝作业大幅减少,不仅降低了劳动力成本,还实现了栽培模式的轻简化和标准化,为甜瓜规模化生产提供了技术支撑。基于此,本研究以甜瓜 X055 为材料,分别施用 0.50 和 100 mg·L⁻¹ 的 GA₃ 溶液,通过表型观测、转录组测序及 qRT-PCR 验证,初步探究不同浓度赤霉素调控甜瓜侧枝生长发育的分子机制,旨在明确 GA₃ 浓度依赖的侧枝调控模式,鉴定关键响应基因和代谢通路,为甜瓜分枝性状的激素调控提供理论支持,同时为生产中赤霉素的施用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2025 年 4—8 月在河北省秦皇岛市昌黎县园艺与科技学院种植基地的试验田进行。供试药剂为分析纯赤霉素(GA₃),由上海生工生物工程股份有限公司提供。

甜瓜 X055 种子由东北农业大学西甜瓜分子育种研究室惠赠。

1.2 方法

1.2.1 甜瓜种植 以甜瓜 X055 为试验材料,首先将甜瓜种子放于 55℃ 左右温水里浸种 15 min,再持续浸种 24 h 左右,待种子发芽长度为 0.5~1 cm 时播种于草炭和蛭石体积比为 3:1 均匀混合的 50 孔穴盘基质中。待幼苗长到 2 叶 1 心时将其移栽到大棚中。定植株行距为 0.35 m × 1 m,定植后适时浇水追肥,整个生长发育过程中均未发生病虫害。采用单蔓整枝吊蔓栽培。

1.2.2 不同浓度 GA₃ 溶液处理甜瓜腋芽 将甜瓜 X055 植株分为 3 组,每组 9 棵苗,按随机区组分配,并在 3 叶 1 心期进行以下处理(喷施前未进行打顶处理):第 1 组:作为对照组,喷施蒸馏水,标记

为 CK;第 2 组:喷施 50 mg·L⁻¹ GA₃ 溶液,标记为 GA₃-50;第 3 组:喷施 100 mg·L⁻¹ GA₃ 溶液,标记为 GA₃-100。3 组喷施同时进行,将溶液均匀喷施在甜瓜侧枝叶片正反表面以及叶腋处,直至叶片上有水珠滴落为止。分别在 0、3、7、14 d 各喷施 1 次,共喷施 4 次。

1.2.3 形态建成观测 观测植株表型,用直尺测量植株高度以及侧枝长度,分别于 0、3、7 和 14 d 观察并记录。

1.2.4 转录组测序分析 在最后 1 次喷施后 14 d,对甜瓜 X055 植株腋芽部位进行取样,然后进行转录组测序,并开展差异基因表达分析。其中包括 GO 富集分析、KEGG 富集分析以及转录因子分析。

1.2.5 差异表达基因的 qRT-PCR 验证 为验证测序结果的可靠性,随机挑取 12 个 DEG 进行 qRT-PCR 验证,并以 β -actin 作为内参基因,利用 Primer Premier 5.0 (Premier 公司)软件对转录组测序获得的待测 DEG 序列进行引物(表 1)设计。qRT-PCR 采用 CFX96 实时荧光定量仪器(Bio-Rad, 美国)。荧光定量分析采用诺唯赞生物(南京)的 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 试剂盒。

1.2.6 数据处理与分析方法 采用 Microsoft Excel 2019 软件进行数据汇总,采用 Microsoft Excel 2019 绘图。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 GA₃ 处理对甜瓜植株分枝长度的影响

如图 1 所示,该图展示了不同处理下(CK、GA₃-50、GA₃-100)14 d 时植物侧枝长度随节位变化(1~11 节)的分布情况。结果表明,外施 GA₃ 处理明显促进侧枝生长,其中 GA₃-100 效果最为明显。

2.2 转录组测序分析

2.2.1 测序质量分析 对甜瓜幼苗分别外施 50 和 100 mg·L⁻¹ GA₃ 溶液,提取 RNA 后进行 cDNA 文库构建与测序。经质控过滤后,共获得 54.0 Gb clean data,并且各样本 clean data 量均不低于 5.5 Gb(表 2)。测序质量评估显示,所有样本的 Q20 与 Q30 分别高于 98% 和 96%。各样本 clean reads 与参考基因组的特异比对率约为 98%,表明测序数据质量优良且与基因组匹配度高,符合后续转录组分析的要求。

2.2.2 差异表达基因分析 本研究以 $|\text{Log}_2\text{FC}| > 1$ 且 $P_{\text{adj}} < 0.05$ 为标准,其中 GA₃-50 处理组共筛选到

表 1 qRT-PCR 分析中使用的引物
Table 1 Primers used in qRT-PCR analysis

引物名称 Primer name	上游引物 Forward primer(5' - 3')	下游引物 Reverse primer(5' - 3')
qCmBCR1	AAGGAACAAGTACAACAAC	GCTATGATTGTTGTAGGGC
qCmPIN1	TGCACAACCCAATAATGCT	ACCAACTTTTCTCTGTTCTC
qCmIPT3	CGATCCCGCTAGAGATTAT	ATGCTTCCTCTGCTTCTTT
qCmGA2ox1	TCAATACAAAACCCCAACT	AATCTTTAACCCTTCTGCC
qCmGA3x1	CCTAAACGTATGTGGTCGG	AGGGTAGGAGTTGAATTGA
qCmGA20ox1	TTCTCCGCTGACGAATCCT	ATACTCTCCTCCTACTCCA
qCmKO	AAGAAGCCTCACAAGACAT	ACTCATAGCAACCATACAC
qCmKS	GCCACTCTCTTATCCACAT	AACCAAAGCATCCACATTC
qCmCPS	AAATGCTGAACACATGCCT	AGCTTTTCCAATCCAAAC
qCmGID1	ATGATGGCTGGAACATAATC	ATTCTACAAAGCAGACTCG
qCmSLY1	GAAGATGGGGAAGAAACCT	AGATCGGAGTTGTTGGTTG
qCmDELLA	TGGTCTTTCTCATCTTGCT	AGGGTCGTAATCAATGGAA
qCmactin	TGCCCAGAAGTTCTATTCCAGC	CATAGTTGAACCACCACTGAGGAC

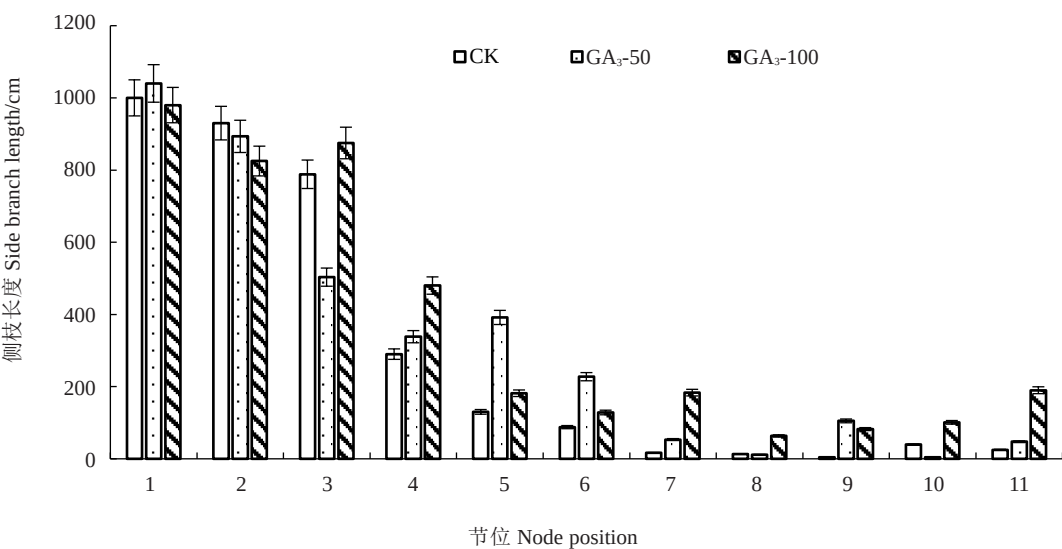


图 1 不同浓度赤霉素处理甜瓜侧枝 14 d 后各节位侧枝长度
Fig. 1 Side branch length at each node position in melon plants after 14 days of treatment with different concentrations of gibberellin

2621 个差异表达基因,上调基因 1399 个,下调基因 1222 个(图 2-A),GA₃-100 处理组共筛选到 1726 个差异表达基因,上调基因 911 个,下调基因 815 个(图 2-B)。热图显示这些基因共聚为 2 类,其中大部分差异表达基因在 CK 中表达量高于 GA₃-50 及 GA₃-100(图 2-C~D)。

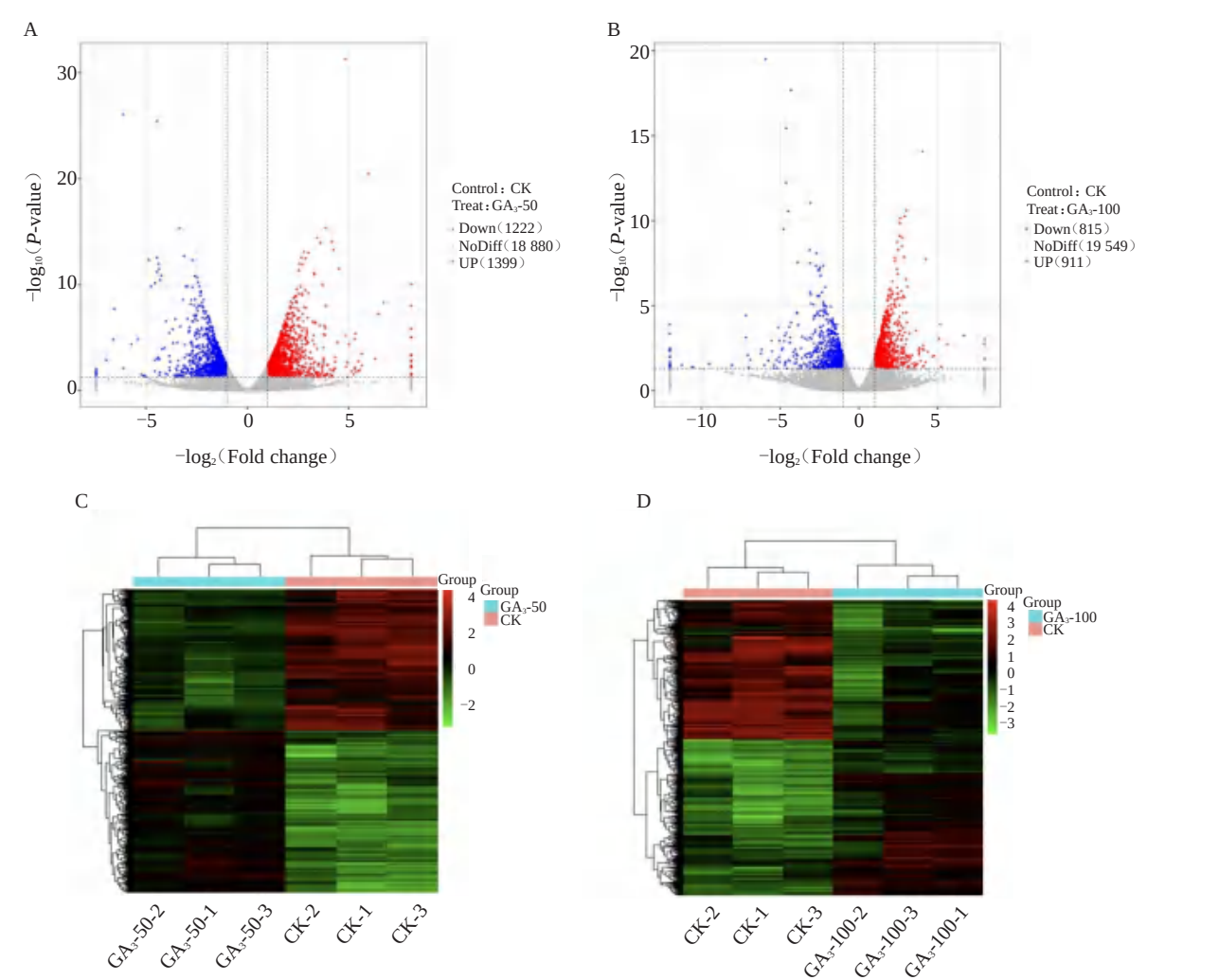
2.2.3 GO 富集分析 通过对 CK vs GA₃-50 和 CK vs GA₃-100 两组处理的 GO 富集分析结果进行比较(图 3),发现 GA₃ 处理在不同浓度下均可影响植物的细胞结构、分子功能及生物学过程,且呈现随浓度变化的特征。

在细胞组分方面,两组处理均显著富集于光合

系统相关结构(如光系统 I/II、类囊体膜)。GA₃-100 处理还特异性地提高了叶绿体类囊体等光合膜的富集程度,表明高浓度处理对光合机构结构的调控更为显著。在分子功能类别中,2 种浓度均富集转录调控相关功能(如转录因子活性、DNA 结合)。GA₃-50 处理显著影响次生代谢相关酶活性(如 UDP-葡萄糖基转移酶),而 GA₃-100 则特异富集了丙酮酸脱羧酶和甲基转移酶活性,显示高浓度 GA₃ 处理可更广泛地调控代谢酶功能。在生物过程方面,两组共同富集转录调控过程(DNA-templated transcription)。GA₃-50 特异调控次生代谢过程(secondary metabolic process),而 GA₃-100 则显著影响

表 2 转录组数据统计
Table 2 Summary of the sequencing data generated for RNA-Seq

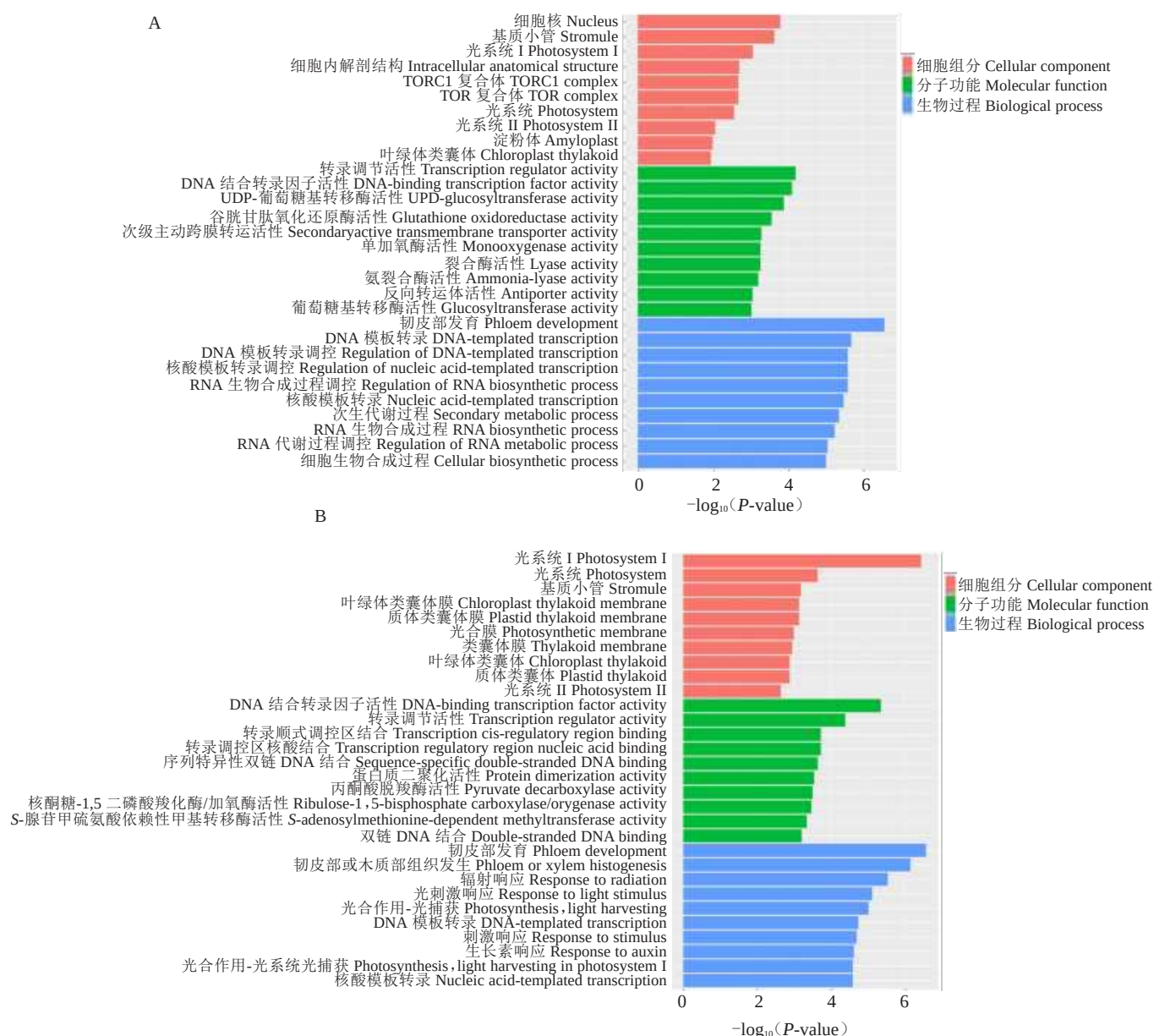
样本 Sample	原始读数 Raw reads/bp	高质量序列 Clean reads/bp	比对率 Mapped reads/%	特异比对率 Unique mapped reads/%	Q20/%	Q30/%	GC 含量 GC content/%
CK-1	6 039 892 186	5 911 157 219	94.15	98.11	98.62	96.23	40.95
CK-2	6 913 541 644	6 766 600 615	94.98	98.06	98.66	96.32	41.33
CK-3	6 020 291 480	5 889 376 454	92.91	97.87	98.63	96.24	41.39
GA3-50-1	5 874 334 276	5 795 866 504	97.37	98.07	98.99	97.09	43.47
GA3-50-2	5 878 639 890	5 797 588 904	95.80	98.12	98.86	96.74	43.12
GA3-50-3	5 930 023 076	5 855 290 634	97.03	98.12	99.00	97.10	43.26
GA3-100-1	6 249 199 326	6 150 870 429	94.79	98.20	98.85	96.81	42.42
GA3-100-2	5 603 996 258	5 537 707 124	95.90	98.01	98.99	97.06	42.05
GA3-100-3	5 488 311 836	5 410 749 623	95.43	98.18	98.89	96.87	42.82



注：A. CK vs GA₃-50 差异表达基因火山图；B. CK vs GA₃-100 差异表达基因火山图；C. CK vs GA₃-50 差异表达基因表达量聚类热图；D. CK vs GA₃-100 差异表达基因表达量聚类热图。

Note: A. Volcano plot of differentially expressed genes in CK vs GA₃-50; B. Volcano plot of differentially expressed genes in CK vs GA₃-100; C. Clustering heatmap of differentially expressed gene expression levels in CK vs GA₃-50; D. Clustering heatmap of differentially expressed gene expression levels in CK vs GA₃-100.

图 2 不同浓度赤霉素处理下甜瓜腋芽部位的差异表达基因分析
Fig. 2 Analysis of differentially expressed genes in axillary buds of melon treated with different concentrations of gibberellin



注:A. CK vs GA_3 -50 处理下甜瓜腋芽部位的 GO 富集分析;B. CK vs GA_3 -100 处理下甜瓜腋芽部位的 GO 富集分析。

Note: A. GO enrichment analysis of axillary buds in melon under CK vs GA_3 -50 treatment; B. GO enrichment analysis of axillary buds in melon under CK vs GA_3 -100 treatment.

图3 不同浓度赤霉素处理下甜瓜腋芽部位的 GO 富集分析

Fig. 3 GO enrichment analysis of axillary buds in melon treated with different concentrations of gibberellin

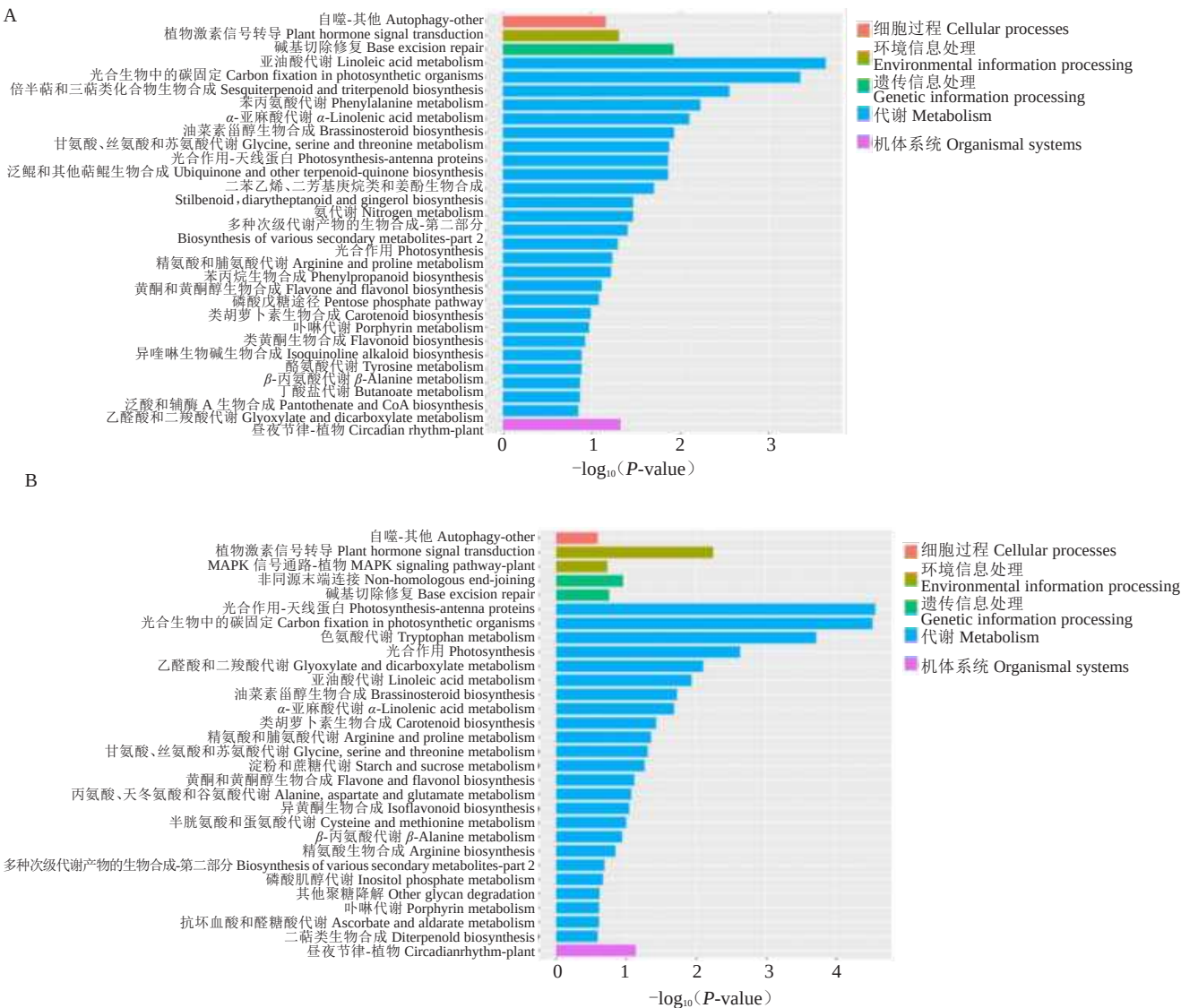
韧皮部发育(phloem development)、光响应(light response)以及对生长素的响应(auxin response),表明浓度升高使 GA_3 的调控范围向发育过程和激素互作扩展。

综上, GA_3 处理通过浓度依赖方式多层次调控植物细胞结构、基因表达及代谢过程,为阐释赤霉素促进植物生长发育的分子机制提供了重要依据。

2.2.4 KEGG 富集分析 通过对 CK vs GA_3 -50(图 4-A)和 CK vs GA_3 -100(图 4-B)两组处理的 KEGG 富集分析结果进行比较,发现不同浓度 GA_3 处理对

甜瓜腋芽的代谢通路调控具有明显的随浓度变化的特征。

在环境信息处理(environmental information processing)类别中,50 $mg \cdot L^{-1}$ GA_3 处理后,植物激素信号转导(plant hormone signal transduction)通路显著富集;100 $mg \cdot L^{-1}$ 处理时,MAPK 信号通路-植物(MAPK signaling pathway-plant)通路显著富集,同时植物激素信号转导通路的富集程度也进一步提升。这说明高浓度 GA_3 处理下这些信号通路相关基因的富集更为明显,提示植物激素信号转导及



注: A. CK vs GA_3 -50 处理下甜瓜腋芽部位的 KEGG 富集分析; B. CK vs GA_3 -100 处理下甜瓜腋芽部位的 KEGG 富集分析。

Note: A. KEGG enrichment analysis of axillary buds in melon under CK vs GA_3 -50 treatment; B. KEGG enrichment analysis of axillary buds in melon under CK vs GA_3 -100 treatment.

图 4 不同浓度赤霉素处理下甜瓜腋芽部位的 KEGG 富集分析

Fig. 4 KEGG enrichment analysis of axillary buds in melon treated with different concentrations of gibberellin

MAPK 信号通路可能被激活,并可能通过强化这些信号通路来调控腋芽对激素信号的响应及生长发育过程。在遗传信息处理(genetic information processing)方面,两种浓度均富集了碱基切除修复(base excision repair)通路,但低浓度 GA_3 处理表现出更强的富集趋势,说明低浓度 GA_3 对 DNA 损伤修复机制的调控更为显著。代谢(metabolism)类别是富集程度最高的类别,50 $mg \cdot L^{-1}$ 处理后,亚油酸代谢(linoleic acid metabolism)、倍半萜和三萜生物合成(sesquiterpenoid and triterpenoid biosynthesis)等代谢通路显著富集;100 $mg \cdot L^{-1}$ 处理时,光合生物中的碳固定(carbon fixation in photosynthetic organ-

isms)和乙醛酸和二羧酸代谢(glyoxylate and dicarboxylate metabolism)等通路富集程度显著升高,且亚油酸代谢(linoleic acid metabolism)等原有富集通路的富集程度也进一步提升。在机体系统(organismal Systems)层面,低浓度 GA_3 对植物昼夜节律(circadian rhythm-plant)通路的调控更为显著,表明低浓度可能影响腋芽对环境节律信号的响应能力。

综上所述,高浓度 GA_3 处理更显著地富集植物激素信号转导、MAPK 信号通路以及代谢通路等相关通路,从而更全面地影响甜瓜腋芽的生长发育,这为阐释腋芽生长随 GA_3 浓度调控的分子机制提供了重要依据。

2.2.5 差异表达转录因子分析 赤霉素处理下,在甜瓜侧枝的发育过程中转录因子发挥重要调控作用。本研究在 GA₃-50 处理组中鉴定到 140 个差异表达转录因子,在 GA₃-100 处理组中鉴定到 131 个差异表达转录因子。涉及的主要转录因子家族包括 bHLH(26)、ERF(18)、C2H2(16)、MYB(15)和 NAC(13)等。其中,bHLH、ERF 和 C2H2 家族在 2 种浓度处理下均表现出显著富集,表明这些家族在赤霉素信号转导中发挥核心的调控作用。

在表达模式方面,GRAS 家族成员在 2 个处理组中均呈现稳定上调表达。另外,MIKC_MADS 家族在 GA₃-100 处理下表现出特异性的大规模下调(9 个成员全部下调),表明高浓度赤霉素可能通过抑制该类转录因子从而调控发育过程。此外,MYB 家族的表达模式呈现与浓度相关的变化:在 GA₃-50 处理中以上调为主,而在 GA₃-100 处理中以下调为主。

以上结果表明,赤霉素调控甜瓜侧枝发育的过程可能涉及多个关键通路:bHLH 和 ERF 家族可能参与光信号与激素信号的整合,MYB 和 NAC 家族可能调控次生代谢的过程,而 MIKC_MADS 家族可能影响腋芽分生组织。这些转录因子通过复杂的调控网络,共同参与赤霉素对甜瓜侧芽生长发育的调控。

2.2.6 荧光定量 为筛选赤霉素响应的相关基因,本研究选取目前已报道的 12 个与赤霉素响应密切相关的靶基因进行 qRT-PCR 验证。转录组数据显示,这些基因的 GO 注释显著富集于赤霉素生物合成(gibberellin biosynthetic process),包括 *CmGA3ox1* (MELO3C023378)、*CmGA20ox1* (MELO3C005397)、*CmKO* (MELO3C016719)、*CmKS* (MELO3C012592)、*CmCPS* (MELO3C014392),赤霉素分解代谢(gibberellin catabolic process),如 *CmGA2ox1* (MELO3C002735),以及赤霉素信号转导(gibberellic acid mediated signaling pathway),如 *CmGID1* (MELO3C015362)、*CmDELLA* (MELO3C005298)、*CmSLY1* (MELO3C016791)等;并且 KEGG 通路富集分析也显示其参与二萜生物合成和植物激素信号转导通路。在激素处理组与对照组的比较中,*CmGA3ox1* 和 *CmCPS* 等基因表达显著上调,说明这些基因对赤霉素处理存在转录响应。结果表明,在赤霉素信号通路关键基因中,*CmBRC1* (MELO3C017286) 和 *CmGA3ox1* 的表达随 GA₃ 浓度升高而受到显著抑制,表现出典型的负

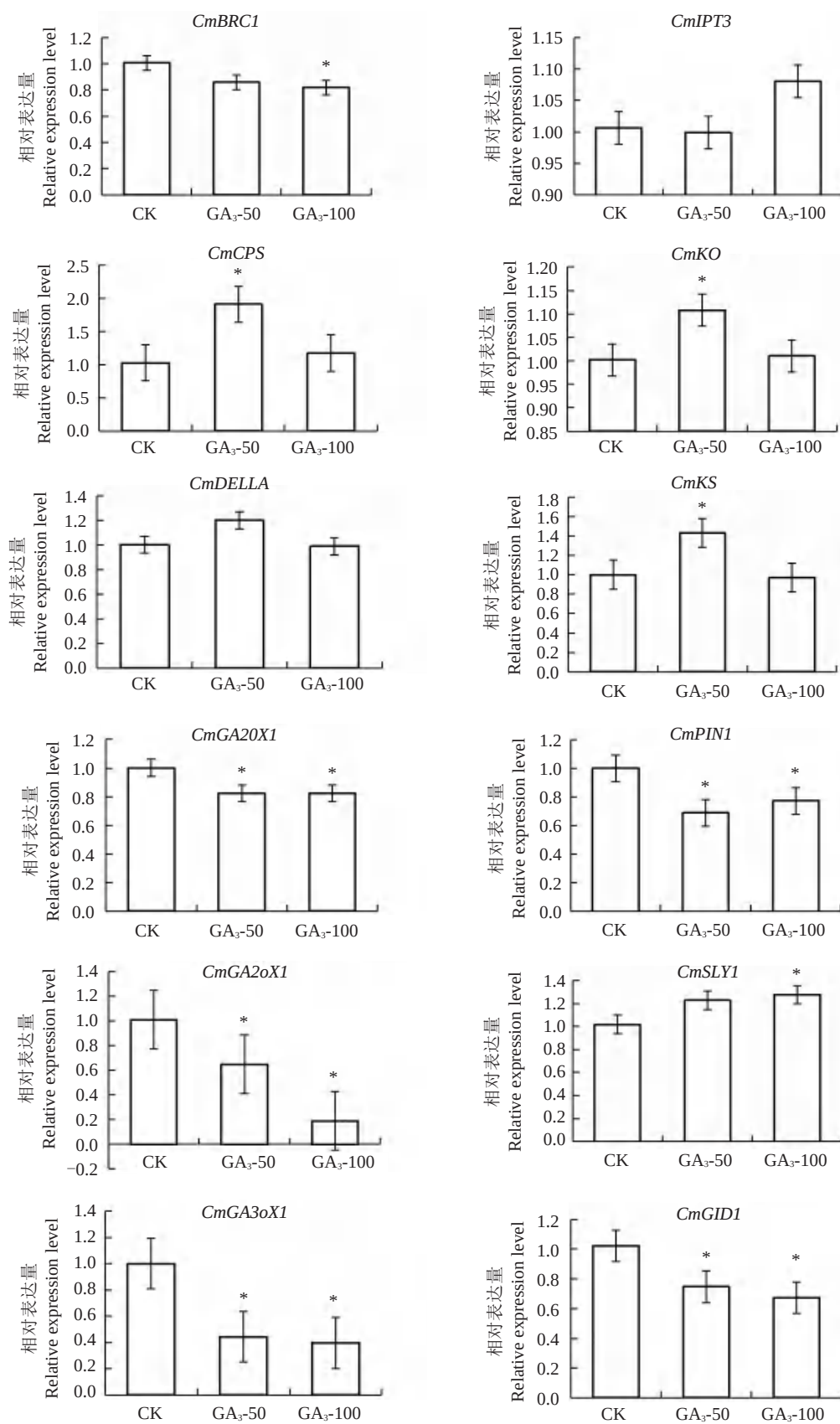
调控模式。与之相反的是,*CmDELLA* 和 *CmGID1* 在 GA₃ 处理后表达上调,其中 *CmDELLA* 在低浓度(50 mg·L⁻¹)下响应更为显著,而 *CmGID1* 对浓度变化不敏感。萜类合成相关基因 *CmCPS*、*CmKO* 和 *CmKS* 均受 GA₃ 正向调控,但在低浓度处理下促进作用更为明显。

基于这些结果,推测 GA₃ 可能通过不同调控途径影响甜瓜侧枝发育:一方面通过抑制 *CmBRC1* 等分枝抑制因子和激活萜类合成基因为侧枝生长创造条件,另一方面通过浓度依赖的方式调控 GA₃ 代谢和信号通路基因的表达,从而实现对不同发育阶段侧枝生长的调控。这种多层次的基因表达调控网络为分析 GA₃ 调控甜瓜株型建立的分子机制提供了重要依据。

为验证上述表达趋势的可靠性,对各基因在 CK、GA₃-50 和 GA₃-100 处理间的相对表达量进行了差异显著性比较。结果(图 5)显示,*CmBRC1* 相对表达量在两种 GA₃ 浓度下均低于 CK,且高浓度处理组相对表达量显著低于 CK;*CmIPT3* 相对表达量在 GA₃-50 处理下低于 CK,在 GA₃-100 处理下高于 CK,但二者均与 CK 差异不显著;*CmCPS*、*CmKO* 和 *CmKS* 相对表达量仅在 GA₃-50 处理下显著上调;*CmDELLA* 相对表达量在 GA₃-50 处理下高于 CK,在 GA₃-100 处理下低于 CK,二者均与 CK 差异不显著;*CmGA20X1*、*CmGA2ox1*、*CmGA3ox1*、*CmGID1* 相对表达量在两种 GA₃ 处理下均显著低于 CK,且 GA₃-100 处理组表达量低于 GA₃-50 处理组;*CmPIN1* 相对表达量在两种 GA₃ 处理下均显著低于 CK,GA₃-100 处理组相对表达量高于 GA₃-50 处理;*CmSLY1* 相对表达量在两种 GA₃ 处理下均呈上调趋势,仅在 GA₃-100 处理下显著高于 CK。

3 讨论与结论

从表型层面来看,GA₃-100 处理在促进侧枝伸长方面表现更为显著,此结果与赤霉素促进生长作用一致^[22]。然而,结合转录组与 qPCR 数据发现,低浓度 GA₃-50 在促进侧枝萌发方面效果更加明显。在其处理下,GA₃ 合成早期关键基因 *CmCPS*、*CmKS*、*CmKO* 显著上调,且 GO 富集分析显示萜类生物合成等通路被特异性激活,表明低浓度 GA₃ 可温和地启动侧芽发育程序^[25-27]。而 GA₃-100 虽引起更强烈的伸长响应,但部分基因(如 *CmGA2ox1*、



注: *表示与 CK 在 0.05 水平差异显著。

Note: * indicates a significant difference with CK at 0.05 level.

图5 实时荧光定量 PCR 结果

Fig. 5 Results of quantitative real-time PCR

CmBRC1)出现过度抑制或表达紊乱的情况,表明高浓度处理可能导致反馈失调和代谢紊乱,反而影响侧芽萌发效率^[16]。

在信号通路层面, GA_3 -50处理显著富集植物激素信号转导通路(KEGG分析),与李昕等^[28]在甘蓝型油菜和张小花^[29]在黄瓜中的发现一致,说明 GA 信号通路在低浓度下被高效激活。此外, GA_3 -100处理还特异性激活地MAPK信号通路,并显著影响其对生长素的响应(GO分析),表明高浓度 GA_3 可能通过交叉对话(cross-talk)整合多种信号途径。另外,*CmDELLA*基因在 GA_3 -50中表达升高,这与Zhang等^[17]在拟南芥中的反馈调控模型相符,说明DELLA基因在维持侧芽萌发平衡中起到关键作用。

在代谢调控层面, GA_3 -50处理显著上调萜类合成基因(*CmCPS*、*CmKS*、*CmKO*)和UDP-葡萄糖基转移酶活性(GO分析),表明赤霉素可通过促进次生代谢物(例如独脚金内酯^[30]、类黄酮^[31]等)的合成间接调控分枝发育。这与Ni等^[14]在麻风树(*Jatropha curcas*)和Zhuang等^[27]在高羊茅(*Festuca arundinacea*)中的研究结论一致,Zhuang等^[27]用不同浓度的赤霉素对高羊茅幼苗进行叶面喷施处理,减缓了腋芽向分蘖的转化进程。Ni等^[14]发现 GA_3 能够刺激麻风树中腋芽的发育,彭若楠^[32]和曹耀亮^[33]对黄瓜外源喷施 GA_3 和GR24,通过荧光定量PCR对相关基因进行检测以及进行拟南芥遗传转化,结果表明,SL和 GA_3 在调控植物分枝方面存在交叉互作, GA_3 可以促进SL的信号转导。此外, GA_3 -100则富集淀粉与蔗糖代谢等通路(KEGG分析),说明高浓度 GA_3 更倾向于促进碳氮资源向快速伸长期分配。

研究发现,*CmBRC1*基因表达量在 GA_3 处理下持续下调,且具有随浓度变化的趋势,进一步证实其作为分枝负调控因子的重要作用,这与Aguilar-Martínez在拟南芥^[34]和Wang等^[35]在黄瓜中的研究一致,证实BRC1作为整合多种信号通路的分枝抑制枢纽参与腋芽发育和分枝控制。另外,Ito等^[23]发现拟南芥叶腋处特异表达的LAS可以促进腋芽的形成。而与Lo等^[18]在水稻中报道的GA抑制分枝的结论不同,其研究表明GA可触发DELLA蛋白SLR1的降解,导致分蘖数减少。

本研究综合生理表型、转录组及qPCR验证,系统地阐明了不同浓度赤霉素(GA_3)对甜瓜侧枝生长发育的影响。结果表明,低浓度 GA_3 (50 mg·L⁻¹)通过激活萜类合成、植物激素信号转导等通路,协

同促进侧芽萌发;而高浓度 GA_3 (100 mg·L⁻¹)虽强烈促进侧枝伸长,但可能因信号过强和代谢紊乱影响萌发效率。其中,*CmBRC1*、*CmDELLA*及*CmGID1*等基因在不同浓度下呈现出差异性表达,进一步证实 GA_3 通过不同水平的调控网络影响甜瓜侧枝发育。综上,本研究为甜瓜分枝性状的遗传调控及赤霉素在生产中的应用提供了理论依据。

参考文献

- [1] 王志丹.中国甜瓜产业经济发展研究[D].北京:中国农业科学院,2014.
- [2] 刁倩楠,蒋雪君,陈幼源,等.外源水杨酸预处理对低温胁迫下甜瓜幼苗生长及其抗逆生理特性的影响[J].西北植物学报,2018,38(11):2072-2080.
- [3] 李丽冰,李威涛,刘依柔,等.植物分枝形成及影响分枝数主要因素的研究进展[J].植物遗传资源学报,2024,25(12):2009-2019.
- [4] Yiotis C, McElwain J C, Osborne B A. Enhancing the productivity of ryegrass at elevated CO₂ is dependent on tillering and leaf area development rather than leaf-level photosynthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(5): 584.
- [5] Drummond R S M, Janssen B J, Luo Z W, et al. Environmental control of branching in petunia[J]. Plant Physiology, 2015, 168(2): 735-751.
- [6] Aaliya B, Noreen Z, Rubina N, et al. Harnessing the role of genes involved in plant architectural changes[J]. Plant Growth Regulation, 2023, 101(1): 15-34.
- [7] 任国良,杨绪勤,何欢乐,等.黄瓜无侧枝基因 $n1b$ 的初步定位[J].园艺学报,2013,40(7):1375-1381.
- [8] 张肖静,张凯歌,朱华玉,等.甜瓜侧枝相关性状的QTL定位[J].园艺学报,2019,46(3):519-528.
- [9] Yang F, Xu Y, Wang Z C, et al. Identification of *CsAFP3*-like as a novel gene regulating determinate growth of lateral branch in cucumber[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2025, 138: 306.
- [10] Fang S Y, Zhao J T, Guo K, et al. Identification of SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)-like genes and necessary responsibility of *CmSVPc* for the development of lateral branches in melon (*Cucumis melo* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 312: 111845.
- [11] 李保珠,赵翔,安国勇.赤霉素的研究进展[J].中国农学通报,2011,27(1):1-5.
- [12] 孙婧朗.菠萝高效离体再生及基因编辑应用研究[D].上海:上海师范大学,2023.
- [13] 倪军.赤霉素对小桐子侧芽生长的调控[D].合肥:中国科学技术大学,2015.
- [14] Ni J, Gao C C, Chen M S, et al. Gibberellin promotes shoot branching in the perennial woody plant *Jatropha Curcas*[J]. Plant Cell Physiology, 2015, 56(8): 1655-1666.
- [15] Lin Q B, Zhang Z, Wu F Q, et al. The APC/CTE E3 ubiquitin ligase complex mediates the antagonistic regulation of root growth and tillering by ABA and GA[J]. The Plant Cell, 2020, 32(6): 1973-1987.

- [16] Liao Z G, Yu H, Duan J B, et al. SLR1 inhibits MOC1 degradation to coordinate tiller number and plant height in rice[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 1-9.
- [17] Zhang Q Q, Wang J G, Wang L Y, et al. Gibberellin repression of axillary bud formation in *Arabidopsis* by modulation of DELLA-SPL9 complex activity[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(4): 421-432.
- [18] Lo S F, Yang S Y, Chen K T, et al. A novel class of gibberellin 2-Oxidases control semidwarfism, tillering, and root development in rice[J]. The Plant Cell, 2008, 20(10): 2603-2618.
- [19] 广东省顺德县大良公社北村生产队科学实验组. 水稻生育后期喷施赤霉素的增产效果及其生理作用[J]. 植物学报, 1975, 17(3): 220-227.
- [20] 史伟杰. 拟南芥株型突变体 *zpr1* 的性状特征与基因鉴定分析[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [21] Nakamura H, Xue Y L, Miyakawa T, et al. Molecular mechanism of strigolactone perception by DWARF14[J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 2613.
- [22] 黄升财, 王冰, 谢国强, 等. 赤霉素 GA_4 是水稻矮化特征的重要调节因子[J]. 中国农业科学, 2019, 52(5): 786-800.
- [23] Ito S, Yamagami D, Umehara M, et al. Regulation of strigolactone biosynthesis by gibberellin signaling[J]. Plant Physiology, 2017, 174(2): 1250-1259.
- [24] 薛蓬勃, 朱亮, 黄婧, 等. LAZY1 调控水稻分蘖发育的基因调控网络分析[J/OL]. 分子植物育种, 2022-05-20. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20220520.1337.006.html>.
- [25] 施园. 外源赤霉素对甜瓜幼苗建成与产量形成的影响[D]. 黑龙江大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2017.
- [26] 任根. 两种中国南瓜雌花分化诱导剂筛选及其分子机制初探[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2022.
- [27] Zhuang L L, Ge Y, Wang J, et al. Gibberellic acid inhibition of tillering in tall fescue involving crosstalks with cytokinins and transcriptional regulation of genes controlling axillary bud outgrowth[J]. Plant Science, 2019, 287: 110168.
- [28] 李昕, 阎晋东, 杨飘, 等. 甘蓝型油菜 EMS 诱变矮秆突变体分析[J]. 生命科学研究, 2020, 24(2): 141-146.
- [29] 张小花. 外源独脚金内酯对黄爪盐胁迫耐受性的影响[D]. 兰州: 西北师范大学, 2021.
- [30] 于淑伟. 独脚金内酯通过 TCP/LBD 和 14-3-3 蛋白影响茶树发育及次生代谢物合成的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2020.
- [31] 王涛, 李静, 卢强, 等. 蒲公英黄酮和枯草芽孢杆菌对燕麦青贮品质、抗氧化活性及微生物群落结构的影响[J]. 草业学报, 2026, 35(6): 108-121.
- [32] 彭若楠. SL 转导基因 *CsDAD2* 与 GA_3 互作调控黄瓜分枝发育的研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2020.
- [33] 曹耀亮. 独脚金内酯与赤霉素互作调控黄瓜分枝发育的初步探究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2022.
- [34] Aguilar-Martinez J A, Poza-Carrion C, Cubas P. *Arabidopsis* BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds[J]. Plant Cell, 2007, 19(2): 458-472.
- [35] Wang M, Le Moigne M A, Bertheloot J, et al. BRANCHED1: A key hub of shoot branching[J]. Frontiers in Plant Science, 2019 (10): 59944399.