

茉莉酸甲酯调控白肉火龙果采后成熟的转录组分析

朱胜男¹, 林海荣², 莫雨杏¹, 黎海利¹, 王金娣¹, 刘锴栋^{1*}

1. 岭南师范学院生命科学与技术学院, 广东湛江 524048; 2. 湛江市农业技术推广中心, 广东湛江 524043

摘要: 本研究以白肉火龙果 (*Hylocereus undatus*) 为材料, 研究茉莉酸甲酯 (MeJA) 处理调控白肉火龙果采后成熟的机制。利用高通量测序的数字基因表达谱 (DEGs) 技术, 对 MeJA 处理 16 d 的白肉火龙果果实和对照组的样品进行差异基因表达谱分析。结果显示, MeJA 处理导致 15 596 个基因差异表达, 其中上调表达基因 6135 个, 下调表达基因 9461 个。GO 功能显著性富集分析表明, 差异表达基因主要涉及细胞过程、生物调节、物质合成、催化活性、结合活性和转运活性等。KEGG 基因通路富集分析发现, 差异表达基因富集于多条代谢通路上, 主要涉及光合作用、植物激素信号转导、蛋白质加工、淀粉和糖类代谢等代谢途径。进一步分析发现, MeJA 处理导致多个参与乙烯信号途径和细胞壁代谢途径的基因表达量显著下调, 如 ERF、EIN、XTH、PG 和 PME 家族成员等。上述结果表明, MeJA 处理可能抑制了乙烯信号转导和细胞壁代谢过程, 从而延缓白肉火龙果采后成熟, 延长果实的贮藏时间。本研究结果将为热带特色水果采后保鲜技术的开发与应用奠定基础。

关键词: 白肉火龙果; 茉莉酸甲酯; 果实采后成熟; 差异表达基因

中图分类号: S667.9

文献标志码: A

Transcriptome Profiles of Postharvest White-Fleshed Pitaya (*Hylocereus undatus*) in Response to Methyl Jasmonate Treatment

ZHU Shengnan¹, LIN Hairong², MO Yuxing¹, LI Haili¹, WANG Jindi¹, LIU Kaidong^{1*}

1. Life Science and Technology School, Lingnan Normal University, Zhanjiang, Guangdong 524048, China; 2. Zhanjiang Agrotechnical Extension Center, Zhanjiang, Guangdong 524043, China

Abstract: The molecular mechanism underlying white-fleshed pitaya (*Hylocereus undatus*) in response to MeJA treatment during the fruit postharvest ripening was investigated. The differentially expressed genes (DEGs) response to MeJA treatment were analyzed by the digital gene expression profiling technology. The results showed that compared with the control, a total of 15 596 DEGs, including 6135 up-regulated genes and 9461 down-regulated genes, were identified. Gene ontology analysis showed that most DEGs were involved in cell metabolism, biological regulation, biosynthesis, catalysis, binding activities and transport activities. KEGG pathway enrichment analysis revealed that all DEGs were assigned in many pathways, mainly involving in photosynthesis, plant hormone signal transduction, protein processing and starch and carbohydrate metabolism. Moreover, the transcripts of most genes involved in ethylene-signaling transduction and cell-wall degradation, belonging to ERF, EIN, XTH, PG and XTH family, were found to be significantly down-regulated. These results strongly suggest that MeJA treatment may be involved in delaying the softening of white-pitaya by restraining the ethylene-signaling transduction and retarding the degradation of cell wall during postharvest ripening. The results would lay a foundation for further research on developing the more efficient postharvest preservation technology for tropical fruits.

Keywords: pitaya (*Hylocereus undatus*); methyl jasmonate; postharvest ripening; differentially expressed gene

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.02.002

收稿日期 2024-09-11; 修回日期 2024-09-26

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32372414), 广东省基础与应用基础研究基金项目 (No. 2022A1515010719, No. 2023A1515012212)。

作者简介 朱胜男 (1993—), 女, 博士, 讲师, 研究方向: 热带水果采后生物学。*通信作者 (Corresponding author): 刘锴栋 (LIU Kaidong), E-mail: liukaidong2001@126.com。

白肉火龙果 (*Hylocereus undatus*) 又名红龙果、仙蜜果和情人果等, 是仙人掌科 (Cactaceae) 量天尺属 (*Hylocereus*) 植物^[1]。火龙果作为一种新型的保健水果, 富含膳食纤维、蛋白质和维生素等营养物质, 其花中也含有大量的药效成分^[2-3]。20 世纪 90 年代, 火龙果被引种至我国台湾、广东、四川和云南等地区并大规模种植, 加速了火龙果产业发展^[4]。由于火龙果的含水量大, 在运送期间极易发生劣变, 出现果皮皱缩、果肉褐变和腐烂变质等现象^[5]。研究发现, 火龙果在常温状态下储存 3 d 左右就会出现鳞片黄化、萎蔫和果实腐烂等现象, 造成巨大的经济损失^[6]。此外, 随着火龙果种植面积不断扩大, 火龙果的病虫害也日趋严重, 对产量和质量都造成了严重不利影响^[7]。因此, 通过利用化学生物保鲜剂维持采后火龙果的品质, 延长火龙果果实的贮藏期, 对火龙果产业的可持续性发展具有重要意义。

茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 是一种天然植物生长调节物质, 在植物的应激反应和次生代谢过程中作为一种信号分子, 调控着植物体的生长发育和各种抗逆反应^[8]。WANG 等^[8]发现 MeJA 处理不仅能够激发植物防御基因的表达, 还能够改变挥发性信号化合物的释放以吸引害虫的捕食者或天敌, 从而提高植物对病虫害的抗性。此外, 研究发现外源 MeJA 处理番茄 (*Solanum lycopersicum*)^[9]、葡萄 (*Vitis vinifera*)^[10]、香蕉 (*Musa nana*)^[11]、苹果 (*Malus pumila*)^[12]、柿子 (*Diospyros kaki*)^[13]、蓝莓 (*Vaccinium uliginosum*)^[8]和芒果 (*Mangifera indica*)^[14]等果实, 能够增强果实抗性, 减少腐烂, 有效地延长果实储藏期。如 HASAN 等^[13]发现 MeJA 处理能够改变柿果的色泽及果实中抗氧化物酶等的活性; 唐伟杰等^[12]证实低浓度的 MeJA 能够通过减缓膜脂过氧化, 降低果实采后褐变, 进而维持苹果常温贮藏品质。尽管 MeJA 在水果保鲜方面的应用研究相对较多, 但主要集中在对果实的生理变化方面的影响, 而有关 MeJA 调控果实保鲜的分子机理的研究在国内外仍相对较少。

基于转录组测序 (RNA-seq) 的数字基因表达谱 (DGE) 技术是指通过利用新一代高通量测序技术快速检测生物体的基因表达情况, 筛选出不同条件下的差异表达基因, 从而揭示差异表达基因功能及参与的生物代谢途径^[15]。目前此技术因为精确性高、重复性好和通量高等优点已经在基础医

学和生物科学研究等领域广泛应用。学者们利用该技术对西瓜 (*Citrullus lanatus*)^[16]、桃 (*Amygdalus persica*)^[17]、哈密瓜 (*Cucumis melo*)^[18]和甘蔗 (*Saccharum officinarum*)^[19]等进行了基因表达模式的转录水平分析。本研究通过利用 DGE 技术对 MeJA 处理的白肉火龙果果实总 RNA 测序, 筛选出 MeJA 处理后的差异表达基因, 并将差异表达基因进行 GO、KEGG 富集分析, 明确差异表达基因的功能与表达情况, 旨在揭示 MeJA 处理下影响白肉火龙果果实采后成熟的分子调控机制。

1 材料与方法

1.1 材料

白肉火龙果购于广东省湛江市麻章果树种植场。挑选质量、果皮颜色、大小一致且无机械损伤的白肉火龙果果实, 用 1% (V/V) NaClO 灭菌 5 min, 用自来水充分清洗干净。将灭菌后的果实分为 MeJA 处理组 (MeJA) 和对照组 (CK), 每组设置 4 个重复。MeJA 组用浓度为 1.0 mmol/L 的 MeJA 浸泡 30 min, CK 组则用蒸馏水浸泡 30 min, 待其表面干燥后, 再将所有的火龙果密封于同样条件的保鲜盒中, 置于常温保存。16 d 后从每组中收取 4 个果实样品, 用锡箔纸包好再放入样品袋中, 做好标记, 随后利用液氮快速冰冻处理以防止酶对组织的降解, 储存在超低温冰箱中, 用于总 RNA 提取。

1.2 方法

1.2.1 RNA 提取、纯度检测和文库构建 用植物总 RNA 提取试剂盒提取处理后火龙果果实的总 RNA, 将提取的总 RNA 样品送至广州基迪奥生物科技有限公司进行 RNA 纯度的检测, 将检测合格的 RNA 样品进行 mRNA 的富集、双链 cDNA 的合成和文库构建, 采用 Illumina HiSeqTM 2500 平台进行转录组测序^[20-22]。利用 RSEM 软件的 bowtie2 将 Trinity 拼接得到的转录组作为参考序列。为保证测序得到的原始数据的质量, 对 raw reads 数据进行过滤, 剔除低质量数据, 将过滤后的 clean reads 与参考转录组进行比对。

1.2.2 基因富集和差异表达基因可视化分析 对 read count 数据进行标准化处理, 然后利用 DESeq 技术对处理组和对照组序列进行差异分析^[22]。对差异基因进行 GO 功能富集分析, 筛选条件为 $P \leq 0.05$; KEGG 富集分析, 筛选条件为 $Q \leq 0.05$ 。利用 FDR 与 $\log_2FC$ 来筛选差异基因, 筛选条件

为 $FDR \leq 0.05$ 且 $|\log_2 FC| > 1$ 。使用 GSeqR 软件对差异表达基因进行 GO 富集分析, 使用 KOBASs 软件对差异表达基因进行 KEGG 富集分析, 使用 TBtools 软件制作热图。

2 结果与分析

2.1 表型分析

为探究茉莉酸甲酯对白肉火龙果采后成熟的影响, 本研究对处理 16 d 的白肉火龙果果实硬度和可溶性固形物含量进行分析, 结果如图 1 所示。与对照组相比, MeJA 处理导致白肉火龙果果实硬度增加了 17.1%, 果实内部可溶性固形物减少了 20.8%, 表明 MeJA 处理可能通过调控火龙果果实硬度和可溶性固形物含量影响火龙果采后成熟。

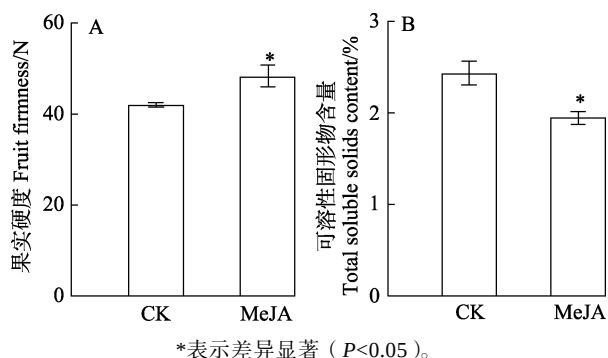


图 1 MeJA 处理下白肉火龙果果实硬度 (A) 和可溶性固形物含量差异 (B)

Fig. 1 The differences of fruit firmness (A), and total soluble solids (B) in pitaya fruit response to MeJA treatment during postharvest ripening

2.2 测序基因质量评估

CK 和 MeJA 处理的测序数据经过过滤低质量数据后分别获得 19 847 126 和 22 263 172 条有效序列, 分别占原始序列总数的 95.53% 和 96.73%。CK 和 MeJA 处理的低质量 reads 数的占比分别为 4.45% 和 3.24%。将过滤后的数据与参考基因组序列进行比对, 发现 CK 和 MeJA 处理中可以比对到唯一基因上的 reads 数分别占总 reads 数的 10.90% 和 18.17%, 表明白肉火龙果基因组注释信息相对较少。此外, 分析利用测序饱和度和检测白肉火龙果的测序量和检测到的基因数量之间的协同性, 结果发现 MeJA 处理中被检测基因数量饱和曲线较 CK 更快达到饱和, 因此测序数据足以满足后续分析的要求。

2.3 MeJA 处理白肉火龙果的差异表达基因分析

对 CK 与 MeJA 处理的白肉火龙果果实组织中的差异表达基因分析, 结果显示 MeJA 处理导致 15 596 个基因差异表达, 其中 6135 个基因上调, 9461 个基因下调, 差异表达基因中下调基因的数目明显高于上调基因数, 下调基因数目占总差异基因数目的 60.66%, 这说明 MeJA 处理可能通过在分子水平上影响多个基因的表达, 进而影响果实采后成熟 (图 2)。

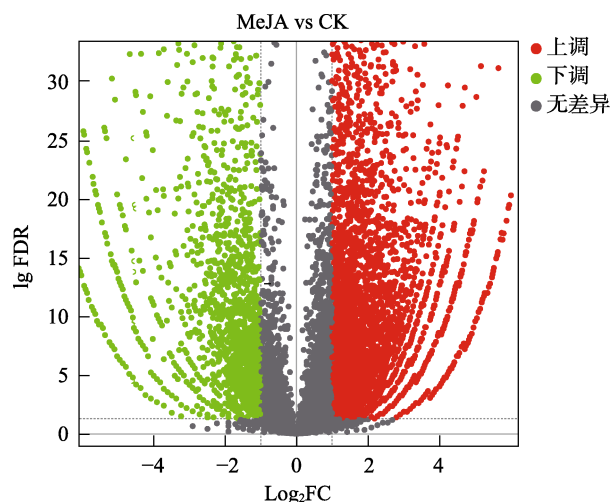


图 2 MeJA 处理白肉火龙果的差异表达基因分析
Fig. 2 Overview of differential expression genes in white-fleshed pitaya response to MeJA treatment

2.4 差异表达基因的 GO 功能显著性富集分析

利用 COG (Cluster of Orthologous Groups of proteins) 数据库对 MeJA 处理的白肉火龙果差异表达基因进行功能分类, 其中 GO 分为 3 个大类, 分别是生物过程 (biological process)、细胞组分 (cellular component) 和分子功能 (molecular function)。由图 3 可知, MeJA 处理 16 d 后, 差异表达基因共涉及 45 个 GO 分类条目, 其中参与生物过程、分子功能和细胞组分相关的 GO 条目分别有 18、12 和 15 条, 分别占总数的 40.0%、26.7% 和 33.3%。参与生物过程的差异基因主要包括代谢过程 (2124 个上调, 2495 个下调)、多组织过程 (122 个上调, 122 个下调)、单一组织过程 (1555 个上调, 1951 个下调) 和生物调节 (670 个上调, 698 个下调) 等; 参与细胞组分的差异基因主要包括细胞组分 (1646 个上调, 2018 个下调)、膜及膜组分 (1120 个上调, 1652 个下调) 和细胞器及其组分 (1529 个上调, 2249 个下调) 等相关过程的基因; 参与分子功能的差异基因主要包括催化活性

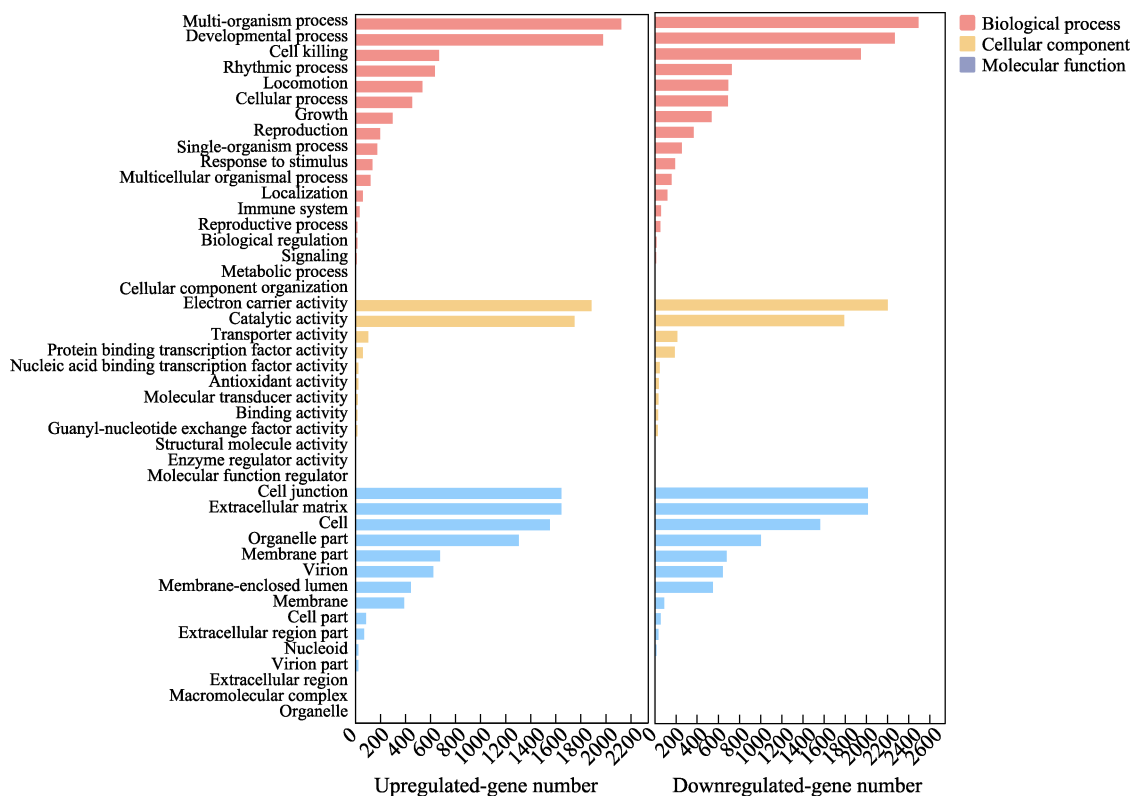


图 3 差异基因 GO 分类

Fig. 3 Gene ontology categories of DEGs

(1888 个上调, 2207 个下调)、结合活性 (1752 个上调, 1793 个下调) 和转运活性 (168 个上调, 215 个下调) 等。从显著富集的 GO 分类条目可知, MeJA 处理 16 d 后火龙果的差异表达基因主要参与多组织过程、发育过程、生物节律、细胞连接、膜及膜组分、电子载体活性和催化活性等, 其中下调表达的差异基因均多于上调表达差异基因。

2.5 差异基因的 KEGG 基因通路富集分析

利用 KEGG 数据库对差异表达基因进行代谢通路富集分析, 白肉火龙果在 MeJA 处理 16 d 的差异表达基因被注释到 125 条代谢通路 (KEGG Pathway) 上, 富集最为显著的前 20 条通路如图 4 所示。其中, 富集差异基因数目最多的途径主要包括核糖体途径 (ko03010)、碳循环途径 (ko01200)、氧化磷酸化 (ko00190)、光合碳固定 (ko00710)、氨糖和核糖代谢 (ko00520) 和乙醛酸代谢 (ko00630) 等途径。拥有差异表达基因数目最多的是核糖体途径, 该途径中鉴定出 103 个上调表达基因和 221 个下调表达基因。同时, 碳循环途径所含的差异表达基因仅次于核糖体途径, 分别有 106 个上调表达基因和 156 个下调表达基因。此外, 参与氧化磷酸化和 TCA 循环途径

的差异表达基因分别为 161 (117 个下调表达基因, 44 个上调表达基因) 和 70 个 (19 个上调表达基因, 51 个下调表达基因)。

KEGG 基因通路富集分析与 GO 功能富集分析结果一致, 表现为差异表达基因主要参与细胞内三羧酸循环、氧化磷酸化过程、有机体碳循环和氨基酸代谢等过程。上述结果表明, MeJA 可能通过影响白肉火龙果果实内能量代谢和物质循环等过程, 进而影响白肉火龙果果实的采后成熟。

2.6 MeJA 处理下白肉火龙果果实生长素和乙烯通路相关基因的表达变化

植物激素是一类对植物代谢和生长发育具有重要调控作用的化学物质。为进一步探究 MeJA 调控白肉火龙果采后成熟的机制, 本研究分析 MeJA 处理 16 d 的白肉火龙果果实的转录组数据, 并对转录组中激素信号途径响应相关的蛋白编码基因的转录水平进行比较分析, 包括 15 个生长素响应因子 ARF (auxin-response factor)、5 个生长素外排转运蛋白 PIN (auxin efflux carrier component)、3 个生长素结合蛋白 ABP (auxin-binding protein) 以及乙烯信号转导途径中 3 个乙烯上游受体因子 ETR (ethylene receptor)、5 个 EIN 成员

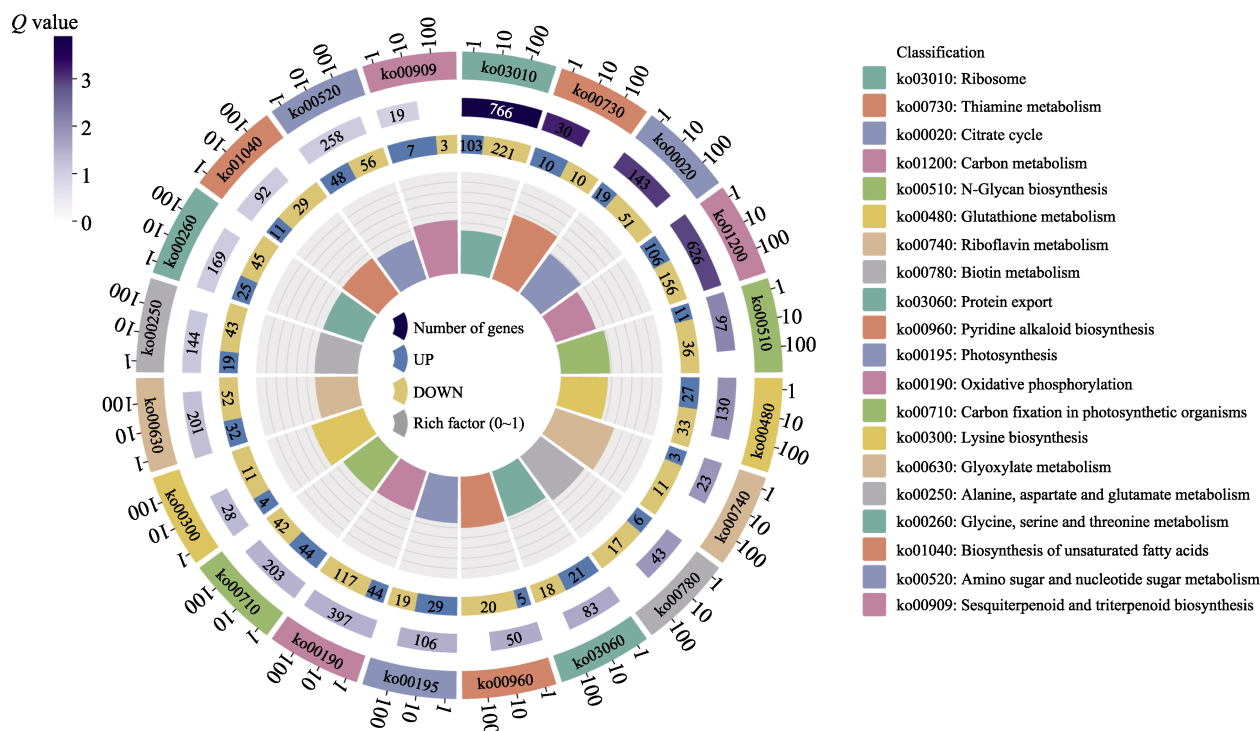


图 4 差异基因 KEGG 富集分析

Fig. 4 KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes

(ethylene insensitive protein) 和 24 个乙烯响应因子 ERF/ABI4/CRF (ethylene-responsive transcription factor) 等。由图 5 可知, 与 CK 相比, MeJA 处理导致 13 个生长素代谢途径相关基因的表达量明显上调, 且至少上调 1.2 倍。其中 IAA16 (Unigene0000823)、ARF (Unigene0013726)、ARF18 (Unigene0017453) 以及 PIN (Unigene0053295) 等基因的表达量甚至上调约 13 倍。同时, MeJA 也导致 20 个生长素相关基因的表达量显著下调。此外, MeJA 导致 4 个乙烯相关基因 (Unigene0011639、Unigene0028216、Unigene0040632 和 Unigene0044750) 的表达量上调 12 倍, 8 个乙烯信号途径基因的表达量下调 10 倍以上, 包括 EIN3 (Unigene0012846)、ERF (Unigene0015368、Unigene0019345 和 Unigene0037933)、CRF (Unigene0022674)、ABI (Unigene0016273)、ABR (Unigene0017926) 和 ERS (Unigene0028469)。以上结果表明 MeJA 通过影响生长素和乙烯信号途径来影响白肉火龙果采后成熟过程。

2.7 MeJA 处理下白肉火龙果果实生长素和乙烯通路相关基因的转录差异

对 MeJA 处理的白肉火龙果果实中差异表达基因进行进一步筛选, 其中与细胞壁代谢相关的基因共筛选到 58 个, 主要包括果胶酶 (pectinase)

家族基因 PE、多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase) 基因 PG、木葡聚糖内糖基转移酶 (xyloglucan endotransglucosylase) 基因 XTH 和细胞壁水解酶 (cell wall-associated hydrolase) 基因 CWH 等 (图 6)。其中, 有 22 个细胞壁代谢相关编码基因的表达量约降低 10 倍, 如 3 个 PE 基因 (Unigene0010738、Unigene0017116 和 Unigene0029700) 和 11 个 PG 基因 (Unigene0007056、Unigene0011523、Unigene0011809 和 Unigene0012855 等); 此外, 13 个细胞壁代谢相关基因的表达量显著上调, 包括 11 个 XTH (Unigene0006676、Unigene0013995、Unigene0015122 和 Unigene0029787 等)、1 个 PE (Unigene0013690) 和 1 个 PG (Unigene0018581)。综上所述, MeJA 可能通过降低细胞壁代谢相关基因的转录, 进而保持果实采后成熟阶段细胞壁结构的完整性, 延缓果实软化进程。

2.8 MeJA 处理对白肉火龙果果实内呼吸代谢途径关键基因的差异调控

采后果实的衰老受果实内呼吸代谢途径影响, 而糖酵解 (glycolysis, EMP)、柠檬酸循环 (tricarboxylic acid, TCA) 和磷酸戊糖途径 (pentose phosphate pathway, PPP) 是植物内重要的呼吸代谢途径。其中磷酸果糖激酶 (phosphofructokinase,

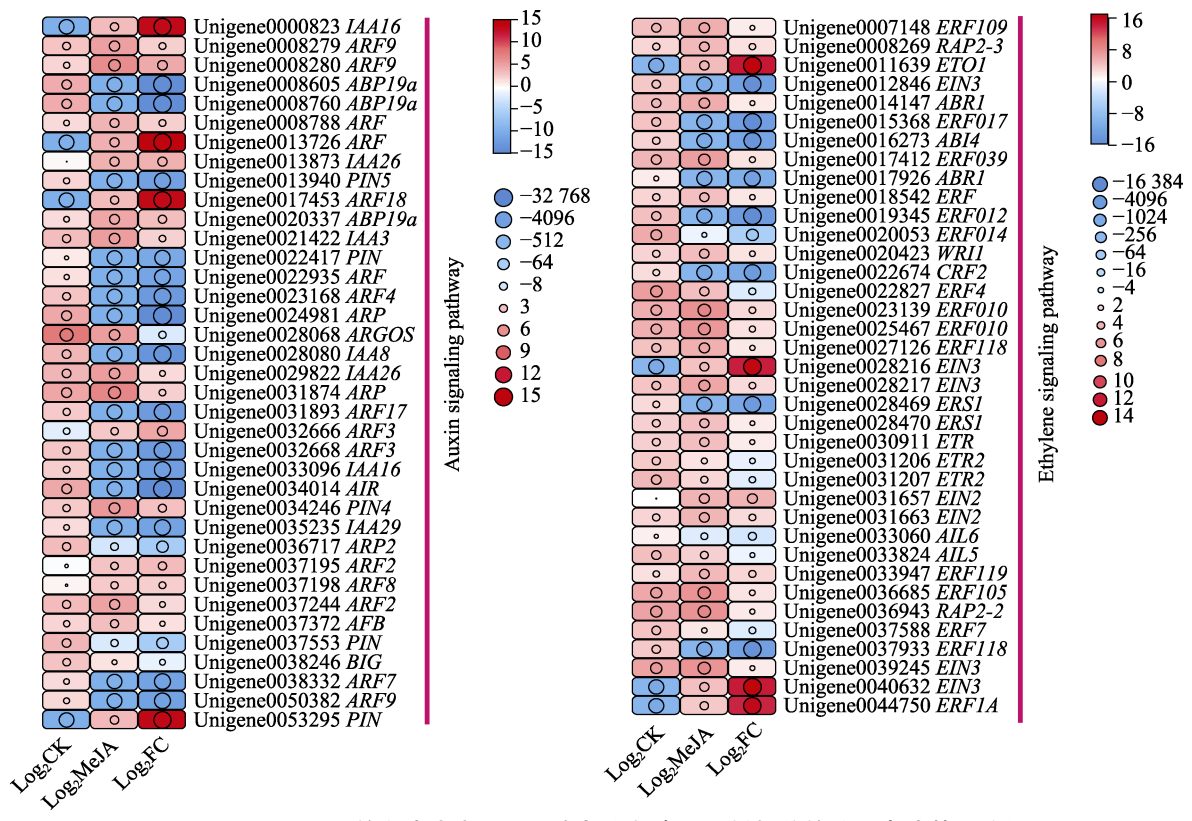


图 5 MeJA 处理的白肉火龙果果实中与生长素和乙烯相关的差异表达基因分析

Fig. 5 Differently expressed genes involved in auxin and ethylene signaling pathway in white pitaya response to MeJA treatment

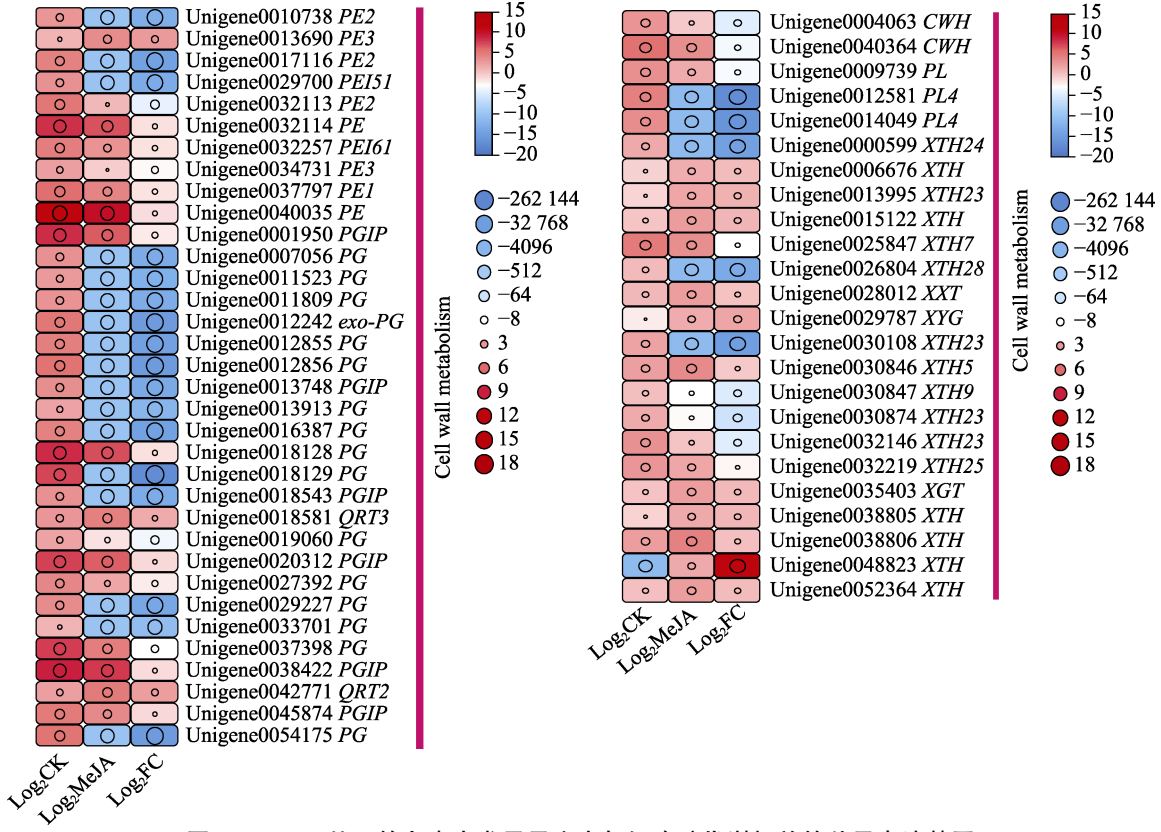


图 6 MeJA 处理的白肉火龙果果实中与细胞壁代谢相关的差异表达基因

Fig. 6 Differently expressed genes involved in cell-wall metabolism in white pitaya response to MeJA treatment

PFK)、异柠檬酸脱氢酶(isocitrate dehydrogenase, IDH)、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(glucose-6-phosphate dehydrogenase, G6PDH)和 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶(6-phosphogluconate dehydrogenase, 6PGDH)是上述呼吸代谢过程中的关键限速酶,调控整个呼吸代谢过程的速率和呼吸代谢类型的转变。MeJA 处理对白肉火龙果果实内 PFK、IDH、G6PDH 和 6PGDH 等基因表达的调控如表 1 所示,与 CK 相比,MeJA 处理 16 d 显著抑制果实

中 PFK 的转录,抑制果实内 EMP 途径,进而降低了呼吸过程中底物的消耗。同时,MeJA 处理也导致 2 个 IDH(Unigene0005502 和 Unigene0008291)的表达量明显下调和 2 个 IDH(Unigene0028329 和 Unigene0030950)的表达量显著上调,进而影响 TCA 循环的速率。此外,PPP 途径中多个 G6PDH 和 6PGDH 的表达量均明显下调。综上可知,MeJA 可能通过影响呼吸代谢速率延缓果实衰老。

表 1 MeJA 处理对火龙果呼吸代谢过程关键基因的表达调控
Tab. 1 Regulation of DEGs involved in respiratory pathways by MeJA treatment

基因 ID Gene ID	RPKM		log ₂ Ratio (MeJA/CK)	表达模式 Expression pattern	P 值 P value	错误发现率 FDR	基因功能注释 Gene function annotation
	CK	MeJA					
Unigene0021135	9.083	0.324	-4.810	下调	7.69E-06	2.62E-05	6-磷酸果糖激酶
Unigene0026293	9.369	0.001	-13.194	下调	3.85E-06	2.62E-05	6-磷酸果糖激酶
Unigene0005502	163.716	19.787	-3.049	下调	2.41E-85	2.62E-05	异柠檬酸脱氢酶
Unigene0008291	73.609	0.001	-16.166	下调	9.98E-67	2.62E-05	异柠檬酸脱氢酶
Unigene0028329	16.392	36.956	1.173	上调	5.51E-10	2.62E-05	异柠檬酸脱氢酶
Unigene0030950	9.868	25.909	1.393	上调	2.27E-03	1.34E-05	异柠檬酸脱氢酶
Unigene0000994	30.103	0.001	-14.878	下调	1.52E-08	7.57E-08	葡萄糖-6-磷酸脱氢酶
Unigene0031937	29.464	72.880	1.306	上调	1.82E-25	3.99E-24	葡萄糖-6-磷酸脱氢酶
Unigene0036186	7.787	0.001	-12.927	下调	1.56E-02	2.85E-02	葡萄糖-6-磷酸脱氢酶
Unigene0029252	14.446	0.001	-13.818	下调	2.39E-19	3.55E-18	6-磷酸-葡萄糖酸脱氢酶
Unigene0029254	106.924	49.145	-1.121	下调	3.19E-23	6.21E-22	6-磷酸-葡萄糖酸脱氢酶
Unigene0029733	7.130	15.888	1.156	上调	4.18E-05	1.27E-04	6-磷酸-葡萄糖酸脱氢酶
Unigene0033845	29.490	0.001	-14.848	下调	6.05E-08	2.76E-07	6-磷酸-葡萄糖酸脱氢酶
Unigene0033847	20.125	43.051	1.097	上调	3.14E-09	1.72E-08	6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶

3 讨论

近年来,水果保鲜技术是一个研究热点。以前常用的保鲜方法是低温冷藏,但是通过外源激素处理延长果实的储藏时间已经成为保鲜技术的探索热点。部分研究发现,外源赤霉素处理有效延缓香蕉果实衰老进程,保持果实品质,延长了果实的贮藏期^[23-25]。ZHOU 等^[25]发现 0.5 mmol/L IAA 处理能够调控抗氧化酶活性和细胞壁代谢相关基因的表达,维持芒果的采后品质。火龙果作为我国热带亚热带地区重要的经济型水果,具有较高的经济价值和食用价值。火龙果果实主要于夏秋季节采收,这 2 个季节雨水较多,且火龙果果实水分多、含糖量高,不耐储藏,一般在采后 3 d 出现黄化、萎蔫等现象,7 d 后果皮出现皱缩,12 d 后果实开始出现腐烂^[26]。研究发现,MeJA 处理能够显著影响番茄^[27]、荔枝(*Litchi chinensis*)^[28]、

猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)^[29]和桃(*Prunus persica*)^[30]等果实的品质,明显延长果实储藏时间,减少果实腐烂的机率。尽管多个研究均证实 MeJA 能改变果实的生理生化特性,延缓果实采后腐烂,但有关具体机制的报道仍不清楚^[31-36]。

近年来,随着高通量测序技术的应用,转录组测序分析技术逐步用来揭示植物响应逆境胁迫和采后水果保鲜的机制。本研究通过利用转录组技术对 MeJA 处理的白肉火龙果果实进行差异表达结果分析。高通量测序结果显示,与 CK 相比,MeJA 处理导致 15 596 个基因的表达量有显著变化,其中上调表达基因有 6135 个,下调表达基因有 9461 个。与对照组相比,火龙果响应 MeJA 处理的差异表达基因分布于多个代谢途径,具有功能多样性。GO 功能显著性富集分析显示,差异基因分布的范围很广,主要包括细胞代谢过程、

生物调节、发育过程、催化活性、结合活性和转运活性等,这说明 MeJA 调控白肉火龙果成熟过程的转录系统是一个高度开放且敏感的表达系统,其中大量基因的差异性表达影响果实内众多生物化学反应过程。进一步利用 KEGG 数据库对差异基因进行 Pathway 显著性富集分析发现,这些差异基因主要参与果实成熟过程中的生物代谢途径,如 TCA 循环途径、氧化磷酸化途径和有机体碳循环途径等,这与柿果和番茄中的研究结果相一致^[37-38],表明 MeJA 能通过影响果实内物质代谢与循环影响果实成熟。

果实在成熟过程中会发生一系列生理改变,如果实颜色、内容物、香气物质的含量变化^[39]。果实的成熟是一个复杂的过程,涉及多种植物激素的参与,如生长素和乙烯等。艾辛梓^[38]发现外源生长素 2, 4-D 能够抑制樱桃番茄果实中乙烯的产生和类胡萝卜素的积累,从而延缓果实成熟。本研究发现 MeJA 处理影响多个生长素代谢途径中相关基因的转录,表明 MeJA 通过影响生长素的合成与降解影响果实成熟。在番茄中,敲除突变体 *ein3* 表现出果实不成熟的表型^[39-40]。在番木瓜中,乙烯诱导的生长素转录因子 *CpARF2* 被证实能够与乙烯信号因子 *CpEIL1* 发生互作,增强 *CpEIL1* 对下游细胞壁代谢基因 *CpXTH12* 和 *CpPE51* 的表达,进而促进果实成熟^[41]。本研究发现 8 个乙烯信号途径相关基因(如 *EIN3*、*ERF*、*CRF* 和 *ABR* 等)的表达水平受 MeJA 处理显著抑制,表明 MeJA 可能通过抑制乙烯的生成延缓果实衰老。细胞壁代谢相关酶类在促进果实成熟方面发挥重要作用,如果胶甲酯酶、多聚半乳糖醛酸酶和木葡聚糖内糖基转移酶等^[41]。本研究发现,MeJA 处理导致多个参与细胞壁代谢的基因表达量呈现出差异变化,其中 22 个细胞壁代谢相关基因的表达量下调约 10 倍,而 13 个相关基因的表达量上调,这与 WANG 等^[42]在蓝莓和苹果中的研究结果相一致,表明 MeJA 能够影响细胞壁降解相关基因的表达量以延缓果实的软化。

综上,通过对 MeJA 处理组和 CK 对照组的果实样品进行 RNA-seq 分析,比较 2 组的差异基因可知,大量与果实生长发育、生物代谢过程和激素信号转导途径有关的基因均参与了白肉火龙果对 MeJA 处理的响应。MeJA 通过调控白肉火龙果果实中激素(如生长素和乙烯)信号途径以及细胞壁代谢过程中相关基因的表达,抑制白肉火

龙果果实软化,延长果实的贮藏期。本研究初步探讨了 MeJA 处理对白肉火龙果采后成熟的分子调控机制,为火龙果采后保鲜的研究奠定理论基础。

参考文献

- [1] 邓仁菊, 范建新, 蔡永强. 国内外火龙果研究进展及产业发展现状[J]. 贵州农业科学, 2011, 39(6): 188-192.
DENG R J, FAN J X, CAI Y Q. Present research status and industrial development of pitaya at home and abroad[J]. Guizhou Agricultural Science, 2011, 39(6): 188-192. (in Chinese)
- [2] SHAH K, CHEN J Y, CHEN J X, QIN Y H. Pitaya nutrition, biology, and biotechnology: a review[J]. International Journal of Molecular Sciences. 2023, 24(18): 13986.
- [3] 蔡永强, 向青云, 陈家龙, 彭玉基, 王彬. 火龙果的营养成分分析[J]. 经济林研究, 2008, 26(4): 53-56.
CAI Y Q, XIANG Q Y, CHEN J L, PENG Y J, WANG B. Analysis of nutritional components in pitaya fruit[J]. Economic Forest Research, 2008, 26(4): 53-56. (in Chinese)
- [4] 朱润华, 阳圣莹, 白胜. 四川火龙果产业发展现状思考及建议[J]. 四川农业科技, 2023(9): 87-89.
ZHU R H, YANG S Y, BAI S. Thoughts and suggestions on the development status of Sichuan dragon fruit industry[J]. Sichuan Agricultural Science and Technology, 2023(9): 87-89. (in Chinese)
- [5] 方垚. 火龙果绿色保鲜技术研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2016.
FAN Y. Green preservation methods of dragon fruit[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2016. (in Chinese)
- [6] WANG X G, CHEN J Y, LUO D L, BA L J. Advances in the understanding of postharvest physiological changes and the storage and preservation of pitaya[J]. Foods, 2024, 13(9): 1307.
- [7] 庄德奥, 王文汉. 火龙果的主要病虫害及防治[J]. 吉林农业, 2018(5): 84.
ZHUANG D A, WANG W H. The main pests and diseases of dragon fruit and its prevention[J]. Jilin Agriculture, 2018(5): 84. (in Chinese)
- [8] WANG H B, KOU X H, WU C J, FAN G J, LI T T. Methyl jasmonate induces the resistance of postharvest blueberry to gray mold caused by *Botrytis cinerea*[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2020, 100(11): 4272-4281.
- [9] YU W Q, ZHAO R R, SHENG J P, SHEN L. SIERF2 is associated with Methyl jasmonate-mediated defense response against *Botrytis cinerea* in tomato fruit[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(38): 9923-9932.

- [10] 汪开拓, 郑永华, 唐文才, 李廷君, 张卿. 茉莉酸甲酯处理对葡萄果实 NO 和 H₂O₂ 水平及植保素合成的影响[J]. 园艺学报, 2012, 39(8): 1559-1566.
- WANG K T, ZHENG Y H, TANG W C, LI T J, ZHANG Q. Effects of methyl jasmonate treatment on levels of nitric oxide and hydrogen peroxide and phytoalexin synthesis in postharvest grape berries[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(8): 1559-1566. (in Chinese)
- [11] 麻宝成, 朱世江. 苯并噻重氮和茉莉酸甲酯对采后香蕉果实抗病性及相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2006(6): 1220-1227.
- MA B C, ZHU S J. Induction of disease resistance by benzothiadiazole and methyl jasmonate in relation to activities of defense-related enzymes[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006(6): 1220-1227. (in Chinese)
- [12] 唐伟杰, 张滢支, 张良, 吕静祎, 孙明宇, 葛永红, 陈敬鑫. 不同浓度茉莉酸甲酯处理对“金冠”苹果保鲜效果的影响[J]. 包装与食品机械, 2004, 42(1): 12-18.
- TANG W J, ZHANG Y Z, ZHANG L, LYU J Y, SUN M Y, GE Y H, CHEN J X. Effects of different concentrations of methyl jasmonate treatment on preservation of 'Jinguan' apple fruits[J]. Packaging and Food Machinery, 2004, 42(1): 12-18. (in Chinese)
- [13] HASAN M U, SINGH Z, SHAH H M S, WOODWARD A, AFRIFA-YAMPAH E. Methyl jasmonate advances fruit ripening, colour development, and improves antioxidant quality of 'Yoho' and 'Jiro' persimmon[J]. Food Chemistry, 2024, 459: 140360.
- [14] 弓德强, 谷会, 张鲁斌, 洪克前, 朱世江. 芒果采前喷施茉莉酸甲酯对其抗病性和采后品质的影响[J]. 园艺学报, 2013, 40(1): 49-57.
- GONG D Q, GU H, ZHANG L B, HONG K Q, ZHU S J. Effects of preharvest methyl jasmonate spraying on disease resistance and postharvest quality of mango fruits[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(1): 49-57. (in Chinese)
- [15] 孟丽, 张兰增, 周和云, 周森, 李玉. 数字基因表达谱解析草菇子实体的生长发育[J]. 北方园艺, 2018(8): 149-154.
- MENG L, ZHANG L Z, ZHOU H Y, ZHOU S, LI Y. Expression profiling reveals *volvariella volvacea* fruiting body development[J]. Northern Horticulture, 2018(8): 149-154. (in Chinese)
- [16] GUO S G, LIU J G, ZHENG Y, HUANG M Y, ZHANG H Y, GONG G Y, HE H G, REN Y, ZHONG S L, FEI Z J, XU Y. Characterization of transcriptome dynamics during watermelon fruit development: sequencing, assembly, annotation and gene expression profiles[J]. BMC Genomics, 2011, 12: 454.
- [17] 李雄伟. 桃种质资源群体遗传分析及果实数字基因表达谱构建[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- LI X W. Population genetic analysis of peach germplasm and the construction of digital gene expression profilings of fruit[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2013. (in Chinese)
- [18] 杜红凤. 冷胁迫下哈密瓜基因表达谱及相关抗性酶分析[D]. 石河子: 石河子大学, 2017.
- DU H F. Study on gene expression profile and the related resistant enzymes of hami melon under cold stress[D]. Shihezi: Shihezi University, 2017. (in Chinese)
- [19] 李穆, 程志远, 何丽莲, 王先宏, 李富生. 甘蔗印度种响应干旱胁迫的数字基因表达谱[J]. 分子植物育种, 2018, 16(7): 2099-2106.
- LI M, CHENG Z Y, HE L L, WANG X H, LI F S. Digital gene expression profiling of *S. barberi* J. response to drought stress[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(7): 2099-2106. (in Chinese)
- [20] LIU H J, YANG X R, LIAO X H, ZUO T, QIN C, CAO S L, DONG L, ZHOU H K, ZHANG Y Z, LIU S S, SHEN Y O, LIN H J, LÜBBERSTEDT T, ZHANG Z M, PAN G T. Genome-wide comparative analysis of digital gene expression tag profiles during maize ear development[J]. Genomics, 2015, 106(1): 52-60.
- [21] 杨慧菊, 郭华春. 低温胁迫下马铃薯的数字基因表达谱分析[J]. 作物学报, 2017, 43(3): 454-463.
- YANG H J, GUO H C. Digital gene expression profiling analysis of potato under low temperature stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(3): 454-463. (in Chinese)
- [22] ANDERS S, HUBER W. Differential expression analysis for sequence count data[J]. Genome Biology, 2010, 11(10): R106.
- [23] 尹培培, 包日双, 戴佳锟, 尉亚辉. 植物激素对植物器官发生影响的研究进展[J]. 江西农业学报, 2012, 24(6): 37-41.
- YIN P P, BAO R S, DAI J K, WEI Y H. Research advance in impact of phytohormone on plant organogenesis[J]. Acta Agronomica Jiangxi, 2012, 24(6): 37-41. (in Chinese)
- [24] 周传悦, 程谦伟, 张定宇. 外源赤霉素处理对采后香蕉生理生化影响[J]. 中国南方果树, 2023, 52(2): 78-83.
- ZHOU C Y, CHENG Q W, ZHANG D Y. Effects of exogenous gibberellin treatment on physiology and biochemistry of postharvest banana[J]. South China Fruits, 2023, 52(2): 78-83. (in Chinese)
- [25] ZHOU Y, LIU J M, ZHUO Q Y, ZHANG K Y, YAN J L, TANG B M, WEI X Y, LIN L J, LIU K D. Exogenous glutathione maintains the postharvest quality of mango fruit by modulating the ascorbate-glutathione cycle[J]. PeerJ, 2023, 11: e15902.
- [26] 王生有, 陈于陇, 徐玉娟, 吴继军, 肖更生. 火龙果采后生理和保鲜技术的研究进展[J]. 食品工业科技, 2014,

- 35(13): 396-400.
- WANG S Y, CHEN Y L, XU Y J, WU J J, XIAO G S. Progress in postharvest physiology and preservative technology of pitaya[J]. Science and Technology of Food Industry, 2014, 35(13): 396-400. (in Chinese)
- [27] RIVERO MEZA S L, DE CASTRO TOBARUELA E, BENEDETTI PASCOAL G, LOURO MASSARETTO I, PURGATTO E. Post-Harvest treatment with methyl jasmonate impacts lipid metabolism in tomato pericarp (*Solanum lycopersicum* L. cv. Grape) at different ripening stages[J]. Foods, 2021, 10(4): 877.
- [28] HE M Y, YIN F L, PAK DEK M, LIAO L Y, LIU Y F, LIANG Y L, CAI W, HUANG L L, SHUAI L. Methyl jasmonate delays the browning of litchi pericarp by activating the phenylpropanoid metabolism during cold storage[J]. Postharvest Biology and Technology, 2025, 219: 113278.
- [29] PAN L Y, ZHAO X Y, CHEN M, FU Y G, XIANG M, CHEN J Y. Effect of exogenous methyl jasmonate treatment on disease resistance of postharvest kiwifruit[J]. Food Chemistry, 2020, 305: 125483.
- [30] JIN P, ZHU H, WANG J, CHEN J G, WANG X L, ZHENG Y H. Effect of methyl jasmonate on energy metabolism in peach fruit during chilling stress[J]. Science of Food and Agriculture, 2013, 93(8): 1827-1832.
- [31] DING X Y, WANG B, GONG Y B, YAN X Q, CHEN X X, ZHONG Y W, ZHAO Z Y. Exogenous methyl jasmonate (MeJA) improves 'Ruixue' apple fruit quality by regulating cell wall metabolism[J]. Foods, 2023, 13(11): 1594.
- [32] CAO S F, CAI Y T, YANG Z F, JOYCE D C, ZHENG Y H. Effect of MeJA treatment on polyamine, energy status and anthracnose rot of loquat fruit[J]. Food Chemistry, 2014, 145: 86-89.
- [33] DESHI V, HOMA F, GHATAK A, AFTAB M A, MIR H, OZTURK B, SIDDIQUI M W. Exogenous methyl jasmonate modulates antioxidant activities and delays pericarp browning in litchi[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2022, 28(8): 1561-1569.
- [34] LIU G Y, LI B, LI X Q, WEI Y X, LIU D B, SHI H T. Comparative physiological analysis of methyl jasmonate in the delay of postharvest physiological deterioration and cell oxidative damage in cassava[J]. Biomolecules, 2019, 9(9): 451.
- [35] LI J Z, MIN D D, LI Z L, FU X D, ZHAO X M, WANG J H, ZHANG X H, LI F J, LI X A, GUO Y Y. Regulation of sugar metabolism by methyl jasmonate to improve the post-harvest quality of tomato fruit[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2022, 41: 1615-1626.
- [36] WANG S Y, SHI X C, LIU F Q, PEDRO L. Effects of exogenous methyl jasmonate on quality and preservation of postharvest fruits: a review[J]. Food Chemistry, 2021, 353: 129482.
- [37] LIU M P, WANG R, SUN W W, HAN W J, LI G, ZONG W, FU J M. Effects of postharvest calcium treatments on the firmness of persimmon (*Diospyros kaki*) fruit based on a decline in WSP[J]. Scientia Horticulturae, 2023, 307: 111490.
- [38] 艾辛梓. 外源生长素对番茄采后成熟过程中蔗糖代谢和芳香物质的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- AI X Z. Effect of exogenous auxin on sucrose metabolism and aroma volatiles of cherry tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit during postharvest ripening[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2019. (in Chinese)
- [39] HUANG W, HU N, XIAO Z, QIU Y P, YANG Y, YANG J, MAO X, WANG Y H, LI Z G, GUO H W. A molecular framework of ethylene-mediated fruit growth and ripening processes in tomato[J]. Plant Cell, 2022, 34(9): 3280-3300.
- [40] DENG L, YANG T X, LI Q, CHANG Z Q, SUN C L, JIANG H L, MENG X W, HUANG T T, LI C B, ZHONG S L, LI C Y. Tomato MED25 regulates fruit ripening by interacting with EIN3-like transcription factors[J]. Plant Cell, 2023, 35(3): 1038-1057.
- [41] ZHANG T, LI W J, XIE R X, XU L, ZHOU Y, LI H L, YUAN C C, ZHENG X L, XIAO L T, LIU K D. CpARF2 and CpEIL1 interact to mediate auxin-ethylene interaction and regulate fruit ripening in papaya[J]. The Plant Journal, 2020, 103(4): 1318-1337.
- [42] WANG H B, CHENG X, WU C, FAN G J, LI T T, DONG C. Retardation of postharvest softening of blueberry fruit by methyl jasmonate is correlated with altered cell wall modification and energy metabolism[J]. Scientia Horticulturae, 2021, 276: 109752.