网络出版时间:2026-04-08 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.10.015

刺梨*RrCAD*基因家族的全基因组鉴定及对外源激素的响应

张小英[1,2],王叶[2],鲁敏[1],马文涛[1],南红[1],安华明[1]

(1 贵州大学 农学院,国家林业与草原局刺梨工程研究中心,贵州 贵阳 550025;
2 贵州省植物园,国家林业与草原局西南喀斯特山地生物多样性保护重点实验室,贵州 贵阳 550004)

[摘 要] 【目的】分析刺梨*CAD*基因家族成员的进化和表达情况,了解其在木质素积累中的作用。【方法】以拟南芥、草莓等植物的肉桂醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase,CAD)序列为参考,筛选刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt.)*CAD*家族成员,并进行生物信息学分析和*CAD*家族成员在刺梨果实发育中的表达分析。【结果】刺梨*CAD*基因家族有9个成员(*RrCAD*01~*RrCAD*09),可分为5个亚族,不均匀地分布在2、3、5、6号染色体上,并以2号染色体上分布最为密集(5个);基因结构分析发现,除*RrCAD*02外,其余成员所含外显子数量为5~6个;亚细胞定位和二级结构预测表明,*CAD*家族蛋白主要定位于细胞质和细胞膜上,以α-螺旋、β-转角、无规则卷曲为主。基因上游序列分析发现,该家族基因普遍存在光诱导元件和脱落酸、水杨酸等激素响应元件。刺梨果实发育过程中的RNA-seq分析发现,*RrCAD*05的表达变化趋势与木质素含量测定结果及组织化学染色高度一致;在SA和ABA处理下,*RrCAD*05的表达与CAD活性及木质素含量均呈显著正相关。【结论】刺梨果实发育过程中,*RrCAD*05基因转录水平与木质素积累动态一致并存在极显著相关性,且不同程度受外源ABA、SA调控,进而影响果实中木质素含量,可能在刺梨果实木质素合成中起着关键作用。

[关键词] 刺梨;*CAD*基因家族;生物信息学分析;木质素;基因表达
[中图分类号] S661.9;Q786 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)10-0138-11

Genome-wide identification of *RrCAD* gene family in *Rosa roxburghii* and its response to exogenous hormones

ZHANG Xiaoying[1,2], WANG Ye[2], LU Min[1], MA Wentao[1], NAN Hong[1], AN Huaming[1]

(1 *College of Agriculture, Guizhou University, Engineering Research Centre of National Forestry and Grassland Administration for Rosa Roxburghii, Guiyang, Guizhou* 550025, *China*; 2 *Guizhou Botanical Garden, Key Laboratory for Biodiversity Conservation in Karst Mountain Areas of Southwest China, National Forestry and Grassland Administration, Guiyang, Guizhou* 550004, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aims to analyze the evolution and expression patterns of the *CAD* gene family members in *Rosa roxburghii* to understand its role in lignin accumulation. 【Method】 Using the cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD) gene sequences from *Arabidopsis thaliana*, strawberry and other plants as references, the *CAD* family members of *R. roxburghii* were screened. Bioinformatics analysis and expression analyses of these members during fruit development of *R. roxburghii* were conducted. 【Result】 The *CAD* gene family of *R. roxburghii* comprised nine members (*RrCAD*01—*RrCAD*09), which were classified into five subfamilies and distributed unevenly on chromosomes 2, 3, 5 and 6, with the highest density on chromosome 2. Gene

[收稿日期] 2025-08-18 [修回日期] 2025-10-16
[基金项目] 贵州省科技计划项目(黔科合基础MS[2025]323,黔科合重大[2025]048);国家自然科学基金项目(32460728);贵州省科技计划项目(黔科合服企[2024]004-1,黔科合服企[2024]004-2,黔科合平台KXJZ[2025]036)
[作者简介] 张小英(1994—),女,甘肃平凉人,硕士,主要从事果树生理与分子生物学研究。E-mail:1419914500@qq.com
[通信作者] 安华明(1973—),男,贵州贵阳人,教授,博士生导师,主要从事果树生理与分子生物学研究。E-mail:anhuaming@hotmail.com

structure analysis showed that, with the exception of *RrCAD*02, all members contained 5－6 exons. Subcellular localization and secondary structure prediction showed that the *CAD* family proteins were mainly located in the cytoplasm and cell membrane, and their structures were dominated by α-helix, β-turn and random coil. The upstream sequence analysis identified ubiquitous cis-acting elements associated with light induction and hormone responses, including those to abscisic acid (ABA) and salicylic acid (SA). RNA-seq analysis during fruit development of *R. roxburghii* showed that the expression pattern of *RrCAD*05 was highly consistent with the measured lignin content and histochemical staining results. Furthermore, correlation analysis indicated that under exogenous SA and ABA treatments, the expression level of *RrCAD*05 was significantly positively correlated with both CAD enzyme activity and lignin content.【Conclusion】During the fruit development of *R. roxburghii*, the transcript level of *RrCAD*05 was not only highly consistent with but also significantly correlated with the dynamic accumulation of lignin. Furthermore, its expression was regulated by exogenous ABA and SA to varying degrees, affecting the fruit lignin content, which suggests that *RrCAD*05 played a critical role in lignin synthesis of *R. roxburghii* fruit.

Key words: *Rosa roxburghii*; *CAD* gene family; bioinformatics analysis; lignin; gene expression

刺梨（*Rosa roxburghii* Tratt.）作为中国特色果树资源，近年来在贵州省已形成规模化种植，栽培面积超过 100 000 hm^2。以刺梨为原料开发的系列产品涵盖食品、化妆品、保健品和药品等多个领域，其中食品加工产品包括果汁、饮料、干制品、罐装食品及发酵制品等[1-2]，其产业影响力与经济效益日益凸显。然而，刺梨鲜果中较高的木质素含量导致其加工产品（如干制品和罐装产品）存在口感粗糙等问题，这在一定程度上制约了产品品质的提升[3-4]。

木质化是植物生长发育过程中的重要生理现象，其生化过程主要包含两个阶段：木质素单体的生物合成以及单体在细胞壁中的氧化聚合与交联沉积[5]。根据化学结构特征，木质素可分为三类：对-羟基苯基木质素（H-木质素）、愈创木基木质素（G-木质素）和紫丁香基木质素（S-木质素），其中果实组织中以 G-木质素和 S-木质素为主[6]。作为高等植物中含量仅次于纤维素的重要组分，木质素的合成代谢途径已基本阐明，该途径起始于苯丙氨酸解氨酶（PAL）催化的苯丙氨酸代谢，包含苯丙氨酸途径和木质素合成特异途径两个阶段。JIANG 等[7]研究证实，梨果实中木质素合成的前体物质主要来源于肉桂酸和香豆酸。在此过程中，肉桂酰 COA 还原酶（CCR）和肉桂醇脱氢酶（CAD）作为中短链还原酶/脱氢酶超家族的关键成员，发挥着不可替代的作用[8]。具体而言，CCR 负责催化 5 种肉桂酰 COA 转化为相应的肉桂醛，而 CAD 则进一步将这些肉桂醛转化为木质素单体（包括香豆醇、咖啡醇、松柏醇、5-羟基松柏醇和芥子醇）[9]。

研究表明，*CAD* 基因家族在进化过程中形成了功能分化，通常可分为三类：第一类 *CAD* 真正参与木质素合成的进化分支，如 *AtCAD*4、*AtCAD*5 等；第二类 *CAD* 为芥子醇脱氢酶 SAD 分支，与植物抗逆性相关；第三类 *CAD* 功能尚不明确[9]。不同植物中 *CAD* 亚型呈现显著的功能异质性，例如桉树中鉴定出的 *CAD*1 和 *CAD*2 在生理生化特性上存在明显差异[10]，而小麦的 11 个 *CAD* 成员则被划分为 6 个不同的系统进化类群[11]。目前，*CAD* 基因的功能已在烟草[12]、苜蓿[13]、杨树[14]、桉树[15]和亚麻[16]等双子叶植物中得到验证。玉米和高粱的突变体研究显示，CAD 活性降低与木质素含量下降存在显著相关性[17-18]。在梨上鉴定出的 26 个 *CAD* 基因中，*PbCAD*02 被证实是调控白色梨和砂梨石细胞木质素合成的关键基因，其蛋白产物定位于细胞壁和细胞膜[19-22]。类似地，野生草莓（14 个）和栽培草莓（24 个）的 *CAD* 基因家族分析表明，这些基因可能通过影响木质素合成参与果实硬度及风味性状的调控[23]。NIU 等[24]对石榴的比较蛋白质组学研究也发现，*CAD* 基因表达水平与蛋白丰度在软籽和硬籽品种间存在显著差异。

值得注意的是，刺梨鲜果中木质素约占膳食纤维总量的 6%[3]，且在果刺发育过程中具有重要作用[25]，这些特性直接影响鲜食品质和加工产品的质量。本课题组前期通过刺梨转录组分析发现 25 个差异表达基因参与木质素的生物合成；同时，还鉴定了 43 个可能的转录因子，包括 *bHLH*、*bZip*、*Dof*、*MYB*、*NAC*、*WRKY* 和 *zf*－*HD* 等，其中 28 个为正调控转录因子，15 个为负调控转录因子，这些转录因子以前被报道控制木质素的生物合成[4]。进一步

通过遮光处理显著提高了刺梨*RrCAD*05的表达，并且表达水平与木质素含量呈显著正相关关系[26]。鉴于*CAD*基因家族成员的功能多样性，系统筛选和鉴定参与木质素合成的关键*CAD*基因，对于解析刺梨果实木质素合成的分子机制具有重要意义。本研究通过全基因组鉴定和系统进化分析刺梨*CAD*基因家族，结合果实发育时期的转录组数据，筛选与木质素积累相关的关键成员，并探究其表达调控网络及其对木质素合成的影响。研究成果将为刺梨果实品质改良提供重要的理论依据和基因资源，具有重要的科学价值和应用前景。

1 材料与方法

1.1 植物材料、生长条件和处理

本研究在国家林业与草原局刺梨工程技术研究中心开展。以10年生'贵农5号'刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt cv. Guinong 5)优良无性系为试验材料，采用叶面喷施法进行外源激素处理。具体处理方案如下：在刺梨花后10 d(幼果期)，选取发育程度基本一致的果实第1次喷施外源激素SA(2 mmol/L)和ABA(1 mmol/L)，此后每隔15 d重复喷施一次，共处理6次。所有喷施操作均选择晴天17:00进行，若遇降雨天气则顺延至次日补喷。喷施标准以处理果实表面完全湿润为准。分别在花后30 d(幼果期)、60 d(果实膨大期)和90 d(成熟期)采集果实样品，采集后的果实样品立即用液氮速冻，随后保存于－80 ℃超低温冰箱中备用。

1.2 刺梨*CAD*基因家族的鉴定

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的CAD蛋白序列下载自拟南芥信息资源数据库(The Arabidopsis Information Resource, TAIR; http://www.arabidopsis.org)。草莓(*Fragaria* spp.)、苹果(*Malus domestica*)和梨(*Pyrus* spp.)的基因组数据通过Phytozome v12.1(https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html)获取。基于课题组刺梨基因组数据[27]，以拟南芥*CAD*家族的核酸序列和氨基酸序列作为查询序列，使用BLAST比对刺梨、草莓、苹果和梨的基因组数据库，筛选序列相似性＞30%、期望值(*E*-value)＜$1e^{-20}$的候选序列[28]。对初步筛选的候选序列进行蛋白质结构域预测(NCBI Conserved Domain Database, CDD; https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi)，保留同时满足以下条件的基因：含有ADH_N(乙醇脱氢酶N端结构域)或ADH_zinc_N(锌依赖性乙醇脱氢酶N端结构域)，符合CAD蛋白的典型结构特征。最终，通过上述标准鉴定的基因被认定为*CAD*基因家族成员，并用于后续分析。

1.3 蛋白质理化性质、多序列比对和保守基序分析

利用ExPASy ProtParam在线工具(https://web.expasy.org/protparam/)对蛋白的理化性质进行全面预测，包括理论等电点(pI)、氨基酸数目、分子量、不稳定性指数以及平均亲水性(GRAVY)等关键参数[29]。随后，通过DNAMAN软件对筛选获得的CAD蛋白氨基酸序列进行多重比对，以评估不同物种间CAD蛋白的序列相似性及保守位点特征。为进一步解析*CAD*基因家族的结构特征，本研究采用MEME Suite在线程序(http://meme-suite.org/)进行保守基序分析。

1.4 *CAD*基因家族的进化、基因结构及顺式作用元件分析

将拟南芥、草莓、苹果、梨、刺梨5个物种的*CAD*核酸序列进行Clustal X比对，利用MEGA7.0软件构建系统发育树，默认值为1 000。基因的结构分析采用GSDS(http://gsds.cbi.pku.edu.cn/)软件，利用plantCARE(http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/)检索启动子前2 000 bp的顺式作用元件[30]。蛋白亚细胞定位预测使用WoLF PSORT(http://www.genscript.com/wolf-psort.html)在线工具[31]；蛋白质二级结构分析采用PRABI(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl)[32]。

1.5 RNA-seq表达分析及实时荧光定量PCR分析

在本课题组前期转录组数据[4]中查找刺梨*CAD*基因家族幼果期(花后30 d)、果实膨大期(花后60 d)、成熟期(花后90 d)的表达数据，使用TBtools绘制热图。取刺梨果实样品，按TARAKA植物RNA快速提取试剂盒说明书进行总RNA的提取。引物设计使用Primer-blast(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/index)，并交由生工生物工程股份有限公司(上海)合成，*RrCAD*05的上游引物为：TCGTTGGTGGAAGCGACATTGG，下游引物为：AGCCAAGACTACTGAGACGAGGAG。纯化的RNA使用RNA PCR Kit Ver. 2.1(TaKaRa, Dalian, China)试剂盒合成cDNA，并用实时荧光定量PCR仪(ABI ViiA7)进

行检测，反应使用 SYBR Green Ⅰ试剂盒（TaKaRa），反应体系为 20 μL，分别是 cDNA 2μL，上下游引物各 0.8 μL，ddH_2O 6 μL，SYBR 10.4 μL。通过如下反应程序：95 ℃，30 s；95 ℃，5 s，55～60 ℃，20 s，循环 40 次；72 ℃，20 s。熔解曲线程序为：95 ℃，15 s；55～95 ℃，以 0.3 ℃/min 递增；95 ℃，15 s。数据分析采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法。内参基因为 *UBQ*，上游引物为：ATGCAGATTTTGTGAAGAC，下游引物为：ACCACCACGRAGACGGAG[33]。

2　结果与分析

2.1　刺梨 *CAD* 基因家族编码蛋白理化性质分析

基于生物信息学分析结果，本研究将鉴定到的刺梨 *CAD* 基因家族成员系统命名为 *RrCAD*01～*RrCAD*09。如表 1 所示，该基因家族成员编码蛋白在理化性质上表现出显著差异：氨基酸数目为 97～370，相对分子量分布范围为 10 248.00～40 317.11 D；各成员等电点（pI）差异较大，从酸性（4.79）到碱性（9.73）不等；蛋白稳定性分析显示，RrCAD09 具有最低的不稳定系数（25.50），而 RrCAD01 的稳定性最差（58.70）；所有成员的脂肪系数均维持在较高水平（82.56～101.55）。值得注意的是，亲水性分析表明 RrCAD02 和 RrCAD05 为亲水性蛋白，其余 7 个成员均呈现疏水特性。这些理化特征的差异可能反映了该基因家族成员在刺梨生长发育过程中功能的多样性。

表 1　刺梨 *CAD* 基因家族编码蛋白的理化性质

Table 1　Physicochemical properties of proteins encoded by the *Rosa roxburghii CAD* gene family

蛋白 Protein	基因 ID Gene ID	氨基酸数 Number of amino acid	分子量/D Molecular weight	等电点 Isoelectric point	分子式 Formula	不稳定系数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	平均亲水性 Grand average of ydropathicity
RrCAD01	evm. model. Contig422. 35	231	26 594. 14	9. 73	$C_{1189}H_{1921}N_{333}O_{331}S_{13}$	58. 70	96. 23	−0. 235
RrCAD02	evm. model. Contig41. 155	97	10 248. 00	4. 79	$C_{459}H_{740}N_{110}O_{139}S_{7}$	36. 74	101. 55	0. 518
RrCAD03	evm. model. Contig202. 159	127	14 252. 45	5. 87	$C_{635}H_{1008}N_{172}O_{186}S_{7}$	37. 68	95. 91	−0. 161
RrCAD04	evm. model. Contig418. 114	352	38 250. 85	7. 16	$C_{1697}H_{2669}N_{461}O_{505}S_{20}$	28. 45	84. 40	−0. 073
RrCAD05	evm. model. Contig41. 154	308	33 344. 11	6. 23	$C_{1486}H_{2302}N_{390}O_{444}S_{19}$	31. 55	82. 56	0. 034
RrCAD06	evm. model. Contig46. 33	309	38 900. 76	6. 62	$C_{1734}H_{2748}N_{462}O_{516}S_{18}$	28. 14	89. 53	−0. 055
RrCAD07	evm. model. Contig46. 26	309	38 992. 01	7. 62	$C_{1745}H_{2761}N_{465}O_{510}S_{18}$	25. 64	89. 81	−0. 048
RrCAD08	evm. model. Contig73. 10	370	40 317. 11	6. 05	$C_{1776}H_{2801}N_{489}O_{536}S_{23}$	26. 82	83. 73	−0. 122
RrCAD09	evm. model. Contig161. 242	357	39 357. 37	5. 59	$C_{1740}H_{2764}N_{462}O_{525}S_{25}$	25. 50	88. 35	−0. 124

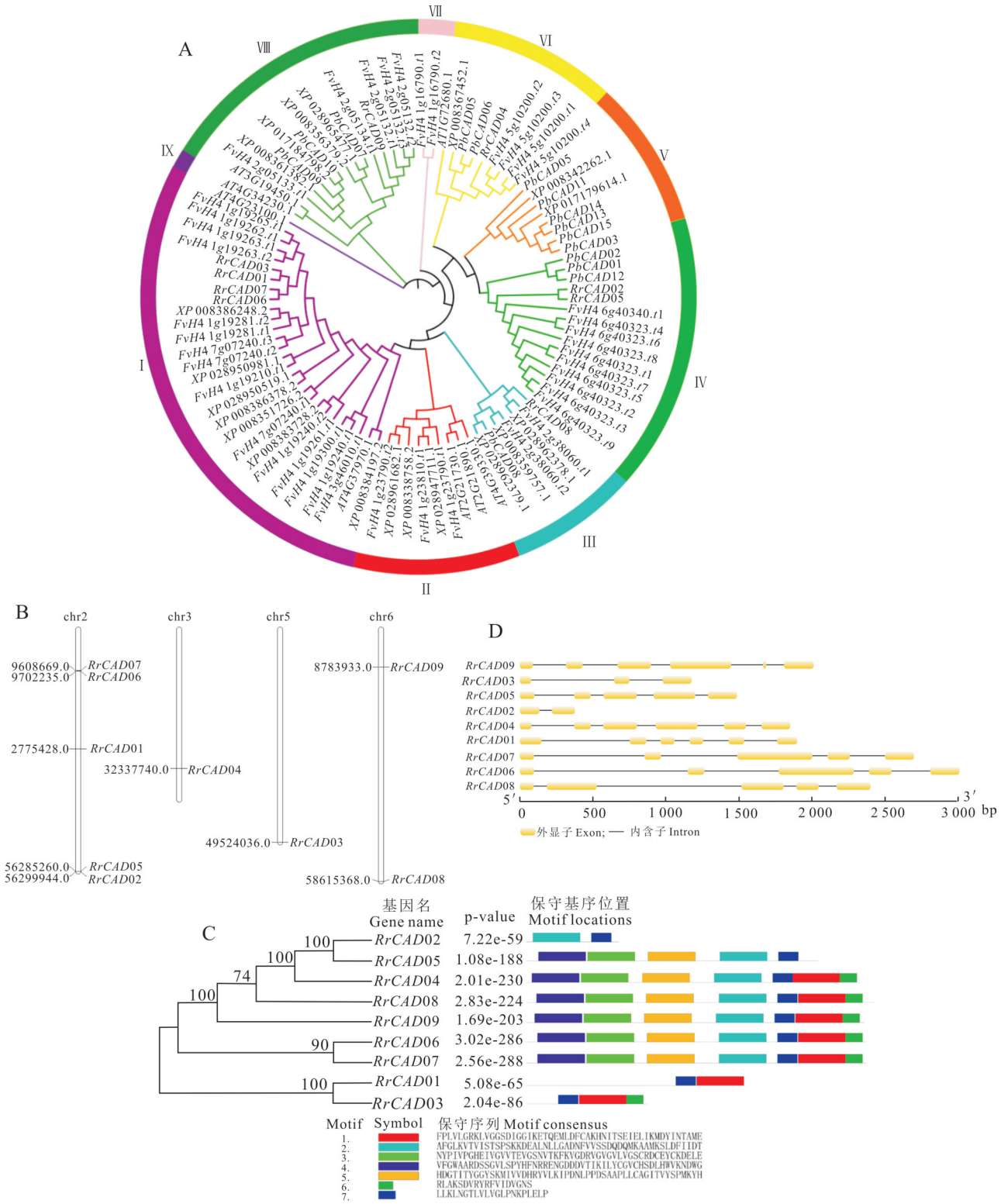
2.2　刺梨 *CAD* 基因家族的系统进化、染色体定位、基因结构及保守基序分析

基于 93 条 *CAD* 基因序列（来源于拟南芥、草莓、苹果、梨和刺梨）构建的系统进化树（图 1-A）显示，该基因家族可明确划分为 9 个亚族。刺梨 9 个 *CAD* 基因分布于其中 5 个亚族：Ⅰ亚族包含 *RrCAD*01、*RrCAD*03、*RrCAD*06 和 *RrCAD*07；Ⅲ亚族仅含 *RrCAD*08；Ⅳ亚族包含 *RrCAD*02 和 *RrCAD*05；Ⅵ亚族为 *RrCAD*04；Ⅷ亚族为 *RrCAD*09。值得注意的是，进化分析表明刺梨 CAD 蛋白与蔷薇科植物（草莓、梨、苹果）表现出较近的亲缘关系，而与拟南芥的亲缘关系较远，这一结果符合物种的系统分类地位。

染色体定位分析（图 1-B）显示，刺梨 *CAD* 基因家族成员不均匀地分布于 4 条染色体上。其中，2 号染色体分布最为密集，包含 *RrCAD*01、*RrCAD*02、*RrCAD*05、*RrCAD*06 和 *RrCAD*07，且 *RrCAD*02 与 *RrCAD*05、*RrCAD*06 与 *RrCAD*07 分别形成紧密连锁的基因对；3 号，5 号和 6 号染色体分别携带 *RrCAD*04、*RrCAD*03 以及 *RrCAD*08 和 *RrCAD*09。这种分布模式暗示了该基因家族可能经历了串联复制事件。

保守基序分析结果显示，刺梨 *CAD* 基因家族成员的基序组成呈现明显的亚族特异性分布特征（图 1-C）。除 *RrCAD*01、*RrCAD*02 和 *RrCAD*03 外，其余成员的基序分布模式在各亚族内保持高度一致，特别是在 *RrCAD*04、*RrCAD*06、*RrCAD*07、*RrCAD*08 和 *RrCAD*09 中，不仅基序数量相同，其排列顺序也完全一致，显示出极强的进化保守性。值得注意的是，关键功能基序存在选择性缺失现象：motif 1 在Ⅳ亚族的 *RrCAD*02 和 *RrCAD*05 中完全缺失，而 motif 2 则在Ⅰ亚族的 *RrCAD*01 和 *RrCAD*03 中未被检测到。此外，*RrCAD*01、*RrCAD*02 和 *RrCAD*03 的基序组成与其他成员差异显著，不仅基序数量较少，其排列顺序也呈现独特模式。这种基序分布的特异性模式提示不同亚族成员可能在功能上已经发生分化，而亚族内基序的高度保守性则暗示其可能保留了相似的生化功

能。特别值得关注的是,所有成员均含有代表CAD蛋白催化核心的ADH_N和ADH_zinc_N结构域对应的特征基序,这为其编码蛋白具有肉桂醇脱氢酶活性奠定了结构基础。



A. 5个物种*CAD*基因家族系统进化分析;B. *RrCAD*基因在染色体上的分布;C. *RrCAD*基因编码蛋白保守基序分析;D. *RrCAD*基因内含子-外显子结构分析。

A. Phylogenetic analysis of the *CAD* gene family among five species; B. Chromosomal locations of *RrCAD* genes; C. Conserved motifs of *RrCAD* genes; D. Exon-intron structures of *RrCAD* genes.

图1 *CAD*基因家族系统进化、染色体定位、基因结构及保守基序分析

Fig. 1 Phylogenetic analysis, chromosomal location, gene structure, and conserved motif analysis of *CAD* family genes

2.3　刺梨 *CAD* 家族编码蛋白亚细胞定位、二级结构及其基因上游 2 kb 顺式作用元件分析

通过亚细胞定位预测分析发现，刺梨 *CAD* 基因家族编码蛋白主要定位于细胞质和细胞膜（表 2）。值得注意的是，RrCAD05、RrCAD06、RrCAD07 和 RrCAD08 蛋白在叶绿体中显示出明显的定位信号，提示这些成员可能参与光合作用相关代谢过程[34]。另一方面，RrCAD03、RrCAD04 和 RrCAD09 在细胞骨架中表现出定位倾向，暗示其可能参与细胞壁生物合成等生理功能[35]。

表 2　刺梨 *CAD* 家族基因编码蛋白亚细胞定位预测

Table 2　Subcellular localization prediction of proteins encoded by *Rosa roxburghii CAD* family proteins

蛋白名称 Protein name	细胞骨架 Cytoskeleton	细胞膜 Plasma	细胞质 Cytoplasmic	胞外 Extracellular	细胞核 Nucleus	线粒体 Mitochondria	过氧化物酶体 Peroxisome	叶绿体 Chloroplast
RrCAD01	—	1	12	—	—	—	1	—
RrCAD02	—	—	1	4	—	2	—	6
RrCAD03	3	—	7	3	—	—	—	—
RrCAD04	3	1	9	—	—	—	—	—
RrCAD05	—	1	6	—	—	—	—	6
RrCAD06	—	1	12	—	—	—	—	—
RrCAD07	—	2	5	—	1	—	—	3
RrCAD08	—	2	5	—	1	—	—	3
RrCAD09	2	—	8	2	2	—	—	—

注：表中数值根据分选信号、氨基酸组成和功能域数，经 kNN 算法得到；数值表示所占百分比；“—”表示无数值。

Note：Values represent prediction scores in persentage based on sorting signals，amino acid composition，and functional motifs using the k-nearest neighbors（kNN）algorithm.“—” denotes no data.

采用 SOPMA 方法预测的 9 个 CAD 蛋白均呈现典型的脱氢酶类蛋白二级结构特征（表 3）。定量分析表明，无规则卷曲是主要的结构元件（平均占比 40.60%），其次是 α-螺旋（平均 28.18%）和 β-转角（平均 7.73%）。值得注意的是，所有成员均含有一定比例的 β-折叠（平均 7.73%）。这种以无规则卷曲为主导、兼具 α-螺旋和 β-折叠的二级结构组成，与已知 CAD 蛋白的催化活性中心结构特征高度吻合，为解释其酶活功能提供了结构生物学依据。特别需要指出的是，不同成员间各结构元件的比例差异（α-螺旋 21.45%～41.56%，无规则卷曲 29.92%～44.57%）可能反映了亚家族间功能特异性的结构基础。

表 3　刺梨 *CAD* 家族蛋白二级结构分析

Table 3　Secondary structure analysis of *Rosa roxburghii CAD* family proteins

蛋白名称 Protein name	α-螺旋/% Alpha helix	β-转角/% Beta turn	无规则卷曲/% Random coil	蛋白名称 Protein name	α-螺旋/% Alpha helix	β-转角/% Beta turn	无规则卷曲/% Random coil
RrCAD01	41.56	6.06	38.96	RrCAD06	21.45	7.52	44.57
RrCAD02	39.18	7.22	34.02	RrCAD07	22.84	7.52	44.29
RrCAD03	37.8	10.24	29.92	RrCAD08	24.05	7.57	42.97
RrCAD04	21.59	7.39	44.32	RrCAD09	23.53	8.68	42.02
RrCAD05	21.59	7.39	44.32				

基因启动子顺式作用元件分析结果（表 4）显示，刺梨 *CAD* 基因家族成员在转录调控机制上表现出保守性与多样性并存的特点。对起始密码子上游 2 kb 区域的系统分析发现，所有 9 个基因均含有光响应元件和脱落酸（ABA）响应元件（ABRE），表明该家族可能普遍参与光信号和 ABA 介导的胁迫响应途径。

值得注意的是，茉莉酸甲酯（MeJA）响应元件存在于除 *RrCAD*04 外的 8 个成员中，暗示大多数 *CAD* 基因可能参与茉莉酸信号通路调控的防御反应。家族成员在激素响应元件分布上呈现明显分化：生长素响应元件（如 TGA-element）特异性地存在于 *RrCAD*01～*RrCAD*03 中，而水杨酸（SA）响应元件（如 TCA-element）则选择性地出现在 *RrCAD*01、*RrCAD*04、*RrCAD*05、*RrCAD*07 和 *RrCAD*08 的启动子区域。此外，多个成员还含有与胁迫响应相关的元件，如低温响应元件（LTR）、MYB 结合位点。这些差异性的顺式调控元件分布模式不仅反映了 *CAD* 基因家族成员可能具有不同的表达调控机制，也提示其在应对不同环境胁迫和

激素刺激时可能发挥特异性的生物学功能。特别值得注意的是,光响应元件的普遍存在与部分CAD蛋白的叶绿体定位预测相吻合,进一步支持了该家族成员可能参与光调控代谢过程。

表 4 刺梨 *CAD* 家族基因上游 2 kb 顺式作用元件分布

Table 4 Putative *cis*-acting elements existed in the 2 kb upstream regions of *CAD* genes in *Rosa roxburghii*

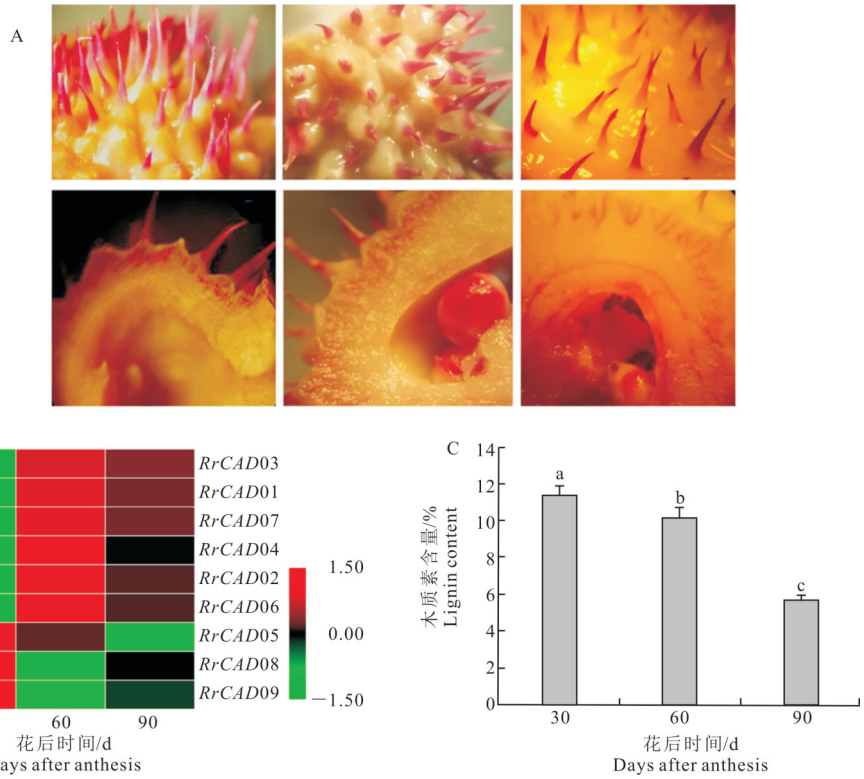
基因 Gene	脱落酸响应元件(ABRE) Abscisic acid response element	光响应元件(LRE) Light responsive-cis-elements	茉莉酸应答元件(MR) Jasmonate response elements	低温响应元件(LTR) Low temperature response elements	生长素响应元件(ARE) Auxin response element	赤霉素响应元件(GRE) Gibberellin responsive element	水杨酸响应元件(SAR) Salicylic acid responsive element	MYB结合位点 MYB binding site
*RrCAD*01	2	8	2	—	1	—	1	1
*RrCAD*02	3	7	3	1	—	—	—	—
*RrCAD*03	1	11	2	—	2	—	—	—
*RrCAD*04	—	5	—	—	—	2	1	1
*RrCAD*05	4	6	11	4	—	—	1	—
*RrCAD*06	3	8	2	1	—	2	—	1
*RrCAD*07	3	7	2	1	—	—	1	2
*RrCAD*08	4	10	2	—	—	—	1	1
*RrCAD*09	4	7	4	1	—	—	—	—

注:数值表示数量;“—”表示无数值。

Note: Numbers indicate quantity; “—” denotes no data.

2.4 刺梨 *CAD* 家族基因 RNA-seq 表达分析

刺梨 *CAD* 基因家族在果实发育过程中的表达模式分析显示,9个成员呈现出明显的时空表达特异性(图2-B)。



A. 木质素组织化学染色观察;B. *CAD* 基因家族在果实发育过程中的表达模式变化;C. 果实发育过程中木质素含量变化。误差线表示标准误,不同小写字母表示显著性差异($P<0.05$),下同。

A. Histochemical staining of lignin; B. Expression patterns of the CAD gene family during fruit development; C. Lignin content during the fruit development. Error bars represent the standard error. Different lowercase letters above bars indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

图 2 刺梨 *CAD* 基因家族表达谱及木质素含量变化

Fig. 2 Expression profiles of *Rosa roxburghii CAD* family genes and lignin content

通过RNA-seq数据结合木质素组织化学染色结果发现，不同成员在幼果期（花后 30 d）、果实膨大期（花后 60 d）和成熟期（花后 90 d）的表达特征表现出显著差异。具体而言，*RrCAD*01、*RrCAD*02、*RrCAD*03、*RrCAD*04、*RrCAD*06 和 *RrCAD*07 等 6 个基因的表达量呈现先升高后降低的趋势，在果实膨大期达到峰值；而 *RrCAD*08 和 *RrCAD*09 则表现出先降低后升高的“V”型表达模式，在膨大期表达量显著下调。特别值得注意的是，*RrCAD*05 在整个果实发育过程中呈现持续下调的表达趋势，这与木质素含量测定结果（图 2-C）和组织化学染色结果（图 2-A）显示的木质素沉积模式高度一致，表明该基因在调控刺梨果实木质素合成积累过程中可能发挥关键作用。综上所述，不同成员的特异性表达模式与果实发育过程中次生细胞壁的形成和加厚过程密切相关，其中在果实膨大期高表达的 *RrCAD*01～*RrCAD*04 等基因可能参与调控果实质地的形成，而持续下调的 *RrCAD*05 则可能是决定果实木质化程度的主要调控因子。这些发现为深入解析 *CAD* 基因家族在刺梨果实发育中的功能分化提供了重要依据。

2.5　外源激素处理下果实 *RrCAD*05 的表达及木质素含量变化

外源激素处理对 *RrCAD*05 表达及木质素积累的调控效应分析结果（图 3）显示，ABA 和 SA 处理显著影响了 *RrCAD*05 的表达动态，其表达模式与 CAD 活性变化及木质素积累趋势呈现高度一致性。具体而言，两种外源激素处理均能促进 *RrCAD*05 转录水平上调，并伴随 CAD 活性的增强，最终导致成熟果实中木质素含量的显著积累。

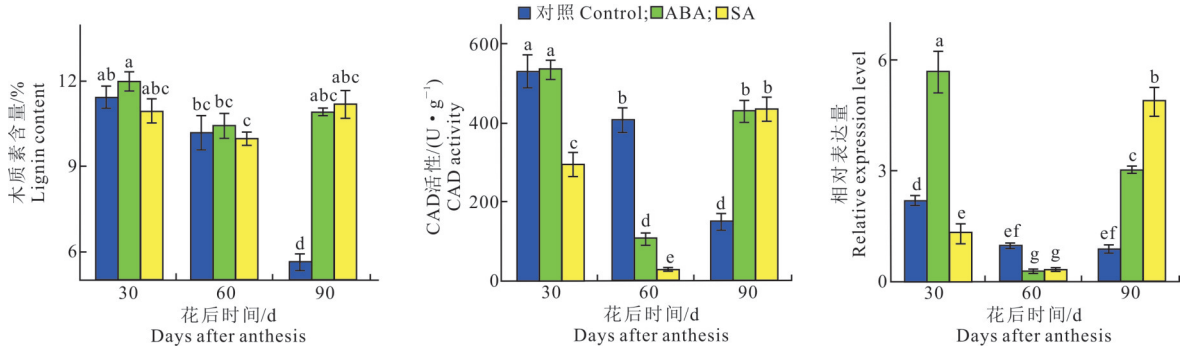


图 3　刺梨果实中木质素含量、CAD 活性及 *RrCAD*05 表达量的变化

Fig. 3　Changes of lignin content, CAD activity, and *RrCAD*05 expression in *Rosa roxburghii* fruit

进一步的相关性分析揭示了各指标间存在极显著的调控关系：在 ABA 和 SA 处理条件下，*RrCAD*05 表达量与 CAD 活性呈极显著正相关（r=0.917，P<0.01）；同时，CAD 活性与木质素含量也表现出极显著的正相关性（r=0.850，P<0.01）。这些结果从分子水平和生化水平共同证实，外源 ABA 和 SA 能够通过激活 *RrCAD*05 的转录表达，进而提升 CAD 活性，最终促进刺梨果实木质素的生物合成。值得注意的是，不同外源激素处理组间的比较显示，SA 处理对 *RrCAD*05 表达的诱导效应更为显著，这可能与其信号转导途径的特异性有关。

3　讨　论

木质素生物合成途径中，肉桂醇脱氢酶（CAD）作为关键限速酶，催化木质素单体合成的最终步骤。研究表明，抑制 *CAD* 基因表达可显著降低木质素总含量并改变其结构特征，特别是影响 G/S 单体比例。更重要的是，CAD 活性抑制会导致阿魏酸、羟基肉桂醛等木质素前体与木质素聚合物的连接方式发生改变，进而使木质素结构变得松散，显著提高其可降解性[9]。本研究通过全基因组分析，在刺梨中鉴定出 9 个 *CAD* 家族基因。系统进化分析表明，刺梨 *CAD* 家族可分为 5 个亚族，这与陆地棉和拟南芥（5 个亚族）[36]一致。从基因数量来看，不同物种间 *CAD* 家族存在显著差异：拟南芥含 9 个成员，水稻 12 个，而杨树高达 15 个[37]。这种数量差异反映了 *CAD* 基因家族在不同植物进化过程中经历了不同的基因复制事件和扩张机制，可能与各物种的木质素合成需求及环境适应性密切相关。值得注意的是，刺梨 *CAD* 基因数量处于中等水平，其特有的亚族分类可能反映了蔷薇科植物在木质素合成调控方面的独特性。

刺梨 *CAD* 基因家族编码蛋白的理化性质与亚细胞定位特征分析揭示了一系列重要的生物学特性。通过对该家族成员的比较分析发现，其氨基酸数目为 97～370 个，理论等电点为 4.79～9.73，显示

出较大的理化性质差异。这种变异程度与其他物种相比具有显著特征:在陆地棉中,*CAD*家族编码蛋白氨基酸数目为145～362个,等电点为5.18～7.61[36];而结缕草CAD家族蛋白则有196～576个氨基酸,等电点为5.19～8.71[38]。这些比较结果表明,*CAD*基因家族编码蛋白在不同植物物种中表现出明显的理化性质分化,这种多样性可能与其功能密切相关。

亚细胞定位预测结果显示,刺梨CAD蛋白主要定位于细胞质,这一特征与陆地棉中的研究报道相符[9]。然而,本研究发现了一个值得注意的现象:部分CAD蛋白(如RrCAD02)表现出细胞核和细胞质的双重定位模式。根据已有文献报道,这种差异定位模式可能反映了其多功能特性:核定位暗示其可能参与基因转录调控过程,而细胞质定位则表明其可能通过调控肌动蛋白网络参与细胞骨架的动态组装[39]。

特别引人注目的是*RrCAD*02所表现出的独特生物学特征。该基因具有最为简化的结构特征,仅包含2个外显子;在保守基序组成上,仅保留了motif 2和motif 7这两个特征性元件;亚细胞定位预测分析更显示其主要定位于叶绿体。这些显著区别于其他家族成员的特征组合,强烈暗示*RrCAD*02可能进化出了特殊的适应功能。尤其值得注意的是,这种极端简化的基因结构在基因家族进化中相当罕见,可能代表了*CAD*基因功能分化的一个新颖进化方向,其具体的生物学功能和调控机制亟待后续深入研究。

植物*CAD*基因家族在木质素生物合成中的调控作用呈现出复杂的物种特异性模式。大量研究表明,该家族基因的表达和活性同时受到发育程序和环境信号的双重调控,这一特性在单子叶和双子叶植物中均保守存在[40]。在拟南芥中,组织特异性表达分析揭示*AtCAD*05和*AtCAD*04分别主导根部和地上部的木质素合成,且双突变体表现出比单突变体更显著的木质素缺陷表型,说明家族成员间存在功能冗余和互补[9]。类似地,杨树中*PoptrCAD*4和*PoptrCAD*10被证实协同调控木质素的生物合成[35]。本研究在刺梨中发现了一个独特的调控模式。RNA-seq分析表明,在果实发育过程中,仅有*RrCAD*05的表达动态与木质素积累呈现高度一致性。进一步的启动子分析显示,*RrCAD*05含有光响应、低温响应以及多种植物激素(ABA、SA、MeJA)响应的顺式作用元件,这为其响应环境信号和参与胁迫适应提供了分子基础。外源激素处理试验证实,ABA和SA能显著改变*RrCAD*05的表达模式,表现为发育早期(花后60 d前)的抑制和后期(花后60 d后)的激活,这一现象与甜瓜等作物中的研究结果[41-43]相吻合。这些发现不仅揭示了刺梨木质素合成的关键调控因子,也暗示不同植物可能进化出了不同的*CAD*基因调控策略:与拟南芥和杨树需要多个基因协同作用不同,刺梨可能主要通过*RrCAD*05来调控果实木质素的合成。这种调控模式的差异可能反映了不同物种对木质素合成精确调控的适应性进化,但其背后的分子机制仍需通过基因编辑和转录调控网络分析等手段进一步阐明。

4 结 论

刺梨*CAD*基因家族包含9个成员(*RrCAD*01～*RrCAD*09),可分为5个亚族,不均匀地分布于2、3、5、6号染色体上,并以2号染色体分布最为密集(5个);*RrCAD*02仅有2个外显子,其余成员均具有5～6个外显子。CAD家族蛋白主要定位于细胞质和细胞膜,二级结构以α-螺旋、β-转角和无规则卷曲为主。启动子分析发现,光诱导元件及脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)等激素响应元件广泛存在,暗示*CAD*基因可能参与光信号和激素调控的生理过程。RNA-seq分析表明,*RrCAD*05的转录水平与刺梨果实发育过程中木质素的积累显著相关,且受外源ABA和SA的差异调控,进一步证实了其在木质素合成中的关键作用。

[参考文献]

[1] JAIN A, SARSAIYA S, GONG Q H, et al. Chemical diversity, traditional uses, and bioactivities of *Rosa roxburghii* Tratt: a comprehensive review[J]. Alimentary Pharmacology and Therapeutics, 2024, 259: 108657.

[2] 田强,李良群,彭梅,等. 刺梨总三萜的免疫活性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2022,50(6):11-19.
TIAN Q, LI L Q, PENG M, et al. Immunocompetence of total triterpenoids from *Rosa roxburghii* Tratt fruit[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2022, 50(6): 11-19.

[3] 刘玉倩. 刺梨果实中木质素合成及相关基因的表达分析[D]. 贵阳:贵州大学,2015.
LIU Y Q. Lignin biosynthesis and the expression of related genes in *Rosa roxburghii* Tratt. [D]. Guiyang: Guizhou University, 2015.

[4] LU M, MA W T, LIU Y Q, et al. Transcriptome analysis re-

veals candidate lignin-related genes and transcription factors in *Rosa roxburghii* during fruit ripening[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2020, 38: 331-342.

[5] CHENG X C, NING R X, LI P F, et al. Structural variations of lignin and lignin-carbohydrate complexes from the fruit shells of *Camellia oleifera* during ripening[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 31(253): 126946.

[6] CAO Y R, YAN X Y, RAN S Y, et al. Knock out of the lignin pathway gene *BnF5H* decreases the S/G lignin compositional ratio and improves *Sclerotinia sclerotiorum* resistance in *Brassica napus*[J]. Plant Cell & Environment, 2022, 45(1): 248-261.

[7] JIANG C C, LYU K L, ZENG S M, et al. A combined metabolome and transcriptome reveals the lignin metabolic pathway during the developmental stages of peel coloration in the 'Xinyu' pear[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(13): 7481.

[8] HUANG S, KANG X R, FU R M, et al. Simultaneous down-regulation of dominant cinnamoyl CoA reductase and cinnamyl alcohol dehydrogenase dramatically altered lignin content in mulberry[J]. Plants(Basel), 2024, 13(24): 3512.

[9] LI H P, GUO J G, LI K, et al. Regulation of lignin biosynthesis by *GhCAD37* affects fiber quality and anther vitality in upland cotton[J]. Plant Journal, 2024, 20(6): 2846-2860.

[10] GOFFNER D, JOFFROY I, GRIMA-PETTENATI, et al. Purification and characterization of isoforms of cinnamyl alcohol dehydrogenase from *Eucalyptus xylem*[J]. Planta, 1992, 188: 48-53.

[11] CHEN C, CHANG J M, WANG S, et al. Cloning, expression analysis and molecular marker development of cinnamyl alcohol dehydrogenase gene in common wheat[J]. Protoplasma, 2021, 258(4): 881-889.

[12] WU M Z, LI Y J, LIU Z T, et al. Genome-wide identification of the *CAD* gene family and functional analysis of putative bona fide *CAD* genes in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1400213.

[13] JACKSON L, SHADLE G, ZHOU R. Improving saccharification efficiency of alfalfa stems through modification of the terminal stages of monolignol biosynthesis[J]. Bioenergy Research, 2008, 1: 180-192.

[14] QI H R, SHAN L Y, ZHU Y Y, et al. A retinoblastoma-related protein promotes adventitious root development and secondary wall formation in *Populus* through the SHR/SCR network[J]. The Plant Journal, 2025, 122(2): e70187.

[15] VALERIO L, CARTER D, RODRIGUES J C, et al. Down regulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase, a lignification enzyme, in *Eucalyptus camaldulensis*[J]. Molecular Breeding, 2003, 12: 157-167.

[16] PREISNER M, WOJTASIK W, KOSTYN K, et al. The cinnamyl alcohol dehydrogenase family in flax: differentiation during plant growth and under stress conditions[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 221: 132-143.

[17] SABALLOS A, EJETA G, SANCHEZ E, et al. A genome-wide analysis of the cinnamyl alcohol dehydrogenase family in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.) identifies *SbCAD2* as the brown *midrib6* gene[J]. Genetics, 2009, 181: 783-795.

[18] SATTLER S E, SAATHOFF A J, HAAS E J, et al. A nonsense mutation in a cinnamyl alcohol dehydrogenase gene is responsible for the sorghum brown midrib6 phenotype[J]. Plant Physiology, 2009, 150: 584-595.

[19] QI K J, SONG X F, YUAN Y Z, et al. *CAD* genes: genome-wide identification, evolution, and their contribution to lignin biosynthesis in pear (*Pyrus bretschneideri*)[J]. Plants (Basel), 2021, 10(7): 1444.

[20] CHENG X, LI M L, LI D H, et al. Correction: characterization and analysis of *CCR* and *CAD* gene families at the whole-genome level for lignin synthesis of stone cells in pear (*Pyrus bretschneideri*) fruit[J]. Biology Open, 2020, 9: 1602-1613.

[21] WANG Y L, ZHANG X F, YANG S L, et al. Heterogenous expression of *Pyrus pyrifolia PpCAD2* and *PpEXP2* in tobacco impacts lignin accumulation in transgenic plants[J]. Gene, 2017, 637: 181-189.

[22] LI M T, CHENG C X, ZHANG X F, et al. Overexpression of pear (*Pyrus pyrifolia*) *CAD2* in tomato affects lignin content[J]. Molecules, 2019, 24: 2595.

[23] WANG P, YANG J, LI Z Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis revealed *cinnamyl alcohol dehydrogenase* genes correlated with fruit-firmness in strawberry[J]. Journal of Berry Research, 2021, 11: 447-464.

[24] NIU J, CAO D, LI H X, et al. Quantitative proteomics of pomegranate varieties with contrasting seed hardness during seed development stages[J]. Tree Genetics & Genomes, 2018, 14: 14.

[25] 王道静. 刺梨表皮毛形态结构及化学组成研究[D]. 贵阳：贵州大学，2019.
WANG D J. Study on the morphological structure and chemical composition of trichome of *Rosa roxburghii* Tratt [D]. Guiyang: Guizhou University, 2019.

[26] ZHANG X Y, LU M, LUDLOW R A, et al. Transcriptome analysis reveals candidate genes for dietary fiber metabolism in *Rosa roxburghii* fruit grown under different light intensities[J]. Horticulture, Environment and Biotechnology, 2021, 62: 751-764.

[27] LU M, AN H, LI L. Genome survey sequencing for the characterization of the genetic background of *Rosa roxburghii* Tratt and leaf ascorbate metabolism genes[J]. PLoS One, 2016, 11(2): e0147530.

[28] 徐晓燕，黄小忠，刘万仙，等. 瓠瓜 *KNOX* 基因家族全基因组鉴定及组织表达分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2024，52(3)：113-122.
XU X Y, HUANG X Z, LIU W X, et al. Genome-wide identification and expression of *KNOX* gene family in bottle gourd[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2024, 52(3): 113-122.

[29] 郝青婷,高伟,闫虎斌,等. 绿豆*WRKY*基因家族的全基因组鉴定及生物信息学分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2023,51(5):59-71.
HAO Q T,GAO W,YAN H B,et al. Genome-wide identification and bioinformatics analysis of the *WRKY* gene family in *Vigna radiata*[J]. Journal of Northwest A&F University(Nat Sci Ed),2023,51(5):59-71.

[30] 张红娟,朱德鹤,杜琳颖,等. 小麦*OSCA*基因家族全基因组鉴定及表达分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2022,50(12):25-33.
ZHANG H J,ZHU D H,DU L Y,et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *OSCA* gene family in *Triticum aestivum* L[J]. Journal of Northwest A&F University(Nat Sci Ed),2022,50(12):25-33.

[31] 毕楚韵,黄小芳,王和寿,等. 甘薯全基因组*WRKY*转录因子的基因鉴定与逆境胁迫表达分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2021,49(9):30-44.
BI C Y,HUANG X F,WANG H S,et al. Genome-wide identification and abiotic stress expression analysis of *WRKY* transcription factors in *Ipomoea batatas*[J]. Journal of Northwest A&F University(Nat Sci Ed),2021,49(9):30-44.

[32] 杨雪,刘翠晶,杨美英. 全基因组范围禾本科植物*GPX*基因家族的进化分析和表达模式研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2016,44(10):176-183.
YANG X,LIU C J,YANG M Y. Genome-wide evolutionary analysis and expression pattern investigation of the *GPX* gene family in gramineae plants[J]. Journal of Northwest A&F University(Nat Sci Ed),2016,44(10):176-183.

[33] 鲁敏,张小英,黄亚欣,等. '贵长'猕猴桃幼果中脱落酸的分布及相关基因的表达[J]. 北方园艺,2020(24):16-25.
LU M,ZHANG X Y,HUANG Y X,et al. Distribution of abscisic acid and expression of related genes in young fruit of 'Guichang' kiwifruit[J]. Northern Horticulture,2020(24):16-25.

[34] 毛娟,卢世雄,王萍,等. 葡萄*LIM*家族基因特征及表达模式分析[J]. 园艺学报,2020,47(7):1277-1288.
MAO J,LU S X,WANG P,et al. Analysis of gene characteristic and expression pattern of *LIM* family in grape[J]. Acta Horticulturae Sinica,2020,47(7):1277-1288.

[35] GUO D M,RAN J H,WANG X Q. Evolution of the cinnamyl/sinapyl alcohol dehydrogenase(*CAD*/*SAD*) gene family:The emergence of real lignin is associated with the origin of bona fide *CAD*[J]. Journal of Molecular Evolution,2010,71(3):202.

[36] 张经博,李波,杨洋,等. 陆地棉*CAD*基因家族的进化和表达分析[J]. 新疆农业科学,2016,53(7):1177-1187.
ZHANG J B,LI B,YANG Y,et al. Genome-wide investigation and expression analysis of *CAD* gene family in *Gossypium hirsutum*[J]. Xinjiang Agricultural Sciences,2016,53(7):1177-1187.

[37] BARAKAT A,BAGNIEWSKA-ZADWORNA A,CHOI A,et al. The cinnamyl alcohol dehydrogenase gene family in *Populus*:phylogeny,organization,and expression[J]. BMC Plant Biology,2009,9(1):26.

[38] 史经昂,张兵,肖晓琳,等. 结缕草肉桂醇脱氢酶基因家族全基因组序列鉴定和表达分析[J]. 草业学报,2017,26(6):111-119.
SHI J A,ZHANG B,XIAO X L,et al. Genome-wide identification and characterization of the cinnamyl alcohol dehydrogenase gene family in *Zoysia japonica*[J]. Acta Prataculturae Sinica,2017,26(6):111-119.

[39] MAO G,PANG Z,ZUO K,et al. Gene regulatory network inference using convolutional neural networks from scRNA-seq data[J]. Journal of Computational Biology,2023,30(5):619-631.

[40] HU L,ZHANG X,NI H H,et al. Identification and functional analysis of *CAD* gene family in pomegranate(*Punica granatum*)[J]. Genes,2023,14:26.

[41] 王媛,杨红玉,程在全. SA诱导拟南芥对灰霉病的抗性与木质素含量的关系[J]. 植物保护,2007(4):50-54.
WANG Y,YANG H Y,CHENG Z Q. Relationship between SA-induced resistance to grey mold in *Arabidopsis* and the lignin contents[J]. Plant Protection,2007(4):50-54.

[42] 郭子娟,曾凤,李雯. 外源乙烯对'橡皮化'番木瓜果实品质及软化的影响[J]. 热带生物学报,2016,7(2):215-219.
GUO Z J,ZENG F,LI W. Effects of ethephon treatments on storage quality and softening of 'Rubbery' papaya fruit[J]. Journal of Tropical Biology,2016,7(2):215-219.

[43] 陈年来,胡敏,乔昌萍,等. BTH、SA和SiO_2处理对甜瓜幼苗白粉病抗性及叶片HRGP和木质素含量的影响[J]. 中国农业科学,2010,43(3):535-541.
CHEN N L,HU M,QIAO C P,et al. Effects of BTH,SA,and SiO_2 treatment on disease resistance and leaf HRGP and lignin contents of melon seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica,2010,43(3):535-541.

(责任编辑:裴阿卫)