网纹甜瓜网纹形成发育研究进展

陈小央

（勿忘农集团有限公司，浙江杭州 310020）

摘 要：优美的网纹是网纹甜瓜一个重要品质特征。本文综述了网纹甜瓜网纹形成发育过程中的果实表皮细胞特征，网纹发育相关过氧化物酶活性和相关植物激素对网纹形成的影响，并概括了影响网纹发育的相关外源因素，指出了今后的研究方向。

关键词：果皮网纹；形成发育；网纹甜瓜；过氧化物酶；影响因素；综述

中图分类号：S652.4 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6346（2010）18-0005-05

Research Progress on Formulation and Development of Rind Netting Muskmelon

CHEN Xiao-yang

（*Wuwangnong Group Co. Ltd., Hangzhou 310020, Zhejiang, China*）

Abstract: Graceful netting is one of the important quality characteristics of rind netting muskmelon（*Cucumis melo* L. var. *reticulatus* Naud.）. This paper expounds the characteristics of fruit peridermal cell during the process of netting formulation and development, and the effect of netting associated peroxidase and ethelence on net formulation, including the extraneous factors affecting its development. The paper also points out directions for future research.

Key words: Rind netting; Formulation and development; Rind netting muskmelon; Peroxidase; Influencing factor; Review

网纹甜瓜（*Cucumis melo* L. var. *reticulatus* Naud.）主要是指葫芦科（Cucurbitaceae）甜瓜属甜瓜种厚皮甜瓜亚种中粗皮甜瓜变种与卡沙巴变种的杂交种，经选育而成的品种。网纹甜瓜作为厚皮甜瓜中的精品，不仅因为其具有较高的糖度和品质、独特的口感和风味，网纹甜瓜还拥有优美的网状裂纹。网状裂纹不仅增强了网纹甜瓜的观赏性，也大大提高了网纹甜瓜的商品价值。马克奇和马德伟（1982）用密度指数表示网纹密度，指数分为5级，1级最稀，5级最密。一般认为优美的网纹标准是：每9 cm^2上网眼为50个以上，同时网纹凸起厚度在0.6 mm以上（孙晓法和丁长命，2000）。因此了解网纹形成发育特点，对更好地研究栽培因素对网纹形成的影响具有重要现实意义。

1 网纹的形成与发育

甜瓜的子房，授粉后即开始迅速发育。子房壁分为外壁、中壁和内壁三层组织，相应地发育

收稿日期：2010-03-18；**接受日期**：2010-05-24

基金项目：浙江省科技计划（2008C22088）

作者简介：陈小央，高级农艺师，专业方向：作物学，E-mail：xiaoyangch@yahoo.com.cn

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

为外果皮、中果皮和内果皮，外果皮即指果实坚硬的表皮部分。

王怀松等（2003）观察了网纹甜瓜品种中蜜 2 号（授粉后 60 d 成熟的品种）的网纹发育规律：授粉后 20 d，果实表面已有裂纹发生，果实中部多为纵向裂纹，而果柄部及果脐部多为横向条纹，横向多于纵向；授粉后 30 d，果实表面条纹已成网状连接；授粉后 35 d，大部分已形成网纹，网纹覆盖级别达 4 级，但仍有条纹形成；授粉后 40 d 网纹基本形成，由数量上的增加转为网纹粗度的增加，网纹逐渐隆起、凸出，较为美观。从单位面积（3 cm × 3 cm）测得的网眼数看，授粉后 25 d，其网眼数平均为 23.5 个，而授粉 30 d 以后，平均网眼数在 30 个以上，并有逐步增加的趋势，即在授粉 30 d 后，果实表面条纹已逐渐成网状连接，初具网纹规模。

Keren-Keiserman 等（2004a）研究认为，幼瓜坐果 7 d 后即进入快速膨大期，到坐果 16～18 d，果皮表层硬化，因难以承受内部继续膨大的压力，外表皮开始开裂出现网纹，经 10 d 左右，网纹发生结束。

管学玉（2006）的研究则将网纹发育分为 5 个阶段：第一阶段为授粉后 16 d 左右，果柄和脐部同心圆网纹的形成；第二阶段为果实中部形成纵向裂纹；第三阶段为随纵向裂纹大量增加，开始形成横向裂纹，同时裂纹处的分泌物开始木栓化；第四阶段是授粉后 25 d 左右，网纹基本遍布果实表面；形成较浅的、绿色的、未干燥的、稍微突出于果实表面的网纹组织。最后，成熟网纹组织形成，网纹完全栓化、干燥、白色，突出于果实表面。

2 网纹的栓化结构特征

2.1 网纹组织学研究

Webster 和 Craig（1976）研究了网纹形成过程并认为，网纹的出现是由果实外果皮龟裂及愈伤组织木栓化后形成的。在果实成熟过程中，首先由于果皮和内部果肉组织生长不均衡，内部膨压过大造成果皮龟裂，然后在裂缝下的表皮细胞开始增殖，填满裂缝，产生大量栓化细胞，并突出果实表面形成网纹。

Combrink 等（2001）在研究网纹甜瓜 Galia 果皮网纹发育中发现授粉后 3 d，上皮细胞大小发生变化。

网纹甜瓜能自然形成网纹，而光皮甜瓜却不能自然形成，其中是否有内在本质的区别决定其发育特征？Keren-Keiserman 等（2004a）用两个光皮甜瓜和两个网纹甜瓜来比较分析网纹的初步形成过程，发现 4 个品种果实的大小、形状、果实膨大过程基本上无明显差异，但是表皮细胞的特征不同。通过组织学观察授粉后 10 d 和 20 d 左右两个阶段的表皮角质层发现，网纹甜瓜表皮比光皮甜瓜具有更多的角质，且这些角质大多分布在上皮细胞的外面，而光皮甜瓜的角质却在细胞内部。网纹甜瓜角质的积累量在果实快速膨大期较高，而光皮甜瓜角质积累延后，可能是为了保证光皮甜瓜不裂瓜。另外还发现在授粉后 20 d，网纹甜瓜的表皮细胞较扁平，单位面积上细胞数量少，光皮甜瓜的表皮细胞较狭长，单位面积上细胞数量多。网纹甜瓜的表皮层的这两个特点使其果实在快速膨大期时，容易在果实表皮产生小裂口，这些小的裂口开始扩展，诱导了细胞分化和木栓化进程来填充裂缝，最终形成网纹。而光皮甜瓜的表皮特征则决定了其表皮不易出现裂缝。这些内在特征表明有专门的遗传特征决定了果皮裂纹和网纹的发育。

2.2 网纹的栓化结构组成

关于网纹甜瓜网纹的栓化结构，其主要成分和栓化模型虽然还未见报道。但很多学者对马铃薯、番茄等栓化质进行了细致的研究。Bernards（2002）对栓化质进行了综述，认为栓化组织细胞壁成分主要为木栓质，栓化组织含有 2 个特征区域：多聚酚类区（Suberin Polyphenolic Domain，SPPD）和多聚脂肪族区（Suberin Polyaliphatic Domain，SPAD）。SPAD 主要化学成分为丙三醇、

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

长链醇、阿魏酸、w-羟基酸等，因植物品种不同，成分有所差异。SPPD 主要是含有苯酚环的醇酸类。SPPD 区域一边连接在原来的细胞壁上，一边与 SPAD 区域通过丙三醇共价连接，SPAD 区域另一端与细胞膜连接，从而形成木栓质。

3 网纹形成发育相关酶

Bernard 等（1999）从马铃薯栓化组织中分离到了与栓化有关的阴离子过氧化物酶。Keren-Keiserman 等（2004 b）比较了网纹甜瓜和光皮甜瓜的表皮形成过程中过氧化物酶的活性，发现网纹品种的过氧化物酶活性显著高于非网纹品种；另外还比较了网纹品种 Galia 同一个果实上有网纹和无网纹部位的过氧化物酶活性，发现在果实上有网纹区域的酶活性值是无网纹区域的 10～14 倍。在授粉后 10、20、30、40 d 的果皮中进行同工酶谱分析显示，在 KRY 网纹品种中有 4 种同工酶条带，在授粉后所取得 4 个样中大小为 43 kD 的条带全部存在，认为该条带就是网纹发育相关过氧化物酶（Netting-associated peroxidase，NAPOD），而在光皮品种中也进行了同样的分析，但没有检测到。可见，此过氧化物酶是与网纹形成发育紧密相关的。另外经 Northern blot 分析表明：网纹品种 KRY 的果皮中 NAPOD 信号比光皮品种 TAD 强得多，表明 NAPOD 在 KRY 中含量高，另外 NAPOD 还具有组织专一性，在 KRY 的茎、叶中很少，在根、果肉、雄花、雌花中检测不到。进一步证明了此过氧化物酶与网纹形成发育的相关性。

Keren-Keiserman 等（2004b）还在网纹品种 KRY 发育早期分离到了网纹发育相关过氧化物酶，为阴离子蛋白，319 个氨基酸，等电点为 5.59 PH，分子量为 34 689 D。含有一条 26 个氨基酸的信号肽，有 2 个糖基化位点，许多磷酸化位点，还有与果胶酸钙盐结合位点，该位点决定了 NAPOD 位于细胞壁附近，因为果胶可以作为其支架。

NAPOD 与葫芦科其他过氧化物酶的同源性在 62 %～74 %之间，而与马铃薯、番茄中与栓化有关的过氧化物酶同源性却较低，仅为 41 %。

网纹相关过氧化物酶的作用是参与栓化质中 SPPD 的形成，该区域通过过氧化物酶催化连接到细胞壁碳水化合物上。

4 网纹形成发育相关植物激素

乙烯在植物逆境反应中起重要的作用，它能够诱导产生防卫复合物，以抵抗伤口或病菌侵入（Adie et al.，2007）。网纹形成发育过程是一个表皮愈伤过程，乙烯是否也参与了网纹的形成发育过程？Gerchikov 等（2008）在网纹品种 KRY、光皮品种 MON 和 TAD 中用切割方法模拟网纹形成，经 Northern blot 分析了果皮中乙烯生物合成的两个关键酶 ACO_1 和 ACS_1，结果 ACO_1 酶在 KRY 和 MON 中表现一致，切伤后 2 h 和 2 d 酶的转录水平均达到高峰，但是 MON 品种中的 ACO_1 酶转录量是 KRY 中的 10 倍左右，可见，乙烯可能在伤后 2 d 内在这两个品种中有大量合成。但是该方法在 TAD 品种中未检测到 ACO_1 酶的转录，也未在所有 3 个品种中检测到 ACS_1 酶的转录。用半定量 PCR 法重新分析了上述样品后，发现和 Northern blot 分析结果相似，在 TAD 品种中很难检测到 ACO_1 酶，但是在伤后 1～3 d 有明显的信号，表示有 ACO_1 酶的转录。ACS_1 酶的转录在所有品种未受伤的果皮中均很难检测到，但是在伤后有基因表达：在 KRY 和 TAD 品种中从伤后 4 h 开始，一直到伤后 8 d 均有较高的表达水平，但在 MOM 品种中表达的持续时间较短，伤后 1 d 才有较高表达，伤后 4 d 就大大下降。从伤后果皮组织学观察可见：伤后 3 d 网纹开始形成，伤后 5 d 表皮栓化。这些研究表明，在网纹愈伤表皮形成前（伤后 3 d 内）有大量乙烯的生物合成，说明乙烯参与了网纹形成发育。

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

5 影响网纹形成发育的因素

5.1 切割对网纹形成的影响

网纹形成是由于果实发育中内部膨压导致果皮开裂，从而引发的自然愈伤过程，那么人为的切割伤口对网纹形成的影响如何？Gerchikov 等（2008）比较了自然网纹形成和授粉后 14 d 进行浅切割后的果皮网纹生长，发现切割后的愈伤组织生长与自然网纹形成过程从组织学观察极具相似性，两者均检测到了 NAPOD 的表达，但不同的是愈伤组织不像自然形成的网纹那样突出于果皮表面，而是较为平整。

5.2 外源乙烯利和羊毛脂对网纹发育的影响

乙烯在网纹发育早期有大量合成，那么外源乙烯的应用对网纹发育是否有影响呢？Kazama 等（2004）认为短时间低浓度暴露在乙烯中，能刺激细胞分裂，长时间高浓度暴露在乙烯中会抑制细胞分裂。Gerchikov 等（2008）将乙烯利和羊毛脂混合成膏状，涂抹在伤口表面，用不含乙烯利的羊毛脂膏涂抹作对照，愈伤 8 d 后取伤口处果皮观察发现：用羊毛脂膏涂抹，无论有无含乙烯利，均对 KRY 和 TAD 品种的愈伤组织表皮发育产生抑制。对于 MOM 品种，虽不抑制其愈伤组织表皮发育，但与对照相比却改变了表皮性状特征，诱导了细胞的拉长，形成了扁平的不规则细胞。

可见，由于网纹表皮发育中有大量细胞增殖，涂抹含乙烯利的羊毛脂对 KRY 和 TAD 品种中的表皮细胞分裂产生抑制，从而抑制了网纹形成，对 MON 品种，可能由于乙烯浓度未达到产生抑制的程度，但可看出其改变了细胞形态，诱导了不规则细胞的产生。另外，涂抹不含乙烯利的羊毛脂膏所生产的影响，可能是其封闭了伤口，导致局部乙烯不能散发，浓度偏高所致。

5.3 栽培环境因素对网纹形成的影响

网纹发生的难易固然由品种遗传因素决定的，但也与果实发育的环境生态条件有密切关系。

5.3.1 *水分* 水分对网纹甜瓜网纹的形成发育起到最直接的影响，王怀松等（2003）在研究网纹品种中蜜 2 号的网纹发育中发现，在授粉后 20～40 d 内，水分对网纹形成影响很大。若灌水量过大时，裂口增粗，形成的网纹变粗，致使后期网纹形成不均，影响其美观。因此，栽培上在此期应适当控制灌水，以保证形成漂亮的网纹。李胜利和孙治强（2004）比较了基质袋培和土壤普通栽培对网纹甜瓜产量、网纹形成的影响，认为基质袋培方式所生产的果实网纹比土壤栽培的细、致密且均匀。其主要原因还是基质袋培可以对水分进行良好的控制，从而降低了裂果的比例。

5.3.2 *嫁接* 嫁接对网纹形成是否有影响，研究者看法不一。陈幼源和陈绯翔（2008）用 6 种不同的南瓜砧木作嫁接网纹甜瓜春丽的材料，认为黑籽南瓜作砧木的果实网纹变细变稀，网纹密度指数为 1，果实变小，果肉厚度变薄；用新土佐 1 号作砧木的果实网纹密度指数为 4，网纹比对照粗，外观较美。但是这一结果是否受枯萎病影响，论文未进行解释。许传强等（2005）研究了嫁接对日光温室网纹甜瓜生长发育、产量及品质的影响，发现嫁接对果形指数影响不大，但在外观网纹上，嫁接苗果实的网纹密度比自根苗小，横向网纹较稀疏，纵向肋沟深度差异不大。但是王毓洪（2005a）用不同砧木嫁接拿玻里网纹甜瓜，发现不同砧木嫁接对网纹密度没有影响。因此，嫁接对网纹形成发育的影响还需进一步研究证实。

5.3.3 *不同栽培整枝坐果方式* 陈幼源（2000）研究了 989、绿艳等 5 个网纹甜瓜品种 3 种整枝方式对网纹密度的影响，发现各品种均以单干整枝单株留 1 个瓜的网纹密度最好，单干整枝单株留 2 个瓜和双干整枝单株留 4 个瓜的网纹密度均比单干整枝单株留 1 个瓜的稀疏。王毓洪等（2005b，2005c，2005d）研究了不同栽培方式、整枝方式和坐果节位对网纹品种拿玻里网纹形成的影响，认为立架栽培比爬地栽培、双蔓 1 株 1 果的整枝方式比单蔓 1 株 1 果所结果的网纹更均

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org

匀，更致密。春季栽培第 13～15 节位、秋季栽培第 12～14 节位坐瓜与其他节位相比，果形大，网纹完整漂亮。

6 研究展望

虽然在网纹甜瓜网纹形成发育研究上取得了一些进展，但还需要在以下几个方面加强研究：一是网纹栓化结构的特异成分、生物合成和栓化模型；二是各种植物激素和相关酶对网纹栓化的作用以及机制；三是影响网纹形成的栽培因素，特别是各种肥料，如：钙肥对网纹形成的影响等。

参考文献

马克奇，马德伟．1982．甜瓜栽培与育种．北京：中国农业出版社．

陈幼源．2000．植株调整对无土栽培网纹甜瓜不同品种产量和品质的影响．上海农业学报，16（2）：60-64.

陈幼源，陈绯翔．2002．不同南瓜砧木品种对网纹甜瓜生长发育的影响．上海农业学报，18（4）：47-51.

李胜利，孙治强．2004．网纹甜瓜基质袋培研究．甘肃农业大学学报，39（5）：534-536.

管学玉．2006．网纹甜瓜品质形成特点的研究〔硕士论文〕．杭州：浙江大学．

孙晓法，丁长命．2000．网纹甜瓜的品质类型与栽培特性．中国西瓜甜瓜，（3）：28-30.

王怀松，张志斌，贺超兴，王耀林，周晓星．2003．网纹甜瓜果实发育规律的观察．中国西瓜甜瓜，（2）：20-21.

王毓洪，李林章，黄芸萍，孟秋峰．2005a．不同砧木嫁接网纹甜瓜试验．中国瓜菜，（6）：25-27.

王毓洪，黄芸萍，李林章，王祥兆．2005b．网纹甜瓜夏季整枝留果试验比较．安徽农学通报，11（6）：118.

王毓洪，黄芸萍，周亚存，李林章，孟秋峰，王祥兆．2005c．网纹甜瓜不同栽培方式比较试验．安徽农学通报，11（7）：93.

王毓洪，黄芸萍，李林章，丁伟红，沈志富．2005d．拿玻里网纹甜瓜不同坐瓜节位试验．浙江农业科学，（4）：250-251.

许传强，李天来，齐红岩，王浩．2005．嫁接对网纹甜瓜生长发育、产量及品质的影响．中国蔬菜，（6）：12-14.

Adie B，Chico J M，Rubio-Somoza I，Solano R．2007．Modulation of plant defenses by ethylene．J Plant Growth Regul，26：160-177.

Bernards M A，Fleming W D，Llewellyn D B，Priefer R，Yang Xiao-long，Sabatino A，Plourde G L．1999．Biochemical characterization of the suberization-associated anionic peroxidase of potato．Plant Physiol，121：135-145.

Bernards M A．2002．Demystifying suberin．Can J Bot，80：227-240.

Combrink N J J，Agenbag G A，Langenhoven P，Jacobs G，Marais E M．2001．Anatomical and compositional changes during fruit development of‘Galia’melons．South African Journal of Plant and Soil，18：7-14.

Gerchikov N，Keren-Keiserman A，Perl-Treves R，Ginzberg I．2008．Wounding of melon as a model system to study rind netting．Sci Hort，117：115-122.

Kazama H，Dan H，Imaseki H，Wasteneys G O．2004．Transient exposure to ethylene stimulates cell division and alters the fate and polarity of hypocotyl epidermal cells．Plant Physiol，134：1614-1623.

Keren-Keiserman A，Tanami Z，Shoseyov O，Ginzberg I．2004a．Differing rind characteristics of developing fruits of smooth a netted melons（*Cucumis melo*）．J Hort Sci Biotechnol，79：107-113.

Keren-Keiserman A，Tanami Z，Shoseyov O，Ginzberg I．2004b．Peroxidase activity associated with suberization processes of the muskmelon（*Cucumis melo*）rind．Physiol Plant，121：141-148.

Webster B D，Craig M E．1976．Characteristics of the surface of muskmelon．J Am Soc Hort Sci，101：412-415.

《中国蔬菜》学术论文下载 www.cnveg.org