

冬瓜扩展蛋白基因家族鉴定及表达分析

叶新如 张荟 王彬 温庆放*

(福建省农业科学院作物研究所, 蔬菜研究中心, 福建省蔬菜遗传育种重点实验室,
福建省蔬菜工程技术研究中心, 福州 350013)

摘要 冬瓜(*Benincasa hispida* Cogn.)果肉厚度是影响果实大小和产量的关键因素之一, 与果实细胞膨大密切相关。扩展蛋白(Expansin, EXP)是一类细胞壁重塑蛋白, 在影响果实膨大等方面发挥重要作用。该研究基于冬瓜全基因组测序结果, 鉴定分析冬瓜BhEXP家族成员, 探究其在冬瓜果肉发育中的表达模式及调控机制。通过切片法对不同果肉厚度冬瓜果实的细胞显微结构进行观察, 发现果实细胞面积与果肉厚度指标呈显著相关。进一步利用生物学方法鉴定冬瓜BhEXP家族成员, 对家族成员的染色体定位、共线性关系、保守基序、基因结构、启动子顺式作用元件及系统发育等进行分析。结果表明, 在冬瓜基因组中鉴定出38个BhEXP家族成员, 分布于11条染色体上, 可分为4个亚家族, 成员间存在明显的共线性关系。系统发育分析显示, 冬瓜BhEXP家族成员与黄瓜(*Cucumis sativus* L.)和丝瓜(*Luffa cylindrica* L.)亲缘关系较近。启动子元件预测分析发现, 冬瓜BhEXP基因启动子中含有大量的光、茉莉酸甲酯、厌氧诱导、脱落酸诱导和赤霉素响应等元件。通过qRT-PCR(real-time quantitative PCR)技术分析BhEXP在冬瓜果肉发育过程中的表达特性。BhEXPA13、BhEXPA18、BhEXLA6和BhEXPB2可能在冬瓜果肉发育的过程中发挥作用。该研究为深入解析扩展蛋白基因在果肉发育中的生物学功能提供了参考依据。

关键词 冬瓜; 扩展蛋白; 基因家族; 果肉发育

Identification and Expression Analysis of the Expansin Gene Family in Wax Gourd (*Benincasa hispida* Cogn.)

YE Xinru, ZHANG Hui, WANG Bin, WEN Qingfang*

(Vegetable Research Centre, Fujian Key Laboratory of Vegetable Genetics and Breeding, Fujian Engineering Research Center for Vegetables, Crops Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China)

Abstract The thickness of wax gourd (*Benincasa hispida* Cogn.) flesh is one of the key factors affecting fruit size and yield, and is closely related to fruit cell expansion. Expansin is a type of cell wall remodeling protein that plays an important role in fruit expansion and other aspects. This study identified and analyzed members of the BhEXP gene family in wax gourd based on whole-genome sequencing results, investigating their expression patterns and regulatory mechanisms during wax gourd flesh development. Through microscopic observation of cell structures in wax gourd fruits with varying flesh thickness using sectioning methods, a significant correlation was found between fruit cell area and flesh thickness indicators. Identification of members of the wax gourd BhEXP

收稿日期: 2025-08-14 接受日期: 2025-10-21

福建省自然科学基金(批准号: 2023J01376)、国家特色蔬菜产业体系福州综合试验站项目(批准号: CARS-24-G-08)和福建省种业创新与产业化工程项目(批准号: zycxny2021009)资助的课题

*通信作者。Tel: 0591-87573380, E-mail: fjvrc@163.com

Received: August 14, 2025 Accepted: October 21, 2025

This work was supported by the Natural Science Foundation of Fujian Province (Grant No.2023J01376), the Fuzhou Comprehensive Experimental Station of National Specialty Vegetable Industry Technology System (Grant No.CARS-24-G-08), and the Fujian Seed Industry Innovation and Industrialization Project (Grant No.zycxny2021009)

*Corresponding author. Tel: +86-591-87573380, E-mail: fjvrc@163.com

gene family using biological methods, and analysis of chromosome localization, co-linearity, conserved motifs, gene structure, promoter *cis*-acting elements, and phylogeny of family members. Results indicate that 38 BhEXP family members were identified in the wax gourd genome, distributed across 11 chromosomes and grouped into four subfamilies, with significant collinearity observed among members. Phylogenetic analysis indicates that the wax gourd BhEXP gene family were closely related to cucumber (*Cucumis sativus* L.) and loofah (*Luffa cylindrica* L.). Promoter element prediction analysis revealed that the promoters of wax gourd *BhEXP* genes contain numerous elements responsive to light, methyl jasmonate, anaerobic induction, abscisic acid responses, and gibberellin. The expression characteristics of *BhEXP* genes during wax gourd fruit development were analyzed using qRT-PCR (real-time quantitative PCR) technology. Results indicate that *BhEXPA13*, *BhEXPA18*, *BhEXLA6* and *BhEXPB2* may play roles in wax gourd fruit development. This study provides a reference basis for further elucidating the biological functions of expansin genes in fruit development.

Keywords *Benincasa hispida* Cogn.; Expansin; gene family; fruit flesh development

冬瓜 (*Benincasa hispida* Cogn.) 为葫芦科冬瓜属的一年生草本植物, 在我国南北方均有种植。冬瓜富含蛋白质、氨基酸、维生素等多种营养物质^[1-2], 果肉中膳食纤维含量高, 并具有良好的益生元活性, 有助于人体吸收^[3]。冬瓜味甘淡, 性微寒, 其果皮、果肉等部位皆可入药, 据《本草再新》记载, 冬瓜具有清心火、泻脾水、利湿祛风、消肿止渴及解暑化热的功效。作为一种药食同源的蔬菜, 冬瓜深受消费者的喜爱。在大果型冬瓜的栽培过程中, 通常每株仅选留一个果实, 因此果肉厚度成为影响冬瓜果实外观品质和产量的重要农艺性状, 增加果肉厚度也是当前冬瓜育种和栽培的重要目标。

细胞是构成生物体的基本单位, 植物和器官大小受细胞数量和细胞体积影响^[4]。目前已知部分基因通过调控细胞数量或大小影响植物的大小^[5-8]。在这些调控植物大小的基因中, 扩展蛋白 (Expansin, EXP) 是一类重要的细胞壁重塑蛋白。EXP能够有效改变细胞壁结构, 通过破坏细胞壁纤维素和半纤维素之间的共价键, 使细胞壁受到膨胀压力, 诱导细胞壁中的纤维素微纤丝发生移动, 从而推动细胞的伸展^[9-11]。植物生长依赖于细胞扩增和细胞膨胀, 而该过程与细胞壁的松弛和延展密切相关。细胞壁在限制细胞伸展与延伸的同时, 其松弛也能直接促进植物细胞的生长^[12]。因此, 深入研究 BhEXP 基因家族在冬瓜生长发育中的作用, 对品种改良和产量提升具有潜在价值。

1992年, QUEEN-MASON^[13]首次从黄瓜中分离出一种膨大素蛋白, 并将其命名为EXP。此后, 研究者在多种植物^[14-16]中鉴定出此类蛋白, 表明EXP在植

物中普遍存在, 并构成一个庞大的家族。EXP最初被发现时研究者推测其功能可能与细胞壁的扩张延伸有关^[13], 近年来研究表明, EXP几乎参与了植物整个发育过程, 尤其在果实发育和果实膨大阶段发挥重要作用。孙涌栋等^[17]在黄瓜中克隆到 *CSEXPA10* 基因, 发现其主要在授粉后的黄瓜幼果中表达, 推测该基因可能参与调控果实膨大。刘昌等^[18]采用 CRISPR/Cas9 技术研究发现, 转入载体 pCRI-EA12 得到的 T₁ 代甜瓜果实小于野生型果实, 表明 *CmEXPA12* 可能在果实生长期调节细胞壁扩张。张建鹏等^[19]结合生物信息学与高通量测序分析, 发现葡萄 *VvEXPA27* 在果实膨大过程中表达上调, 并通过异源表达验证了该基因在调控葡萄果实膨大中的潜在功能。

本研究通过比较不同果肉厚度冬瓜资源的果肉细胞差异, 探讨果肉厚度与细胞之间的关系, 进一步采用生物信息学的方法对冬瓜 BhEXP 基因家族进行鉴定, 分析其理化特征、结构特征、共线性关系、启动子顺式元件及系统发育进化特征, 并结合 qRT-PCR 技术分析该家族成员在果实膨大中的表达模式, 以期后续深入研究 BhEXP 在冬瓜果肉发育过程中的生物学功能提供参考。

1 材料与方法

1.1 冬瓜果肉细胞显微结构观测

以花后 35 天的厚果肉冬瓜资源 T-1 和薄果肉冬瓜资源 S-1 为试验材料 (表 1)。取 2 个冬瓜资源果实中部, 切片, 放入标准固定液 (FAA 固定液) 4 °C 固定后送至武汉赛维尔生物科技有限公司制作石蜡切片, 并进行显微结构观察拍照。

表1 不同果肉厚度冬瓜资源

Table 1 Resources for wax gourd with different flesh thickness

材料 Material	果肉厚度 Flesh thickness
T-1	5.8 cm
S-1	4.4 cm

1.2 冬瓜EXP家族成员鉴定和理化性质分析

冬瓜基因组数据下载于国家生物信息中心 (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/Assembly/25977/show>), 以拟南芥 AtEXP 的氨基酸序列为探针, 对冬瓜基因组氨基酸序列进行 BlastP (E -value=0.001), 得到候选序列后, 利用 CD-search 工具, 检测候选序列的保守结构域, 剔除不含有 pfam01357(Pollen_allerg_1) 和 pfam03330(DPBB 1) 2 个保守性的特征结构域。

利用 ProtParam(<https://web.expasy.org/prot-param/>) 获取冬瓜 BhEXP 家族成员的等电点、相对分子质量、不稳定系数、总平均疏水性等理化性质。利用 Cell-PLoc 2.0(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>) 对冬瓜 BhEXP 家族成员进行亚细胞定位预测。

1.3 冬瓜EXP家族染色体定位

利用 Tbtools 软件制作冬瓜 BhEXP 基因家族的染色体定位图。

1.4 冬瓜EXP家族共线性分析

基于冬瓜 (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/Assembly/25977/show>) 和拟南芥 (<https://plants.ensembl.org/index.html>) 基因组数据文件, 利用 Tbtools 软件进行共线性分析与比较。

1.5 冬瓜EXP家族保守基序与基因结构分析

利用 MEME(<http://meme-suite.org/>) 分析冬瓜 BhEXP 家族成员保守基序(Motif), 基序数设置为 10。利用 CD-search(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 分析冬瓜 BhEXP 家族成员包含的结构域。

1.6 冬瓜EXP家族启动子顺式作用元件分析

利用 Plant CARE(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 预测冬瓜 BhEXP 基因在起始密码子上游 2 000 bp 区域内的启动子顺式作用元件, 并使用 Tbtools 软件对结果进行可视化展示。

1.7 冬瓜EXP家族系统进化分析

利用 MEGA 5.0 软件中的 ClustalW 对冬瓜、拟南芥、黄瓜和丝瓜进行氨基酸序列比对, 通过邻接

法(neighbor-joining)构建系统进化树, 并使用在线工具 iTOL(<https://itol.embl.de/>) 对进化树进行美化。

1.8 冬瓜EXP家族在果肉发育中表达分析

使用 RNA 提取试剂盒(柏莱源生物科技有限公司)提取厚果肉冬瓜资源 T-1 不同发育时期(花后 5、15、25、35 天)果实总 RNA, 使用反转录试剂盒(全式金生物技术有限公司)进行 cDNA 第一条链合成。以 Actin 为内参(基因 ID: Bhi10G001911), Primer Premier 5.0 设计引物(表 2)。按照 PerfectStart Green qPCR SuperMix 定量试剂盒说明书(全式金生物技术有限公司)进行 qRT-PCR 分析, $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算差异基因的相对表达量。

2 结果与分析

2.1 冬瓜果肉细胞形态学参数与果肉指标的相关性分析

选取 2 份果肉厚度不同的冬瓜资源进行切片观察(图 1)。结果表明, 资源 T-1 和 S-1 的细胞形态较为相似, 均呈椭圆形, 且细胞横纵比和圆度无显著差异, 但细胞长度、宽度、面积和周长差异显著。在相同观察面积下, T-1 的各项细胞形态指标均大于 S-1(表 3)。

相关性分析表明, 2 份冬瓜资源的细胞形态和果肉厚度之间存在相关性(表 4)。细胞宽与细胞长、面积、周长呈极显著正相关; 细胞长与细胞面积、周长呈极显著正相关; 细胞面积与细胞周长呈极显著正相关; 细胞周长与细胞圆度呈极显著正相关。此外, 果肉厚度与细胞长、宽、面积、周长均呈显著正相关。结果表明, 果实细胞的发育对果肉相关指标有所影响。

2.2 冬瓜EXP家族成员鉴定及理化性质分析

基于生物信息学分析, 在冬瓜基因组中共鉴定到 38 个 BhEXP 家族成员。根据其在染色体上的位置信息绘制了染色体分布图(图 2), 并依次将它们命名为 BhEXPA1~BhEXPA22、BhEXPB1~BhEXPB3、BhEXLA1~BhEXLA11、BhEXLB1~BhEXLB2。分布

表2 实时荧光定量PCR引物设计序列

Table 2 Primer sequences of real-time quantitative PCR

基因	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')
Gene	Forward primer (5'→3')	Reverse primer (5'→3')
<i>Actin</i>	CCA AGA AGC TCT CCC TGG TG	CCA ATC TGC CCT GGA TGG TT
<i>EXLA2</i>	TGG TGA CTT CTG GAT ATG ATG GA	TGT TCT GTT GGA CAA CCT TCT T
<i>EXLA4</i>	GGT GCA TGT GGG TAT GGA AA	ACC CAT TCC TTG TCG GTA GA
<i>EXLA6</i>	AAT GGT GGT TAC TTC TGG ATA CGA	GGC AAC TCT CTT TGG CAA TGT
<i>EXLA8</i>	CGT CTC TTC TGT TAC TGC TTG T	CAT AAC CAC ATG CTC CTC CAT AT
<i>EXLA11</i>	CTT CTT CGT TCT CGT GAT CTC TT	CCA AGG AAC CAT AGC CAC AA
<i>EXLB1</i>	CGT TGT CGT TGA GAA TGT TGT TG	ACT TGA ACT CCA GTG TCG TAG ATA
<i>EXLB2</i>	AGA TCC CAT GGA GCT GTT TG	CCA CCA TCC ATC TTC CAT ATC C
<i>EXPA2</i>	TGG GAT GTG ATT CTG CTC TTG	AGT CCA TTG TTG AAT AAG GCT GTA
<i>EXPA4</i>	GGA TGA GCA TGA GCC GTA AC	CTG ACC GAA CTG CCA ATT AGA A
<i>EXPA5</i>	GTG CGG TCA GTG TTT CAA GA	ATT GTT GTT TGG TAG AGC GTA GTT
<i>EXPA6</i>	CAG TCA AGG ATA TGG AAC GAA CA	AAT TAG TGG CAG TGA CGA TGA TT
<i>EXPA7</i>	CGA GAT GTC AGA AGC AGC ATT	CCA CTA ATT CAC CAT CCA TTC CAA
<i>EXPA12</i>	CAT AGT GAA GGC AAG CGT GAA	GGA GAG TGA CTG ACC AAC CA
<i>EXPA13</i>	GCA AGC AAT GTC AAG GAA CTG	GGC ACC ACT GTA AGT CTG TC
<i>EXPA14</i>	TAT CGT GAA GGT GAG CGT GAA	CGT TGA AGG AGG TGG AAG TC
<i>EXPA16</i>	TTG ACC TTG CCA TGC CTA TG	CCT GAT TCC TCC TTG CTT CC
<i>EXPA17</i>	ATG AGA CAG CAT CCG AAA CAA T	GTT CCA CAA GCG TAG CCA TT
<i>EXPA18</i>	TGG AGG TAG TGG TGA TGT GAA	AAG AGG AAG GAA CAA CAT TGA CAA
<i>EXPA20</i>	ACA TCT TCT TGG TGG CAT TGG	TCA GTT CCA TAG CCG TTC GTA
<i>EXPA22</i>	ACT TCA CTT CCT CTT CAC TGT TG	CTG CCT TCA CTA AAT CGC CAT A
<i>EXPB1</i>	AGG TGA AGT GCT CTG GAG AA	CCG AGA CTG CGA AGT TCA TC
<i>EXPB2</i>	ACG GAC TCC ATG TAG GTA TCG	AAC CAA TAT CTC CAT CTC CAT CCT
<i>EXPB3</i>	GGA GTG GCT GGA TAT GAA CC	ATT AAG GCG GGA AGT GTA AGT G

结果表明, 38个冬瓜 *BhEXP* 不均匀分布于11条染色体上, Chr5染色体上分布最多, 包含14个成员, Chr6、Chr7、Chr11、Chr12染色体次之, 各有3个, Chr1、Chr2、Chr3、Chr4、Chr8和Chr10染色体则各含2个, 多数基因位于染色体的近端或末端区域, 其中 *BhEXLA* 在Chr5染色体末端呈现高密度分布, 推测可能是由于同源基因在该染色体上扩增所致。

对38个冬瓜 *BhEXP* 家族成员的理化性质进行分析(表5)。结果表明, 其氨基酸数在230~303个; 相对分子质量介于25 505.10~33 566.42 Da; 等电点为5.04~9.70, 其中酸性蛋白6个, 碱性蛋白32个; 不稳定系数为19.37~44.16; 总平均疏水性为-0.329~0.083, 说明该家族蛋白属于两性蛋白。亚细胞定位预测显示, 38个 *BhEXP* 均定位在细胞壁。

2.3 冬瓜EXP家族的共线性

在冬瓜 *BhEXP* 家族中, 共鉴定到9个共线性基因对 (*BhEXPA13-BhEXPA15*、*BhEXPA8-BhEXPA13*、

BhEXPA8-BhEXPA15、*BhEXPA6-BhEXPA11*、*BhEXPA2-BhEXPA13*、*BhEXPA4-BhEXPA16*、*BhEXPA14-BhEXPA16*、*BhEXPA12-BhEXPA16*、*BhEXPB2-BhEXPB3*)以及5个串联复制基因对 (*BhEXPA21-BhEXPA20*、*BhEXLA3-BhEXLA4*、*BhEXLA5-BhEXLA6*、*BhEXLA8-BhEXLA9*、*BhEXLA10-BhEXLA11*)。结果表明, 片段重复在冬瓜 *BhEXP* 基因家族的进化过程中发挥了作用, 其中Chr7染色体上形成的共线性关系数量最多(图3和表6)。进一步构建冬瓜和拟南芥的共线性图谱(图4), 结果显示两者间共鉴定出22对共线性关系, 表明冬瓜和拟南芥间具有较近的同源进化关系。

2.4 冬瓜EXP家族的保守基序与基因结构分析

根据冬瓜 *BhEXP* 氨基酸序列构建了系统进化树(图5A)。结果表明, 该家族主要可分为4组, I组包含22个成员, 数量最多; II组包含3个成员; III组包含2个成员; IV组包含11个成员。进一步对 *BhEXP* 保守

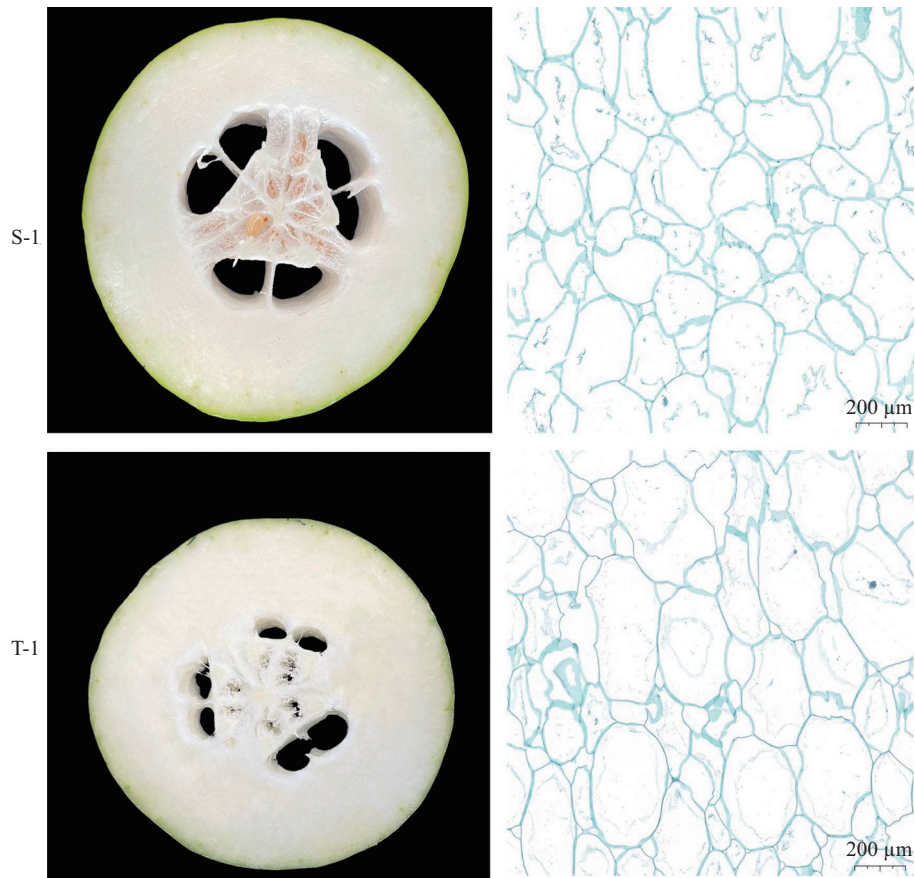


图1 2份冬瓜资源果肉切片细胞形态差异

Fig.1 Differences in the cell morphology between two wax gourd flesh slices

表3 2份冬瓜资源细胞形态参数

Table 3 Cytomorphological parameters of two wax gourd resources

材料	细胞长	细胞宽	细胞面积	细胞周长	细胞圆度	横纵比
Material	Length	Width	Area	Perimeter	Roundness	Aspect ratio
T-1	423.44 ^a	243.05 ^a	72 993.38 ^a	1 265.59 ^a	1.97 ^a	1.84 ^a
S-1	318.59 ^b	180.53 ^b	43 371.74 ^b	936.49 ^b	1.69 ^a	1.83 ^a

同一指标不同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平差异显著; 相同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平差异不显著。
The same index with different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$ level; identical lowercase letters indicate no significant differences at the $P<0.05$ level.

表4 冬瓜资源细胞参数与果肉厚度的相关性

Table 4 Correlation between cellular parameters and flesh thickness in wax gourd resources

指标	细胞宽	细胞长	细胞面积	细胞周长	细胞圆度	果肉厚度
Index	Cell width	Cell length	Area	Perimeter	Roundness	Fruit thickness
Cell width	1.000	0.825**	0.775**	0.571**	-0.137	0.369*
Cell length	0.825**	1.000	0.785**	0.748**	0.24	0.421*
Area	0.775**	0.785**	1.000	0.861**	0.111	0.447*
Perimeter	0.571**	0.748**	0.861**	1.000	0.578**	0.416*
Roundness	-0.137	0.24	0.111	0.578**	1.000	0.196
Fruit thickness	0.369*	0.421*	0.447*	0.416*	0.196	1.000

相关性系数是表格横轴变量和纵轴变量之间的相关程度比较; *, **分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平相关性显著。
The correlation coefficient measures the degree of association between the variables on the horizontal axis and the vertical axis of a table; *, ** indicate significant correlations at the $P<0.05$ and $P<0.01$ probability levels, respectively.

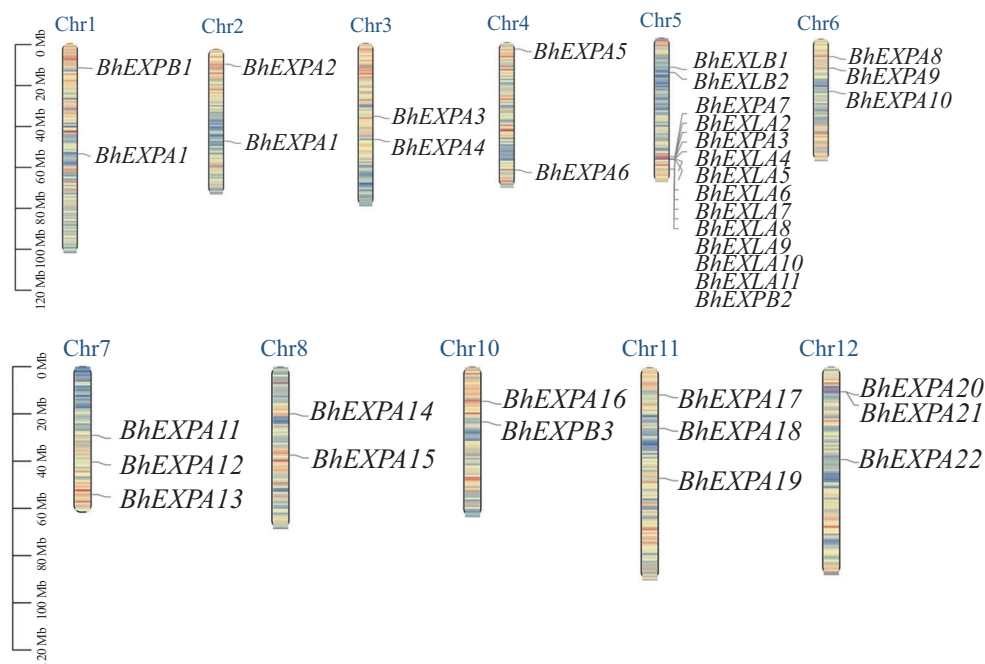


图2 冬瓜扩展蛋白基因家族染色体定位

Fig.2 Distribution of Expansin gene family on wax gourd chromosomes

基序(Motif)(图5B)的分析表明, 38个家族成员含有7~9个Motif。I组大多数成员具有相似的Motif组成和排序, 模式为Motif10-Motif5-Motif1-Motif8-Motif2-Motif4-Motif6-Motif3-Motif7, 其中, BhEXPA1、BhEXPA8和BhEXPA15缺少Motif8, BhEXPA3缺少Motif10。II组成员Motif组成和排序相同, 且III组的BhEXLB2和IV组的BhEXLA2与之相同。III组的两个成员仅相差一个Motif10。IV组(除BhEXLA2外)成员具有一致的Motif排序, 均为Motif5-Motif1-Motif2-Motif4-Motif6-Motif3-Motif7。使用Batch CD-search工具对EXP家族蛋白结构域进行预测(图5C)。结果显示, 每个家族成员都包含DPPB_1和Pollen_allerg_1蛋白结构域。

2.5 冬瓜EXP家族启动子顺式作用元件分析

为探索冬瓜*BhEXP*启动子顺式作用元件的功能, 选取ATG上游2 000 bp启动子序列进行顺式作用元件预测(图6)。结果表明, 冬瓜*BhEXP*含有与植物生长发育相关元件42个(CAT-box、HD-Zip1、GCN4_Motif等), 包括细胞周期控制、分生组织表达、栅栏叶肉细胞、胚乳表达、昼夜节律控制、类黄酮生物合成基因调控、种子特异性控制等元件; 与激素响应相关元件(ABRE、TGA-element、GARE-Motif等) 239个, 包括赤霉素响应、脱落酸响

应、生长素响应、茉莉酸甲酯响应、水杨酸响应等元件; 与逆境胁迫相关元件(Box4、ARE、G-Box、GATA-motif等) 631个, 包括光响应、厌氧诱导、干旱响应、低温响应、缺氧特异诱导性、防御和应激响应等元件。在上述响应元件中, 光响应元件数量最多, 其次为茉莉酸甲酯响应元件、厌氧诱导元件、脱落酸诱导响应元件以及赤霉素响应元件。此外, 我们发现赤霉素响应元件仅存在于*BhEXPA*和*BhEXLA*亚家族中。综上所述, 推测*BhEXP*可能在冬瓜发育的各类生理过程中发挥重要作用, 同时参与激素调控和逆境胁迫应答过程。其中, *BhEXPA*和*BhEXLA*亚家族成员可能特异性参与了赤霉素响应过程。

2.6 冬瓜EXP家族的系统进化分析

为了解冬瓜*BhEXP*家族成员亲缘关系与进化距离, 利用MEGA软件构建冬瓜、拟南芥、黄瓜和丝瓜的EXP家族的系统进化树(图7)。结果表明, 冬瓜*BhEXP*分为4个亚族, *BhEXPA*亚家族成员氨基酸序列相似度为28.38%~68.38%; *BhEXPB*亚家族成员氨基酸序列相似度为39.11%~71.96%, 基因组序列相似度在46.89%以上; *BhEXLA*亚家族成员氨基酸序列相似度为42.86%~80.14%, 基因组序列相似度在53.66%以上; *BhEXLB*亚家族成员氨基酸序列

表5 冬瓜扩展蛋白家族成员理化性质

Table 5 Physicochemical properties of members of wax gourd Expansin gene family

基因名称 Gene	基因ID Gene ID	氨基酸数 Number of amino acids	等电点 PI	相对分子质量/Da Molecular quality /Da	不稳定系数 Instability index	总平均疏水性 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular loca- tion
EXPA13	GWHTBJVO033667	248	9.10	26 270.36	34.94	-0.054	Cell wall
EXPA8	GWHTBJVO029699	244	8.81	26 482.84	40.70	-0.051	Cell wall
EXPA6	GWHTBJVO026442	244	6.86	26 088.19	32.42	-0.086	Cell wall
EXPA2	GWHTBJVO018215	252	8.86	26 680.05	32.03	-0.065	Cell wall
EXPA11	GWHTBJVO032499	250	8.64	27 142.59	34.05	-0.078	Cell wall
EXPA10	GWHTBJVO030336	245	8.43	26 356.60	34.73	-0.060	Cell wall
EXPA4	GWHTBJVO022840	261	9.48	28 239.04	29.67	-0.036	Cell wall
EXPA14	GWHTBJVO034779	259	9.55	27 847.78	32.68	0.019	Cell wall
EXPA12	GWHTBJVO032994	257	9.40	27 868.74	40.23	-0.047	Cell wall
EXPA16	GWHTBJVO008920	258	9.65	27 945.87	34.91	-0.017	Cell wall
EXPA9	GWHTBJVO029953	263	9.38	28 324.19	34.67	0.012	Cell wall
EXPA15	GWHTBJVO035434	241	9.07	25 601.13	34.20	0.054	Cell wall
EXPA5	GWHTBJVO024043	259	9.27	28 148.80	19.37	-0.122	Cell wall
EXPA3	GWHTBJVO022322	289	9.63	32 086.73	36.93	-0.329	Cell wall
EXPA1	GWHTBJVO006427	263	8.87	29 574.80	29.14	-0.141	Cell wall
EXPA22	GWHTBJVO015992	269	8.35	28 969.80	40.87	-0.093	Cell wall
EXPA7	GWHTBJVO028646	254	6.43	28 068.73	34.94	-0.176	Cell wall
EXPA18	GWHTBJVO011951	265	9.28	29 478.56	42.72	-0.043	Cell wall
EXPA19	GWHTBJVO012644	264	9.63	28 998.32	31.07	-0.002	Cell wall
EXPB1	GWHTBJVO004703	268	5.12	28 205.48	44.16	-0.019	Cell wall
EXPB2	GWHTBJVO028982	268	9.02	29 310.63	24.95	-0.123	Cell wall
EXPB3	GWHTBJVO009347	269	8.68	29 460.61	29.93	-0.159	Cell wall
EXLA8	GWHTBJVO028740	263	8.43	29 108.15	30.12	-0.140	Cell wall
EXLB1	GWHTBJVO027330	255	5.04	27 832.44	40.68	-0.113	Cell wall
EXLA11	GWHTBJVO028743	266	8.23	30 021.4	40.10	-0.204	Cell wall
EXLA3	GWHTBJVO028730	262	8.25	29 125.23	31.53	-0.098	Cell wall
EXLA5	GWHTBJVO028732	230	8.05	25 505.10	29.98	-0.185	Cell wall
EXLA7	GWHTBJVO028737	266	8.98	29 983.38	33.97	-0.314	Cell wall
EXLA4	GWHTBJVO028731	264	8.24	29 616.95	32.87	-0.189	Cell wall
EXPA20	GWHTBJVO014933	258	9.39	28 116.04	35.24	0.022	Cell wall
EXLA2	GWHTBJVO028728	265	7.95	29 657.00	29.87	-0.165	Cell wall
EXLA6	GWHTBJVO028733	278	8.26	30 911.12	38.04	-0.142	Cell wall
EXPA17	GWHTBJVO011419	265	9.70	29 254.73	33.36	0.001	Cell wall
EXLA10	GWHTBJVO028742	264	5.98	30 001.13	33.40	-0.306	Cell wall
EXLB2	GWHTBJVO027385	252	6.50	28 028.75	27.15	-0.134	Cell wall
EXLA9	GWHTBJVO028741	265	9.16	30 434.25	37.13	-0.266	Cell wall
EXLA1	GWHTBJVO019656	261	8.79	29 414.13	34.88	-0.085	Cell wall
EXPA21	GWHTBJVO014932	303	9.39	33 566.43	40.23	0.083	Cell wall

相似度为43.58%。各亚家族成员在进化树中分别聚为明显分支, 22个BhEXPA、21个CsEXPA、10个AtEXPA和18个LcEXPA分为一类; 3个BhEXPB、3个CsEXPB、5个AtEXPB和3个LcEXPB分为一类; 在各亚家族内, 11个BhEXLA、7个CsEXLA、3个AtEXLA和27个LcEXLA分为一类; 2个BhEXLB、2个CsEXLB、1个AtEXLB和2个LcEXLB分为一类。

数据显示, 冬瓜与黄瓜在各亚家族成员的比例分布上最为接近, 两者均以EXPA亚家族数量最多(分别占总数的57.89%和63.64%), 而EXLB亚家族占比最小。总体上, 在多数亚族中, 冬瓜与黄瓜、丝瓜亲缘关系较近。

2.7 冬瓜EXP家族基因在果肉发育中表达分析

利用qRT-PCR对38个冬瓜*BhEXP*在果肉发育不

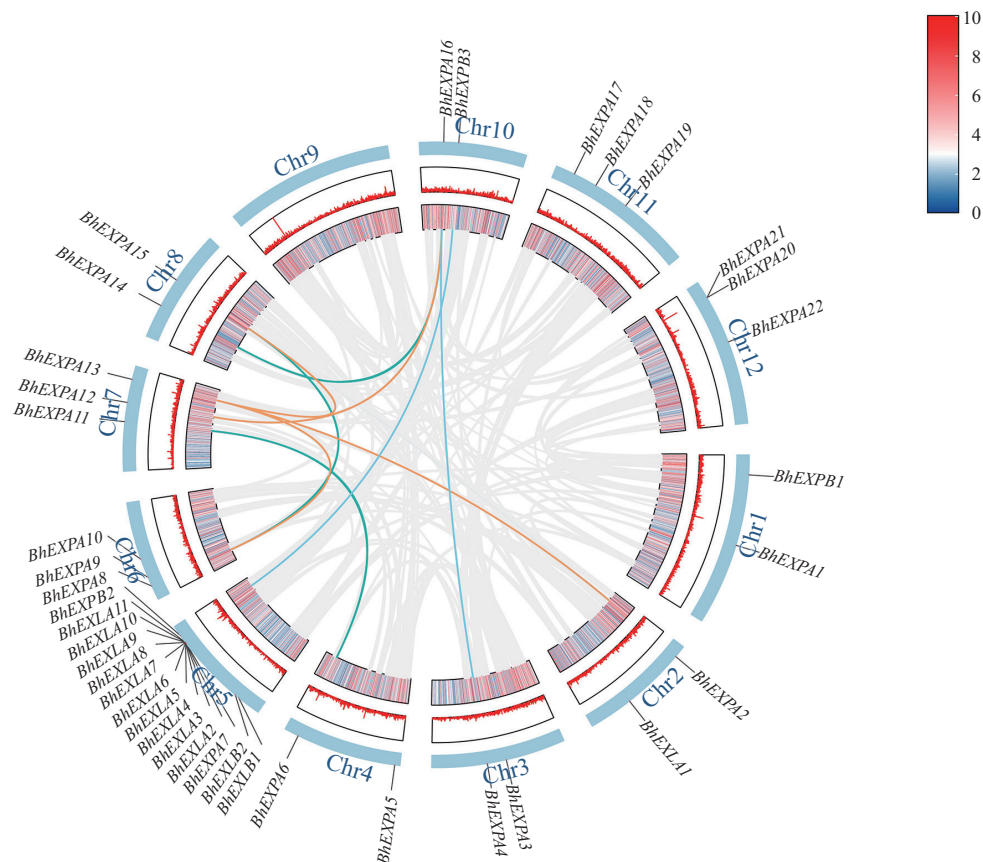


图3 冬瓜扩展蛋白基因家族种内共线性分析
Fig.3 Intraspetic covariance analysis of wax gourd Expansin gene family

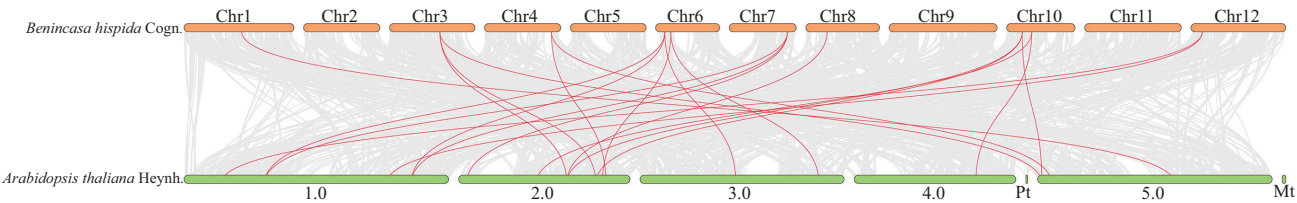


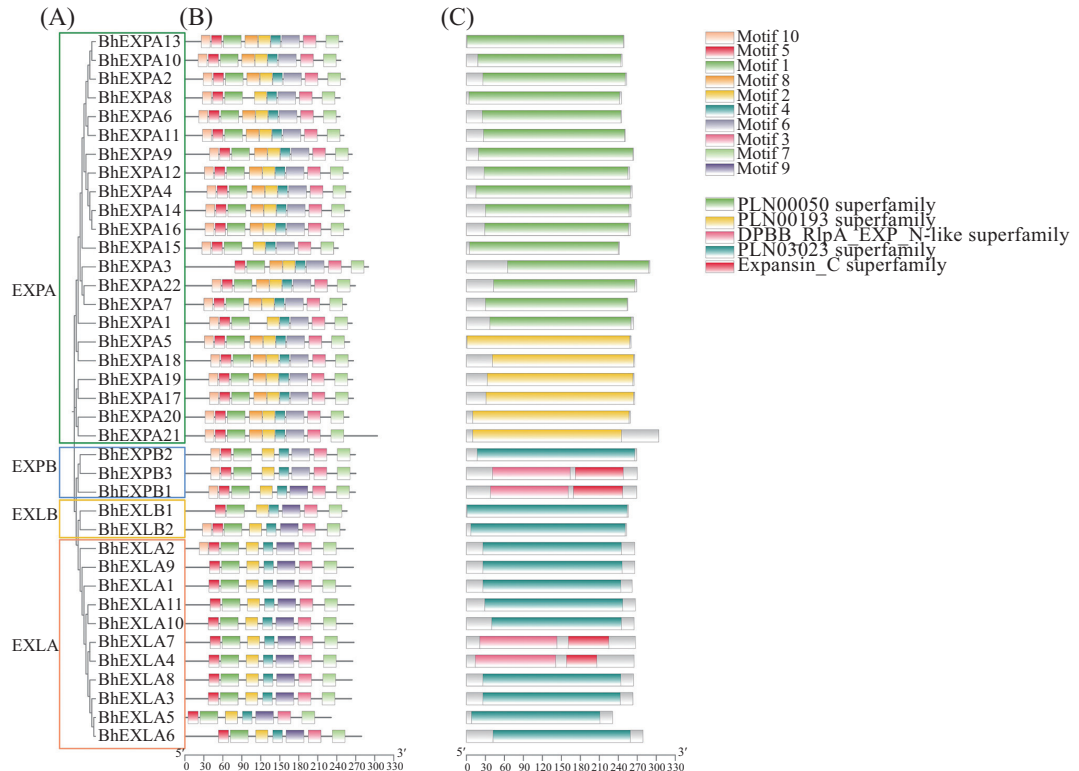
图4 冬瓜与拟南芥扩展蛋白基因的共线性分析
Fig.4 The collinearity analysis of Expansin genes between wax gourd and Arabidopsis

表6 冬瓜扩展蛋白基因复制事件
Table 6 Analysis of replication events of Expansin gene in wax gourd

复制事件 Replication event	基因对 Gene pair
Tandem replication	EXPA21-EXPA20
	EXLA3-EXLA4
	EXLA5-EXLA6
	EXLA8-EXLA9
	EXLA10-EXLA11

同阶段表达情况进行分析(图8)。结果表明, *BhEX-PA13*在花后15天表达量上升, 随后略有下降, 至花后35天表达量显著升高; *EXPA18*在花后5~25天表达

量无显著差异, 直至花后35天表达量显著升高, 达到花后5天的6倍; *BhEXLA6*和*BhEXPB2*表达量在整个发育期间呈上升趋势, 至花后35天表达量达到最高,



A: EXP家族进化树; B: EXP家族保守基序; C: EXP家族保守结构域。
A: EXP family evolutionary tree; B: the conserved motifs of the EXP family; C: conserved structural domains of the EXP family.

图5 冬瓜扩展蛋白的亲缘关系、保守基序及保守结构域分析

Fig.5 Phylogenetic relationships, conserved motifs, and conserved domain analysis of wax gourd Expansin gene family

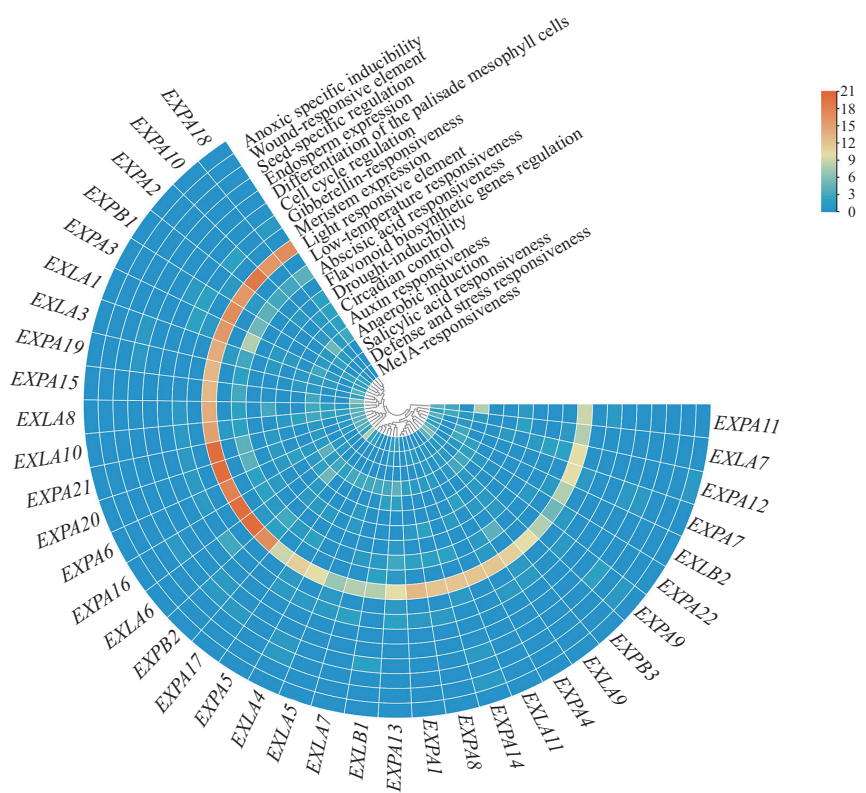


图6 冬瓜扩展蛋白基因家族中启动子的顺式元件

Fig.6 The *cis*-element of promoter in wax gourd Expansin gene family

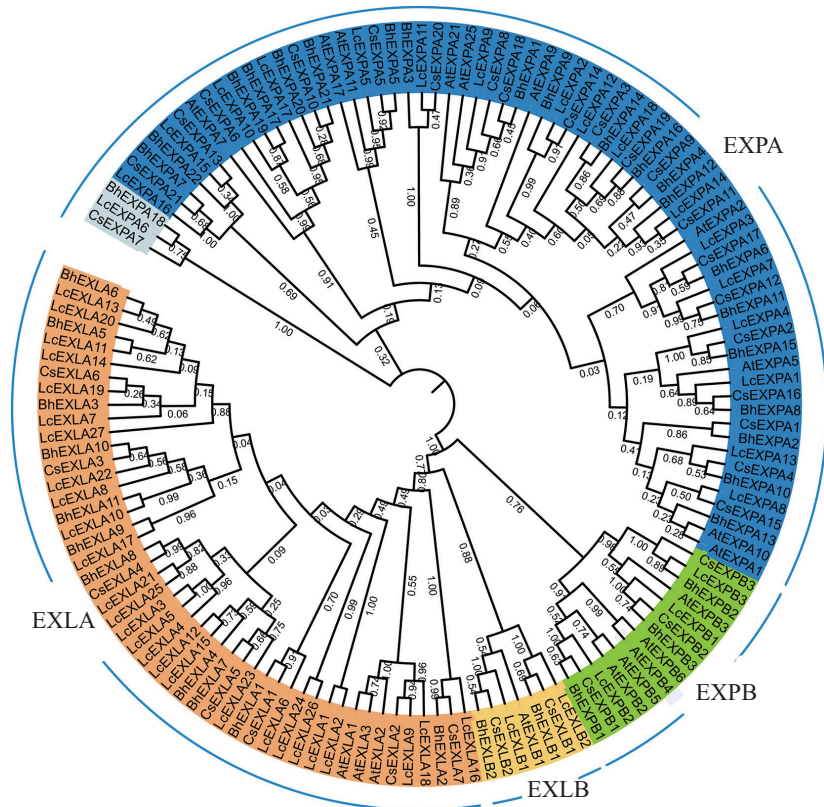
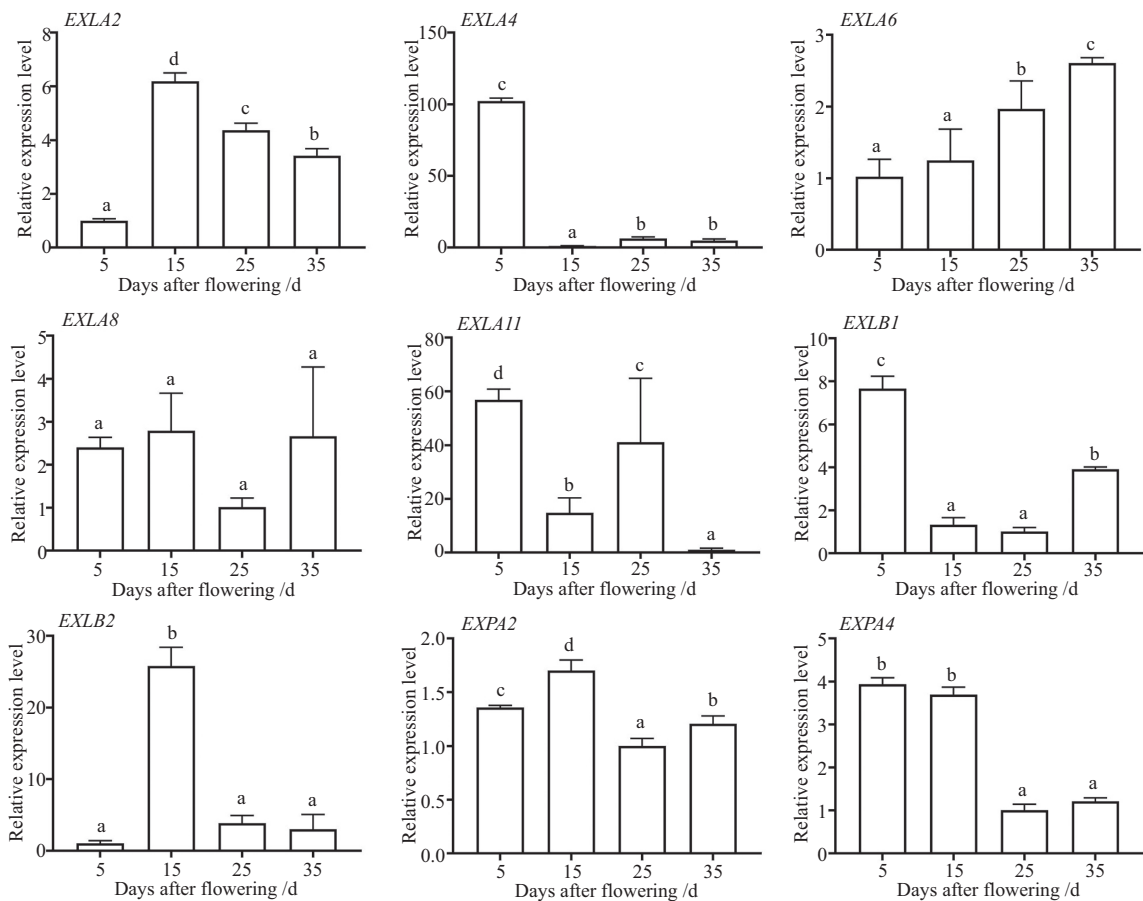
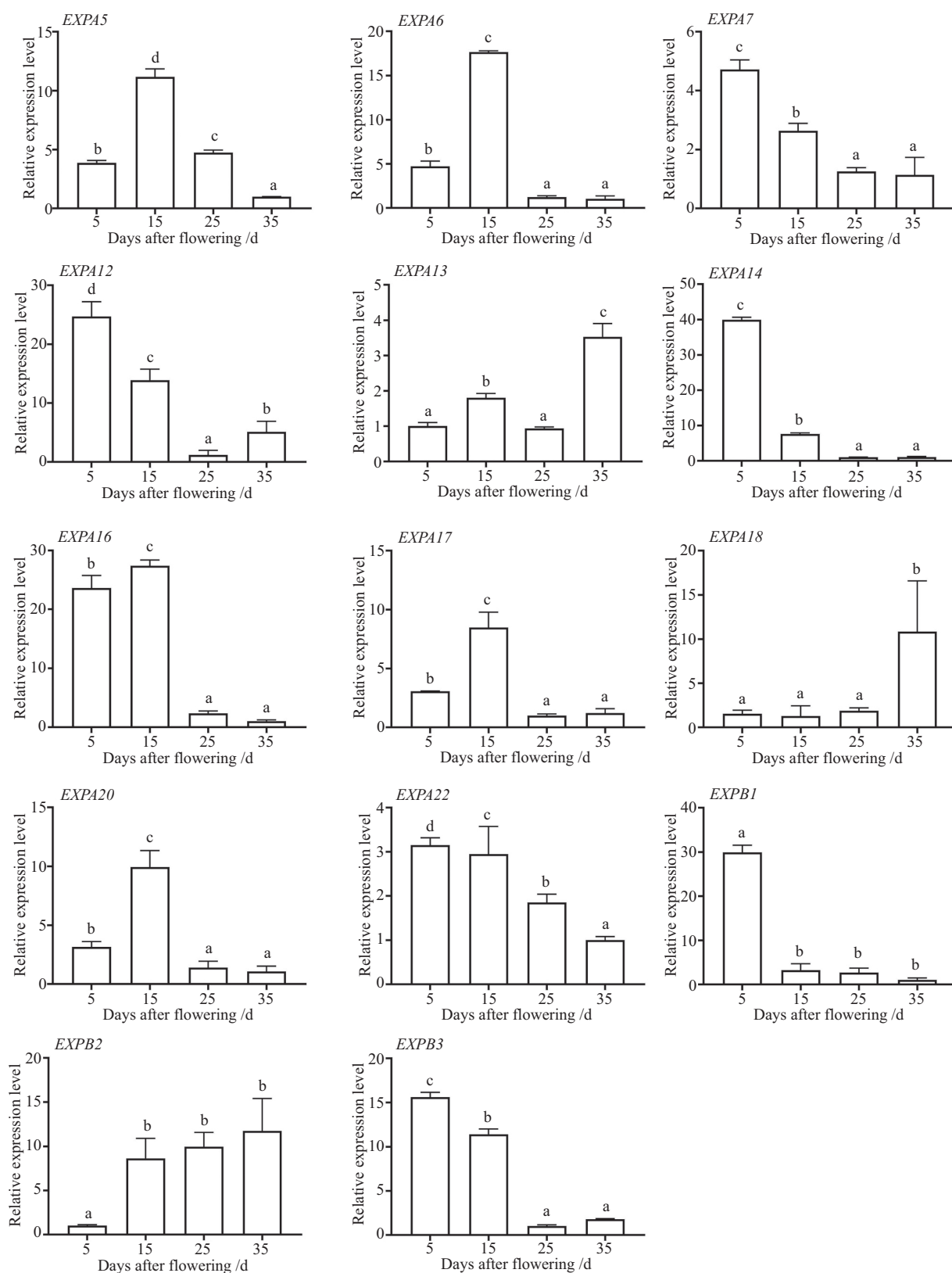


图7 冬瓜(Bh)与拟南芥(At)、黄瓜(Cs)和丝瓜(Lc)扩展蛋白的系统进化树

Fig.7 Phylogenetic tree of Expansin proteins in wax gourd (Bh), *Arabidopsis* (At), cucumber (Cs) and sponge gourd (Lc)



续图8



不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异显著; 相同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异不显著。

Different lowercase letters indicate significant difference at $P < 0.05$ level; Identical lowercase letters indicate no significant differences at the $P < 0.05$ level.

图8 冬瓜扩展蛋白基因在果肉发育中的表达分析

Fig.8 Expression analysis of wax gourd *Expansin* genes in fruit flesh development

其中 *BhEXPB2* 在花后 35 天的表达量为花后 5 天的 11 倍。由此推测, *BhEXPA13*、*BhEXPA18*、*BhEXLA6* 和 *BhEXPB2* 可能参与冬瓜果肉的发育过程。

3 讨论

果肉厚度是影响果实大小和产量关键因素之一。目前, 关于黄瓜 (*Cucumis sativus* L.)^[20]、苦瓜 (*Momordica charantia* L.)^[21] 及猕猴桃 (*Actinidia chinensis* Planch)^[22] 等植物的果肉厚度特性的研究已有报道, 然而针对冬瓜果肉厚度的研究仍较为匮乏。已有研究指出, 冬瓜果实早期发育以细胞分裂为主, 中后期则转向以细胞膨大为主导, 且果实增重主要集中在生长中后期^[23]。基于此, 我们推测冬瓜果实发育中后期可能存在关键的果肉厚度调控机制。在细胞形态与果肉厚度关联方面, 前人发现苦瓜果实细胞大小与果肉厚度存在相关性^[24]。为探究冬瓜中二者关系, 本研究通过比较不同果肉厚度冬瓜资源在生长后期的细胞结构, 发现两者细胞形态具有较高相似性, 但细胞大小和相关参数存在明显差异。进一步分析表明, 果实细胞面积与果肉厚度呈显著相关, 这一结果暗示细胞膨大过程与果肉发育之间存在密切关联。

EXP 基因家族包括 4 个亚家族, EXPA 亚家族 (EXPA)、EXPB 亚家族 (EXPB)、EXP 类 A 亚家族 (EXLA) 和 EXP 类 B 亚家族 (EXLB)。有研究表明, 葫芦科植物中 EXPA 亚家族基因数量通常多于 EXPB 亚家族^[25], 本研究在冬瓜中共鉴定出 22 个 *BhEXPA*、3 个 *BhEXPB*、11 个 *BhEXLA* 和 2 个 *BhEXLB* 基因, 与前人研究结果一致。在植物进化过程中, 基因复制与重复被认为是基因家族进化的重要驱动力之一, 如在陆地棉 *GhEXP*^[26] 基因家族中已观察到该现象。共线性分析显示, *BhEXP* 在染色体上呈分散分布, 其中 9 对家族成员位于共线性区域, 5 对家族成员发生串联重复事件。

启动子顺式元件预测结果显示, 冬瓜 *BhEXP* 基因启动子区域富含光、茉莉酸甲酯、厌氧诱导、脱落酸诱导以及赤霉素响应等多种激素与逆境相关元件, 由此推测, 该家族可能参与了激素信号通路, 并在调节植物生长发育和抗逆中发挥作用。类似元件在其他作物 EXP 基因中亦有报道^[27-28]。进一步分析发现, 赤霉素响应元件仅存在于 *BhEXPA* 和 *BhEXLA* 亚家族, 推测这两个亚族可能特异性参与赤霉素响

应过程。前人研究表明, 赤霉素 (gibberellin, GA) 处理可显著增加水稻中 *OsEXP2* 和 *OsEXP4* 的表达量^[29]。因此, 上述预测结果可为后续深入探究 EXP 基因功能提供思路。

通过保守基序和基因结构分析发现, 亚家族成员的保守基序和基因结构较为类似, 但仍存在差异, 部分基序结构仅存在于特定亚家族中, 如 Motif8 为 EXPA 亚家族所特有。由此推测, 同一亚家族成员的功能相似性较高, 而不同亚家族之间基序特征的多样性则反映出 EXP 家族成员可能广泛地参与细胞内多种生理反应。如 CALDERINI 等^[30] 研究发现, 过表达 *TaEXPA6* 使小麦平均粒质量显著增加, 但籽粒数不受影响, 在田间试验下, 小麦产量增加 11.3%; 张伟等^[31] 在玉米中发现 *ZmEXPB13* 促进胚乳细胞膨大, 提高籽粒大小和数量。系统进化分析显示, 每个亚家族分支包含来自不同物种的成员, 且冬瓜 *BhEXPB*、*BhEXLA* 亚家族成员间的氨基酸序列相似度较高, 说明冬瓜 *BhEXP* 家族具有相对保守的进化趋势, 该结果与陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.)^[26] 和芸薹属 (*Brassica*)^[32] 的研究结果一致。

本研究基于 *BhEXP* 家族成员在冬瓜果肉不同发育阶段的表达模式发现, *BhEXPB2* 在果实膨大初期 (花后 5~15 天) 显著高表达, 推测该基因可能通过细胞扩增介导冬瓜果实发育初期的膨大过程。 *BhEXPA13*、*BhEXPA18* 和 *BhEXLA6* 在果实发育中后期显著上升。结合系统进化树的比较发现, *BhEXPA13* 与 *LcEXPA8* 亲缘关系较近, 而 *LcEXPA8* 已被报道可能参与调控丝瓜果实的横纵经生长^[33]。此外, 有研究表明 EXP 在果实生长发育中具有重要作用, 李必聪等^[34] 发现在 *CeEXPA* 亚家族成员在芋球茎膨大过程中高表达; 陈敏氢等^[35] 发现 *LcEXPA3/16/7* 在丝瓜果实中后期显著高表达, 推测它们通过催化细胞生长促进果实膨大; 杨长耀等^[36] 发现随着柑橘汁胞的膨大, *CsEXPA6* 和 *CsEXPA15* 表达量增加, 表明该基因可能通过调控汁胞膨大影响果实大小。由此推测, *BhEXPA13*、*BhEXPA18* 和 *BhEXLA6* 可能通过介导细胞壁扩展, 促进细胞膨大, 进而增加冬瓜果肉厚度。本研究鉴定并分析了冬瓜 *BhEXP* 基因家族, 初步揭示了其在果肉发育过程中的潜在功能, 研究结果不仅为加快冬瓜育种提供分子辅助, 同时也为后续深入研究冬瓜果实发育的分子机制

提供参考。

4 结论

本研究在冬瓜基因组中鉴定出38个BhEXP家族成员,可划分为4个亚家族,这些成员分布于11条染色体上。启动子顺式作用元件分析显示,冬瓜*BhEXP*含有光、茉莉酸甲酯、厌氧诱导、脱落酸诱导以及赤霉素响应等多种顺式作用元件,暗示该家族基因可能参与冬瓜的生长发育过程,还能在激素调节和逆境胁迫应答中发挥作用。qRT-PCR结果表明,*BhEXPB2*在果实膨大初期显著上调,*BhEXPA13*、*BhEXPA18*和*BhEXLA6*在果实发育中后期显著高表达。推测*BhEXPB2*可能通过细胞扩增介导冬瓜果实发育初期的膨大过程,*BhEXPA13*、*BhEXPA18*和*BhEXLA6*可能通过介导细胞壁扩展,促进细胞膨大,进而增加冬瓜果肉厚度。综上所述,本研究为深入探究*BhEXP*基因在冬瓜果肉发育中的生物学功能提供了参考依据。

参考文献 (References)

- [1] BELLO M O, OWOEYE G, ABDUL-HAMMED M, et al. Characterization of gourd fruits (*Cucurbitaceae*) for dietary values and anti-nutrient constituents [J]. *Res J Pharm Biol Chem Sci*, 2014, 5(4): 416-24.
- [2] YAN J, WANG M, LIU W, et al. Identification and characterization of known and novel microRNAs in five tissues of wax gourd (*Benincasa hispida*) based on high-throughput sequencing [J]. *Appl Sci*, 2021, 11(21): 2076-3417.
- [3] SREENIVAS K M, LELE S S. Prebiotic activity of gourd family vegetable fibres using *in vitro* fermentation [J]. *Food Biosci*, 2013, 1: 26-30.
- [4] GUO M, SIMMONS C R. Cell number counts-the *fw2.2* and *CNR* genes and implications for controlling plant fruit and organ size [J]. *Plant Sci*, 2011, 181(1): 1-7.
- [5] PAN Y, WANG Y, MCGREGOR C, et al. Genetic architecture of fruit size and shape variation in cucurbits: a comparative perspective [J]. *Theor Appl Genet*, 2020, 133(1): 1-21.
- [6] HUSSAIN Q, SHI J, SCHEBEN A, et al. Genetic and signaling pathways of dry fruit size: targets for genome editing based crop improvement [J]. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18(5): 1124-40.
- [7] COEN E, COSGROVE D. The mechanics of plant morphogenesis [J]. *Science*, 2023, 379(6631): eade8055.
- [8] SUN L, RODRIGUEZ G R, CLEVENGER J P, et al. Candidate gene selection and detailed morphological evaluations of *fs8.1*, a quantitative trait locus controlling tomato fruit shape [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(20): 6471-82.
- [9] SAMPEDRO J, COSGROVE D J. The Expansin superfamily [J]. *Genome Biol*, 2005, 6(12): 242.
- [10] COSGROVE D J. Growth of the plant cell wall [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6(11): 850-61.
- [11] COSGROVE D J. Loosening of plant cell walls by expansions [J]. *Nature*, 2000, 407(6802): 321-6.
- [12] KIM K, YI H, ZAMIL M S, et al. Multiscale stress-strain characterization of onion outer epidermal tissue in wet and dry states [J]. *Am J Bot*, 2015, 102(1): 12-20.
- [13] MCQUEEN-MASON S, DURACHKO D M, COSGROVE D J. Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants [J]. *Plant Cell*, 1992, 4(11): 1425-33.
- [14] SEADER V H, THORNSBERRY J M, CAREY R E. Utility of the *Amborella trichopoda* Expansin superfamily in elucidating the history of angiosperm Expansins [J]. *J Plant Res*, 2016, 129(2): 199-207.
- [15] 姜志磊, 周琳, 武奉慈, 等. 玉米扩展蛋白Expansin基因家族定位及基因表达模式分析 [J]. *生物技术进展*(JIANG Z L, ZHOU L, WU F C, et al. Analysis of location and expression pattern of maize Expansin gene family [J]. *Current Biotechnology*), 2018, 8(1): 34-40,93.
- [16] HAN Z, LIU Y, DENG X, et al. Genome-wide identification and expression analysis of Expansin gene family in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 101.
- [17] 孙涌栋, 张兴国, 侯瑞贤, 等. 授粉后黄瓜果实膨大相关基因的鉴别[J]. *植物生理与分子生物学学报*(SUN Y D, ZHANG X G, HOU R X, et al. Identification of expanding-related genes from young fruit of cucumber after pollination [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*), 2005, 31(4): 403-8.
- [18] 刘昌. 甜瓜扩展蛋白基因家族成员的鉴定及*CmEXPA8*和*CmEXPA12*基因在果实发育中功能的初步分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2018, 36-41.
- [19] 张建鹏, 尚霄丽. 葡萄扩展蛋白家族全基因组分析及*VvEX-PA27*功能研究[J]. *农业生物技术学报*(ZHANG J P, SHANG X L. Genome-wide analysis of the Expansin gene family in grape (*Vitis vinifera*) and functional study of *VvEXPA27* [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*), 2024, 32(4): 762-74.
- [20] XU X, LU L, ZHU B, et al. QTL mapping of cucumber fruit flesh thickness by SLAF-seq [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 15829.
- [21] 裘波音, 郑旋, 李大忠, 等. 不同果肉厚度苦瓜转录组比较分析[J]. *西南农业学报*(QIU B Y, ZHENG X, LI D Z, et al. Comparative analysis of bitter melon (*Momordica charantia* L.) with different flesh thickness by transcriptome sequencing [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*), 2022, 35(6): 1243-51.
- [22] 陶俊杰, 陈双双, 钟文奇, 等. 植物生长调节剂对金猕猴桃果实品质与果皮厚度的影响[J]. *果树学报*(TAO J J, CHEN S S, ZHONG W Q, et al. Effects of plant growth regulators on fruit quality and peel thickness of Jinfeng kiwifruit [J]. *Journal of Fruit Science*), 2025, 42(1): 123-32.
- [23] 焦加斌, 李金隆, 常静静, 等. 黑皮冬瓜果实生长及糖类物质变化规律[J]. *中国农学通报*(JIAO J B, LI J L, CHANG J J, et al. The growth and development of fruit and change of carbohydrate in black wax gourd [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*), 2023, 39(13): 42-51.
- [24] 裘波音, 李大忠, 林琿, 等. 不同果肉厚度的苦瓜种质细胞大小和形态差异分析[J]. *福建农业科技*(QIU B Y, LI D Z, LIN H, et al. Analysis of the cell size and morphological variation of bitter melon germplasm with different fruit flesh thickness [J]. *Fujian Agricultural Science Technology*), 2023, 54(3): 14-9.
- [25] LIU X P, DONG S Y, MIAO H, et al. Genome-wide analysis of

- Expansins and their role in fruit spine development in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Horticulture Plant J, 2022, 8(6): 757-68.
- [26] 张奇艳, 雷忠萍, 宋银, 等. 陆地棉扩展蛋白基因的鉴定与特征分析[J]. 中国农业科学(ZHANG Q Y, LEI Z P, SONG Y, et al. Identification and characterization of the Expansin gene family in upland cotton (*Gossypium hirsutum*) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52 (21): 3713-32.
- [27] 梁子晓, 祁宏英, 徐洪国. 大麻扩展蛋白基因家族的鉴定与生物信息学分析[J]. 分子植物育种(LIANG Z X, QI H Y, XU H G. Identification and bioinformatics analysis of hemp Expansin gene family [J]. Molecular Plant Breeding, 2025, 4: 1-13.
- [28] 马艳梅, 于海航, 沈轩羽, 等. 蓝花楼斗菜Expansin基因家族的全基因组鉴定及其在盐胁迫下的表达分析[J]. 华北农学报(MA Y M, YU H H, SHEN X Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of Expansin gene family in *Aquilegia coerulea* under salt stress [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2024, 39(5): 42-51.
- [29] CHO H T, KENDE H. Expansins in deepwater rice internodes [J]. Plant Physiol, 1997, 113(4): 1137-43.
- [30] CALDERINI D F, CASTILLO F M, ARENAS-M A, et al. Overcoming the trade-off between grain weight and number in wheat by the ectopic expression of Expansin in developing seeds leads to increased yield potential [J]. New Phytol, 2021; 230(2): 629-40.
- [31] 张伟. 玉米Expansin家族胚乳特异表达基因鉴定及ZmEXPB13功能分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2014, 91-106.
- [32] 刘维妙. 芸薹属基本种扩展蛋白基因家族的进化分析及花粉发育相关扩展蛋白基因的功能分化研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2021, 7-14.
- [33] 陈敏氢, 王彬, 刘建汀, 等. 基于转录组和WGCNA筛选丝瓜果长和果径发育调控相关基因[J]. 中国农业科学(CHEN M D, WANG B, LIU J T, et al. Screening regulatory genes related to luffa fruit length and diameter development based on transcriptome and WGCNA [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(22): 4506-22.
- [34] 李必聪, 李慧英, 肖遥, 等. 芋扩展蛋白基因家族的全基因组鉴定及其在球茎膨大中的表达分析[J]. 浙江农业学报(LI B C, LI H Y, XIAO Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of Expansin gene family in corm expansion of *Colocasia esculenta* [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2023, 35(7): 1604-16.
- [35] 陈敏氢, 王彬, 白昌辉, 等. 普通丝瓜Expansin家族基因的鉴定及其在果实膨大中的表达分析[J]. 园艺学报(CHEN M D, WANG B, BAI C H, et al. Identification of Expansin family gene and its expression analysis during fruit enlargement in sponge gourd (*Luffa cylindrica*) [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2025, 1-19.
- [36] 杨长耀, 陈岳文, 杨俊枫, 等. 柑橘扩张蛋白(EXP)基因家族的鉴定及其在橙类汁胞膨大中的表达模式[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)(YANG C Y, CHEN Y W, YANG J F, et al. Identification of the citrus Expansin (EXP) gene family and its expression patterns during orange juice sac expansion [J]. Journal of Hunan Agricultural University, Natural Sciences, 2024, 50(5): 27-37.