DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2026.0229

甜瓜果肉质地形成和调控研究进展

王亚微[1,2],李　帅[2],高　超[2],刘　鹏[2],董玉梅[2],
王崇启[2],焦　健[2],杨晓玉[1],孙建磊[2]

(1.山东农业大学园艺科学与工程学院　山东泰安　271018;　2.山东省农业科学院蔬菜研究所·农业农村部黄淮设施园艺工程重点实验室·山东省大宗露地蔬菜育种重点实验室　济南　250101)

摘　要:果肉质地是评估果实品质的关键指标,与甜瓜(*Cucumis melo* L.)的果实大小、形态及贮运性有重要关系。本文综述了近年来在甜瓜果肉质地形成机制方面的研究进展。首先介绍了常用的果肉质地分类与评价方法,随后阐述了甜瓜果肉质地形成的遗传学、组织学及生物化学基础,进而从分子、生理和农艺层面总结了调控果肉质地的相关措施。最后,针对甜瓜果肉质地研究提出了若干展望,以期深化对甜瓜果实品质形成机制的认识,并为未来甜瓜果实品质的定向育种改良提供参考。

关键词:甜瓜;果肉质地;遗传因素;组织特点;生化基础;调控措施

中图分类号:S652　　**文献标志码:**A　　**文章编号:**1673-2871(2026)09-001-09

Research progress on formation and regulation of flesh texture in melon

Wang Yawei[1,2], Li Shuai[2], Gao Chao[2], Liu Peng[2], Dong Yumei[2], Wang Chongqi[2], Jiao Jian[2], Yang Xiaoyu[1], Sun Jianlei[2]

(*1. College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; 2. Institute of Vegetables, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Huanghuai Facility Horticulture Engineering, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Key Laboratory of Major Open-Field Vegetable Breeding in Shandong Province, Jinan 250101, Shandong, China*)

Abstract: Flesh texture is a crucial indicator for evaluating the fruit quality of melon (*Cucumis melo* L.), and is closely related to fruit size, morphology, as well as storability and transportation. This review summarized recent research progress on the mechanisms underlying flesh texture formation in melon. We first introduced commonly used classification and evaluation methods for flesh texture, then elaborated on the genetic, histological, and biochemical foundations of texture formation. Subsequently, we summarized the relevant measures for regulating flesh texture from molecular, physiological and agronomical perspectives. Finally, we proposed several prospects for future research on melon flesh texture, aiming to deepen the understandign of fruit quality foramtion mechanisms and to provide a reference for targeted breeding improvement of melon fruit quality in the future.

Key words: *Cucumis melo* L.; Flesh texture; Genetic factor; Histological characteristics; Biochemical foundation; Regulation approach

甜瓜(*Cucumis melo* L.)为葫芦科(Cucurbitaceae)黄瓜属(*Cucumis*)瓜类蔬菜,是我国重要的经济作物之一。其果实营养丰富、香气独特,且以多样化的风味与口感深受消费者青睐。在众多品质性状中,果肉质地是仅次于果实风味的核心评价指标,与香气共同决定食用口感,同时直接影响甜瓜的商品价值与市场竞争力;果实硬度及软化特性则是决定其货架期、贮藏性、运输性与消费者接受度的关键品质特征[1]。果肉偏软的品种不仅食用口感欠佳,且耐贮藏与运输能力较弱,商品价值偏低;而

收稿日期:2026-03-23;**修回日期:**2026-05-07

基金项目:国家现代农业产业技术体系(CARS-23-2026-Z20);国家自然科学基金面上项目(32272795);山东省科技型中小企业创新能力提升工程项目(2024TSGC0572);山东省蔬菜产业技术体系(SDARS-05);山东省农业科学院农业科技创新工程科研任务(CXGC2025B08)

作者简介:王亚微,女,在读硕士研究生,研究方向为农艺与种业(蔬菜)。E-mail:961395435@qq.com

通信作者:杨晓玉,男,教授,研究方向为甜瓜表观遗传学。E-mail:xiaoyu.yang@sdau.edu.cn

孙建磊,女,副研究员,研究方向为西瓜、甜瓜育种与设施栽培。E-mail:sunjianlei06@163.com

果肉硬度较高的品种虽耐贮运、货架期与食用适期更长，但过硬的果肉易引发裂果，进而诱发病害侵染造成减产，既破坏果实外观品质，也降低其商品性。因此，研究甜瓜果肉硬度成为当前品种选育与采后技术研究的重点目标。

甜瓜果肉质地从脆硬向软糯的转变，主要由果实成熟过程中细胞壁结构及组分动态调控，涉及果胶解聚、纤维素与半纤维素降解等一系列生理生化反应。该过程受乙烯、脱落酸等内源激素的调控，与多种细胞壁修饰酶的活性密切相关，同时易受采前栽培条件及采后贮藏环境的影响。导致果实软化的因素包括细胞膨压下降、膜结构生理变化、淀粉降解及细胞壁与细胞外质的改变[2]，其中细胞外质的变化被认为是成熟过程中质地转变的主要驱动因素[3]。因此，系统解析甜瓜果肉质地的形成机制与调控网络，不仅有助于阐明果实成熟软化的生物学机制，还对耐贮运新品种培育、高效保鲜技术开发及产业综合效益提升具有重要的理论价值与实践指导意义。

1 甜瓜果肉质地的分类与评价体系

1.1 果肉质地的分类

甜瓜果肉质地类型丰富，其口感特性与果肉的微观结构及细胞壁成分密切相关。不同类型的甜瓜果实质地特性差异极大，有清爽脆酥、脆、粳、硬、软、面等多种质地[4]，具有香甜爽脆质地的薄皮甜瓜尤其受到消费者青睐[5]。表 1 汇总了部分果肉质地差异的甜瓜代表性品种。

表 1 不同果肉质地甜瓜代表性品种

Table 1 Representative varieties of melon with different flesh textures

品种 Variety	类型 Type	质地 Texture	参考文献 Reference	品种 Variety	类型 Type	质地 Texture	参考文献 Reference
花蕾王 Hualeiwang	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	粳硬 Stiff and rigid	[5]	羊角蜜 Yangjiaomi	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	酥脆 Crispy	[7]
白糖罐 Baitangguan	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	脆硬 Crispy and hard	[5]	玉贵人 Yuguiren	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	酥脆 Crispy	[8]
绿宝石 Lübaoshi	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	酥脆 Crispy	[5]	鲁厚甜 1 号 Luhoutian No. 1	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	软糯 Soft and glutinous	[9]
香沙蜜 Xiangshami	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	沙软 Soft sand	[5]	玉菇 Yugu	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	软糯 Soft and glutinous	[10]
红皮面 Hongpimian	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	黏绵 Sticky and soft	[5]	伯谢克辛 Bethekxin	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	黏绵 Sticky and soft	[11]
白兰瓜 Bailangua	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	黏绵 Sticky and soft	[5]	黄醉仙 Huangzuixian	厚皮甜瓜 Thick-skinned melon	软 Soft	[12]
玉美人 Yumeiren	薄皮甜瓜 Thin-skinned melon	粳硬 Stiff and rigid	[6]				

1.2 果肉质地的评价方法

甜瓜果肉质地评价主要包括主观感官评价与客观仪器测定两大类方法。感官评价由专业培训人员对脆度、硬度、多汁性等指标进行量化评分[13-14]，可直接反映消费偏好，但易受主观因素干扰；仪器测定则具有客观、精准和可重复的优势，能实现质地性状的标准化分析，其中高光谱成像、微观结构观察等多种技术的结合在高通量检测、多维信息获取及无损评价方面展现出较大应用潜力。

目前常用的仪器测定方法包括：质地剖面分析，通过模拟口腔咀嚼获取硬度、弹性等多维参数，其中咀嚼性、黏附性等指标对厚皮甜瓜质地评价具有重要参考价值[15]；穿刺法适用于甜瓜果肉质构的评价，而剪切法不能准确反映甜瓜果肉的质构特性[16]，此外可借助渗透压仪等辅助检测渗透压[17-18]，并可关联细胞微观结构[19]，操作便捷、检测快速，适用于田间果实硬度的筛查，但其对小型果实的检测精度较低[20]；高光谱成像技术，可同步无损检测果实硬度、可溶性固形物含量等多种指标[21]，但成本较高、分析复杂；声学特征检测法是利用声学硬度传感器分析果实质地，可检测杏、哈密瓜、香瓜等的硬度[22-23]；微观结构观察则借助显微镜等手段直接从细胞层面解释质地差异的原因，已在多种作物中广泛应用[24]。

2　果肉质地形成的遗传基础

甜瓜果肉质地是一个复杂的数量性状，其遗传基础涉及主效基因、微效基因及其复杂的调控网络。研究表明，软肉对脆肉可能呈显性遗传[25]，而果实硬度性状的遗传则可能主要由2对主基因控制，符合加性-显性遗传模型[26]。果实成熟软化涉及众多基因的协同表达与精细调控[27-28]。在甜瓜中，果肉质地差异主要取决于细胞壁组分（如果胶、纤维素等）的动态变化[29]。一般而言，硬肉品种倾向于高表达细胞壁合成相关基因，以积累更多的结构物质；而软肉品种则通过高表达一系列细胞壁降解酶基因，加速细胞壁网络的解构。目前已鉴定出多个与甜瓜果肉质地密切相关的关键基因，其表达水平与软化进程高度相关。随着分子生物学的发展，对果肉质地调控机制的研究已深入到基因与网络层面，一系列与果肉质地相关的基因被鉴定和挖掘（表2）。

表2　果肉质地相关基因汇总

Table 2　Summary of genes related to flesh texture

候选功能基因 Candidate gene	登录号 Accession No.	染色体位置 Chromosome position	参考文献 Reference
CmEXP2	MELO3C021999	9	[4]
CmEXP3	MELO3C023866	10	[4]
CmEXP4	MELO3C020005	3	[4]
CmPG1	MELO3C015128	2	[30]
CmPG2	MELO3C013129	1	[30]
CmPL13	MELO3C012394	10	[31]
CmBGAL7	MELO3C012947	4	[32]
CmBGAL10	MELO3C009997	2	[32]
CmBGAL13	MELO3C023188	11	[32]
CmXTH2	MELO3C024704	2	[34]
CmXTH5	MELO3C017481	2	[34]
CmPMT1	MELO3C008535	5	[36]
CmPMT15	MELO3C024603	8	[36]
CmbZIP11	MELO3C005173	9	[36]
CmROS1	MELO3C024516	8	[37]
CmCTR1	MELO3C024518	8	[37]
CmACO1	MELO3C014437	5	[38]
CmACS1	MELO3C021182	11	[38]
CmACS7	MELO3C015444	2	[39]
CmACS11	MELO3C010779	3	[39]

2.1　果肉质地决定的功能基因

扩展蛋白基因 *CmEXP* 家族成员功能分化明显，其中 *CmEXP1*、*CmEXP3* 和 *CmEXP4* 与脆酥质地形成和软化相关，而 *CmEXP2* 则有助于维持果实硬度[4]。在细胞壁降解酶基因中，一方面，多聚半乳糖醛酸酶基因（*CmPG1*、*CmPG2*）、果胶甲酯酶基因（*CmPME*）、果胶裂解酶基因（*CmPL13*）以及 *β*-半乳糖苷酶基因（*CmBGAL2*、*CmBGAL7*、*CmBGAL10*、*CmBGAL13*）等，通过降解果胶和半纤维素等细胞壁成分直接促进软化[30-33]；另一方面，细胞壁修饰相关基因也发挥重要调控作用。例如，木葡聚糖内糖基转移酶/水解酶基因（*CmXTH2*、*CmXTH5*）在易软化品种中上调表达，参与细胞壁重构[34]。此外，基因编辑技术为进一步确证关键转录因子在质地调控中的功能提供了强有力的技术支撑。例如，利用CRISPR/Cas9 创制的 cmnac-nor 突变体，其果实表现为成熟障碍、糖度降低以及果肉硬度显著增大等[35]。同半乳糖醛酸酶甲酯化修饰关键基因：果胶甲基转移酶基因（*CmPMT1*、*CmPMT15*），*CmbZIP11* 通过特异性结合 *CmPMT1* 启动子区的 C-box 元件直接转录激活其表达，并且同时上调 *CmPMT15* 的表达，促进果实软化[36]。

在基因调控层面，已鉴定出2个与果实成熟相关的候选基因 *CmROS1* 和 *CmCTR1*，其可能参与呼吸跃变型甜瓜的成熟调控[37]。乙烯生物合成过程受关键基因精准调控，目前已从甜瓜中鉴定出多个ACC 合成酶（*ACS*）和 ACC 氧化酶（*ACO*）基因。其中，*CmACS1* 与 *CmACO1* 已被证实对果实软化至关重要[38]；*CmACS7*、*CmACS11* 等基因则可能通过协调乙烯合成、果实软化及糖代谢过程调控果实成熟[39]。此外，*CmACO1* 基因的表达水平与 *β*-半乳糖苷酶活性共同深刻影响呼吸跃变型甜瓜的质地特性[40]。

2.2　果肉质地相关QTL

QTL 定位是解析复杂数量性状遗传基础的重要方法。利用不同质地亲本构建的 F_2、RIL 等遗传群体，已成功鉴定到定位于不同染色体上的多个控制甜瓜果实硬度的 QTL[16-17,25,41-47]，例如，张雪娇[41]结合2 a（年）的 RIL 群体数据，检测到位于同一连锁群 LG13 上的2个位点，二者均对果实软化起到增效加性效应。利用不同果肉硬度甜瓜材料构建遗传群体，Chen 等[42]将控制甜瓜果肉硬度性状的基因 *ff2.1* 定位到了2号染色体上，并进一步揭示了其为一个新的甜瓜果肉硬度相关 QTL。通过对果实硬度差异甜瓜种质进行全基因组重测序分析，研究人员鉴定到大量与果实硬度相关 QTL 紧密连锁的 SNP 标记；而在3号和6号染色体上，Amanullah

等[44]分别检测到1个与甜瓜果肉硬度相关的QTL，且二者的表型变异率差异显著，推测可能与乙烯合成有关。Zhang等[45]利用厚皮与薄皮甜瓜自交系构建遗传群体进行QTL定位，在3号染色体上鉴定到1个调控果肉硬度的QTL，该位点显示减效加性效应，表明其对果肉硬度具有负向调控作用。后续通过对高/低硬度甜瓜F_2和$F_{2:3}$家系材料进行QTL分析，发现2个控制果肉硬度的QTL，其中*ff2.1*为首次报道的新位点。另一项研究则进一步检测到*ff2.2*、*ff3.5*、*ff8.2*、*ff8.4*、*ff10.2*等5个果肉硬度相关QTL，其中*ff3.5*与乙烯含量QTL *ETH3.5*在3号染色体上共定位，为乙烯积累导致果实软化这一假设提供了直接的遗传证据。此外，*ff3.1*、*ff*3.2和*ff*7.1也被证实与果肉硬度显著相关。

2.3 果肉质地相关转录因子

转录因子作为基因表达的上游调控开关，通过与靶基因启动子区的特定DNA元件结合，精密调控果实成熟软化相关基因的时空表达[48]。*NAC*、*WRKY*和*ERF*等家族的转录因子被广泛证实参与包括甜瓜在内的多种果实的成熟软化过程。其中，*NAC*转录因子可通过整合乙烯和脱落酸（ABA）信号通路来调控软化过程，包括*CmNAC34*、*CmNAC56*等[49-50]；*WRKY*转录因子则能激活果胶裂解酶基因的表达，加速果胶水解[51]；而*ERF*转录因子则在苹果、猕猴桃等果实软化中发挥关键作用[52]。

3 果肉质地形成的结构和生化基础

果肉质地是果实内部微观结构及其化学成分的宏观体现。质地的差异在组织细胞学层面体现为细胞形态、排列方式以及细胞壁结构与组分的动态变化，而这一系列变化主要与特定的细胞壁修饰酶活性紧密相关。

3.1 细胞微观结构是果肉质地的组织学基础

硬度、脆度等宏观质地参数可通过质构仪量化，但其根本决定因素在于细胞微观结构的差异。研究表明，脆肉型甜瓜的果肉细胞通常体积较小、排列紧密、细胞壁较厚；而软肉型甜瓜的细胞则体积较大、排列疏松、细胞间隙明显，在成熟时易发生细胞分离[53]。开花后35 d左右被认为是软肉型甜瓜质地形成的关键时期，在此时期细胞面积与间隙显著增大，质构参数与脆肉型品种产生明显分化[54]。植物细胞壁由胞间层、初生壁和次生壁构成，富含果胶的中胶层是粘连相邻细胞的关键结构，其降解是导致细胞分离和果实软化的起始环节[55]。果实成熟过程中，中胶层果胶的水解以及半纤维素和纤维素网络的结构改变共同导致了果肉组织力学性能下降，从而引起质地软化[56-58]。

3.2 细胞壁组分构成果肉质地的化学骨架

细胞壁组分及其动态变化是质地形成的化学基础，也是果实形态建成的基础，甜瓜的圆度与质构指标中的黏着性呈显著正相关[34]。细胞壁是影响果实品质的重要因子，细胞壁组分的化学组成、结构和功能等理化特性对果实的脆度和口感具有重要影响[59]，也是影响果实大小、果实软化及营养风味等品质变化的因素之一[60-61]，*EXLB1*和*XTH31*起核心作用，可能参与调控甜瓜果型大小[62]，细胞壁修饰相关共同参与果实大小、果实软硬等生理调控，进而影响果实品质，其中*CmEXPA12*基因促进甜瓜果实膨大[63]。双子叶植物细胞壁主要由果胶、半纤维素、纤维素和少量蛋白质构成[64]，它们共同形成一个提供机械支撑、调节膨压并维持细胞形态的复杂网络[65]。果胶作为中胶层和初生壁的主要成分，在维持细胞间黏附和细胞壁结构强度方面起到核心作用，它是一类在高尔基体囊泡中合成的复杂多糖[66]，其含量和酯化状态直接影响细胞壁的孔隙度和机械强度[67]。纤维素是由β-1,4-糖苷键连接的葡萄糖长链，构成细胞壁的刚性骨架。纤维素微纤丝的排列和含量直接决定果实的硬度和机械强度，其生物合成受多种因子精密调控[68]。半纤维素作为填充在纤维素微纤丝之间的基质多糖，通过氢键与纤维素连接，共同形成承重网络，赋予细胞壁弹性和可塑性。其降解是细胞壁结构松散、支撑力下降的重要原因[69]。木质素作为一种酚类聚合物，在次生壁中沉积能显著增强细胞壁的硬度和机械强度，与果实的硬度、抗压性及耐贮性呈正相关[70]。

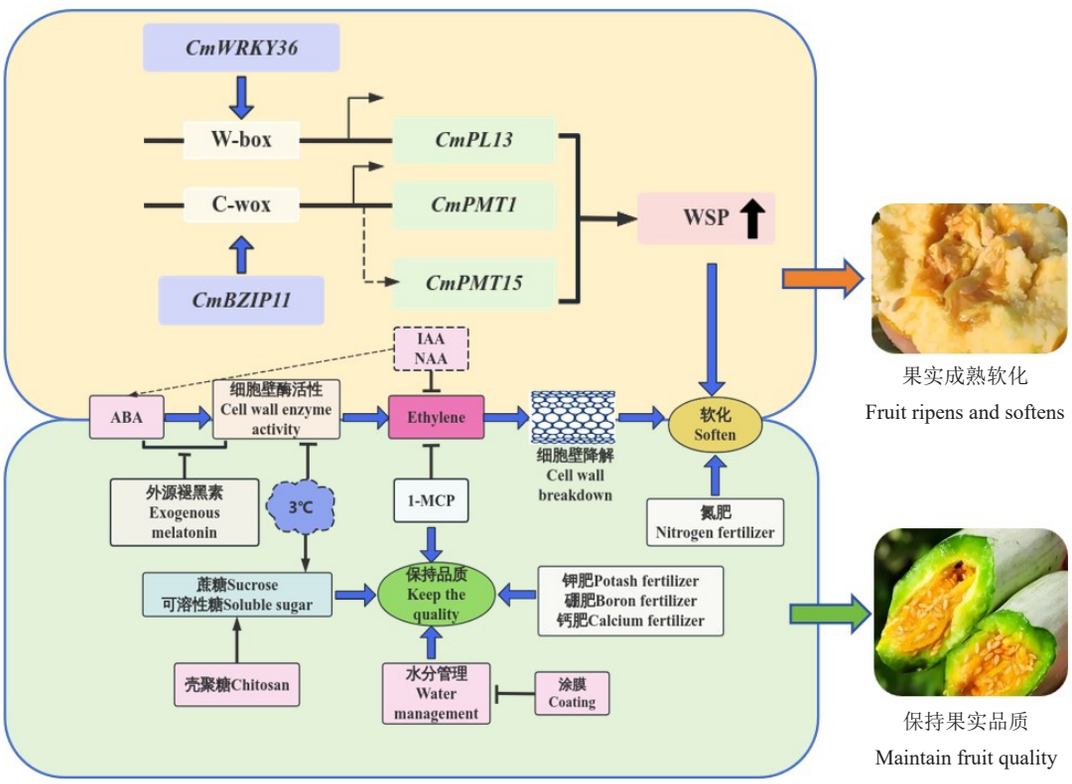
3.3 细胞壁修饰酶是质地变化的关键执行者

果实软化本质上是一个由多种酶协同催化的、细胞壁多糖网络解体的过程。多聚半乳糖醛酸酶（PG）主要水解果胶主链的α-1,4-糖苷键，直接导致果胶解聚和细胞壁解体，在软肉型甜瓜中活性较高。果胶甲酯酶（PME）催化果胶分子脱去甲酯，生成甲醇和低酯果胶，其作用具有双重性：一方面为多聚半乳糖醛酸酶的充分作用创造条件，促进软化；另一方面，脱酯后的果胶可与钙离子（Ca^{2+}）交联形成不溶性果胶钙，有助于维持果实硬度。β-半乳糖苷酶（β-Gal）通过水解细胞壁多糖（果胶和半纤维素等）侧链的半乳糖残基，参与细胞壁的松弛和降

解，其活性随果实成熟而升高。木葡聚糖内糖基转移酶/水解酶（XTH）能够切割并重新连接木葡聚糖链，从而重塑纤维素-木葡聚糖网络，在细胞壁重构中扮演关键角色，既可强化结构，也可导致细胞壁松弛[71]。此外，绵肉型甜瓜粉糯质地与发育前期淀粉的积累及成熟期在淀粉酶作用下的降解速率密切相关。综上，甜瓜果肉质地的多样性是细胞形态结构、细胞壁化学成分以及一系列酶促修饰反应共同作用、逐级传递的结果。

4　果肉质地的调控

甜瓜果肉质地的形成是一个复杂的生物学过程，受遗传、生理生化、栽培环境和采后处理等多方面因素的协同控制（图 1）。



注：箭头表示促进，平头表示抑制。

Note: Arrows indicate promotion, flat heads indicate inhibition.

图 1　果肉质地调控模式

Fig. 1　Schematic illustration for regulation of flesh texture

4.1　遗传调控

遗传调控的核心机制是细胞壁代谢与转录调控网络，甜瓜果肉质地的本质差异源于果实发育及成熟过程中细胞壁组分的合成、修饰与降解，其中果胶代谢通路是调控核心，同时伴随纤维素、半纤维素及相关酶类的协同作用，且受特异性转录因子的级联调控。

4.2　激素调控

植物激素构成一个精密的信号网络，通过调控细胞壁代谢相关基因的表达，在甜瓜果实成熟与质地变化中发挥着核心的“开关”作用[72]。

4.2.1　乙烯（ethylene）　乙烯是调控呼吸跃变型甜瓜成熟软化的关键启动因子。依据果实呼吸速率及乙烯释放特性，甜瓜可分为呼吸跃变型与非呼吸跃变型两大类[73-74]。其中，呼吸跃变型甜瓜果实硬度较低，货架期较短[75]；非呼吸跃变型甜瓜无明显呼吸跃变及乙烯释放高峰。Périn 等[76]已定位到 2 个控制非呼吸跃变性状的隐性位点 *Al-3* 与 *Al-4*。罗马甜瓜是典型的呼吸跃变型果实，在成熟过程中出现呼吸强度和乙烯释放高峰，乙烯对果实的成熟过程起重要的调节作用[77]。外源乙烯处理可加速果实软化，而乙烯作用抑制剂（如 1-甲基环丙烯，1-MCP）则可通过抑制乙烯生物合成及下游相关酶活性，有效延缓果实硬度的下降[78-79]。

4.2.2　脱落酸（abscisic acid，ABA）　ABA 含量在果实成熟初期显著上升，是启动果实成熟软化的重

要信号。它通过诱导细胞壁降解酶活性及乙烯合成相关基因的表达，促进细胞壁代谢，从而加速果实软化进程[80]。其含量上升常与糖分积累和果实软化同步，外源 ABA 处理可促进果实软化及相关基因表达。研究也发现，外源褪黑素（如 100 μmol·L^{-1}）可通过干预 ABA 介导途径，有效延缓采后蓝莓等果实软化[81]。

4.2.3 *生长素（auxin，IAA）* 与乙烯和 ABA 通常促进成熟的作用不同，生长素（IAA）主要扮演抑制成熟和延缓软化的角色。它能抑制乙烯生物合成关键基因（如 *ACS*）的表达，延缓乙烯生成高峰，并促进细胞壁的合成与交联，从而有助于维持果实硬度。研究表明，IAA 处理可能诱导 ABA 积累，但同时会延迟成熟的启动，其机制可能涉及阻止 ABA 信号的过度放大，从而延缓甜樱桃等果实的软化[82]。此外，生长素类似物萘乙酸（NAA）处理也被报道可通过调节乙烯生成来影响成熟过程[83]。

4.3 农艺措施调控

甜瓜果肉质地不仅由遗传基础决定，还受到采前栽培管理及采后贮藏条件的深刻影响。通过优化生产与保鲜环节，可有效调控质地变化，维持果实品质。

4.3.1 *采前栽培管理* 采前栽培是基础，直接决定产品的初始品质与生理特性。在养分管理上，过量施氮肥会降低果实硬度与耐贮性，而增施钙、钾、硼肥则有助于强化细胞壁结构，从而提高果实硬度[84-86]。在水分方面，采前适度控水有利于干物质积累，进而提高果实硬度。此外，采收成熟度直接关系质地与贮藏性：采收过早则品质不佳，过晚则果实已进入快速软化阶段，耐贮性显著下降[87]。因此，通过科学施肥、合理控水与适时采收，可为优质耐贮果实的形成奠定基础。

4.3.2 *采后生理变化与软化* 果实采收后仍进行活跃的生理代谢，果实质地软化是此过程中的核心问题。果实软化主要由持续的呼吸作用及酶促反应驱动，特别是细胞壁降解酶（如 PG、PME）活性上升，导致细胞壁结构解体。同时，果实因蒸腾和呼吸作用而持续失水，不仅造成质量损失，更会降低细胞膨压，引发萎蔫、软化、皱缩，并加速衰老与病原侵染进程[88]。为延缓这一过程，外源调控物质如褪黑素被广泛应用，通过抑制细胞壁修饰酶活性和调控细胞壁多糖水平，保留了细胞壁结构的完整性，并延缓了果实软化过程[89]，其中 500 μmol·L^{-1} 褪黑素处理可有效维持甜瓜采后品质，延缓后熟衰老[90]。

4.3.3 *贮藏环境与保鲜技术调控* 通过调控贮藏环境并应用保鲜技术，可有效延缓果实软化、延长货架期。低温贮藏是最核心的措施，能显著抑制酶活性与微生物生长，延缓淀粉降解，较好地维持蔗糖与可溶性固形物含量[91]。气调贮藏则通过调节 O_2/CO_2 浓度，抑制呼吸作用与乙烯生成，从而减缓果实软化速率[92]。此外，物理与化学处理也具有显著效果：采后热水浸泡可杀菌并诱导抗性，保持果肉坚实度，热水处理结合虫胶涂层能延缓振动引起的软化和水分流失[93-94]；而壳聚糖涂膜则可抑制蔗糖降解，提高葡萄糖、果糖含量并维持硬度，抑制细胞壁水解酶活性与乙烯合成，从而延缓成熟软化[95]。

5 结论与展望

甜瓜果肉质地是决定商品价值与消费者喜好的核心品质性状。当前研究已从生理生化层面深入至分子遗传水平，逐步构建了一个多层次、网络化的调控认知框架。质地差异本质上是果实细胞大小、排列与间隙等微观结构及其果胶、纤维素、半纤维素等细胞壁化学成分动态变化的宏观体现，这一过程由 PG、PME、β-Gal、XTH 等一系列细胞壁修饰酶协同催化完成。在遗传方面，质地受多基因控制，QTL 定位已发现多个相关位点，且 *CmPG*、*CmEXP*、*CmBGAL* 等关键功能基因及上游 CmNAC、CmWRKY、CmERF 等转录因子的调控机制日益明晰。此外，采前栽培措施与采后生理变化及贮藏条件共同构成了影响质地的外部调控体系。

然而，作为一个多基因控制的复杂数量性状，甜瓜果肉质地的形成与调控机制仍存在诸多有待深入探索的领域：首先，其完整的遗传调控网络，特别是不同质地类型间差异化的关键调控节点与信号通路整合机制尚不清晰；其次，从关键基因、等位变异到最终表型之间的具体分子通路与代谢变化需要更精细的解析；最后，采前遗传潜力与采后环境应答如何通过分子网络耦合，实现质地性状的最优表达与保持，是产业应用的关键科学问题。

展望未来，甜瓜果肉质地研究建议朝系统化、精准化与智能化方向推进：通过整合多组学与系统生物学，解析关键基因与调控网络；利用基因编辑等分子育种技术定向改良质地性状；开发基于信号调控与新型材料的绿色保鲜技术；融合无损检测与人工智能，实现品质的智能预测与分选。通过多学科交叉创新，推动从育种、栽培到采后全产业链的

技术升级，促进产业可持续发展。

参考文献

[1] Nishiyama K，Guis M，Rose J K，et al. Ethylene regulation of fruit softening and cell wall disassembly in Charentais melon[J]. Journal of Experimental Botany，2007，58(6)：1281-1290.

[2] Pujol M，Garcia-Mas J. Regulation of climacteric fruit ripening in melon，recent advances and future challenges[J]. Journal of Experimental Botany，2023，74(20)：256.

[3] Goulao L F，Oliveira C M. Cell wall modifications during fruit ripening：When a fruit is not the fruit[J]. Trends in Food Science & Technology，2008，19(1)：4-25.

[4] 高星. 不同质构甜瓜果实成熟软化分子机制研究[D]. 天津：天津大学，2016.

[5] 潘好斌，刘东，邵青旭，等. 不同品种薄皮甜瓜成熟期果实质地品质分析及综合评价[J]. 食品科学，2019，40(21)：35-42.

[6] 佚名. 玉美人薄皮甜瓜[J]. 农村实用科技，2005(6)：25.

[7] 徐玉龙，徐震. “羊角蜜”甜瓜设施栽培管理技术[J]. 现代园艺，2022，45(16)：35-37.

[8] 莫龙飞，孙建磊，高超，等. SSR 标记对甜瓜杂交种‘玉贵人’纯度的鉴定[J]. 分子植物育种，2024，22(9)：2959-2964.

[9] 董玉梅，焦自高，王崇启. 鲁厚甜 1 号厚皮甜瓜[J]. 中国西瓜甜瓜，2003，16(6)：55.

[10] 丁同华，王华. 东台‘玉菇’甜瓜产品特色及高效栽培技术[J]. 中国瓜菜，2016，29(11)：65-66.

[11] 李超，杨英，郑贺云，等. 新疆“老汉瓜”类甜瓜品种表型遗传多样性分析[J]. 新疆农业科学，2020，57：1650-1661.

[12] 闫淼，胡国智，熊韬，等. 新疆不同品种哈密瓜品质特性分析[J]. 新疆农业科学，2021，58(10)：1802-1808.

[13] Bianchi T，Guerrero L，Gratacós-Cubarsí M，et al. Textural properties of different melon（*Cucumis melo* L.）fruit types：Sensory and physical-chemical evaluation[J]. Scientia Horticulturae，2016，201：46-56.

[14] Farcuh M，Copes B，Le-Navenec G，et al. Texture diversity in melon（*Cucumis melo* L.）：Sensory and physical assessments[J]. Postharvest Biology and Technology，2020，159：111024.

[15] 杨亚恒，贾培龙，乜兰春，等. 厚皮甜瓜种质材料果实质地品质评价[J]. 中国农业科学，2024，57：1560-1574.

[16] 刘莉，高星，华德平，等. 不同的质构检测方法对甜瓜果肉质构的评价[J]. 天津大学学报(自然科学与工程技术版)，2016，49：875-881.

[17] Moreno E，Obando J M，Dos-Santos N，et al. Candidate genes and QTLs for fruit ripening and softening in melon[J]. Theoretical and Applied Genetics，2008，116(4)：589-602.

[18] Pereira L，Domingo M S，Ruggieri V，et al. Genetic dissection of climacteric fruit ripening in a melon population segregating for ripening behavior[J]. Horticulture Research，2020，7(1)：187.

[19] 李三培，华德平，高星，等. 不同类型甜瓜成熟过程中果肉质地及其细胞显微结构的变化[J]. 西北植物学报，2017，37：1118-1125.

[20] 陈桂香，杨天天，孙蕾，等. 园艺作物果实硬度测量方法研究进展[J]. 分子植物育种，2024(17)：5817-5824.

[21] Velásquez C，Aleixos N，Gomez-Sanchis J，et al. Enhancing anthracnose detection in mango at early stages using hyperspectral imaging and machine learning[J]. Postharvest Biology and Technology，2024，209：112732.

[22] 张帅，史磊，张本华. 基于声学特性的香瓜成熟度检测方法[J]. 农机化研究，2011，33(10)：126-129.

[23] 徐赛，孙潇鹏，张倩倩. 大型厚皮水果的无损检测技术研究[J]. 农产品质量与安全，2019(5)：30-35.

[24] Vanstreels E，Alamar M C，Verlinden B E，et al. Micromechanical behaviour of onion epidermal tissue[J]. Postharvest Biology and Technology，2005，37(2)：163-173.

[25] 吴建义，林淑敏. 甜瓜果实性状遗传研究初探[J]. 甘肃农业科技，1992(12)：45.

[26] 曾双. 甜瓜果实硬度 QTL 初步定位[D]. 黑龙江大庆：黑龙江八一农垦大学，2021.

[27] Gapper N E，Mcquinn R P，Giovannoni J J，et al. Molecular and genetic regulation of fruit ripening[J]. Plant Molecular Biology，2013，82(6)：575-591.

[28] Pesaresi P，Mizzotti C，Colombo M，et al. Genetic regulation and structural changes during tomato fruit development and ripening[J]. Frontiers in Plant Science，2014，5：124.

[29] Zhang H J，Yuan Y S，Zhang Y，et al. Transcriptome and metabolome analysis of fruit firmness and organic acids in two different varieties of melon（*Cucumis melo* L.）[J]. Acta Physiologiae Plantarum，2023，45：95.

[30] 翟高蒂. *CmPGs* 基因家族成员鉴定及其在薄皮甜瓜果实质地形成中的作用初探[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2022.

[31] 卫瑞瑞. *CmPLs* 参与调控薄皮甜瓜果实质地品质特性的功能研究[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2024.

[32] 乔苗苗. 乙烯对薄皮甜瓜果实质地特性的影响及 *CmBGAL7* 功能的初步验证[D]. 沈阳：沈阳农业大学，2024.

[33] Pan H B，Sun Y H，Qiao M M，et al. Beta-galactosidase gene family genome-wide identification and expression analysis of members related to fruit softening in melon（*Cucumis melo* L.）[J]. BMC Genomics，2022，23：795.

[34] 李三培. 不同质构甜瓜果实成熟软化的转录组分析及 *XTH* 基因研究[D]. 天津：天津大学，2017.

[35] Wang J F，Tian S W，Yu Y T，et al. Natural variation in the *NAC* transcription factor *NONRIPENING* contributes to melon fruit ripening[J]. Journal of Integrative Plant Biology，2022，64(7)：1448-1461.

[36] Pan H B，Sun Y H，Wei R R，et al. *CmbZIP11* regulates *CmPMT1/15* affecting homogalacturonan methyl-esterification and fruit softening in melon[J]. Horticulture Research，2026(1)：92-106.

[37] Andrea G，Santo M D，Leandro Q，et al. CRISPR/Cas9 gene editing uncovers the role of CTR1 and ROS1 in melon fruit ripening and epigenetic regulation[J]. Journal of Experimental Botany，2022，73(12)：C18.

[38] 李肯，张伟，武云鹏，等. 甜瓜果肉硬度分子标记的开发与利用[J]. 华北农学报，2023，38：94-101.

[39] 孟燕燕. 甜瓜 ACC 合成酶基因 *CmACS7* 和 *CmACS11* 在果实成熟中的功能分析[D]. 呼和浩特：内蒙古大学，2020.

[40] 徐伟欣.甜瓜种质资源果实质构评价及其相关酶基因的表达分析[D].天津:天津大学,2014.
[41] 张雪娇.甜瓜果实相关性状 QTL 分析[D].哈尔滨:东北农业大学,2013.
[42] Chen K X,Dai D Y,Wang L,et al.SLAF marker based QTL mapping of fruit-related traits reveals a major-effect candidate locus *ff2.1* for flesh firmness in melon[J].Journal of Integrative Agriculture,2023,22:3331-3345.
[43] Nimmakayala P,Tomason Y R,Abburi V L,et al.Genome-wide differentiation of various melon horticultural groups for use in GWAS for fruit firmness and construction of a high resolution genetic map[J].Frontiers in Plant Science,2016,7:1437.
[44] Amanullah S,Osae B A,Yang T,et al.Mapping of genetic loci controlling fruit linked morphological traits of melon using developed CAPS markers[J].Molecular Biology Reports,2022,49:5459-5472.
[45] Zhang T F,Ding Z,Liu J J,et al.QTL mapping of pericarp and fruit-related traits in melon (*Cucumis melo* L.) using SNP-derived CAPS markers[J].Scientia Horticulturae,2020,265:109243.
[46] Dai D,Zeng S,Wang L,et al.Identification of fruit firmness QTL *ff2.1* by SLAF-BSA and QTL mapping in melon[J].Euphytica,2022,218(5):52.
[47] 赵海永.甜瓜果实主要品质性状 QTL 分析[D].哈尔滨:东北农业大学,2023.
[48] 郭光艳,柏峰,刘伟,等.转录因子对木质素生物合成调控的研究进展[J].中国农业科学,2015,48(7):1277-1287.
[49] Ma M,Hao T T,Ren X P,et al.NAC family gene *CmNAC34* positively regulates fruit ripening through interaction with *CmNAC-NOR* in *Cucumis melo*[J].Journal of Integrative Agriculture,2025,24:2601-2618.
[50] 吴晗.甜瓜 *CmNAC56* 基因在果实成熟过程中的功能分析[D].呼和浩特:内蒙古师范大学,2021.
[51] Zhang W W,Zhao S Q,Gu S,et al.*FvWRKY48* binds to the pectate lyase *FvPLA* promoter to control fruit softening in *Fragaria vesca*[J].Plant Physiology,2022,189(2):1037-1049.
[52] Wang A,Tan D M,Takahashi A,et al.MdERFs,two ethylene-response factors involved in apple fruit ripening[J].Journal of Experimental Botany,2007,58(13):3743-3748.
[53] 齐红岩,刘勇,衣宁宁,等.薄皮甜瓜组织结构、纤维素及果胶含量与果实感官品质的关系[J].中国蔬菜,2010(8):36-40.
[54] 杨丽萍.甜瓜果实质地差异研究及遗传分析[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2020.
[55] 刘景安.西瓜果实品质形成的生理生化机制与基因表达谱研究[D].北京:中国农业科学院,2013.
[56] 邓佳.采前采后处理对葡萄柚果实贮藏品质的影响[D].北京:北京林业大学,2013.
[57] 张群,周文化,谭欢,等.葡萄果肉组织的能量水平和细胞壁代谢对其自溶软化的影响[J].食品科学,2018,39(1):264-272.
[58] Goulao L F,Cosgrove D J,Oliveira C M.Cloning,characterisation and expression analyses of cDNA clones encoding cell wall-modifying enzymes isolated from ripe apples[J].Postharvest Biology and Technology,2007,48(1):37-51.
[59] 宋纯鹏,王学路,周云,等.植物生理学[M].5 版.北京:科学出版社,2024.
[60] 陈燕.龙眼三维基因组构建及细胞壁修饰基因 *BGAL9* 和 *XTH22* 在体胚发生早期的功能研究[D].福州:福建农林大学,2023.
[61] 古佩娴,刘声鹏,黄超,等.猕猴桃软化过程中细胞壁修饰酶活性与果胶理化特性[J].食品科学,2023,44(21):230-238.
[62] 梁任繁,黄皓,文俊丽,等.甜瓜果实细胞壁修饰相关基因的筛选和分析[J].中国瓜菜,2025,38(2):16-24.
[63] 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.
[64] Fry S C.The growing plant cell wall:Chemical and metabolic analysis[M].Harlow,Essex,England:Longman Scientific & Technical,1988.
[65] Shi Y,Li B,Grierson D,et al.Insights into cell wall changes during fruit softening from transgenic and naturally occurring mutants[J].Plant Physiology,2023,192(3):1671-1683.
[66] Mohnen D.Pectin structure and biosynthesis[J].Current Opinion in Plant Biology,2008,11(3):266-277.
[67] Sirisomboon P,Tanaka M,Fujita S,et al.Relationship between the texture and pectin constituents of Japanese pear[J].Journal of Texture Studies,2000,31(6):679-690.
[68] Zavyalov A V,Rykov S V,Lunina N A,et al.Plant polysaccharide xyloglucan and enzymes that hydrolyze it[J].Russian Journal of Bioorganic Chemistry,2019,45(7):845-859.
[69] 公维丽,王禄山,张怀强.植物细胞壁多糖合成酶系及真菌降解酶系[J].生物技术通报,2015,31(4):149-165.
[70] 陆丽娟,巩雪梅,朱立武.中国石榴品种资源种子硬度性状研究[J].安徽农业大学学报,2006,33(3):356-359.
[71] Cosgrove D J.Growth of the plant cell wall[J].Nature Reviews Molecular Cell Biology,2005,6(11):850-861.
[72] 王萌,郝庆,李雯雯,等.枣果实成熟软化研究进展[J].中国果树,2025(8):1-7.
[73] Osorio S,Scossa F,Fernie A R.Molecular regulation of fruit ripening[J].Frontiers in Plant Science,2013,4:198.
[74] Zhang Q,Dai W T,Jin X W,et al.Calcium chloride and 1-methylcyclopropene treatments delay postharvest and reduce decay of New Queen melon[J].Scientific Reports,2019,9(1):13563.
[75] Bai S,Tian Y Y,Tan C,et al.Genome-wide identification of microRNAs involved in the regulation of fruit ripening and climacteric stages in melon (*Cucumis melo*)[J].Horticulture Research,2020,7(1):106.
[76] Périn C,Gomez-Jimenez M,Hagen L,et al.Molecular and genetic characterization of a non-climacteric phenotype in melon reveals two loci conferring altered ethylene response in fruit[J].Plant Physiology,2002,129(1):300-309.
[77] Pech J C,Bouzayen M,Latché A.Climacteric fruit ripening:Ethylene-dependent and independent regulation of ripening pathways in melon fruit[J].Plant Science,2008,175(1):114-120.
[78] 郑贺云,姚军,张翠环,等.乙烯因子对甜瓜采后果实软化的影

响[J].新疆农业科学，2025，62(3)：652-659.

[79] Li X W，Cao S F，Zheng Y H，et al. 1-MCP suppresses ethylene biosynthesis and delays softening of 'Hami' melon during storage at ambient temperature[J]. Journal of The Science of Food and Agriculture，2011，91(14)：2684-2688.

[80] 杨晓玉，王艳萍，冷平，等.ABA 对甜瓜果实成熟和软化的调节[J].中国农业大学学报，2010，15(4)：25-32.

[81] 林明霏.外源褪黑素处理延缓 ABA 介导的采后蓝莓果实软化机理研究[D].沈阳：沈阳农业大学，2024.

[82] Ma L，Tian T，Zhang J，et al. Comparative physiological and transcriptomic analyses provide insights into fruit softening in Chinese cherry [*Cerasus pseudocerasus*（Lindl.）G. Don][J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1190061.

[83] 李秀启，李文静，李冰，等.影响果实裂果的因素及调控策略研究进展[J].北方园艺，2025(13)：140-147.

[84] 王文雅.钙对番茄乙烯生物合成和信号转导的调控机理及果实软化的影响[D].北京：中国农业大学，2004.

[85] 吕双双.钙调控乙烯诱导网纹甜瓜果实软化效果及其作用机制研究[D].沈阳：沈阳农业大学，2009.

[86] 侯馨悦.天门冬氨酸钙处理对蟠桃果实软化的影响[D].新疆石河子：石河子大学，2024.

[87] 高溢苒.不同负载量和采收期对‘秦脆’苹果品质与贮藏性的影响[D].陕西杨凌：西北农林科技大学，2024.

[88] 潘永贵.果实表皮组织对采后失水影响研究进展[J].广东农业科学，2023，50(10)：1-10.

[89] Wang Y，Liu G，Zhang W，et al. Melatonin treatment delayed fruit softening by regulating postharvest carbohydrate metabolism of Hami melon[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2025，219(31)：109328.

[90] 赵雨晴，陈涛，袁明.褪黑素在果实发育和采后保鲜中的作用综述[J].园艺学报，2021，48(6)：1233-1249.

[91] Zhang Q，Shan C H，Song W，et al. Transcriptome analysis of starch and sucrose metabolism change in Gold Queen Hami melons under different storage temperatures[J]. Postharvest Biology and Technology，2021，174：111445.

[92] Miyazaki K，Yoshitaka S，Kimi S，et al. Effect of low O_2 and high CO_2 on physiology and quality of Earl's-type melon fruits during storage[J]. Journal of The Japanese Society for Food Science and Technology，2010，57(7)：310-313.

[93] Zhou R，Wang X，Hu Y，et al. Reduction in hami melon（*Cucumis melo* var. *saccharinus*）softening caused by transport vibration by using hot water and shellac coating[J]. Postharvest Biology and Technology，2015，110：214-223.

[94] Yuan L，Bi Y，Ge Y，et al. Postharvest hot water dipping reduces decay by inducing disease resistance and maintaining firmness in muskmelon（*Cucumis melo* L.）fruit[J]. Scientia Horticulturae，2013，161：101-110.

[95] Zhang Q，Tang F X，Cai W，et al. Chitosan treatment reduces softening and chilling injury in cold-stored Hami melon by regulating starch and sucrose metabolism[J]. Frontiers in Plant Science，2022，13：1096017.