

周晓凤, 吴翠云. 园艺作物果实着色类型及其光调控研究进展[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(12): 18–23.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.12.003

园艺作物果实着色类型及其光调控研究进展

周晓凤^{1,3}, 吴翠云^{1,2}

(1. 新疆特色果树高效优质栽培与深加工技术国家地方联合工程实验室/

新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 新疆阿拉尔 843300;

2. 新疆塔里木大学园艺与林学院, 新疆阿拉尔 843300; 3. 塔里木大学生命科学与技术学院, 新疆阿拉尔 843300)

摘要:色泽是果实品质重要的表现属性,光照是影响果实色素合成的重要因素之一,为掌握果实着色特征,以期通过调控和改造色素积累过程提高果实品质或培育新品种。结合国内外园艺作物果实着色类型及色素对光响应的研究成果进行系统的梳理和综述。近几年,关于果实着色及其光照调控的研究已有较多报道,不同园艺作物或同一园艺作物不同品种果实呈色的色素种类、组分及其变化规律存在差异,且不同色素对光响应的敏感程度存在差异以及响应光照的相关基因类型也不相同。但是,目前国内外关于导致果实着色差异的原因尚未有系统的归纳总结,光对果实着色物质及相关基因调控机理的研究尚未形成体系,仍需进一步深入探究。

关键词:果实;色素;类黄酮;类胡萝卜素;光照调控;园艺作物

中图分类号:S601 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)12-0018-06

园艺作物有着丰富的果实颜色,如红色、绿色、橙色、黄色、紫色等,这些颜色一般由叶绿素、类胡萝卜素、类黄酮等及其衍生物积累所致。果实色泽是给予消费者的第一感觉,特别是果实充分成熟时的颜色,能直接刺激消费者的购买欲^[1]。同时,色泽是果实综合品质衡量与分级的重要外观指标,在实际生产中受诸多内外因素影响。光照是影响果实着色的重要因素之一,是很多植物中色素合成的前提条件^[2-7]。近年来,园艺作物色素组分不断被挖掘,光照调控色素生物合成的机制不断被解析,有关光调控果实色素代谢的研究已经在苹果、梨、葡萄、樱桃等植物中取得较好进展^[5-8]。但关于导致果实着色差异的原因及光对果实着色物质、相关基因调控机理研究尚未有系统的梳理归纳。阐述果皮色素种类及组分、果皮色素变化规律和光对果实着色物质及相关基因的影响,以期为提高果实外观品质提供科学依据,就今后果实着色的研究方向

进行探讨。

1 果实中主要色素种类及组分

自然界常见的天然色素根据溶解性分为脂溶性和水溶性两大类色素^[9],其中叶绿素、类胡萝卜素等属于脂溶性色素,类黄酮、单宁、甜菜红素等属于水溶性色素。不同树种、同一树种不同品种果实呈色的色素种类及组分不同(表1),在大多数果树中,类胡萝卜素和类黄酮的单独或组合形成决定果实成熟时的色泽^[10]。其中,苹果、草莓、葡萄等果实的色泽主要由类黄酮类色素引起^[11-13],与果实颜色有关的类黄酮主要有花青素、黄酮醇和黄酮等^[14-15],其中最常见的组分有槲皮素、芹菜素、杨梅黄素、木犀草素、山奈酚等及其糖苷类物质^[16-18]。柑橘、香蕉等果皮的色泽主要由类胡萝卜素类色素引起^[19-20],其中柑橘果皮中以玉米黄素、叶黄质、 β -隐黄质为主, β -胡萝卜素及 α -胡萝卜素含量较低^[19]。而香蕉果皮中以 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素和叶黄素为主,新黄质、紫黄质、 α -隐黄质、 β -隐黄质、花药黄质等含量较低^[20]。同一树种的不同品种果实色素组分也不同。甜樱桃果实中,紫红色美早和黄色13-33樱桃均检测出矢车菊素-3-芸香糖苷、矢车菊素-3-葡萄糖苷、矢车菊素-3-木糖苷、飞燕草素-3-葡萄糖苷等4种花青苷类物质,此外美早果实中还检测到芍药素-3-葡萄

收稿日期:2023-07-19

基金项目:新疆红枣产业技术体系建设专项(编号:XJCYTX-01);新疆园艺研究中心科研条件建设项目(编号:TDZKY202204);新疆生产建设兵团南疆重点产业支撑计划(编号:2017DB006)。

作者简介:周晓凤(1993—),女,新疆石河子人,博士研究生,主要从事果树种质资源研究。E-mail:853843047@qq.com。

通信作者:吴翠云,博士,教授,博士生导师,主要从事果树种质资源与果实品质生理研究。E-mail:weyby@163.com。

糖苷、芍药素-3-芸香糖苷、天竺葵素-3-芸香糖苷等花青苷类物质^[21]。在梨果皮中,矢车菊素-3-半乳糖苷是红香酥、红太阳和红巴梨的主要色素组分,而中梨一号果皮中未检测到任何花青苷组成成分^[22]。在红瓢核桃果皮中仅检测到飞燕草素-3-O-葡萄糖苷,在普通绿核桃的果皮中未检测到花青苷^[23]。

表 1 园艺作物果皮中主要色素种类及组分

色素种类	园艺作物	品种	主要色素组分	果皮颜色
类黄酮	苹果 ^[24]	红星、秦冠	矢车菊-3-半乳糖苷、矢车菊-3-阿拉伯糖苷	红色
		金冠	原花青素 B2	黄色
		澳洲青苹	槲皮素-3-半乳糖苷	绿色
	梨 ^[22]	红香酥、红太阳	矢车菊素-3-半乳糖苷	红色
		红巴梨	矢车菊素-3-半乳糖苷、芍药色素-3-半乳糖苷	红色
	蓝莓 ^[25]	莱格西、绿宝石、珠宝	二甲花翠素-3-O-半乳糖苷	蓝紫色
		蓝丰	二甲花翠素-3-O-阿拉伯糖苷	蓝色
	草莓	越心 ^[26]	天竺葵素-3-O-葡萄糖苷	粉色
		红颜、小白 ^[27]	天竺葵-3-葡萄糖苷、矢车菊素-3-葡萄糖苷	淡粉
	葡萄	钟山红玉 ^[28]	锦葵色素-3-O-葡萄糖苷、锦葵色素-3-O-(6-O-香豆酰化)-葡萄糖苷	黑紫
		南太湖特早 ^[29]	二甲基花翠素类	黑紫
	枣 ^[30]	胎里红	芍药素-3,5-O-葡萄糖苷、矢车菊素-3-O-芸香糖苷、矢车菊素	紫红
		骏枣	原花青素 B ₁ 、槲皮素-3-鼠李糖苷和槲皮素-3-芸香糖苷(芸香苷)、槲皮素-3-半乳糖苷、没食子酸、绿原酸	棕红
类胡萝卜素	柿 ^[31]	黑柿	β -胡萝卜素	黑色
		火罐	番茄红素	红色
		金萍	β -胡萝卜素、番茄红素	黄色
	柑橘 ^[19]	满头红	β -柠乌素	红色
		尾张	β -隐黄质	橙色
		胡袖	玉米黄质	黄色
	香蕉 ^[20]	Orishele、Dwarf French Plantain	α -胡萝卜素	黄色
		WIH、DF5	叶黄质	黄色
	杏 ^[32]	库车白杏	八氢番茄红素	浅黄色
		树上干杏	八氢番茄红素、 β -胡萝卜素	橙色
	枇杷 ^[33-34]	早钟 6 号	β -胡萝卜素、 β -隐黄质	橙红色
		白玉	β -胡萝卜素、叶黄质	橙黄色
		Obusa	反式叶黄素、反式 β -胡萝卜素	金黄色

2 果实发育过程中果皮色素变化规律

大多数园艺作物果皮颜色随着果实发育成熟而呈现出不同的色泽变化,如由幼果期至成熟期,杏果皮呈现绿色—黄色,柑橘、越橘果皮呈现色—黄色—橙色,蓝莓果皮呈现绿色—蓝色,石榴、樱桃果皮呈现淡粉色—深粉色。不同时期果皮色泽产生差异的原因有 3 种:一是由色素种类比例不同造成的,叶绿素、类胡萝卜素、类黄酮等色素在果实不同发育时期的合成与分解速率不同,导致不同品种

的果实色泽存在差异(表 2)。在柑橘果实成熟过程中,果皮叶绿素、类胡萝卜素、花青素的分配比例不同,导致果皮从绿色、黄色、橙色到橙红色呈现不同色泽^[35]。二是由色素组分不同造成的,如蓝莓(FLS03)果实发育过程中,绿果期的主要花青素苷是矢车菊素,红果期的主要花青素苷是飞燕草素,而在蓝果期发现的主要花青素是锦葵色素^[36]。三是由不同时期相同组分含量不同造成的,如石榴果实发育前期,因果皮中花青苷含量较低,外观呈现浅粉色,随着果实成熟,果皮花青苷含量迅速积累,

果皮由浅粉色逐渐加深至深红色^[37]。樱桃、越橘等果实色泽变化均受花青苷积累导致^[21,38]。草莓成熟过程中,红颜和小白果实表皮中天竺葵-3-葡萄糖苷、矢车菊素-3-葡萄糖苷均有积累,其中天竺葵-3-葡萄糖苷含量约为矢车菊素-3-葡萄糖苷的2~3倍,且红颜果实表皮中花青素苷含量高于小白^[27]。秋雪、肥桃果实在发育过程中也存在相同的现象,随着果实成熟,花青苷含量从果皮转色开始迅速增加,由于不同桃品种着色类型不同,到成熟期秋雪果皮花青苷含量比肥桃高8倍多^[39]。

表 2 园艺作物果皮中主要色素含量变化趋势

园艺作物	品种	主要色素组分	含量变化趋势
梨 ^[22]	红香酥	叶绿素	降—升—降
		类胡萝卜素	总体上升
		花青苷	升—降—升—降
	中梨一号	叶绿素	降—升
		类胡萝卜素	降—升—降
		花青苷	持续下降
葡萄 ^[40]	红地球	叶绿素	下降
		类胡萝卜素	下降
		花色苷	逐渐升高
	无核白鸡心	叶绿素	下降
		类胡萝卜素	下降—上升
		花色苷	—
杏 ^[41]	银香白、串枝红	叶绿素	逐渐降低
		类胡萝卜素	下降—上升
		类黄酮	下降—上升—下降
		花青苷	逐渐升高
	丰仁	叶绿素	逐渐降低
		类胡萝卜素	下降—上升
		类黄酮	下降—上升—下降
		花青苷	—
桑葚 ^[42]	川桑	黄酮	上升
	白玉王	黄酮醇	上升
	红果 2 号	花青苷	上升
枣	冬枣 ^[43]	叶绿素	下降
		类胡萝卜素	下降
		总黄酮	下降
	骏枣 ^[30]	叶绿素	下降
		β -胡萝卜素	下降
		总黄酮	先上升后下降

3 光照对果实着色的影响

光照是影响果实着色的重要环境因素之一,光

受体感应到光信号后,将其传递给下游,从而影响植物的一系列生理生化机制。光通常间接影响或(和)直接影响果实花色苷的合成:第一,植物可利用光照进行光合作用产生花色苷合成底物(如糖和苯丙氨酸等),从而为花青素的合成提供能量来源并维持细胞中的渗透压。第二,光照作为外界信号直接调控花青素生物合成途径中具有光响应元件基因的表达,进而调节花色苷合成酶的表达。

3.1 光照对果实着色物质变化的影响

光照能促进花色素苷积累,随着光照时间的增加,增强果实着色^[44-45],光照度太低,花青苷无法合成。在苹果和梨果实的发育过程中,自然光下,与果实的阴面相比,阳面果具有更高的花青素合成能力和更高的花青素浓度^[46-48];完全遮光的苹果与梨果实能够正常成熟,但不能着色,果皮中无花青苷^[49-50]。于璐佳对摘袋后的苹果果实进行光照处理和持续黑暗处理发现,光照可以明显促进花色素苷积累,而黑暗处理后的苹果果实没有着色,样品也未检测到花色素苷含量^[51]。Dussi 等对红皮西洋梨果实着色与光照度关系进行研究发现,光强度太高反而减少花青苷的积累^[52],说明光照对有些植物果实花色素苷积累可能存在抑制现象。果实着色因品种不同对光照度的需求量也存在差异,一些深色品种在较低光照度下能较容易着色,而一些浅色的品种需在较高的光照度下才能着色(表 3)。闫玖英的研究结果显示,新红星苹果是否套袋均能着深红色,澳洲青苹和金冠未套袋果实分别着绿色和黄色,而套袋的澳洲青苹在解袋 10 d 时果实阳面完全变红,金冠果实阳面部分着红色,表明套袋处理可使非红色品种果实着色,且澳洲青苹较金冠更容易着色^[53]。在实际生产中,通过果实套袋等方式可调控光照,进而改善或提高果实色泽品质,这是因为套袋抑制果皮中叶绿素和类胡萝卜素的合成,果实由于没有底色(绿色、黄色)的干扰,使得果实着色鲜艳^[54]。

3.2 果实着色相关基因对光的响应

光通过诱导果实叶绿素、类胡萝卜素、花青素等色素合成及代谢相关酶基因的表达,进而调控果实色素沉积。强光通过诱导或上调相关基因的表达,促进叶绿素、类胡萝卜素、花青素等色素合成,弱光或黑暗则通过抑制或下调相关基因的表达使色素合成减少^[53]。目前,在苹果、梨、葡萄等果实中,诱导花青素合成的光响因子不断被挖掘(表 4),

表 3 光对不同品种果实着色的影响

园艺作物	品种	果皮颜色	着色能力	光敏类型
苹果 ^[53]	新红星	红色	强	非光敏感型
	金冠	黄色	弱	—
	澳洲青苹	绿色	较强	光敏感型
樱桃 ^[7]	红灯	红色	强	非光依赖型
	雷尼	黄色	强	高度光依赖型
草莓 ^[55]	女峰	红色	强	非光敏感型
	丰香	红色	弱	光敏感型
杧果 ^[56]	Ruby	红色	强	非光依赖型
	Sensation	桃红色	—	光依赖型
桃 ^[57]	湖景蜜露	粉红色	强	—
	玉露	淡黄色	弱	—

其中 *CHS*、*ANS*、*DFR*、*UFGT*、*MYB*、*HY5*、*bHLH*、*PIF*、*ZAT*、*PAL*、*F3H* 等基因均受光照调控花青素的合成与降解。在椪柑贮藏过程中,光照通过提高类胡萝卜素合成上游基因 *CitPSY1* 和 *CitLPI* 的表达量,加快果皮中叶绿素的减少和类胡萝卜素积累,进而影响果实的转色进程^[58]。吕玲玲等的研究结果显示,福丽果实在完全不套袋情况下,果皮全面着浓红色,其花青苷含量高,可能与 *MdCHS*、*MdCHI*、*MdDFR*、*MdUFGT* 和 *MdMYB10* 等基因上调表达有密切关系^[59]。白金月等以苹果梨为材料进行套袋处理,研究发现 *MYB4-Like1*、*bHLH130-Like* 等基因明显上调,差异表达明显的 *WDR* 基因与花青苷浓度变化趋势一致,进而推测在光照调控下,基因的表达量因光周期的变化而改变,从而影响果实花青苷的合成与着色^[60]。一些 *R2R3-MYB* 转录因子也可以对光信号产生响应,其中具有锌指结构的 *R2R3-MYB* 转录因子 *HY5* 是启动光形态建成负调控因子 *COPI* 的靶基因^[61-62]。在可见光下,当 *COPI* 从细胞核中去除时,*HY5* 可稳定存在并与其他转录因子形成复合物,从而开始启动花青素合成相关结构基因的表达并产生花青素;在黑暗处理下,负调控因子 *COPI* 存在于细胞核中,*COPI/SPA* 复合物使转录因子 *HY5* 泛素化并降解,进而抑制花青素的合成,且在 *COPI* 突变体中花色苷明显积累^[63-64]。

同一树种不同品种果实中花色苷合成关键酶基因对光信号的响应不同。光不敏感型女峰草莓同一果实的遮光部分和光照部分花青素合成相关基因 *ANS*、*DFR* 和 *CHS* 的表达量没有明显差别,光

敏感型丰香草莓同一果实的遮光部分 *CHS* 和 *ANS* 的表达量比光照部分明显减少,而 *DFR* 的表达量遮光部分比光照部分略有减弱,说明女峰和丰香果实中这 3 种色素合成基因的表达对光诱导的反应不同,是其着色不同的原因^[55]。对 2 个不同色泽甜樱桃品种进行正常光照和套袋处理,通过转录组分析发现,光可以上调雷尼果实中花色苷合成结构基因 (*PacCHS*、*PacCHI*、*PacF3H*、*PacF3'H* 及 *PacUFGT*) 的表达水平;但不影响红灯果实中这些基因的转录水平。同时,雷尼果实中有 32 个上调和 40 个下调的差异表达转录因子;光信号通路中 *PIF3*、*HY5* 等转录因子,以及激素信号通路关键组分如 PP2C 等的表达水平在雷尼中受光调控,说明光是决定甜樱桃黄色品种花色苷合成的关键因素,但不影响红色品种着色^[7]。

表 4 园艺植物果实呈色的光响应因子

园艺作物	光响应因子	参考文献
草莓	<i>CHS</i> 、 <i>ANS</i> 、 <i>DFR</i>	[55]
苹果	<i>MdDFR</i> 、 <i>MdUFGT</i> 、 <i>MdMYB1</i>	[8,65-66]
梨	<i>PbPIF3.1</i> 、 <i>PbZAT12</i>	[5]
葡萄	<i>VvMYB30</i> 、 <i>VvbHLH79</i> 、 <i>VvbHLH121</i>	[6]
樱桃	<i>PacPIF3</i> 、 <i>PacHY5</i>	[7]
血橙	<i>UFGT</i> 、 <i>PAL</i> 、 <i>ANS</i> 、 <i>CHS</i> 、 <i>DFR</i> 、 <i>GST</i> 、 <i>F3H</i> 、 <i>4CL</i> 、 <i>MYBF1</i>	[67]

4 结束语

近年来,在苹果、梨、葡萄等园艺作物中,果实色泽(叶绿素、类胡萝卜素、花青素)的生理生化及分子机理不断被揭示,但关于光照对其调控的机制仍值得深入挖掘和解析:(1)目前对光照调控果实色素代谢分子机制的解析仅限于单一调控,未能发掘到同时调控 2 种色素的关键调控因子或调控复合体;(2)目前光信号对花青苷的调控分子机制解析较多,但光信号调控叶绿素、类胡萝卜素、黄酮类衍生物等色素的研究多停留在生理层面,有待进一步挖掘新的调控转录因子和转录因子复合体,以及进一步解析这些色素调控果实着色的具体机制。

色泽是反映果实外在品质的重要指标之一,具有一定的商品属性。综上,前人已对果实色素物质进行了大量研究,并证明参与果实着色的物质在不同种类和比例组合下赋予其独特的感官效果。不同果实着色对光强的需求量差异较大,前人通过果实套袋等方式可调控光照进而改善或提高果实的

色泽品质;在光调控果实着色机理方面,前人深入研究并挖掘出果实色素合成过程中各种响应光照的相关基因,为调控和改造色素积累过程奠定了基础。

参考文献:

- [1]关军锋. 果实品质生理[M]. 北京:科学出版社,2008.
- [2]BanY,Honda C,Bessho H,et al. Suppression subtractive hybridization identifies genes induced in response to UV – B irradiation in apple skin:isolation of a putative UDP – glucose 4 – epimerase[J]. Journal of Experimental Botany,2007,58(7):1825 – 1834.
- [3]Albert N W,Lewis D H,Zhang H B,et al. Light – induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Petunia* [J]. Journal of Experimental Botany,2009,60(7):2191 – 2202.
- [4]王珥儒,易 倩,帖青清,等. 不同光质对苦荞芽黄酮类物质及抗氧化活性的影响[J]. 食品科技,2019,44(5):213 – 218.
- [5]邹 濛. 红皮梨着色相关光响应基因的筛选与功能验证[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [6]马宗桓. 光照强度对葡萄果实品质及花青苷合成的调控机理研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2019.
- [7]郭 萧. 光与激素调控不同色泽甜樱桃果实花青苷合成机理初探[D]. 北京:中国农业大学,2019.
- [8]张华磊,毛 柯,刘 志,等. *MdMYB1* 转录因子调控红星苹果果实着色的计算机模拟分析及表达验证[J]. 园艺学报,2009,36(11):1581 – 1588.
- [9]王卫国,张仟伟,赵永亮,等. 天然色素的理化特性及其应用研究进展[J]. 河南工业大学学报(自然科学版),2015,36(3):109 – 117.
- [10]章 镇,韩振海. 果树分子生物学[M]. 上海:上海科学技术出版社,2012:79 – 93.
- [11]Honda C,Moriya S. Anthocyanin biosynthesis in apple fruit[J]. The Horticulture Journal,2018,87(3):305 – 314.
- [12]Dzhanfezova T,Barba – Espín G,Müller R,et al. Anthocyanin profile,antioxidant activity and total phenolic content of a strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch) genetic resource collection[J]. Food Bioscience,2020,36:100620.
- [13]Zhao X,Zhang S S,Zhang X K,et al. An effective method for the semi – preparative isolation of high – purity anthocyanin monomers from grape pomace[J]. Food Chemistry,2020,310:125830.
- [14]Aida R,Yoshida K,Kondo T,et al. Copigmentation gives bluer flowers on transgenic torenia plants with the antisense dihydroflavonol – 4 – reductase gene[J]. Plant Science,2000,160(1):49 – 56.
- [15]Bloor S J. Novel pigments and copigmentation in the blue marguerite daisy[J]. Phytochemistry,1999,50(8):1395 – 1399.
- [16]Iacopini P,Baldi M,Storchi P,et al. Catechin, epicatechin, quercetin, rutin and resveratrol in red grape: content, *in vitro* antioxidant activity and interactions[J]. Journal of Food Composition and Analysis,2008,21(8):589 – 598.
- [17]Szwajgier D,Borowiec K,Zapp J. Activity – guided isolation of cholinesterase inhibitors quercetin,rutin and kaempferol from *Prunus persica* fruit[J]. Zeitschrift Für Naturforschung C,2020,75(3/4):87 – 96.
- [18]Sultana B,Anwar F. Flavonols (kaempferol, quercetin, myricetin) contents of selected fruits, vegetables and medicinal plants [J]. Food Chemistry,2008,108(3):879 – 884.
- [19]陶 俊,张上隆,张良诚,等. 柑橘果皮颜色的形成与类胡萝卜素组分变化的关系[J]. 植物生理与分子生物学学报,2003,29(2):121 – 126.
- [20]衡 周. 香蕉果实类胡萝卜素代谢分子机理的研究[D]. 长沙:湖南农业大学,2017:2.
- [21]魏海蓉,谭 钺,宗晓娟,等. 不同色泽甜樱桃果实花青苷积累与其相关酶活性之间的关系[J]. 植物生理学报,2017,53(3):429 – 436.
- [22]张 茜. 红皮梨果实着色与可溶性糖的关系和喷施外源糖的增色效果[D]. 南京:南京农业大学,2012.
- [23]李永洲,尚军华,周奕菲,等. UPLC – PDA – MS/MS 测定红瓢核桃中花青苷类物质[J]. 食品科学,2018,39(6):207 – 214.
- [24]孟 蕊. 苹果果皮色泽遗传特性及花青苷合成相关基因的表达分析[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2017.
- [25]刘笑宏,李公存,沙玉芬,等. 不同品种蓝莓花青苷及其抗氧化活性分析[J]. 中国酿造,2020,39(2):120 – 124.
- [26]苗立祥,张豫超,杨肖芳,等. 越心草萼色与品质形成规律研究[J]. 浙江农业科学,2019,60(3):397 – 400.
- [27]林源秀. 草莓果实花青素苷转录调控机制研究[D]. 雅安:四川农业大学,2018.
- [28]王倩兰,李 慧,郑 焕,等. 红肉葡萄果实发育过程中花青苷组分变化与基因表达规律分析[J]. 西北植物学报,2019,39(4):648 – 659.
- [29]杨淑娜,奚昕琰,王 莉,等. 葡萄芽变新品种南太湖特早果实发育过程中果皮花青苷积累规律研究[J]. 果树学报,2022,39(7):1232 – 1240.
- [30]石倩倩. 枣果实色泽性状形成的分子机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [31]戚英伟. ‘黑柿’果皮色泽形成的机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2020.
- [32]周伟权. 杏果实类胡萝卜素代谢及积累机理研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2021.
- [33]张 玲,郑婷婷,魏伟淋,等. 两种不同肉色枇杷果实类胡萝卜素积累及合成相关基因的表达[J]. 园艺学报,2015,42(11):2153 – 2162.
- [34]Hadjipieri M,Georgiadou E C,Marin A,et al. Metabolic and transcriptional elucidation of the carotenoid biosynthesis pathway in peel and flesh tissue of loquat fruit during on – tree development [J]. BMC Plant Biology,2017,17(1):102.
- [35]黄 贝,王 鹏,温明霞,等. 柑橘果实色素:类胡萝卜素的进展[J]. 果树学报,2019,36(6):793 – 802.
- [36]孙月婷. 蓝莓果实品质形成及花青素苷代谢研究[D]. 福州:福建农林大学,2019.
- [37]朱 峰,苑兆和,招雪晴,等. 不同石榴品种果实类黄酮物质组分和含量分析[J]. 山东农业科学,2014,46(1):40 – 42,46.
- [38]宋 杨,刘红弟,张红军,等. “泽西”越橘花青苷积累与相关基

- 因表达研究[J]. 中国南方果树,2015,44(6):13-20.
- [39]何平,李林光,王海波,等. 基于转录组分析不同着色桃果皮花青苷表达模式与转录因子[J]. 植物生理学报,2019,55(3):310-318.
- [40]吴江,程建徽,杨夫臣,等. 红地球和无核白鸡心葡萄设施栽培条件下糖积累与果实着色的关系[J]. 果树学报,2007,24(4):444-448.
- [41]张圣仓,杨途熙,魏安智,等. 杏果实成熟期糖酸和色素物质含量的分析[J]. 北方园艺,2012(16):1-4.
- [42]李寒. 桑葚着色差异形成的分子机制[D]. 重庆:西南大学,2020:779.
- [43]张琼. 枣着色过程中果皮结构及色素积累相关组分研究[D]. 保定:河北农业大学,2020.
- [44]An J P, Liu Y J, Zhang X W, et al. Dynamic regulation of anthocyanin biosynthesis at different light intensities by the BT2 - TCP46 - MYB1 module in apple[J]. Journal of Experimental Botany,2020,71(10):3094-3109.
- [45]高磊,李慧,郑焕,等. 果树中花色苷的生物合成及其调控机制研究进展[J]. 江苏农业学报,2022,38(1):258-267.
- [46]Li P M, Castagnoli S, Cheng L L. Red 'Anjou' pear has a higher photoprotective capacity than green 'Anjou' [J]. Physiologia Plantarum,2008,134(3):486-498.
- [47]Li P M, Ma F W, Cheng L L. Primary and secondary metabolism in the sun - exposed peel and the shaded peel of apple fruit[J]. Physiologia Plantarum,2013,148(1):9-24.
- [48]Li P M, Zhang Y Z, Einhorn T C, et al. Comparison of phenolic metabolism and primary metabolism between green 'Anjou' pear and its bud mutation, red 'Anjou' [J]. Physiologia Plantarum, 2014,150(3):339-354.
- [49]Ju Z G. Fruit bagging, a useful method for studying anthocyanin synthesis and gene expression in apples[J]. Scientia Horticulturae, 1998,77(3/4):155-164.
- [50]Huang C H, Yu B, Teng Y W, et al. Effects of fruit bagging on coloring and related physiology, and qualities of red Chinese sand pears during fruit maturation[J]. Scientia Horticulturae,2009,121(2):149-158.
- [51]于璐佳. 光和乙烯协同调控苹果果实花色素苷积累的研究[D]. 北京:北京农学院,2021.
- [52]Dussi M C, Sugar D, Wrolstad R E. Characterizing and quantifying anthocyanins in red pears and the effect of light quality on fruit color[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1995,120(5):785-789.
- [53]闫玖英. 套袋对不同色泽类型苹果品种果实着色的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2017:16-17.
- [54]李玉阔,齐秀娟,林苗苗,等. 套袋对2种类型红肉猕猴桃果实着色的影响[J]. 果树学报,2016,33(12):1492-1501.
- [55]周波. 光环境影响草莓花青素合成相关基因表达的研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2004:32.
- [56]Shi B, Wu H X, Zheng B, et al. Analysis of light - independent anthocyanin accumulation in mango (*Mangifera indica* L.) [J]. Horticulturae,2021,7(11):423.
- [57]赵云. 两品种桃果皮花青苷积累差异及光照调控机制[D]. 杭州:浙江大学,2019.
- [58]彭刚. 柑橘果实转色的叶绿素和类胡萝卜素代谢基础[D]. 杭州:浙江大学,2013:32.
- [59]吕玲玲,丁荔,刘蕾,等. 免套袋栽培苹果品种'福丽'果实着色相关基因表达分析[C]//中国园艺学会2019年学术年会暨成立90周年纪念大会. 郑州,2019:9.
- [60]白金月,曲柏宏,杜昱彤,等. 光处理对套袋苹果梨果实着色相关调节基因的影响[J]. 东北农业科学,2021,46(6):70-73,82.
- [61]Stracke R, Favory J J, Gruber H, et al. The *Arabidopsis* bZIP transcription factor *HY5* regulates expression of the *PFG1/MYB12* gene in response to light and ultraviolet - B radiation[J]. Plant, Cell & Environment,2010,33(1):88-103.
- [62]Maier A, Schrader A, Kokkelink L, et al. Light and the E3 ubiquitin ligase COP1/SPA control the protein stability of the MYB transcription factors PAPI and PAP2 involved in anthocyanin accumulation in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal,2013,74(4):638-651.
- [63]Vierstra R D. The ubiquitin - 26S proteasome system at the nexus of plant biology[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology,2009,10:385-397.
- [64]Lau O S, Deng X W. The photomorphogenic repressors *COP1* and *DET1*: 20 years later[J]. Trends in Plant Science,2012,17(10):584-593.
- [65]Tako A M, Ubi B E, Robinson S P, et al. Condensed tannin biosynthesis genes are regulated separately from other flavonoid biosynthesis genes in apple fruit skin [J]. Plant Science,2006,170(3):487-499.
- [66]常博,马长青,刘聪,等. *MdMYB1* 启动子甲基化对不同色泽类型苹果品种果皮花青苷合成的调控作用[J]. 分子植物育种,2018,16(22):7415-7422.
- [67]杨海健,张云贵,周心智,等. 不同 PE 材料遮光下血橙转色期果皮花色素苷合成及其相关基因的表达分析[J]. 浙江农业学报,2021,33(10):1861-1869.