

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.10074

熊浩, 郑浩, 韩佳欣, 苑馨予, 李吉涛, 钟彩虹, 张琼. CPPU 处理对猕猴桃果实品质的影响 [J]. 植物科学学报, 2022, 40(1): 74~83

Xiong H, Zheng H, Han JX, Yuan XY, Li JT, Zhong CH, Zhang Q. Effects of CPPU treatment on fruit quality in *Actinidia* [J]. Plant Science Journal, 2022, 40(1): 74~83

## CPPU 处理对猕猴桃果实品质的影响

熊浩<sup>1,2</sup>, 郑浩<sup>2</sup>, 韩佳欣<sup>2</sup>, 苑馨予<sup>1,2</sup>, 李吉涛<sup>1\*</sup>, 钟彩虹<sup>2\*</sup>, 张琼<sup>2\*</sup>

(1. 湖北民族大学林学园艺学院, 湖北恩施 445000; 2. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院植物种质创新与特色农业重点实验室, 中国科学院猕猴桃产业技术工程实验室, 武汉 430074)

**摘要:** 以猕猴桃(*Actinidia*)品种‘东红’和‘金玉’为材料, 在果实发育不同时期用 20 mg/L 的氯吡脲(CPPU)浸果处理, 比较不同实验组的果重、可溶性固体含量、糖含量、酸含量、Vc 含量和花青素含量等果实品质的差异, 探讨 CPPU 处理的最佳时期; 并在‘东红’和‘金玉’的 CPPU 处理组和对照组中, 采用实时荧光 PCR 技术(RT-qPCR)分析花青素相关基因的表达水平, 探究 CPPU 调控花青素积累的分子机理。结果显示, 花后 14 d (14 DAF) 为 CPPU 处理‘东红’的最佳时期, 处理后单果重提高了 24%, 总糖含量提高了 38%。相关性分析表明, 果重与花青素含量成正相关。‘金玉’果实经 CPPU 处理后内果皮并未出现明显变化。‘东红’果实经处理后, 其花青素含量显著提高, 内果皮颜色更加红艳。RT-qPCR 分析结果发现, CPPU 处理后花青素合成相关基因 *AcF3GT*、*AcF3H*、*AcLDOX*、*AcMYB10* 和 *AcMYB110* 表达量上调, 促进花青素的积累。研究结果表明 CPPU 处理能提升‘东红’和‘金玉’猕猴桃果实品质, 处理‘东红’猕猴桃的最佳处理时期是花后 14 d。CPPU 处理导致上述 5 个基因表达水平提高, 从而增加花青素含量, 使红心猕猴桃果肉更加红艳。

**关键词:** 猕猴桃; CPPU; 细胞分裂素; 果实品质; 花青素

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)01-0074-10

## Effects of CPPU treatment on fruit quality in *Actinidia*

Xiong Hao<sup>1,2</sup>, Zheng Hao<sup>2</sup>, Han Jia-Xin<sup>2</sup>, Yuan Xin-Yu<sup>1,2</sup>, Li Ji-Tao<sup>1\*</sup>,  
Zhong Cai-Hong<sup>2\*</sup>, Zhang Qiong<sup>2\*</sup>

(1. School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000, China; 2. Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Engineering Laboratory for Kiwifruit Industrial Technology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

**Abstract:** In this study, the ‘Donghong’ and ‘Jinyu’ *Actinidia* varieties were treated with 20 mg/L CPPU at different periods of fruit development, with water used as a control. To explore the optimal period of CPPU treatment, differences in fruit quality, such as fruit weight, soluble solids content, sugar content, acid content, Vc content, and anthocyanin content, were estimated in different experimental groups. Real-time fluorescence polymerase chain reaction (RT-qPCR) was used to analyze the expression levels of anthocyanin-related genes in the CPPU-treated and control groups. Results showed that 14 d after flowering (14 DAF) was the best period for CPPU treatment in ‘Donghong’. Fruit weight and total sugar content in

收稿日期: 2021-09-13, 修回日期: 2021-10-28。

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD1000800); 国家自然科学基金项目(31772268); 武汉市应用基础前沿项目(2019020101010075); 中国科学院武汉植物园科研骨干人才计划(Y855251A04); 湖北民族大学博士启动基金(MD2019B016)。This work was supported by grants from the National Key Research and Development Project of China (2019YFD1000800), National Natural Science Foundation of China (31772268), Wuhan Applied Basic Research Project (2019020101010075), Backbone Talent Program of the Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (Y855251A04), and Doctoral Startup Foundation of Hubei Minzu University (MD2019B016)。

作者简介: 熊浩(1996-), 男, 硕士研究生, 研究方向为猕猴桃分子遗传(E-mail: 18252715936@163.com)。

\* 通讯作者(Authors for correspondence). E-mail: ljtouth@foxmail.com; zhongch@wbgcas.cn; qiongzhang@wbgcas.cn)。

‘Donghong’ increased by 24% and 38%, respectively, with CPPU treatment at 14 d. Correlation analysis showed that fruit weight was positively correlated with anthocyanin content. The ‘Jinyu’ fruit endocarp did not show significant changes after CPPU treatment. However, in the ‘Donghong’ fruit, anthocyanin content increased significantly and the endocarp became much redder after CPPU treatment. RT-qPCR analysis showed that the expression levels of the *AcF3GT*, *AcF3H*, *AcLDOX*, *AcMYB10*, and *AcMYB110* genes were up-regulated after CPPU treatment, which promoted anthocyanin accumulation. Thus, CPPU treatment improved fruit quality in ‘Donghong’ and ‘Jinyu’ kiwifruit, and treatment at 14 d after flowering was optimal for ‘Donghong’. The expression levels of anthocyanin-related genes (*AcF3GT*, *AcF3H*, *AcLDOX*, *AcMYB10*, and *AcMYB110*) increased with CPPU treatment, which led to an increase in anthocyanin content and enhanced red flesh color in ‘Donghong’, thus providing a basis for studying the color mechanism and cytokinin regulation in *Actinidia*.

**Key words:** *Actinidia*; CPPU; Cytokinin; Fruit quality; Anthocyanin

猕猴桃(*Actinidia*)为猕猴桃科雌雄异株多年生落叶藤本植物<sup>[1]</sup>，因其具有独特的风味和营养成分(如Vc、氨基酸和矿物质)，在市场上广受欢迎<sup>[2]</sup>。我国早期猕猴桃栽培品种主要是新西兰的绿肉品种‘海沃德’等，随着一系列新品种的授权与开发，改变了新西兰品种垄断的局面，1997年猕猴桃品种‘红阳’审定命名，随后选育出了一系列内果皮为红色的猕猴桃品种(俗称红心猕猴桃)<sup>[3, 4]</sup>。红心猕猴桃果实横截面呈放射状红色条纹，形似太阳<sup>[5]</sup>；此外红色果肉富含花青素，具有抗氧化等特性，既美味又兼具营养<sup>[6]</sup>。红心猕猴桃品种‘东红’风味品质优异，且抗病性优于‘红阳’<sup>[7]</sup>，在2019年国际果蔬展览会上荣获创新金奖，已成为国内外最受欢迎的红心猕猴桃品种之一。

红心猕猴桃果肉中花青素的积累是其呈现红色的主要原因。花青素是一类广泛存在于高等植物组织中的类黄酮次生代谢产物，它可以使花、果实等植物器官呈色<sup>[8]</sup>。花青素的生物合成受到多种因素的影响，如光照、温度、激素等，这些因素直接或间接影响了结构基因的转录和表达<sup>[9]</sup>。花青素合成途径中的相关酶由结构基因编码而成，这些结构基因分为早期生物合成基因(*CHS*、*F3H*等)以及晚期生物合成基因(*DFR*、*UFGT*等)<sup>[10]</sup>。这些结构基因的表达受到温度、光照激素等多种因素和转录因子的共同控制。调控花青素生物合成途径的转录因子家族主要有3大类，即MYB、bHLH和WD40<sup>[11]</sup>。在猕猴桃中，*AcMYB110*(*Acc10232*)已被证实是猕猴桃花青素的关键调控

基因<sup>[12]</sup>。*AcMYB10*(*Acc00493*)与*AcbHLH42*的相互作用通过激活*AcLDOX*和*AcF3GT*的转录从而调控花青素生物的合成<sup>[13]</sup>。

膨大剂是一类刺激细胞分裂物质的总称，主要有氯吡脲(CPPU)、6-苄氨基嘌呤(6-BA)、赤霉素(GA<sub>3</sub>)等。它是一种生物活性高的细胞分裂素类植物生长调节剂，具有细胞分裂活性，能增强抗逆性和延缓衰老<sup>[14]</sup>。研究表明，在果实分裂期(谢花后10~20 d)施用0~20 mg/L的CPPU浸果处理，可以使单果重和产量提高30%~40%<sup>[15]</sup>。然而一味追求果园高产，膨大剂滥用的现象也屡见不鲜。滥用膨大剂会导致树体早衰、果实品质变差、果实货架期缩短等<sup>[16]</sup>。

研究表明，在蓝莓(*Vaccinium* spp.)中施用CPPU能够有效提升蓝莓的产量，促进蓝莓果实膨大，提高果实糖度<sup>[17]</sup>。在菠萝(*Anansa comosus* (L.) Merr.)花后20 d施用CPPU能够提高菠萝的单果重，若和GA<sub>3</sub>一起施用不仅可以提高果重，还使可溶性糖含量增加<sup>[18]</sup>。10 mg/L的CPPU处理不仅能增加芒果(*Mangifera indica* L.)单果重和果实甜度，而且能有效延缓采后果实的成熟与软化，从而延长果实货架寿命<sup>[19]</sup>。在葡萄(*Vitis vinifera* L.)中施用CPPU和GA<sub>3</sub>可促进葡萄果实无核化，促进果实的着果率，提高‘钟山红’、‘黄玉’、‘藤稔’和‘无核翠宝’等葡萄品种的果实品质及商品性<sup>[20]</sup>。

当前报道中施用CPPU的时间点各有不同。

郑波等<sup>[21]</sup>发现，猕猴桃在花后7~14 d，果实中

的生长素、细胞分裂素等内源激素活性会出现峰值，随后急剧下降，此时施用会促进果实增大。方金豹等<sup>[22]</sup>的研究表明中华猕猴桃 (*A. chinensis* Planch. var. *Chinensis*) 品种‘魁蜜’和美味猕猴桃 (*A. deliciosa* (A. Chev.) C. F. Liang & A. R. Ferguson) 品种‘秦美’、‘海沃德’、‘布鲁诺’中 CPPU 最有效的施用时间是花后 10 ~ 30 d。目前主栽的红心猕猴桃品种‘红阳’和‘东红’果实偏小，生产中常用 CPPU 进行处理促进果实增大。然而施用 CPPU 会使‘东红’果实品质产生哪些变化，在生产中如何采用最佳的处理时间等方面的研究较少，CPPU 对红心猕猴桃果肉着色的影响更鲜有报道。本研究采用 CPPU 在花后不同时间对红心品种‘东红’及其姊妹品种‘金玉’(黄肉)猕猴桃进行处理，分析其果实品质的变化，确定这两个品种最适宜的 CPPU 处理时间，探究 CPPU 对猕猴桃果实花青素积累的影响，以期为提高猕猴桃产量，改善猕猴桃的果实品质研究提供技术支持。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料和处理方法

以国家猕猴桃资源圃内栽种的‘东红’、‘金玉’为材料，参考 CPPU 的施用浓度范围及已有报道<sup>[23]</sup>，分别在花后 8、14、18、30 d 4 个时间段对‘东红’果实施用 20 mg/L 的 CPPU 进行浸果处理。在花后 14 d，用 20 mg/L 的 CPPU 对‘金玉’果实进行浸果处理。两次实验均设置清水浸果作为对照。每个时间段选用 3 棵树，每组处理选 10 个果形规整、无病虫害、无机械损伤的果实为 1 个样本，每组处理设置 3 个重复。

表 1 实时荧光定量 PCR 分析所用引物  
Table 1 Primers for real-time PCR analysis

基因名称 Gene name	正向引物(5'-3') Forward primer	反向引物(5'-3') Reverse primer
<i>Actin</i>	TGAGAGATTCCGTTGCCAGAACT	TTCCTTACTCATGCGGTCTGCAT
<i>Acc00493</i>	GCCATCACCAACCATCCAACA	TTCCCCAAAATTGGCTCCTCA
<i>AcLDOX</i>	AACAGTGGTCGGAACTAGGG	TCCTCCGAAACCAAGTCCTC
<i>AcF3H</i>	TGTACCCGCTCGCGATCCAG	ATTGCGTCTCTTCGCAAGTTCTTG
<i>AcF3GT</i>	TAGCCAAGCAGAGATCCGCTTCC	CAAGAATCCTCTGGTAAGTACTGTTCGA
<i>Acc10232</i>	ATTGCGAGTCGACTTCCCTGG	TGGGTTTGGGTATCGGCTC

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 果实外观品质测定

采用精度为 0.001 g 的电子秤称量单果质量，取平均值。采用 GY-4 型数显水果硬度计测定果实硬度(探头为 7.9 mm，单位为 kg/cm<sup>2</sup>)。

#### 1.2.2 果实营养品质测定

总糖含量参照 GB/T 5009.7-2008《食品中还原糖的测定》；可滴定酸参照 GB/T 12456-2008《食品中总酸的测定中酸碱滴定法》测定；Vc 含量测定参照 GB 5009.86-2016《食品安全国家标准食品中抗坏血酸的测定》中 2,6-二氯靛酚滴定法；可溶性固形物(Soluble solids content, SSC)室温下用 ATAGOPR-3α 型手持袖珍折射仪测定；花青素的测定采用 pH 示差法，参考杜晓茜等<sup>[24]</sup>改良的方法进行测定。

#### 1.2.3 猕猴桃花青素相关基因的表达分析

使用植物总 RNA 小提试剂盒分别提取不同处理的果实 RNA，反转录成 cDNA。以猕猴桃 *Actin* 基因为内参进行 RT-qPCR 分析，实时荧光定量 PCR 检测系统型号为 7500FAST(Applied Biosystems)；反应体系中含 TB Green Premix II 10 μL, cDNA 模板 2 μL，正反向引物各 0.8 μL, ROX Reference Dye II 0.4 μL, 无菌水 6 μL；两步法 PCR 扩增标准程序为：95℃预变性 30 s, 95℃变性 3 s，共 40 个循环，60℃退火 30 s。每个基因设 3 个技术重复，基因相对表达量的计算公式为  $2^{-\Delta\Delta CT}$ 。所用引物见表 1。

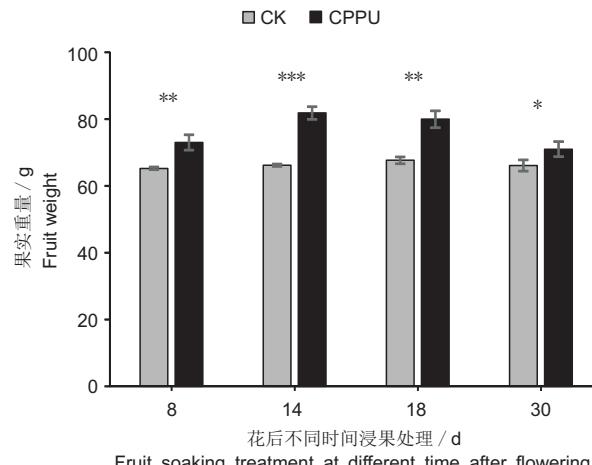
### 1.3 数据处理

采用 SPSS 2017 和 Origin 2018 软件进行统计分析和作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 花后不同时期 CPPU 处理对‘东红’果重的影响

本研究在花后 8、14、18、30 d 分别用 20 mg/L 的 CPPU 浸果处理后, 发现在成熟时期处理组 (CPPU) 果重与对照组 (CK) 相比增幅为 7.4% ~ 24% (图 1), 说明 CPPU 浸果处理可以使果实膨大, 单果重增加, 其中 14 d 处理组的单果重增加极显著 ( $P < 0.001$ ), 明显优于其它处理组。结果表明在花后 8、14、18 d 采用 20 mg/L 的 CPPU 处理都能促进果实膨大, 但花后 14 d 时处理, 果实增速更显著。



采用独立样本  $t$  检验。\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ 。下同。  
All charts were tested by independent sample  $t$  tests. Same below.

图 1 不同时期 CPPU 处理后‘东红’猕猴桃果实重量变化

Fig. 1 Fruit weight of ‘Donghong’ treated with CPPU at different times after flowering

### 2.2 花后不同时期 CPPU 处理对‘东红’可溶性固形物、总糖、总酸、Vc 的影响

可溶性固形物、总糖 (Total sugars)、总酸 (Total acids)、Vc 是衡量果实品质的重要指标。目前消费者更倾向于可溶性固形物、总糖、Vc 含量高的优质猕猴桃果实。研究结果表明, 与对照组相比, CPPU 处理后果实的可溶性固形物、总糖和 Vc 含量与对照组相比都明显上升, 总酸含量略有下降(图 2)。其中 30 d 处理后, 果实总酸含量与对照组相比下降 5.7%, 下降幅度明显大于其它组; 但是其可溶性固形物、总糖含量、Vc 含量与其它处理组相比增长幅度不明显。14 d 处理后, 果实总糖含量和可溶性固形物含量与对照组相比分

别上升了 38% 和 18%, 并且上升幅度优于其它处理组, 总酸含量略有下降。

### 2.3 花后 14 d CPPU 浸果处理对‘东红’花青素及其相关基因的影响

在花后 14 d 采用 CPPU 对果实浸蘸, 使果实继续自然生长, 成熟时处理组猕猴桃果实花青素含量明显高于对照组(图 3、图 4), 说明花后 14 d 浸果处理能够导致发育过程中‘东红’果肉花青素的积累, 并加深果肉内果皮红色的呈色, 进而提高‘东红’果实品质。

为了进一步探索 CPPU 对猕猴桃花青素积累的影响, 本研究对花青素相关结构基因和调节基因的表达水平进行了分析。在猕猴桃中, *AcMYB110* (*Acc10232*) 和 *AcMYB10* (*Acc00493*) 在 *AcLDOX*、*AcF3GT* 等结构基因的转录中起作用, 从而调控花青素生物合成。本研究发现, CPPU 处理组中结构基因 *AcF3GT*、*AcF3H*、*AcLDOX* 和调节基因 *Acc00493* 和 *Acc10232* 基因的表达量显著高于对照组, 基因的表达量与花青素含量变化相似, 表明 CPPU 处理可上调花青素调控基因 *AcMYB110* 和 *AcMYB10* 的表达, 从而促进结构基因的表达, 正向调控花青素的合成, 促使‘东红’内果皮变红。

### 2.4 ‘东红’果实品质指标的相关性分析

本研究采用 Pearson 相关系数分析‘东红’猕猴桃 5 个品质指标之间相关性。分别对两组处理关联分析, 发现两组处理中果重与固酸比、糖酸比呈负相关; 与 Vc 含量、花青素含量呈正相关。分析结果表明, 果实质量越大, 其花青素含量越高(表 2)。固酸比与糖酸比呈正相关, 二者与花青素含量呈负相关, 可能由于果实膨大导致固酸比降低, 而花青素含量随着果实增大而升高。Vc 并不是猕猴桃的主要有机酸成分, 其含量与固酸比和糖酸比呈正相关。Vc 含量与花青素含量在对照组中呈负相关, 而在处理组中呈正相关, 表明 CPPU 处理显著提升花青素的含量。

### 2.5 花后 14 d CPPU 处理对‘金玉’成熟时期果实品质的影响

花后 14 d 利用 20 mg/L 的 CPPU 浸果处理后, ‘金玉’猕猴桃果重与对照相比显著增加 ( $P < 0.001$ ), 硬度显著下降(图 5), 表明 CPPU 处理使‘金玉’果实膨大、硬度降低, 可能导致果实提前成熟。与对照组相比, 可溶性固形物和总糖均有

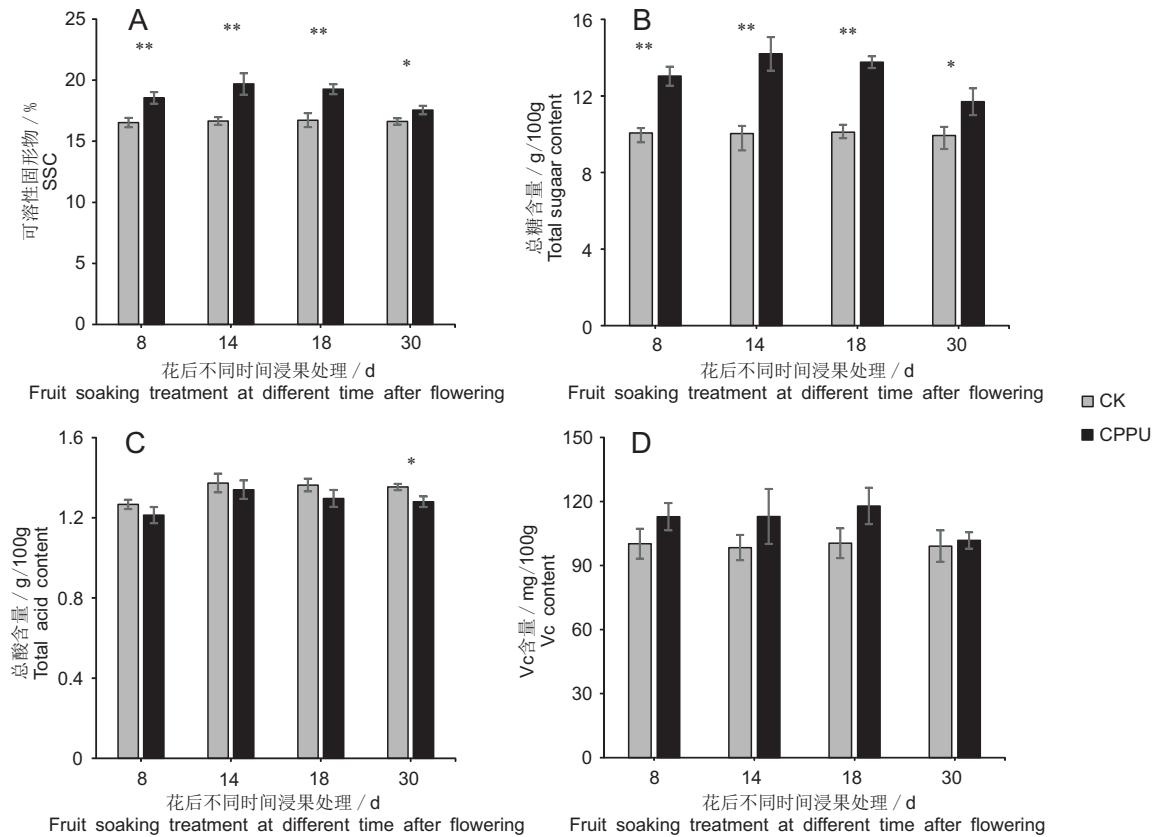


图 2 花后 14 d CPPU 处理对‘东红’成熟果实可溶性固形物、总糖、总酸和 Vc 含量的影响

Fig. 2 Effects of CPPU treatment 14 d after flowering on contents of soluble solids, total sugars, total acids, and Vc in mature ‘Donghong’ fruits

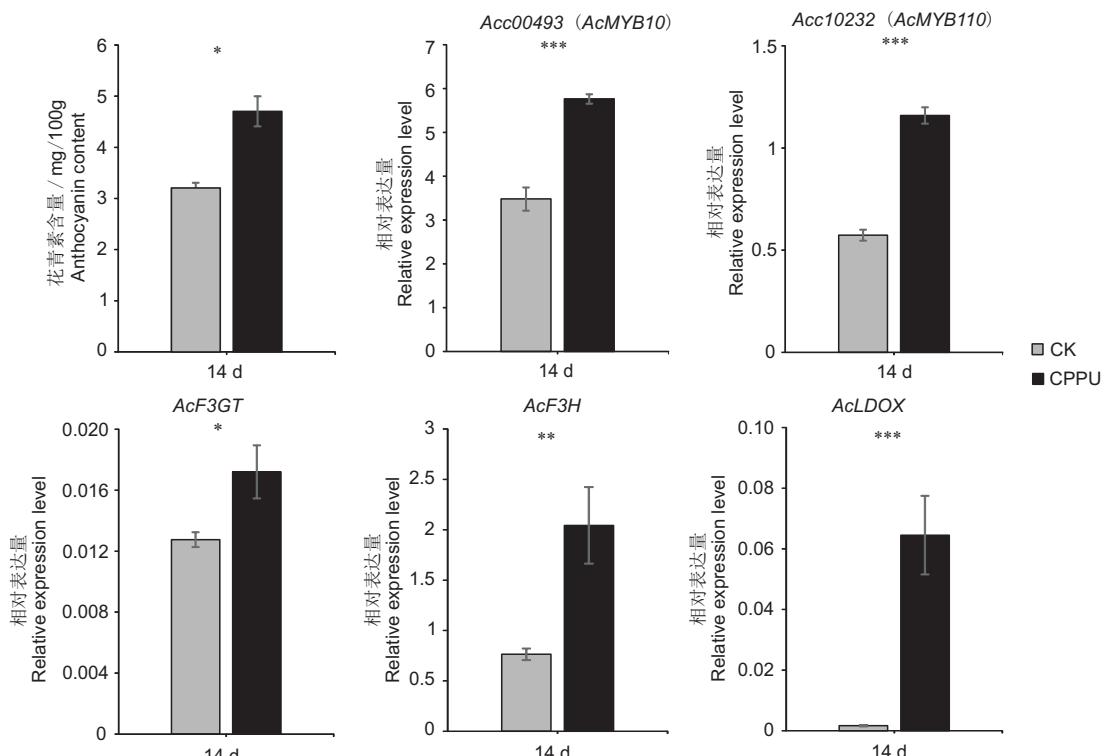


图 3 ‘东红’猕猴桃花青素含量和花青素相关基因的表达

Fig. 3 Anthocyanin content and expression of anthocyanin-related genes in ‘Donghong’



图 4 花后 14 d 对照组和 CPPU 处理组成熟时期的‘东红’

Fig. 4 Control (CK) and CPPU treatment groups of mature ‘Donghong’ at 14 d post flowering

所增加,且总糖含量增加更为显著( $P<0.001$ ),

表 2 ‘东红’果实品质指标的相关性分析

Table 2 Correlation analysis among fruit quality indices in ‘Donghong’

果实品质 Fruit quality	CK					CPPU				
	果重 Fruit weight	固酸比 Solid- acid ratio	糖酸比 Sugar- acid ratio	Vc	花青素 Anthocyanin	果重 Fruit weight	固酸比 Solid- acid ratio	糖酸比 Sugar- acid ratio	Vc	花青素 Anthocyanin
果重	1					1				
固酸比	-0.495	1				-0.722	1			
糖酸比	-0.135	0.928	1			-0.577	0.982	1		
Vc	0.058	0.839	0.981	1		0.516	0.221	0.401	1	
花青素	0.971	-0.687	-0.367	-0.181	1	0.997	-0.771	-0.632	0.451	1

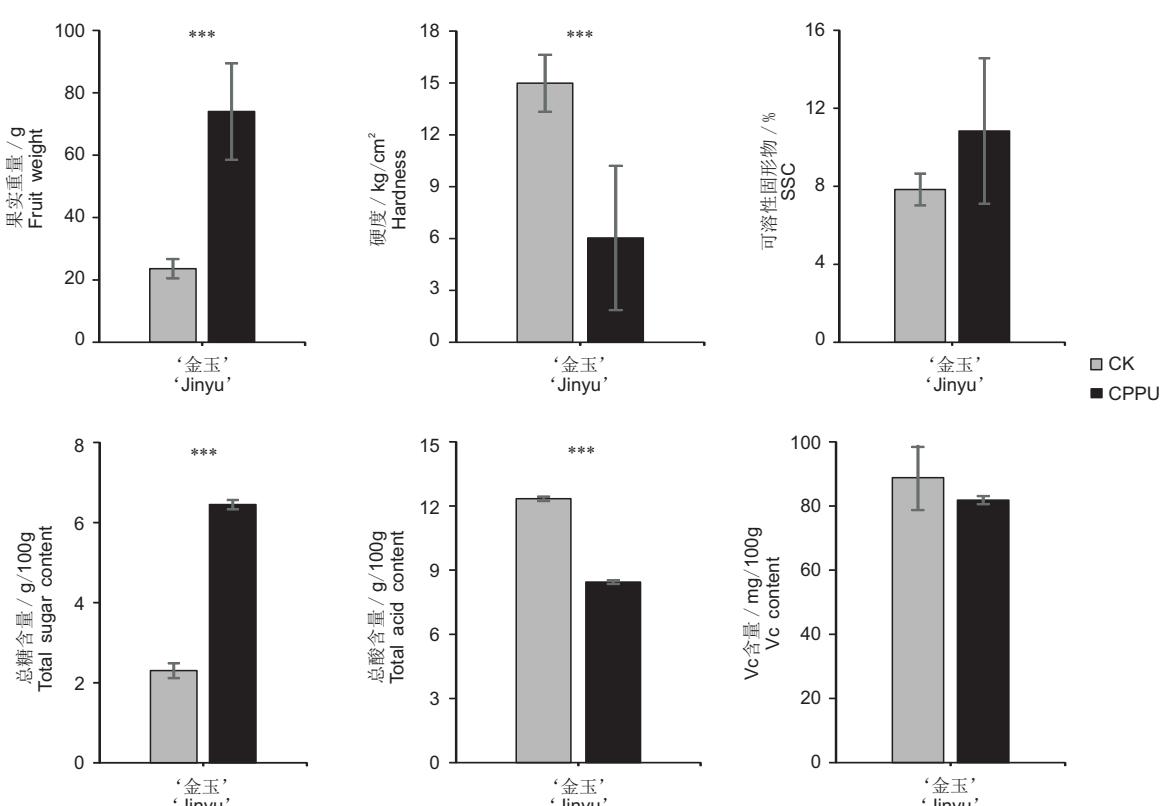


图 5 花后 14 d 处理对‘金玉’成熟时期果实品质的影响

Fig. 5 Fruit quality of ‘Jinyu’ during ripening period 14 d after flowering

Vc 含量和总酸含量下降。对照和处理组中,‘金玉’猕猴桃果肉均为黄绿色,未出现内果皮变红的现象。

## 2.6 花后 14 d CPPU 浸果处理对‘金玉’花青素相关基因的影响

对花后 14 d CPPU 浸果后的‘金玉’猕猴桃的 PCR 定量分析结果表明,花青素调节基因 *Ac-MYB10* 和 *AcMYB110* 表达量对照组相比均下调,结构基因 *AcF3GT*、*AcF3H*、*AcLDOX* 表达量明显低于对照组。表明 CPPU 处理并没有促进其花青素相关基因的表达。

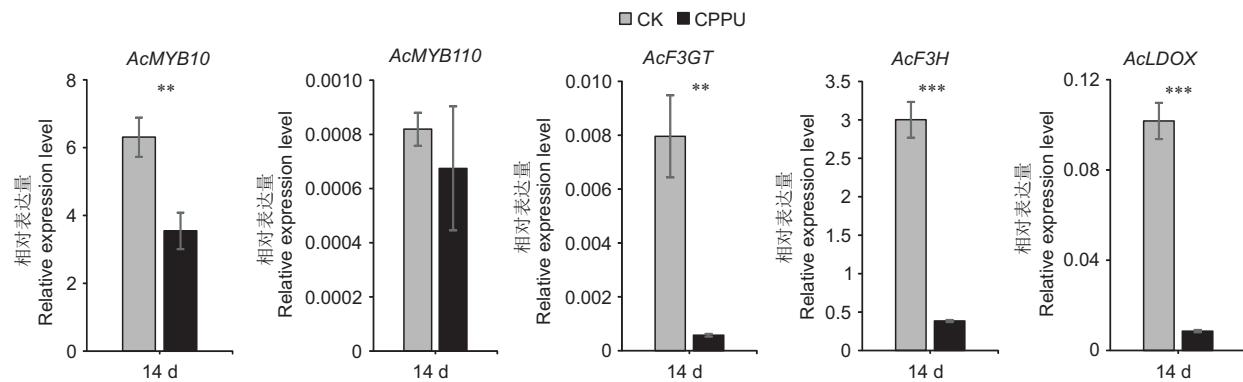


图 6 ‘金玉’花青素相关基因的表达  
Fig. 6 Expression of anthocyanin-related genes in ‘Jinyu’

### 3 讨论

猕猴桃因其极高的营养价值，被誉为“水果之王”。CPPU 作为一种生产中常用的膨大剂，在蓝莓、葡萄、梨 (*Pyrus bretschneideri* Rehd.) 等水果中广泛应用，在猕猴桃中的应用也逐渐引起人们的关注，但其明确的施用时间仍不明确。研究表明，在梨花后 10 ~ 20 d 施用 20 mg/L CPPU 处理可以增加细胞的层数，使果实的大小变化明显<sup>[25]</sup>。Kim 等<sup>[26]</sup> 分别在软枣猕猴桃 (*A. argute* Planch.) 的盛花期、花后 10、25 d 分别使用 1、5、10 mg/L 的 CPPU 浸果处理，发现在花后 10 d 用 5~10 mg/L 的 CPPU 处理会使其果重增加一倍。本研究设置花后 8~30 d 施用 20 mg/L 的 CPPU 浸果处理，发现‘东红’果实成熟时期的果重、糖含量和花青素含量均有增加。其中，花后 14 d 施用 20 mg/L CPPU 处理的‘东红’果重增幅高达 24%，优于其它时间处理组。刘焕<sup>[27]</sup>的实验结果表明，在不同时期使用 10 mg/kg CPPU 浸果后，‘秦美’和‘徐香’均在花后 20 d 处理时果重增幅最大。‘秦美’和‘徐香’属于美味猕猴桃品种，‘东红’属于中华猕猴桃品种，最佳 CPPU 处理时间对于不同种的猕猴桃可能存在差异，此外 CPPU 浓度也可能影响处理的时间。

水果酸甜风味主要由糖、酸含量及其比例决定<sup>[28, 29]</sup>。糖、酸是猕猴桃果实中主要的可溶性成分，对其成熟度和味道有着重要的影响，因此糖酸比是猕猴桃果实感官评价的重要指标，也是衡量水果风味的重要参数。糖酸比越高，水果越甜<sup>[30, 31]</sup>。蓝莓在盛花期后 17 d 喷施 10 mg/L CPPU 结出的

果实糖度最高，但其酸度在不同浓度处理下均无明显差异<sup>[17]</sup>。在不同的物种中 CPPU 的最佳施用时间不尽相同。本研究中，在花后 14 d 处理‘东红’果实的糖酸比 (10.04) 高于清水处理的‘东红’果实 (7.32)，更容易受到人们的青睐。

Vc 是猕猴桃果实品质的重要指标，猕猴桃以其丰富的 Vc 含量被冠以 Vc 之王。然而 Vc 易受到温度光照等外界因素的影响。研究表明，高温降低了 Vc 自身的稳定性，会使 Vc 含量下降<sup>[32]</sup>。在不同光强条件下，过强或过弱的光强会影响 Vc 的合成，光强减弱有利于草莓 (*Fragaria x ananassa* Duch.) 果实 Vc 含量的积累<sup>[33]</sup>。研究发现，使用 CPPU 处理猕猴桃果实会使果实 Vc 含量发生改变，但改变趋势随物种、时期和浓度不同有较大差异。施用 20 mg/L CPPU 处理 10 年生中华猕猴桃，其 Vc 含量则会下降<sup>[34]</sup>。张慧等<sup>[35]</sup>研究发现，花后 14 d 施用 12.5 mg/L 的 CPPU 处理猕猴桃品种‘米良一号’，会显著降低 Vc 的含量。而刘焕<sup>[27]</sup>的研究则发现对美味猕猴桃品种‘翠香’、‘徐香’、‘秦美’施用 5、10、15 和 30 mg/L CPPU 浸果处理后，其 Vc 含量在 5~15 mg/L 时会随着浓度的增加而增加，而 30 mg/L 处理组 Vc 含量有所下降，但仍高于清水对照组。在本研究中花后 14 d 施用 20 mg/L CPPU 处理‘东红’和‘金玉’，发现‘东红’猕猴桃 Vc 含量与对照组相比略有增高，‘金玉’Vc 含量则下降，这可能是 Vc 对光照、温度等环境因素比较敏感所导致。

花后 14 d 施用 20 mg/L 的 CPPU 处理‘东红’果实，与对照组相比，内果皮明显变红，对二者内果皮花青素含量进行检测，发现前者花青

素含量明显高于后者。研究表明, 果实花青素的生物合成会受到生物内在因素如植物激素等的影响。如拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh)中, 乙烯通过下调花青素合成正调控因子(*GL3*、*TT8*、*PAP1*), 激活负调控因子*MYBL2*的表达从而抑制糖或光诱导的花青素积累<sup>[36]</sup>。外源施用ABA会导致葡萄和樱桃(*Cerasus pseudocerasus* (Lindl.) G. Don)的花青素合成途径中调节基因和结构基因表达上调, 从而导致葡萄果皮和樱桃中花青素迅速积累<sup>[37, 38]</sup>。另外, 在苹果(*Malus pumila* Mill.)中发现ABA可以通过抑制*MdMYB3*和*MdMYB10*的表达抑制花青素的生物合成<sup>[39]</sup>。研究表明, 细胞分裂素能提高光和糖诱导的花青素生物合成<sup>[40]</sup>, 但其在果实成熟相关的花青素生物合成中的作用机制鲜有报道。在猕猴桃中, *AcMYB10*和*AcMYB110*、*AcMYBF110*在‘红阳’猕猴桃中主要是调控矢车菊素花青素的合成<sup>[13]</sup>。本研究通过PCR定量分析发现, ‘东红’果肉着色后, *AcF3GT*、*AcF3H*、*AcLDOX*、*AcMYB10*和*AcMYB110*的表达量要高于对照组。因此, 花后14 d CPPU处理提高了猕猴桃中*AcMYB10*和*AcMYB110*的表达量, 从而促进结构基因的表达, 正向调控了花青素的生物合成, 使猕猴桃内果皮红色更加鲜艳。

在本研究中, 我们发现花后14 d使用CPPU浸果能加深‘东红’果心颜色, 为了探究CPPU对猕猴桃红色果肉形成的影响, 我们选用‘红阳’猕猴桃实生后代黄肉猕猴桃‘金玉’为材料进行研究。发现CPPU浸果后, ‘金玉’果实成熟时期单果重、糖、可溶性固形物、Vc含量明显增加, 硬度、酸含量明显下降, 但其内果皮颜色并无明显变化。定量分析结果表明花青素相关基因*AcF3GT*、*AcF3H*、*AcLDOX*、*AcMYB10*和*AcMYB110*的表达量明显低于对照组, 这可能是由于不同品种间存在一定差异, 但具体机制还需进一步探究。

## 参考文献:

- [1] Li JQ, Huang HW, Sang T. Molecular phylogeny and infrageneric classification of *Actinidia* (*Actinidiaceae*) [J]. *Syst Bot*, 2002, 27(2): 408–415.
- [2] Huang HW. *Actinidia: Taxonomy, Germplasm, Domestication, Cultivation* [M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [3] 方金豹, 钟彩虹. 新中国果树科学研究 70 年——猕猴桃  
© Plant Science Journal [J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1352–1359.
- [4] Fang JB, Zhong CH. Fruit scientific research in new China in the past 70 years: kiwifruit [J]. *Journal of Fruit Science*, 2019, 36(10): 1352–1359.
- [5] 李明章, 邱利娜, 王丽华, 郑晓琴, 廖明安. 红阳猕猴桃杂交 F1代果实主要经济性状遗传倾向分析 [J]. 果树学报, 2011, 28(1): 51–54.
- [6] Li MZ, Qiu LN, Wang LH, Zheng XQ, Liao MA. Inheritance trend of main characters in F1 progenies of Hongyang kiwifruit variety [J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, 28(1): 51–54.
- [7] 李军德. 红阳猕猴桃有别于其他品种的突出特征 [J]. 农村实用科技信息, 2004(5): 19.
- [8] Li JD. The outstanding characteristics of Hongyang kiwifruit different from other varieties [J]. *Modern Agriculture Research*, 2004(5): 19.
- [9] Jian H, Giusti MM. Anthocyanins: natural colorants with health-promoting properties [J]. *Annu Rev Food Sci Technol*, 2010, 1(1): 163–187.
- [10] 钟彩虹, 韩飞, 李大卫, 刘小莉, 张琼, 等. 红心猕猴桃新品种‘东红’的选育 [J]. 果树学报, 2016, 33(12): 1596–1599.
- [11] Zhong CH, Han F, Li DW, Liu XL, Zhang Q, et al. Breeding of red-fleshed kiwifruit cultivar ‘Donghong’ [J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, 33(12): 1596–1599.
- [12] Harborne JB. *The Flavonoids: Advances in Research Since 1986* [M]. London: Chapman and Hall/CRC, 1993.
- [13] Xu WJ, Dubos C, Lepiniec L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes [J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20(3): 176–185.
- [14] 宋建辉, 郭长奎, 石敏. 植物花青素生物合成及调控 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3612–3620.
- [15] Song JH, Guo CK, Shi M. Anthocyanin biosynthesis and transcriptional regulation in plant [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(11): 3612–3620.
- [16] 许志茹, 李春雷, 崔国新, 孙燕. 植物花青素合成中的MYB蛋白 [J]. 植物生理学通讯, 2008(3): 597–604.
- [17] Xu ZR, Li CL, Cui GX, Sun Y. MYB protein of anthocyanin biosynthesis in plant [J]. *Plant Physiology Communications*, 2008(3): 597–604.
- [18] Peng YY, Wang LK, Cooney JM, Wang TC, Espley RV, Allan AC. Differential regulation of the anthocyanin profile in purple kiwifruit (*Actinidia* species) [J]. *Horticulture Research*, 2019, 6(1): 3.
- [19] 余敏. 猕猴桃花青苷着色——MYB 调节基因的鉴定及其功能解析 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.
- [20] 丁浩森, 张恒. 膨大剂在果树生产中的应用 [J]. 园艺与种苗, 2012, 9(3): 16–18.
- [21] Ding HM, Zhang H. Application of fruit-expander on production of fruit tree [J]. *Horticulture and Seed*, 2012, 9

- (3) : 16–18.
- [15] 刘兴华, 郭井泉, 罗安伟, 张乐. 果实膨大剂对陕西省猕猴桃产业负效应的调查分析[J]. 保鲜与加工, 2004(1) : 30–32.  
Liu XH, Guo JQ, Luo AW, Zhang L. Investigations and conclusions on sprays of fruit-expander to kiwifruit in Shanxi province [J]. *Storage and Process*, 2004 (1) : 30–32.
- [16] 吴素芳, 王国立, 黄亚欣. 膨大剂对猕猴桃产业的影响分析[J]. 农技服务, 2020, 37(8) : 37–39.  
Wu SF, Wang GL, Huang YX. Analysis of the influence of expanding agent on kiwifruit industry [J]. *Agricultural Technology Service*, 2020, 37(8) : 37–39.
- [17] 郑建立, 杨越伟, 徐坤, 赵项武, 崔兴国. 不同CPPU浓度处理对蓝莓产量以及果实糖酸的影响[J]. 园艺与种苗, 2021, 41(1) : 33–35.  
Zheng JL, Yang YW, Xu K, Zhao XW, Cui XG. Effects of different CPPU concentrations on yield, sugar and acid content of blueberry [J]. *Horticulture and Seed*, 2021, 41 (1) : 33–35.
- [18] 李运合, 孙光明. 喷施外源CPPU和GA对菠萝果实品质的影响[J]. 热带作物学报, 2009, 30(9) : 1252–1255.  
Li YH, Sun GM. Effect of exogenous CPPU and GA treatments on fruits quality of pineapple [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2009, 30(9) : 1252–1255.
- [19] 张业歆, 刘家粮, 潘永贵, 高兆银, 胡美姣, 张正科. CPPU延缓采后芒果成熟和软化的生理机制[J]. 食品科学, 2020. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20201207.1323.036.html>.  
Zhang YX, Zhang JL, Pan YG, Gao ZY, Hu MJ, Zhang ZK. The study on physiological mechanisms of delaying ripening and softening in postharvest mango fruit treated with CPPU [J]. *Food Science*, 2020. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20201207.1323.036.html>.
- [20] 吕科, 张建海, 董雪洁, 胡小南, 刘帅, 王会学. GA<sub>3</sub>和CPPU对‘无核翠宝’葡萄果实膨大及果实品质的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2020(3) : 24–27.  
Lu K, Zhang JH, Dong XJ, Hu XN, Liu S, Wang HX. Effects of GA<sub>3</sub> and CPPU on berry enlargement and quality of ‘Wuhe Cuibao’ grape [J]. *Sino-Overseas Grape-vine and Wine*, 2020(3) : 24–27.
- [21] 郑波, 安和祥, 蔡达荣, 母锡金. CPPU对猕猴桃果实生长的作用[J]. 植物学通报, 1996(2) : 38–41.  
Zheng B, An HX, Cai DR, Mu XJ. The effects of CPPU on the fruit growth of *Actinidia* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1996(2) : 38–41.
- [22] 方金豹, 黄海, 周润生, 赵红军, 张有平, 等. CPPU对促进猕猴桃果实增大的研究Ⅲ. CPPU对果实发育的影响和适宜的使用时期[J]. 果树科学, 1996(S1) : 46–49.  
Fang JB, Huang H, Zhou RS, Zhao HJ, Zhang YP, et al. Studies on the effect of CPPU on the growth of kiwifruit Ⅲ. Effect of CPPU on fruit development and suitable use period [J]. *Journal of Fruit Science*, 1996(S1) : 46–49.
- [23] 方金豹, 黄海, 周润生, 赵红军, 张有平, 等. CPPU对促进猕猴桃果实增大的研究Ⅰ. CPPU的使用浓度和方法[J]. 果树科学, 1996(S1) : 37–41.  
Fang JB, Huang H, Zhou RS, Zhao HJ, Zhang YP, et al. Studies on the effect of CPPU on the enlargement of kiwifruit I . Concentration and method of CPPU [J]. *Journal of Fruit Science*, 1996 (S1) : 37–41.
- [24] 杜晓茜, 丰震, 杨丽娟, 许超, 乔谦, 等. pH示差法测定不同品种元宝枫叶片花青素含量[J]. 天津农业科学, 2016, 22(9) : 36–39.  
Du XX, Feng Z, Yang LJ, Xu C, Qiao Q, et al. Total anthocyanins content in different strains of *Acer truncatum* Bunge by pH differential method [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(9) : 36–39.
- [25] 马凯. KT-30<sub>s</sub>和GA<sub>4+7</sub>对日本梨果实生长的影响[C]//中国园艺学会. 中国园艺学会成立六十周年纪念暨第六届年会论文集(I果树). 上海: 万国学术出版社, 1989: 5.
- [26] Kim JG, Takami Y, Mizugami T, Beppu K, Fukuda T, Kataoka I. CPPU application on size and quality of hardy kiwifruit [J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2006, 110(2) : 219–222.
- [27] 刘焕. 膨大剂处理对猕猴桃品质及贮藏性的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [28] 梁俊, 郭燕, 刘玉莲, 李敏敏, 赵政阳. 不同品种苹果果实中糖酸组成与含量分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011, 39(10) : 163–170.  
Liang J, Guo Y, Liu YL, Li MM, Zhao ZY. Analysis of contents and constituents of sugar and organic acid in different apple cultivars [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2011, 39(10) : 163–170.
- [29] 张上隆. 果实品质形成与调控的分子生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- [30] Mikulic-petkovsek M, Schmitzer V, Slatnar A, Stampar F, Veberic R. Composition of sugars, organic acids, and total phenolics in 25 wild or cultivated berry species [J]. *J Food Sci*, 2012, 77(10–12) : 1064–1070.
- [31] 李跃红, 冉茂乾, 徐孟怀, 陈露, 赵阳, 等. 不同产地红心猕猴桃品质的主成分及聚类分析[J]. 食品工业科技, 2021, 42(10) : 222–228.  
Li YH, Ran MQ, Xu MH, Chen L, Zhao Y, et al. Principal component and cluster analysis of quality of red-centred kiwifruit from different habitats [J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2021 542(10) : 222–228.
- [32] 田建华. 干燥温度对沙棘果渣中V<sub>C</sub>、V<sub>E</sub>和总黄酮含量的影响[J]. 食品工程, 2020(4) : 30–32.  
Tian JH. Effect of drying temperature on the content of V<sub>C</sub>, V<sub>E</sub> and total flavonoids in sea buckthorn fruit residue [J]. <http://www.plantscience.cn>

- Food Engineering, 2020(4): 30–32.
- [33] 彭鑫. 不同光照条件对草莓光合性能与果实品质的影响 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- [34] 费学谦, 方学智, 丁明, 姚小华, 谢义福. 不同浓度 CPPU 处理对中华猕猴桃生长与营养品质的影响 [J]. 农业环境科学报, 2005(S1): 30–33.
- Fei XQ, Fang XZ, Ding M, Yao XH, Xie YF. Effect of different concentrations of CPPU on growth and nutritional quality of *Actinidia chinensis* Planch. [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005(S1): 30–33.
- [35] 张慧, 刘世彪, 唐元桂, 刘万云. 不同植物生长调节剂对猕猴桃单果重及营养成分的影响 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2015, 41(4): 385–390.
- Zhang H, Liu SB, Tang YG, Liu WY. Effects of different plant growth regulators on fruit weights and nutritional components of kiwifruit [J]. *Journal of Hunan Agricultural University(Natural Science)*, 2015, 41(4): 385–390.
- [36] Jeong SW, Das PK, Jeoung SC, Song JY, Lee HK, et al. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1514–1531.
- [37] Koyama K, Sadamatsu K, Goto-yamamoto N. Abscisic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape [J]. *Funct Integr Genomic*, 2010, 10(3): 367–381.
- [38] Shen XJ, Zhao K, Liu LL, Zhang KC, Yuan HZ, et al. A role for *PacMYBA* in ABA-regulated anthocyanin biosynthesis in red-colored sweet cherry cv. Hong Deng (*Prunus avium* L.) [J]. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55(5): 862–880.
- [39] Sun JJ, Wang YC, Chen XS, Gong XJ, Wang N, et al. Effects of methyl jasmonate and abscisic acid on anthocyanin biosynthesis in callus cultures of red-fleshed apple (*Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana*) [J]. *Plant Cell Tiss Org*, 2017, 130(2): 227–237.
- [40] Das PK, Shin DH, Choi SB, Yoo SD, Choi G, Park YI. Cytokinins enhance sugar-induced anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Mol Cells*, 2012, 34(1): 93–101.

(责任编辑: 周媛)