



果实品质 形成与调控的分子生理

MOLECULAR PHYSIOLOGY OF FRUIT QUALITY
DEVELOPMENT AND REGULATION

张上隆 陈昆松 主编

Chief Editors: Zhang Shanglong and Chen Kunsong

 中国农业出版社
CHINA AGRICULTURE PRESS

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

果实品质形成与调控的 分子生理

MOLECULAR PHYSIOLOGY OF FRUIT QUALITY
DEVELOPMENT AND REGULATION

张上隆 陈昆松 主编

Chief Editors: Zhang Shanglong and Chen Kunsong

中国农业出版社

CHINA AGRICULTURE PRESS

图书在版编目 (CIP) 数据

果实品质形成与调控的分子生理 / 张上隆, 陈昆松主
编. —北京: 中国农业出版社, 2007. 8

ISBN 978-7-109-11771-6

I. 果… II. ①张…②陈… III. 果实-营养品质-分子
生物学-研究 IV. Q944. 59

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 105010 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

责任编辑 王琦璐

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2007 年 9 月第 1 版 2007 年 9 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 17

字数: 325 千字 印数: 1~2 000 册

定价: 58.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

本书针对我国果品质量亟待提高,果实品质研究成果亟待总结这一需要编著,具有鲜明的针对性和目的性。本书共分六章,分别以果实糖、有机酸、类胡萝卜素、花青苷、芳香物质和生物活性物质的组成和代谢为主题对果实品质形成和调控规律及机制进行介绍。本书并不是对一般栽培技术进行阐述,而是从生理学、分子生物学和现代植物化学角度深入分析。本书既具现代科学理论贡献又具潜在应用价值,是该领域富有新意的一部著作。

本书读者对象广泛,既可供园艺工作者包括从事果树、蔬菜、瓜果教学,科研及技术人员阅读参考,也可提供从事植物生产(包括农学和林学)教学科研人员参考。

编写人员

主 编 张上隆 浙江大学 教授、博士生导师
陈昆松 浙江大学 博士、教授、博士生导师

编 委 (按姓氏笔画为序)

王惠聪 华南农业大学 博士、副教授
刘星辉 福建农林大学 教授、博士生导师
李 鲜 浙江大学 博士、副教授
陈立松 福建农林大学 博士、教授、博士生导师
陈发兴 福建农林大学 博士、副教授
陈俊伟 浙江省农业科学院 博士、副研究员
胡桂兵 华南农业大学 博士、教授
秦巧平 浙江林学院 博士、副教授
贾惠娟 浙江大学 博士、副教授
徐昌杰 浙江大学 博士、教授
陶 俊 扬州大学 博士、教授

参 编 (按姓氏笔画为序)

孙崇德 浙江大学 博士
张望舒 浙江大学 博士
周春华 浙江大学 博士
蔡 冲 浙江大学 博士

资助相关研究工作的国家自然科学基金等项目

项目种类	项目编号	项目名称	主持人
国家自然科学基金	39730340	柑橘果实品质形成规律研究	张上隆
国家自然科学基金	39870507	成熟猕猴桃果实中全长 LOX 基因克隆与表达的研究	陈昆松
国家自然科学基金	30170648	柑橘果实糖积累的分子生理机理研究	张上隆
国家自然科学基金	30170660	果实后熟软化进程中脂氧合酶的分子生理功能及其调控	陈昆松
国家自然科学基金	30200188	荔枝果实叶绿素代谢的分子生理与滞绿现象研究	王惠聪
国家自然科学基金	30370989	红肉脐橙果实积累番茄红素的分子基础研究	徐昌杰
国家自然科学基金	30370998	草莓果实糖积累与调控的分子生理机理研究	陈俊伟
国家自然科学基金	30571292	枇杷果实有机酸代谢研究	陈立松
国家自然科学基金	30671449	柑橘果实类胡萝卜素合成关键基因鉴别及其表达特性研究	徐昌杰
农业部重点课题	95-17-01-04	苹果、柑橘、桃、猕猴桃品质和贮藏性的分析与调节	陈昆松
浙江省自然科学基金	398268	柑橘番茄红素环化酶基因的克隆、表达及其调控研究	张上隆
浙江省自然科学基金	Y302391	草莓果糖代谢的调控及机理研究	陈俊伟
浙江省自然科学基金	Y306128	白沙枇杷山梨醇运输与代谢的关键基因克隆与表达研究	陈俊伟
浙江省自然科学基金	Y305222	抑制消减杂交分离枇杷幼果胁迫基因	秦巧平
福建省自然科学基金	B0310008	枇杷果实有机酸代谢及其调控技术	陈发兴
浙江省科技厅重大项目	2005C12013-02	特色果品采后商品品质提升关键技术研究与应用	陈昆松
浙江省科技厅重点项目	2005C22059	控制柑橘果实类胡萝卜素合成的关键基因及其功能调控	徐昌杰
浙江省科技厅重点项目	2006C24005	枇杷花、果主要生物活性组分研究与应用	李 鲜

序

我往往会情不自禁地对学生们说，“花芽分化”和“果实发育”几乎是我们果树生理学的“专利”，原因是与我们相邻的两门学科——植物生理学和树木生理学，它们涉入这两个领域不多且不深，原因不言自明。植物生理学家们喜欢以模式植物为试材，探讨与某些基础理论相关的生理生化过程，而对于多年生果树及其果实鲜有兴趣，这也许因他们一般不熟悉果树的复杂特性有关；而树木生理学家们，更多关注树木生物量之形成，除了也关心繁殖树苗用的种子之外，对于果实发育规律本身也鲜少兴趣。相反，果树生理学家们天经地义地首先关注果树的开花结果，因为若离了这些，果树学也就不成其为果树学了。不过作为果树学家的我们，却是时刻关心相邻学科的理论新成就，以便取来“为我所用”。举例言之，我曾借鉴树木生理学家有关水分生理研究的优秀成果和理论，阐释果树生长开花结果现象并促进相关之研究。看来，虽然果树生理学这门学科长远的发展和深入主要还得靠我们自己，我们却仍然欢迎从事相邻学科的同行人与我们结盟，不吝以果树为研究对象。

张上隆教授和后起之秀陈昆松教授是我国果树界的知名学者，他们领衔主编这本专著应是当仁不让之举。回想我们在 20 世纪 90 年代初出版的《果树生理学》（北京农业大学出版社，1992），那时这门学科很少涉入分子领域，10 多年过去了，这本《果实品质形成与调控的分子生理》的新著之诞生明显标志着这段科学飞速发展的进程。

谁都知道，鲜果与许多农产品不同，是色、香、味并重的商品，何况消费者对于果品的挑剔，其顽固与执著，远胜于对其他农产品。鲜果不仅满足人们的胃口和营养需要，还提供食用者以味觉、嗅觉和视觉上的特殊享受。一些鲜果及其制成品（比如葡萄酒），甚至是人

类文化艺术的象征。所以果实品质问题是果业中的核心问题之一。在品牌成为市场关键信誉因素的今天，果品品质常是国内外贸易的重要制约因素，是果品商业行为成败之关键，它不容我们有丝毫的忽视。

本书内容涵盖面宽，从品质形成调控分子生理学切入，对糖酸代谢和积累、色素及香气的形成及调控，以及活性物质的形成、分离鉴定等等，进行了详细深入的阐述。该书以参编者们多年亲身研究的成果为基础，查考并综合国内外的相关研究成果，从植物生理学和分子生物学的角度加以深入分析，内容具相当先进性与前沿性。此外，写作中具较强的科学性，也具明确的针对性和实用性。

总而言之，该书是一部难得的果树生理学的新著，适合于果树教学、研究、生产领域的同行们、学生们参考。作为老同行，我热切希望本书受到广泛读者的欢迎，并期待将来不断再版，随时结合科学领域的新进展加以增订和补充。



2007年4月于广州

前 言

改革开放以来,我国果品生产持续快速发展,总产量自1993年以来一直位居世界首位。随着产量增加和消费量日趋饱和,消费者对果实品质提出了更高要求,同时,我国加入世贸组织使国内市场全方位开放,果实品质越来越成为决定果品市场竞争力的主导因素。正因为此,果实品质已成为果树产业及相关基础生物学研究的新热点。

果实品质包括以糖、有机酸为核心的食用品质,色泽为核心的外观品质,芳香物质和生物活性物质为核心的外延品质。就果实色、香、味、营养保健等品质性状形成和调控机制开展研究不仅可丰富果实生物学理论,也可有效调控果实品质提供科技支撑,从而有利于提升我国果品市场综合竞争力,促进我国果树产业可持续发展。

果实品质研究长期以来局限于指标的测定,较少研究果实品质表现相关物质的代谢。近年来,随着分子生物学和生物技术手段的广泛应用,果实品质生理研究已深入到分子水平,对果实品质形成和调控的机制做出了更深入的诠释。同时,随着化学分析手段的改进,果实芳香物质和生物活性物质组成和代谢研究也取得了显著的进展。但这些研究成果大多散见于国内外各学术期刊的已发表论文中,尚未有效地得到归纳总结,以果实品质为主题的专著相当缺乏。

本书结合作者多年在果实品质方面的研究实践,综合国内外本领域的最新研究进展,对品质形成的规律及调控进行深入分析。全书共分六章,约30万字,由来自6所高校或科研院所的17位一线工作者编写。

第一章 果实糖分运输、代谢、积累及其调控,主要包括果实糖的积累、运输、途径、分配、代谢的特点和机制、糖运输蛋白特性、植物糖信号转导途径和糖作为信号分子对源库关系的调控及其与植物

激素信号之间的联系、糖代谢与积累的调控等内容。该章由陈俊伟、张上隆和秦巧平为主编写。

第二章 果实有机酸代谢及其调控，主要包括果实有机酸的含量和组分、来源及其在果实发育期间的变化、代谢酶类、液泡膜质子泵与果实中有机酸含量的关系、果实有机酸的遗传与分子生物学以及果实有机酸含量的影响与调控等内容。该章由陈立松、陈发兴和刘星辉为主编写。

第三章 果实类胡萝卜素代谢及其调控，阐述果实类胡萝卜素种类及其在果实中的分布、在果实和人体中的生理作用和功能、生物合成途径中主要酶及其基因研究进展、影响果实类胡萝卜素积累的遗传、发育及环境因子等因素及调控措施。该章由徐昌杰、陶俊和张上隆为主编写。

第四章 果实花色素苷代谢及其调控，内容包括果实花色素苷含量与着色的关系、组成及其生理功能、果实成熟过程中合成酶活性的变化、编码花色素苷生物合成途径相关酶类的结构基因的克隆和调控结构基因表达因子的确定、影响花色素苷积累的因子等。该章由王惠聪和胡桂兵为主编写。

第五章 果实香气成分及风味物质形成与调控，主要介绍果实香气成分和风味物质的种类及其与果实品质的关系，常见水果特征香气和风味物质、测定方法、生物合成途径及相关酶研究进展、影响果实香气成分和风味物质形成和释放的因子等内容。该章由贾惠娟为主编写。

第六章 果实生物活性物质生理功能与代谢，内容包括果实多酚类化合物（含黄酮类）、维生素、三萜（熊果酸和齐墩果酸等）化合物和柠檬苦素等生物活性物质的种类、结构、理化特性和功能、活性物质生物合成途径及影响因子和调控措施以及相关分析技术的基本原理等。该章由陈昆松、李鲜和孙崇德、张望舒、蔡冲和周春华为主编写。

在本书即将出版之际，作者特别感谢我国著名果树生理学家、华南农业大学黄辉白教授审阅书稿并为本书作序。感谢国家科学技术学

术著作出版基金委员会为本书的出版给予经费支持，也感谢中国农业出版社的王琦琰等同志为本书出版所付出的辛勤劳动。

本书力求从分子生理学水平上对果实品质的形成和调控进行阐述，是我国第一部以果实品质分子生理为主题的专著。希望本书出版可为园艺工作者及对果实品质研究感兴趣的科技人员提供参考。由于作者水平所限，书中缺点和错误在所难免，欢迎广大读者指正，以便及时修正。

张上隆 陈昆松

2007年5月于杭州

目 录

序

前言

第一章 果实糖分运输、代谢、积累及其调控	1
1 果实糖的积累类型与积累模式	1
1.1 果实糖的成分构成与积累特点	1
1.2 果实糖积累模式	2
2 果实中的糖(光合产物)运输	3
2.1 光合产物及其运输形态	3
2.2 韧皮部运输机理	3
2.3 糖分进入果实的途径与方式	5
3 糖运输的分子机理	9
3.1 己糖运输的分子机理	10
3.2 蔗糖运输的分子机理	12
3.3 山梨醇运输蛋白基因与功能	18
4 糖代谢的分子生理基础	19
4.1 蔗糖代谢	19
4.2 山梨醇代谢	24
4.3 己糖代谢	25
4.4 糖对植物糖代谢基因表达的调控	28
5 植物糖信号转导途径和糖作为信号分子对源库关系的调控	29
5.1 糖对植物源库关系的调节	29
5.2 植物糖感受和信号转导途径	30
5.3 植物中蔗糖或双糖感受	31
5.4 葡萄糖感受	32
5.5 糖信号转导中的信号元件——蛋白激酶和磷酸酯酶	34
5.6 糖信号与氮信号的联系	35
6 糖信号与植物激素信号之间的联系	36
6.1 糖与植物激素信号之间的联系	36
6.2 葡萄糖与 ABA 之间的联系	36
6.3 葡萄糖与乙烯的联系	40
6.4 糖与生长素、细胞分裂素、赤霉素信号之间的联系	41

6.5 糖与激素联系的模式	42
7 糖代谢与积累的调控	43
7.1 淀粉积累的调控	43
7.2 蔗糖积累的调控	46
7.3 果糖积累的调控	48
7.4 糖积累的调控技术	49
8 小结与展望	54
参考文献	55
第二章 果实有机酸代谢及其调控	67
1 引言	67
2 果实中有机酸含量与组分	67
2.1 果实有机酸分类	67
2.2 果实有机酸含量与组分	72
3 果实中有机酸的来源	82
4 果实发育过程中有机酸的变化	84
5 有机酸代谢酶与果实中有机酸含量的关系	86
5.1 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPC)	86
5.2 柠檬酸合成酶 (CS)	87
5.3 乌头酸酶 (Aco)	88
5.4 异柠檬酸脱氢酶 (IDH)	88
5.5 NAD-苹果酸脱氢酶 (NAD-MDH) 和 NADP-苹果酸 酶 (NADP-ME)	90
5.6 苹果酸合成酶 (MS) 和异柠檬酸裂解酶 (ICL)	91
6 液泡膜质子泵与果实中有机酸的含量	91
7 果实有机酸的遗传	92
8 果实有机酸代谢的分子生物学	94
9 影响果实有机酸含量的因素	96
9.1 温度	96
9.2 光照和水分	97
9.3 土壤和营养元素	97
9.4 叶果比	98
10 降低果实有机酸含量	98
11 小结与展望	99
参考文献	99
第三章 果实类胡萝卜素代谢及其调控	107
1 果实类胡萝卜素的种类与分布	107

1.1 类胡萝卜素归类	107
1.2 果实类胡萝卜素的种类与分布	108
2 果实类胡萝卜素在植物体和人体中的生理作用与功能	113
2.1 果实类胡萝卜素在植物体中的生理作用	113
2.2 果实类胡萝卜素在人体中的生理作用与保健功能	115
3 类胡萝卜素的代谢途径与关键基因	119
3.1 类胡萝卜素生物合成途径	119
3.2 类胡萝卜素合成的物质和能量消耗分析	125
3.3 果实类胡萝卜素降解途径	126
3.4 类胡萝卜素的贮存	127
4 影响果实类胡萝卜素积累的因素	127
4.1 遗传	127
4.2 组织类型	130
4.3 发育阶段	132
4.4 环境	133
5 果实类胡萝卜素积累的调控	134
5.1 遗传调控	134
5.2 化学调控	136
5.3 栽培与采后措施	138
6 小结与展望	139
参考文献	140
第四章 果实花色素苷代谢及其调控	149
1 花色素苷与其他酚类色素	149
1.1 酚类色素的分类	149
1.2 花色素苷与果实的着色	150
1.3 花色素苷与果品的医疗保健价值	152
2 果实花色素苷的组成和代谢	153
2.1 果实花色素苷的组成	153
2.2 果实花色素苷的分布及其着色现象	156
2.3 果实中花色素苷的生物合成	157
3 果实花色素苷合成代谢的分子生理基础	162
3.1 相关基因的克隆	163
3.2 基因的表达与调控	164
4 花色素苷代谢的影响因子	164
4.1 树体本身的因素	164
4.2 环境因素	168

5 花色素苷合成代谢的调控	170
5.1 激素调控	170
5.2 栽培措施调控	171
6 小结与展望	174
参考文献	174
第五章 果实香气成分及风味物质形成与调控	184
1 果实香气类型和特征香气成分	184
2 果实香气成分与果实品质的关系	187
3 香气成分的测定方法	187
4 香气成分的生物合成途径及相关酶的作用	188
4.1 脂肪酸代谢	188
4.2 氨基酸代谢	190
4.3 碳水化合物代谢	191
4.4 酯类合成代谢	191
4.5 其他合成途径	192
5 果实香气物质的分子生物学研究进展	192
6 影响果实香气成分形成和释放的因子	194
6.1 果实的成熟度	194
6.2 外界环境的影响	194
6.3 果实生长激素——乙烯的释放	195
7 果实风味物质形成与调控	196
7.1 果实风味的决定因子	196
7.2 甜味和酸味的构成成分	196
7.3 甜味与酸味的平衡	199
7.4 果实鲜味和苦味的构成	200
8 小结与展望	201
参考文献	202
第六章 果实生物活性物质生理功能与代谢	208
1 果实中的酚类化合物	208
1.1 果实酚类化合物的种类与分布	208
1.2 果实酚类化合物在植物体和人体中的生理作用与功能	212
1.3 果实酚类化合物的检测与提取纯化	214
1.4 果实酚类化合物的生物合成途径	219
2 果实中的维生素类化合物	220
2.1 果实维生素类化合物的种类与分布	220

目 录

2.2	维生素 C 在植物体中的生理作用	221
2.3	果实维生素 C 在人体中的生理作用与保健功能	222
2.4	果实维生素 C 的检测与提取纯化	224
2.5	果实维生素 C 的生物合成途径	225
3	果实中的萜类化合物	229
3.1	果实萜类化合物的种类与分布	229
3.2	果实萜类化合物在植物体和人体中的生理作用与功能	232
3.3	果实萜类化合物的检测与提取	235
3.4	果实萜类化合物的生物合成途径	238
4	展望	241
	参考文献	242
	附录 部分英文名称缩略词表	246

第一章 果实糖分运输、代谢、积累及调控

糖是果实品质和风味物质的主要成分，也是色素、氨基酸、维生素和芳香物质等其他营养成分合成的基础原料。糖含量高低是决定果实品质的重要因子。糖还有其他重要的生理功能，如为果实细胞膨大提供渗透推动力（Stadler 等，1999）。近 10 年来的研究表明，糖还是一个信号分子，通过复杂的糖信号转导机制调节植物中许多与生长发育相关基因的表达（Koch，1996）。果实中的糖主要源于叶片同化的光合产物，糖从叶内合成到进入果实经历下列复杂的过程：①叶绿体同化 CO_2 生成磷酸丙糖；②磷酸丙糖经磷酸丙糖转运蛋白（triose phosphate translocator，TPT）介导运到叶肉细胞的细胞质中；③在细胞质中合成蔗糖；④合成的蔗糖经短距离运输运到韧皮部装载区；⑤蔗糖装载入韧皮部；⑥蔗糖在筛管中长距离运输；⑦蔗糖从韧皮部卸出；⑧蔗糖经韧皮部后运输（postphloem transport）进入果实代谢和积累（Frommer 和 Sonnewald，1995）。这些步骤相互关联，互为协调并受外界环境因子调控。在番茄中有研究表明，控制糖分积累的关键步骤是位于正在发育的果实内部而不是源叶输出光合产物的能力或者是韧皮部路径的运输效率，果实内部蔗糖从韧皮部卸出、在库细胞中的韧皮部后运输速率、库细胞中糖代谢酶的成分与活力及糖的跨膜运输能力将决定果实糖分的积累（Ruan 和 Patrick，1995）。近年来，国内外研究者从糖运输、代谢等方面入手，在生理、分子和信号转导水平上对糖积累的机理进行了大量的研究，获得了许多新的结果。

1 果实糖的积累类型与积累模式

1.1 果实糖的成分构成与积累特点

果实积累的糖分主要为果糖、葡萄糖和蔗糖，另有少量糖醇如山梨醇、肌醇。葡萄糖和果糖通常称为己糖。在这 3 种糖中，果糖的甜度最高，其甜度为蔗糖的 1.8 倍，葡萄糖的 3 倍。因此，果实甜度除与糖总量有关之外，还取决于糖分组成。

按照糖积累类型及特点，大致可将果实分为以下几种类型：

（1）淀粉转化型 叶片光合产物输入这类果实后，除用于果实生长发育与呼