

# 黑莓果实发育过程中外观形态、营养物质及基因表达的动态分析

吴雅琼<sup>1</sup>, 黄鑫<sup>1,2</sup>, 俞小花<sup>3</sup>, 汪明玥<sup>1</sup>, 闫连飞<sup>1</sup>, 吴文龙<sup>1,①</sup>, 李维林<sup>2,①</sup>

[1. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园) 江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏 南京 210014;

2. 南京林业大学林草学院、水土保持学院, 江苏 南京 210037; 3. 江苏中植生态植物科学研究院有限公司, 江苏 南京 211200]

**摘要:** 为明确黑莓(*Rubus* spp.) 果实发育过程中外观形态、营养物质及基因表达的动态变化规律, 以黑莓品种‘Arapaho’为材料, 对其不同发育时期果实的表型和生理生化指标以及基因表达水平进行了比较和分析。结果显示: 在黑莓果实发育过程中, 果实由青色转为深紫色, S1(果实 95%以上呈青色)时期果实红绿相值( $a^*$ )以及 S4(果实 50%左右转为深紫色)和 S5(果实 95%以上呈深紫色)时期果实黄蓝相值( $b^*$ )为负, S1 时期果实明亮度( $L^*$ )和颜色饱和度( $C^*$ )最高, S5 时期果实  $L^*$  和  $C^*$  值最低; 硬度和可滴定酸含量呈降低的趋势, 横径、纵径、单果质量、可溶性固形物含量、pH 值和花色苷含量总体呈升高的趋势, 总酚和类黄酮含量呈先降低后升高的趋势。主成分分析中前 2 个主成分的累计贡献率达到 87.4%, pH 值、可滴定酸含量和  $a^*$  值是果实发育动态的主要评价指标。相关性分析结果显示: 果实表型指标与生理生化指标间多数呈显著或极显著相关。可滴定酸含量与总酚含量、类黄酮含量和花色苷含量呈显著或极显著相关, 推测可滴定酸含量能影响黑莓果实中总酚、类黄酮和花色苷的含量。实时荧光定量 PCR 结果显示: *RuSUS* 和 *RuFRK* 可能正向调控黑莓果实的糖类代谢, *RuACO* 和 *RuIDH* 可能负向调控果实有机酸的积累, *RuANR* 和 *RuLAR* 参与的原花青素合成与花色苷合成存在竞争关系, *RuMYB8* 可能负向调控黄酮类化合物的合成。综合研究结果显示: 黑莓果实中糖、酸、黄酮类化合物的含量及其相互作用以及相关基因的表达水平共同影响果实的外观形态及风味。

**关键词:** 黑莓; 果实品质; 表型指标; 生理生化指标; 相关性; 基因表达

中图分类号: Q945.45; Q786; S663.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)01-0001-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.01.01

**Dynamic analysis on appearance and morphology, nutrients, and gene expression during the development process of blackberry (*Rubus* spp.) fruits** WU Yaqiong<sup>1</sup>, HUANG Xin<sup>1,2</sup>, YU Xiaohua<sup>3</sup>, WANG Mingyue<sup>1</sup>, LYU Lianfei<sup>1</sup>, WU Wenlong<sup>1,①</sup>, LI Weilin<sup>2,①</sup>

[1. Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen), Nanjing 210014, China; 2. College of Forestry and Grassland, College of Soil and Water Conservation, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 3. Jiangsu Zhongzhi Institute of Ecological Plant Science Co., Ltd., Nanjing 211200, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(1): 1-10

**Abstract:** To clarify the dynamic variation pattern of appearance and morphology, nutrients, and gene expression during the development process of blackberry (*Rubus* spp.) fruits, the blackberry cultivar ‘Arapaho’ was taken as the experimental material, and the phenotypic indexes, physiological and

收稿日期: 2024-04-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(32101566); 江苏省自然科学基金青年科学基金项目(BK20210165); 江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目(JBGS[2021]021); 江苏省植物资源研究与利用重点实验室开放基金项目(JSPKLB202313)

作者简介: 吴雅琼(1992—), 女, 江苏南京人, 博士, 副研究员, 主要从事小浆果遗传育种、生物技术与基因组学研究。

①通信作者 E-mail: 1964wwl@163.com; wlli@njfu.edu.cn

引用格式: 吴雅琼, 黄鑫, 俞小花, 等. 黑莓果实发育过程中外观形态、营养物质及基因表达的动态分析[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(1): 1-10.

biochemical indexes, and gene expression levels of fruits at different developmental stages were compared and analyzed. The results show that during the development process of blackberry fruits, the fruits turn from cyan to dark purple, the red and green phase value ( $a^*$ ) of the fruits at S1 (more than 95% of the fruits are cyan) stage and the yellow and blue phase values ( $b^*$ ) of the fruits at S4 (about 50% of the fruits turn dark purple) and S5 (more than 95% of the fruits are dark purple) stages are negative, the fruit lightness ( $L^*$ ) and color saturation ( $C^*$ ) of the fruits at S1 stage are the highest, while those at S5 stage are the lowest; hardness and titratable acid content show a tendency to decrease, horizontal diameter, vertical diameter, mass per fruit, soluble solid content, pH value, and anthocyanin content show a tendency to increase in general, and total phenols content and flavonoid content show a tendency to first decrease and then increase. The cumulative contribution rate of the first two principal components in principal component analysis reaches 87.4%, and pH value, titratable acid content, and  $a^*$  value are the main evaluation indexes of fruit development dynamics. The correlation analysis result shows that the phenotypic indexes of fruits mostly show significant or extremely significant correlations with physiological and biochemical indexes. Titratable acid content shows significant or extremely significant correlations with total phenols content, flavonoid content, and anthocyanin content, speculating titratable acid content can affect the contents of total phenols, flavonoid and anthocyanin in blackberry fruits. The result of real-time fluorescent quantitative PCR result shows that *RuSUS* and *RuFRK* may positively regulate sugar metabolism in blackberry fruits, *RuACO* and *RuIDH* may negatively regulate the accumulation of organic acids in the fruits, there is a competitive relationship between the synthesis of proanthocyanidins and anthocyanins involving *RuANR* and *RuLAR*, and *RuMYB8* may negatively regulate the synthesis of flavonoids. The comprehensive research results indicate that the contents of sugars, acids, and flavonoids in blackberry fruits, as well as their interactions and the expression levels of related genes, collectively influence the appearance and morphology, and flavor of fruits.

**Key words:** blackberry (*Rubus* spp.); fruit quality; phenotypic index; physiological and biochemical index; correlation; gene expression

黑莓 (*Rubus* spp.) 是蔷薇科 (Rosaceae) 悬钩子属 (*Rubus* Linn.) 的经济林类小浆果植物, 在北美和欧洲已有数千年的种植和食用历史, 于 1986 年由江苏省中国科学院植物研究所首次引入国内, 具有生态适应性强、易栽培和产出早等优点<sup>[1]</sup>。黑莓鲜果柔软多汁, 深紫色, 富含色素, 风味醇美, 营养丰富<sup>[2]</sup>。除了含有多糖、可滴定酸、鞣花酸、氨基酸、矿物质和多种维生素, 还含有多酚、黄酮、花色苷和超氧化物歧化酶等抗氧化类成分, 具有抗氧化、提高免疫力、调节代谢和肠道菌群等作用<sup>[1,3-4]</sup>。

随着人民生活水平的提高, 日常水果的消费需求日趋增多, 而果实的生长发育是一个复杂的过程, 经历了外观形态特征、生理生化和基因层面的一系列变化, 主要包括外观色泽、鲜食口感、果实硬度、生物活性成分及其相关基因表达的变化等<sup>[5]</sup>。已有研究结果表明, 茄子 (*Solanum melongena* Linn.) 果实发育过程中果皮颜色由青变紫, 主要色素的含量变化与色素合成过程中相关基因的表达呈正相关关系<sup>[6]</sup>。葡萄 (*Vitis vinifera* Linn.) 果实发育过程中总糖含量呈上升趋势, 总酸含量呈先升后降的趋势<sup>[7]</sup>。西洋梨 (*Pyrus*

*communis* Linn.) 果实发育过程中总酚和总黄酮含量大部分呈下降趋势, 且晚熟梨的总酚含量比早熟梨高 30%~40%<sup>[8]</sup>。枣 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 果实发育过程中糖、酸代谢相关基因表达模式存在差异, 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶基因 *ZjPEPC1* 可能是影响可滴定酸代谢的主要因子<sup>[9]</sup>。由此可见, 果实发育过程中其外观色泽、营养物质含量及基因表达水平均存在动态变化。黑莓果实生长发育过程中的硬度变化<sup>[10]</sup>和品质形成规律<sup>[11]</sup>已有相关动态分析研究, 但缺乏对其中各项指标的相关性分析, 也未见相关基因调控机制的研究报道。

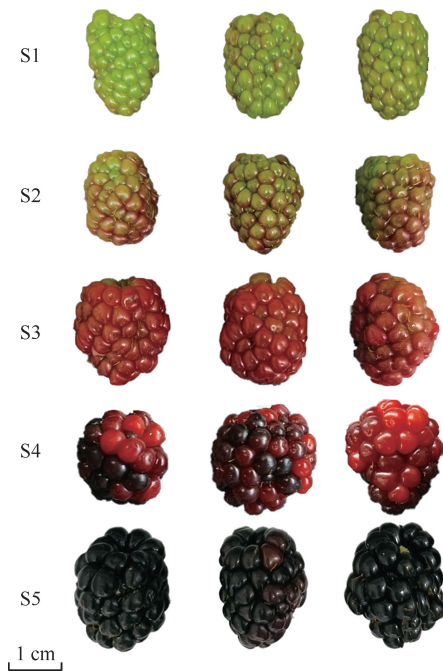
作者所在课题组前期研究发现黑莓品种 ‘Arapaho’ 在生产上表现优异且果实硬度较高<sup>[12]</sup>, 对其果实发育过程中抗氧化系统变化规律进行了初步探究, 发现在黑莓果实发育过程中并不是某一种酶或是某一种物质发挥了保护作用, 而是抗氧化酶系统和非酶系统相互协同作用<sup>[13]</sup>。鉴于此, 本研究以优良黑莓品种 ‘Arapaho’ 为研究对象, 探究其果实发育过程中外观形态、营养物质及基因表达的变化趋势, 再通过主成分分析和相关性分析选取能代表果实发育

动态规律的指标, 以期为黑莓等小浆果不同阶段果实中营养物质的提取、加工和药用价值的开发和利用奠定基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

黑莓品种 ‘Arapaho’ 的果实样品在 2023 年 6 月采集于江苏省中国科学院植物研究所的溧水区白马试验基地(北纬 31°36′、东经 119°11′); 种植土壤为酸性黏土(pH 5.52), 有机质含量 18.67 g · kg<sup>-1</sup>, 全氮含量 1.25 g · kg<sup>-1</sup>, 速效磷含量 4.83 mg · kg<sup>-1</sup>, 速效钾含量 94.21 mg · kg<sup>-1</sup>。根据果实呈现颜色进行不同发育时期的采样, 果实 95% 以上呈青色时为 S1 时期, 果实 50% 左右转为红色时进入 S2 时期, 果实 95% 以上转为红色时进入 S3 时期, 果实 50% 左右转为深紫色时进入 S4 时期, 果实 95% 以上呈深紫色时进入 S5 时期(图 1)。分别在 S1、S2、S3、S4 和 S5 时



S1: 果实 95% 以上呈青色 More than 95% of the fruits are cyan; S2: 果实 50% 左右转为红色 About 50% of the fruits turn red; S3: 果实 95% 以上转为红色 More than 95% of the fruits turn red; S4: 果实 50% 左右转为深紫色 About 50% of the fruits turn dark purple; S5: 果实 95% 以上呈深紫色 More than 95% of the fruits are dark purple.

图 1 黑莓果实不同发育时期的外观形态  
Fig. 1 Appearance and morphology at different developmental stages of blackberry (*Rubus* spp.) fruits

期采集同一植株东、西、南、北 4 个方向各 3 个果实混样, 设置 3 个生物学重复。

### 1.2 方法

1.2.1 果实表型指标测定 使用 FRU WR-18 便携式色差仪(深圳市威福光电科技有限公司)测定黑莓不同发育时期果实的外观颜色, 包括明亮度(L\*)、红绿相值(a\*)和黄蓝相值(b\*); 其中, a\* 值为正说明颜色偏红色, 反之则偏绿色; b\* 值为正说明颜色偏黄色, 反之则偏蓝色; 进一步计算颜色饱和度(C\*), 计算公式为  $C^* = (a^{*2} + b^{*2})^{1/2}$ [14]。使用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量果实的横径、纵径; 使用千分之一电子天平称量单果质量; 使用 GY-4 型果实硬度计(杭州大吉光电仪器有限公司)测定果实的硬度。

1.2.2 果实生理生化指标测定 取黑莓各发育时期果实 2 g 直接研磨, 吸取 0.5 mL 匀浆液, 使用 PAL-1 数显测糖仪(日本 Atago 公司)测定匀浆液内可溶性固形物含量; 取 2 g 各发育时期果实至研钵, 加入 8 mL 双蒸水研磨制成匀浆, 静置 20 min, 使用 pH 测定仪(杭州金迈仪器有限公司)测定上清液的 pH 值; 取上述上清液 5 mL, 加入 15 mL 双蒸水混匀, 采用酸碱电位滴定法[15], 使用 ZD-2 自动滴定仪(杭州金迈仪器有限公司)测定果实中可滴定酸含量; 使用 Folin-Ciocalteu 法[16]测定果实中总酚含量; 使用类黄酮含量检测商业化试剂盒(南京建成生物工程研究所)测定果实中类黄酮含量; 采用 pH 示差法[17]测定果实中花色苷含量。

1.2.3 果实总 RNA 的提取与反转录 使用通用植物总 RNA 快速提取试剂盒(北京百泰克生物技术有限公司)提取黑莓不同发育时期果实的总 RNA, 具体方法参照说明书; 使用 TaKaRa PrimeScript RT Master Mix(Perfect Real Time)试剂盒[宝日医生物技术(北京)有限公司]将不同果实样品的总 RNA 反转录成 cDNA。

1.2.4 实时荧光定量 PCR(RT-qPCR) 基于课题组已有的转录组数据[2], 在糖、酸代谢途径中查找差异表达基因, 筛选其中差异表达倍数在 2 倍以上的基因, 最终筛选到 3 个糖代谢相关基因: 蔗糖合成酶(sucrose synthase)基因 *RuSUS*、己糖激酶(hexokinase)基因 *RuHEK*、果糖激酶(fructokinase)基因 *RuFRK*; 3 个酸代谢相关基因: 乌头酸水合酶(aconitate hydratase)基因 *RuACO*、异柠檬酸脱氢酶(isocitrate dehydrogenase)基因 *RuIDH*、苹果酸脱氢酶

(malate dehydrogenase) 基因 *RuMDH*; 参考 Huang 等<sup>[18]</sup> 对黑莓花色苷代谢相关基因的研究结果, 挑选其中差异表达倍数较高的 5 个黄酮类化合物合成相关基因: 黄酮醇合成酶 (flavonol synthase) 基因 *RuFLS*、花色苷还原酶 (anthocyanin reductase) 基因 *RuANR*、无色花色苷还原酶 (leucoanthocyanidin reductase) 基因 *RuLAR*、转录因子 bHLH9 (transcription factor bHLH9) 基因 *RubHLH9*、转录因子 MYB8 (transcription factor MYB8) 基因 *RuMYB8*, 分别设计定量引物, 并以 *Ru18S* 为内参基因 (表 1) 进行 RT-qPCR。采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法<sup>[19]</sup> 计算基因相对表达量, 采用 TB Green Premix Ex Taq II (Tli RNaseH Plus) 试剂盒 [宝日医生物技术(北京)有限公司] 进行 RT-qPCR 反应。反应体系总体积 15.0  $\mu\text{L}$ ; TB Green Premix Taq II 荧光染料 7.5  $\mu\text{L}$ 、cDNA 模板 1.0  $\mu\text{L}$ 、上游和下游引物各 0.6  $\mu\text{L}$ 、ddH<sub>2</sub>O 5.3  $\mu\text{L}$ 。RT-qPCR 程序: 95  $^{\circ}\text{C}$

预变性 2 min; 95  $^{\circ}\text{C}$  变性 10 s、60  $^{\circ}\text{C}$  退火 10 s、72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 15 s、40 个循环。每个反应设置 3 个技术重复。

### 1.3 数据处理和分析

所有测得数据计算平均值和标准差。使用 IBM SPSS Statistics v.24.0 软件对数据进行统计和比较分析, 采用单因素方差 (one-way ANOVA) 分析和 Duncan's 多重比较对不同发育阶段果实性状进行比较和差异显著性分析 ( $P < 0.05$ ); 采用因子分析方法对测得的 14 个指标进行主成分分析, 并利用 Pearson 相关性分析方法分析这 14 个指标之间的相关性。使用 Origin 2021 软件绘图。

## 2 结果和分析

### 2.1 黑莓果实表型指标分析

黑莓果实不同发育时期的表型指标比较结果见表 2。结果显示: 从颜色参数看, 黑莓果实明亮度 ( $L^*$ ) 随着果实发育逐渐降低, 其中 S1 (果实 95% 以上呈青色) 时期的  $L^*$  值显著高于其余时期, S5 (果实 95% 以上呈深紫色) 时期的  $L^*$  值显著低于其余时期; S1 时期果实红绿相值 ( $a^*$ ) 为负, 其余时期为正, S3 (果实 95% 以上转为红色) 时期的  $a^*$  值最大, 且显著高于其余时期, 说明 S1 时期果实偏绿色, 后 4 个时期均偏红色, S3 时期最红。S4 (果实 50% 左右转为深紫色) 和 S5 2 个时期果实黄蓝相值 ( $b^*$ ) 为负, 且显著低于其余 3 个时期, 说明 S4 和 S5 时期果实偏蓝色, 同时期的  $a^*$  值为正、 $L^*$  值较低, 最终成熟的黑莓果实呈现深紫色。S1 和 S3 时期果实颜色饱和度 ( $C^*$ ) 显著高于其余时期, S5 时期果实  $C^*$  值显著低于其余

表 1 黑莓果实发育过程中关键基因的定量引物序列  
Table 1 Quantitative primer sequences of key genes during the development process of blackberry (*Rubus* spp.) fruits

基因 Gene	上游引物 Forward primer (5'→3')	下游引物 Reverse primer (5'→3')
<i>RuSUS</i>	ACTGCTACAAGCTCCAGACCCA	CACCGTGTCTGGCAAACCA
<i>RuHEK</i>	GAAGGCGAATGTCAGTGCT	CGTTGTTCTCTGCAGATGG
<i>RuFRK</i>	ATTTACCGCGCCCACTCCTC	GGTCGTGCACGGAGCCATT
<i>RuACO</i>	CAGCACAGCTCAGGCATGGA	TGCAACCAAAGCAGCTCCGA
<i>RuIDH</i>	GACTGCCGAAGCCGCTCTTA	GTGCCATTGGACTCTCTCCAC
<i>RuMDH</i>	AGTGGCCTCAAGGCAACGAC	GGAGCAAACGAAGCAGCTC
<i>RuFLS</i>	AGCTGCCGCGCAAGTTCATC	GACCACTGCTGTGGCTGAG
<i>RuANR</i>	GCTGTTGAAGTGGGTGGCTT	GGAGTGAGACTAGCACCAGCCA
<i>RuLAR</i>	GGAGTTCGGGCACGATCTGG	CCTGCTACGGCCAAAGAAGCA
<i>RubHLH9</i>	TGCAGGCTACTTCGATGCG	GTCCCGGCAATCTTCCAGCA
<i>RuMYB8</i>	GTGCCAACGCAACACACTC	GCTGCCACAGTTAGCCGTAG
<i>Ru18S</i>	ACGTCATCTCCGGCAAAGC	ACGACGAAGCTCGCAAGTACAC

表 2 黑莓果实不同发育时期的表型指标比较 ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Comparison on phenotypic indexes at different developmental stages of blackberry (*Rubus* spp.) fruits ( $\bar{X} \pm SD$ )<sup>1)</sup>

时期 Stage	颜色参数 Color parameter				横径/mm Horizontal diameter	纵径/mm Vertical diameter	单果质量/g Mass per fruit	硬度/( $\text{kg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ) Hardness
	$L^*$	$a^*$	$b^*$	$C^*$				
S1	35.65±4.60a	-2.58±2.08e	21.41±3.46a	21.62±3.64a	13.49±0.83d	18.65±1.06b	1.98±0.22d	15.89±0.70a
S2	26.16±5.36b	6.97±3.06c	10.06±6.16b	13.24±4.06b	14.74±0.52cd	19.38±1.34b	1.98±0.29d	15.48±2.10a
S3	24.40±1.69b	18.22±2.04a	10.26±3.12b	21.04±2.73a	16.10±1.91c	19.65±2.50b	2.94±0.49c	12.06±2.86b
S4	21.99±3.94b	11.99±2.98b	-2.92±2.14c	12.54±2.71b	18.03±1.14b	22.41±1.70a	4.10±0.50b	6.79±1.63c
S5	16.69±2.39c	4.04±2.24d	-0.39±2.17c	4.73±1.62c	20.33±1.12a	22.58±1.05a	4.62±0.53a	2.09±0.56d

<sup>1)</sup> S1: 果实 95% 以上呈青色 More than 95% of the fruits are cyan; S2: 果实 50% 左右转为红色 About 50% of the fruits turn red; S3: 果实 95% 以上转为红色 More than 95% of the fruits turn red; S4: 果实 50% 左右转为深紫色 About 50% of the fruits turn dark purple; S5: 果实 95% 以上呈深紫色 More than 95% of the fruits are dark purple.  $L^*$ : 明亮度 Lightness;  $a^*$ : 红绿相值 Red and green phase value;  $b^*$ : 黄蓝相值 Yellow and blue phase value;  $C^*$ : 颜色饱和度 Color saturation. 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ( $P < 0.05$ ).

时期,说明果实基本呈青色或红色时颜色较饱和,果实成熟后颜色饱和度较低。

结果(表 2)还显示:黑莓果实横径、纵径和单果质量随着果实发育总体呈升高的趋势,其中 S4 和 S5 时期的上述 3 个指标均显著高于前 3 个时期。果实硬度随着果实发育呈降低的趋势,其中,前 3 个时期的果实硬度显著高于后 2 个时期。

### 2.2 黑莓果实生理生化指标分析

2.2.1 糖和酸分析 结果(表 3)显示:黑莓果实可溶

性固形物含量在前 3 个时期维持在一个较低的水平,在 S4(果实 50%左右转为深紫色)和 S5(果实 95%以上呈深紫色)时期果实可溶性固形物含量显著升高,S5 时期的可溶性固形物含量最高,达到 11.37%。果实 pH 值随果实发育逐渐升高,且各时期间差异显著。果实可滴定酸含量随着果实发育逐渐降低,且各时期间总体差异显著,与果实 pH 值的测定结果相符。

2.2.2 总酚、类黄酮和花色苷含量分析 结果(表 3)还显示:S1(果实 95%以上呈青色)和 S2(果实 50%

表 3 黑莓果实不同发育时期的生理生化指标比较( $\bar{X}\pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 3 Comparison on physiological and biochemical indexes at different developmental stages of blackberry (*Rubus* spp.) fruits ( $\bar{X}\pm SD$ )<sup>1)</sup>

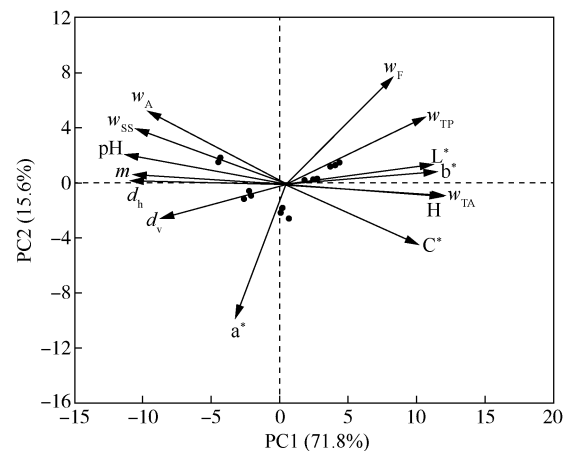
时期 Stage	可溶性固形物含量/% Soluble solid content	pH 值 pH value	可滴定酸含量/% Titratable acid content	总酚含量/(mg·g <sup>-1</sup> ) Total phenols content	类黄酮含量/(mg·g <sup>-1</sup> ) Flavonoid content	花色苷含量/(mg·g <sup>-1</sup> ) Anthocyanin content
S1	5.42±0.19c	2.70±0.01e	34.50±0.50a	6.18±0.20a	2.44±0.06a	0.07±0.01e
S2	5.60±0.28c	2.86±0.01d	30.00±1.00b	6.12±0.11a	1.49±0.24b	0.21±0.01d
S3	5.92±0.50c	2.89±0.01c	27.00±1.32c	2.71±0.01b	0.82±0.08c	0.31±0.03c
S4	7.90±0.47b	3.14±0.01b	25.67±1.01c	2.15±0.06c	0.69±0.04c	1.36±0.09b
S5	11.37±1.02a	3.40±0.01a	17.92±0.14d	2.73±0.03b	1.33±0.08b	6.03±0.07a

<sup>1)</sup> S1: 果实 95%以上呈青色 More than 95% of the fruits are cyan; S2: 果实 50%左右转为红色 About 50% of the fruits turn red; S3: 果实 95%以上转为红色 More than 95% of the fruits turn red; S4: 果实 50%左右转为深紫色 About 50% of the fruits turn dark purple; S5: 果实 95%以上呈深紫色 More than 95% of the fruits are dark purple. 同列中不同的小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ( $P<0.05$ ).

左右转为红色)时期黑莓果实总酚含量显著高于其余时期,S1 时期的总酚含量最高(6.18 mg·g<sup>-1</sup>),S4 时期的总酚含量最低(2.15 mg·g<sup>-1</sup>)。果实类黄酮含量的变化趋势与总酚含量类似,均为先降低后升高,S1 时期的类黄酮含量最高(2.44 mg·g<sup>-1</sup>),S4 时期的类黄酮含量最低(0.69 mg·g<sup>-1</sup>),二者差异显著。果实花色苷含量在各时期间差异显著,前 3 个时期含量较低(0.07~0.31 mg·g<sup>-1</sup>),S4 时期显著升高(1.36 mg·g<sup>-1</sup>),S5 时期的花色苷含量最高(6.03 mg·g<sup>-1</sup>)。

### 2.3 主成分分析

对黑莓果实表型和生理生化指标进行主成分分析,结果见图 2。结果显示:前 2 个主成分的累计贡献率达到 87.4%,这 2 个主成分具有代表性,可以用于进一步的分析。第 1 主成分的贡献率为 71.8%,其中,12 个指标具有较高的载荷,横径、纵径、单果质量、可溶性固形物含量、pH 值和花色苷含量有较高的负载荷,分别为 -0.939、-0.758、-0.919、-0.908、-0.972 和 -0.833,说明第 1 主成分与这 6 个指标呈负相关;明亮度(L\*)、黄蓝相值(b\*)、颜色饱和度



L\*: 明亮度 Lightness; a\*: 红绿相值 Red and green phase value; b\*: 黄蓝相值 Yellow and blue phase value; C\*: 颜色饱和度和 Color saturation;  $d_h$ : 横径 Horizontal diameter;  $d_v$ : 纵径 Vertical diameter; m: 单果质量 Mass per fruit; H: 硬度 Hardness;  $w_{SS}$ : 可溶性固形物含量 Soluble solid content; pH: pH 值 pH value;  $w_{TA}$ : 可滴定酸含量 Titratable acid content;  $w_{TP}$ : 总酚含量 Total phenols content;  $w_F$ : 类黄酮含量 Flavonoid content;  $w_A$ : 花色苷含量 Anthocyanin content. 图中圆点表示样本的分布情况 The dots in figure represent the distribution of samples. 括号中的百分数为贡献率 The percentages in parentheses are the contribution rates.

图 2 黑莓果实表型和生理生化指标的主成分分析  
Fig. 2 Principal component analysis on phenotypic and physiological and biochemical indexes of blackberry (*Rubus* spp.) fruits

( $C^*$ )、硬度、可滴定酸含量和总酚含量有较高的正载荷,分别为0.888、0.915、0.800、0.940、0.955和0.844,说明第1主成分与这6个指标呈正相关。12个指标中pH值和可滴定酸含量的载荷绝对值较大,均在0.95以上。第2主成分的贡献率为15.6%,红绿相值( $a^*$ )有较高的负载荷(-0.890),类黄酮含量有较高的正载荷(0.718),说明第2主成分与 $a^*$ 值呈负相关,与类黄酮含量呈正相关。通过主成分分析筛选出pH值、可滴定酸含量和红绿相值3个能代表果实发育动态规律的指标。

## 2.4 相关性分析

对黑莓果实的14个指标进行相关性分析,结果见表4。结果显示:黑莓果实表型指标与生理生化指标间多数呈显著或极显著相关。横径、纵径、单果质量、可溶性固形物含量、pH值和花色苷含量两两之间呈显著或极显著正相关性,且均与硬度和可滴定酸含量呈极显著负相关。总酚含量与类黄酮含量呈极显著正相关,说明在黑莓果实发育过程中,这2个指标的变化规律是一致的。可滴定酸含量与总酚含量呈极显著正相关,与类黄酮含量呈显著正相关。推测可

表4 黑莓果实表型和生理生化指标间的相关系数<sup>1)</sup>

Table 4 Coefficient of correlation between phenotypic and physiological and biochemical indexes of blackberry (*Rubus* spp.) fruits<sup>1)</sup>

指标 Index	相关系数 Coefficient of correlation												
	$L^*$	$a^*$	$b^*$	$C^*$	$d_h$	$d_v$	$m$	H	$w_{SS}$	pH	$w_{TA}$	$w_{TP}$	$w_F$
$a^*$	-0.382												
$b^*$	0.821 **	-0.309											
$C^*$	0.714 **	0.142	0.828 **										
$d_h$	-0.769 **	0.307	-0.791 **	-0.664 **									
$d_v$	-0.633 *	0.324	-0.716 **	-0.558 *	0.625 *								
$m$	-0.758 **	0.225	-0.823 **	-0.672 **	0.950 **	0.596 *							
H	0.768 **	-0.218	0.812 **	0.697 **	-0.947 **	-0.648 **	-0.918 **						
$w_{SS}$	-0.742 **	-0.034	-0.772 **	-0.841 **	0.864 **	0.616 *	0.846 **	-0.888 **					
pH	-0.848 **	0.126	-0.877 **	-0.876 **	0.906 **	0.682 **	0.895 **	-0.906 **	0.955 **				
$w_{TA}$	0.871 **	-0.287	0.815 **	0.774 **	-0.895 **	-0.646 **	-0.837 **	0.881 **	-0.908 **	-0.956 **			
$w_{TP}$	0.740 **	-0.632 *	0.790 **	0.411	-0.806 **	-0.767 **	-0.794 **	0.829 **	-0.611 *	-0.711 **	0.745 **		
$w_F$	0.725 **	-0.799 **	0.704 **	0.318	-0.545 *	-0.670 **	-0.502	0.501	-0.302	-0.495	0.562 *	0.819 **	
$w_A$	-0.665 **	-0.120	-0.640 *	-0.805 **	0.810 **	0.515 *	0.776 **	-0.822 **	0.955 **	0.914 **	-0.889 **	-0.485	-0.154

<sup>1)</sup>  $L^*$ : 明亮度 Lightness;  $a^*$ : 红绿相值 Red and green phase value;  $b^*$ : 黄蓝相值 Yellow and blue phase value;  $C^*$ : 颜色饱和度 Color saturation;  $d_h$ : 横径 Horizontal diameter;  $d_v$ : 纵径 Vertical diameter;  $m$ : 单果质量 Mass per fruit; H: 硬度 Hardness;  $w_{SS}$ : 可溶性固形物含量 Soluble solid content; pH: pH值 pH value;  $w_{TA}$ : 可滴定酸含量 Titratable acid content;  $w_{TP}$ : 总酚含量 Total phenols content;  $w_F$ : 类黄酮含量 Flavonoid content;  $w_A$ : 花色苷含量 Anthocyanin content. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

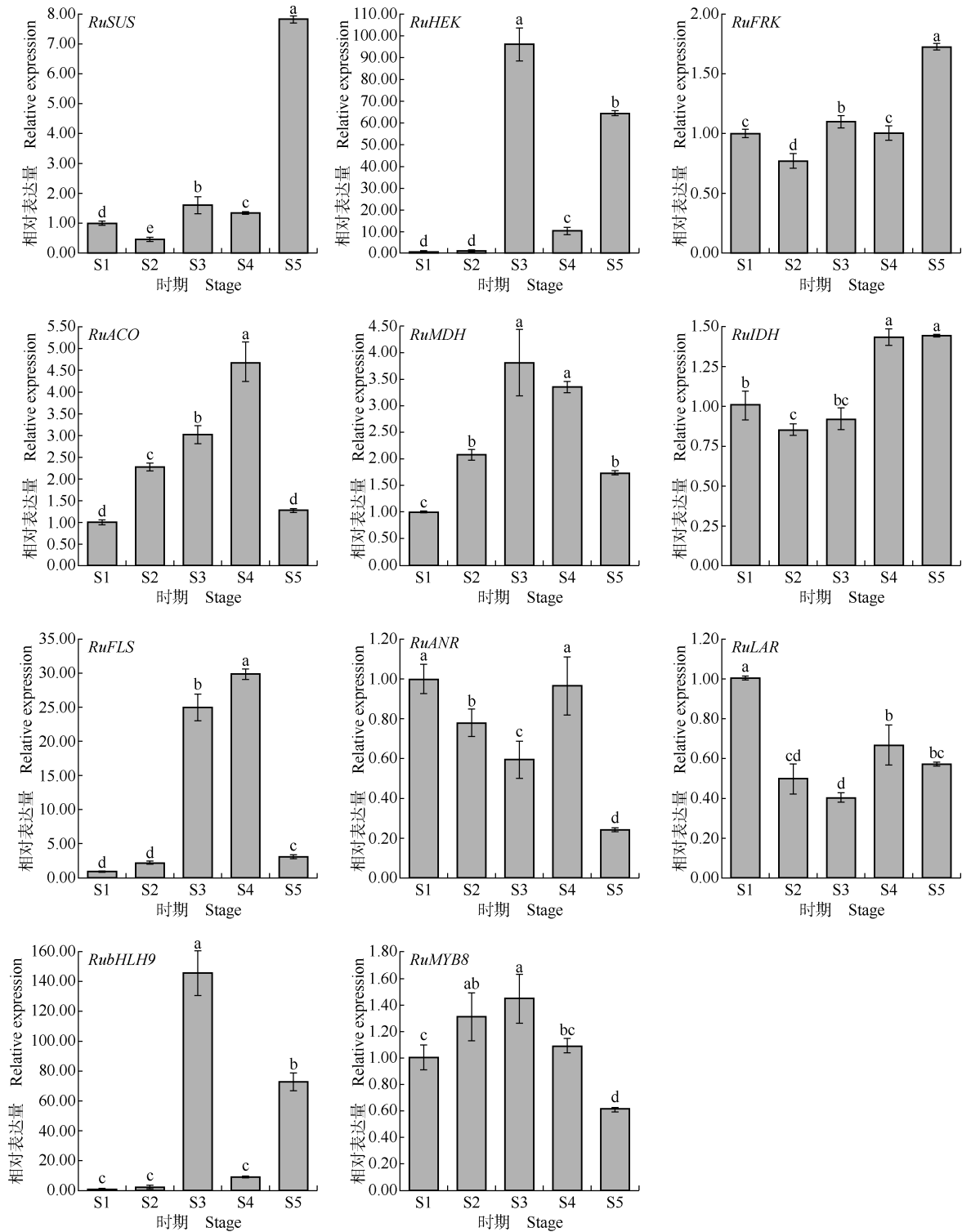
滴定酸含量能影响黑莓果实中总酚、类黄酮和花色苷的含量。

## 2.5 基因表达分析

根据课题组已有的转录组数据,筛选出11个与果实品质相关的基因,包括参与糖代谢、酸代谢和黄酮类化合物合成的重要基因,这11个基因在黑莓果实不同发育时期的表达水平见图3。结果显示:3个糖代谢相关基因中, $RuSUS$ 和 $RuFRK$ 均在S5(果实95%以上呈深紫色)时期的相对表达量最高,且显著高于其余时期; $RuHEK$ 的相对表达量在S3(果实95%以上转为红色)时期最高,S5时期的相对表达量次之,均显著高于其余3个时期。3个酸代谢相关基因中, $RuACO$ 和 $RuMDH$ 的相对表达量随着果实发育

呈先升高后降低的趋势, $RuACO$ 在S4(果实50%左右转为深紫色)时期的相对表达量最高,而 $RuMDH$ 在S3时期的相对表达量最高,且总体显著高于其余时期; $RuIDH$ 在S4和S5时期的相对表达量显著高于其余时期,但相较于 $RuACO$ 和 $RuMDH$ , $RuIDH$ 的相对表达量变幅较小,最高和最低相对表达量间仅相差1.69倍。

5个黄酮类化合物合成相关基因中, $RuFLS$ 的相对表达量随着果实发育呈先升高后降低的趋势,在S4时期的相对表达量最高,且显著高于其余时期; $RuANR$ 和 $RuLAR$ 的相对表达量变化趋势一致,随着果实发育呈“降低—升高—降低”的趋势,在S1(果实95%以上呈青色)时期的相对表达量均最高,其中,



S1: 果实 95% 以上呈青色 More than 95% of the fruits are cyan; S2: 果实 50% 左右转为红色 About 50% of the fruits turn red; S3: 果实 95% 以上转为红色 More than 95% of the fruits turn red; S4: 果实 50% 左右转为深紫色 About 50% of the fruits turn dark purple; S5: 果实 95% 以上呈深紫色 More than 95% of the fruits are dark purple. 图中不同小写字母表示基因相对表达量在不同时期差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in figures indicate the significant differences ( $P < 0.05$ ) in gene relative expression between different stages.

图 3 黑莓果实不同发育时期糖代谢、酸代谢和黄酮类化合物合成相关基因的表达水平

Fig. 3 Expression levels of genes related to sugar metabolism, acid metabolism, and flavonoids synthesis at different developmental stages of blackberry (*Rubus* spp.) fruits

*RuANR* 在 S4 时期的相对表达量与 S1 时期无显著差异,而 *RuLAR* 在 S1 时期的相对表达量与其余时期均差异显著。*RubHLH9* 的相对表达量变幅较大,在 S3 时期的相对表达量最高,在 S1 时期的相对表达量最低,二者间相差 144.98 倍,在 S5 时期的相对表达量仅次于 S3 时期,是 S1 时期的 72.48 倍;*RuMYB8* 的相对表达量随着果实发育呈先升高后降低的趋势,在 S3 时期的相对表达量最高,且总体显著高于其余时期。

### 3 讨 论

果实是植物的储存器官,通过根、茎和叶等器官可向果实运送营养物质,外观变化是果实整个发育过程中最直观的表现<sup>[20-21]</sup>。鲜食水果的果实大小、口感和颜色等性状对消费者的选购具有重要参考作用<sup>[20]</sup>。本研究结果显示:总体上看,黑莓果实的横径、纵径和单果质量随果实发育逐渐升高,在 S3(果实 95% 以上转为红色)至 S5(果实 95% 以上呈深紫色)时期单果质量增幅较大,这可能是由于黑莓果实发育经过第 1 个转色期后以果实鲜质量增加为主,而后进入小核果不断膨大和营养物质积累的过程,这是黑莓果实质量增长最快的阶段<sup>[11]</sup>。此外,从黑莓果实发育过程中的外观颜色看,明亮度( $L^*$ )和黄蓝相值( $b^*$ )逐渐降低,红绿相值( $a^*$ )呈先升高后降低的趋势,符合果实外观从青绿色到深紫色转变的现象。硬度是园艺果实重要的育种目标性状,番茄(*Solanum lycopersicum* Linn.) 杂交后代果实的硬度与横径和单果质量呈负相关<sup>[22]</sup>;张春红等<sup>[10]</sup>在对黑莓品种‘Chester’和‘Kiowa’果实硬度动态分析中也得出了相似的结论。本研究中,硬度与横径、纵径和单果质量均呈极显著负相关。说明随着果实发育,黑莓果实逐渐变软。此外,本研究通过主成分分析筛选出 pH 值、可滴定酸含量和红绿相值是最能代表黑莓果实发育动态规律的指标。

果实在发育过程中会发生大量的生理生化反应,果实中代谢物含量的差异会造成果实表型的差异<sup>[5]</sup>。果实中可溶性固形物包括可溶性的糖、酸、维生素、矿物质等,其含量是衡量水果风味和品质的重要指标<sup>[21]</sup>。黑莓果实中可溶性固形物含量随着果实发育逐渐升高,符合一般水果中可溶性固形物的积累规律,说明黑莓果实的风味及营养价值随着果实发育

不断提高。本研究发现,随着黑莓果实发育,可滴定酸含量逐渐降低。而有研究发现有机酸在葡萄果实的发育过程中逐渐积累,在进入成熟阶段后有机酸含量才出现下降<sup>[7]</sup>,这种不同的动态趋势可能是物种或酸的种类差异导致。

酚类化合物是芳香族化合物,也是果实中普遍存在的次级代谢物,类黄酮和花色苷是水果中最常见的酚类化合物,具有抗氧化、抗炎和抗癌等功效<sup>[5]</sup>。黑莓果实发育过程中的总酚和类黄酮含量在 S1(果实 95% 以上呈青色)至 S4(果实 50% 左右转为深紫色)时期呈降低的趋势,但在 S5 时期有所回升;而花色苷含量呈升高趋势。其他浆果如草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.)<sup>[23]</sup>和蓝莓(*Vaccinium* spp.)<sup>[24]</sup>等的总酚含量在果实发育过程中呈“V”型变化,花青素含量则在果实发育最后阶段大量积累,与本研究结果类似。这是因为花色苷也属于酚类化合物,成熟期大量积累的花色苷使得随着果实发育而不断降低的酚类化合物含量有所回升。而在悬钩子属掌叶覆盆子(*Rubus chingii* Hu)果实发育过程中,总酚和类黄酮含量持续降低<sup>[25]</sup>,这与本文结果存在一定差异。这可能是由于二者颜色变化的原因不同,掌叶覆盆子果实的红色更多来源于胡萝卜素,而黑莓果实的颜色变化来源于最后 2 个时期果实内花色苷等快速积累。花色苷是黄酮类化合物代谢途径的下游产物,下游产物的迅速积累说明上游底物的合成量势必增加,使得上游黄酮类化合物的合成分支能获得更多的底物,类黄酮含量也略有增加。

蔗糖合成酶和果糖激酶分别是 2 种糖代谢途径的关键酶,蔗糖合成酶是植物体内蔗糖代谢的关键酶,能可逆的将蔗糖分解为果糖和葡萄糖<sup>[26]</sup>。果糖激酶是己糖代谢的关键酶之一,催化果糖磷酸化,是果糖代谢的起点<sup>[27]</sup>。黑莓果实发育后期(S5 时期)可溶性固形物含量显著增加,且增幅较大,可能与 *RuSUS* 和 *RuFRK* 在 S5 时期的高表达水平有关。有研究表明:苹果(*Malus pumila* Mill.)果实中过量表达 *MdFRK2* 会导致 *SUS* 的表达上调<sup>[28]</sup>,本研究也发现 *RuSUS* 和 *RuFRK* 在黑莓果实发育过程中的变化趋势趋于一致,均呈“降低—升高—降低—升高”的趋势,说明这 2 个基因间可能存在关联,具体是否存在互作有待进一步实验验证。异柠檬酸脱氢酶和顺乌头酸酶均是参与柠檬酸降解的关键酶,*IDH* 往往负向调控柠檬酸的合成,如花皮金橘(*Fortunella crassifolia*

Swingle) 中 *IDH* 的高表达会导致柠檬酸含量降低<sup>[29]</sup>。顺乌头酸酶与柠檬酸含量的相关性则在物种间差异较大, 如甜瓜 (*Cucumis melo* Linn.) 中乌头酸水合酶 (ACO) 活性与柠檬酸含量正相关<sup>[30]</sup>, 荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 果实中 ACO 的表达水平与柠檬酸含量变化趋势一致<sup>[31]</sup>, 而在 *Passiflora edulis* f. *edulis* 果实中, ACO 活性与柠檬酸含量呈显著负相关<sup>[32]</sup>。本研究结果显示: *RuACO* 在黑莓果实发育前 4 个时期的相对表达量持续升高, 而可滴定酸含量持续降低, 说明 *RuACO* 的表达水平与黑莓可滴定酸含量负相关。尽管 *RuACO* 的相对表达量在 S5 时期大幅下降, 但 *RuIDH* 的相对表达量维持在一个高表达水平。已有研究证明 *IDH* 的相对表达量与柠檬酸含量呈负相关关系<sup>[33]</sup>。高表达的 *RuIDH* 可能是黑莓果实可滴定酸含量持续降低的原因。前期作者所在课题组在另外 2 个黑莓品种 ‘Chester’ 和 ‘Hull’ 的果实发育过程中也检测了参与黄酮类化合物合成相关基因的表达水平<sup>[18]</sup>。本研究中, 随着黑莓果实发育, *RuFLS* 的相对表达量呈先升高后降低的趋势, 与之前的结果<sup>[18]</sup>一致; 而 *RuANR* 和 *RuLAR* 的相对表达量呈“降低—升高—降低”的趋势, 与之前的结果<sup>[18]</sup>有明显差异。推测 *RuFLS* 在黑莓果实中的表达模式和作用机制是保守的。*RuANR* 和 *RuLAR* 是参与原花青素 (PA) 合成的关键基因, 这 2 个基因参与的原花青素合成与花色苷合成存在竞争关系<sup>[34]</sup>, 与 S5 时期这 2 个基因的相对表达量降低, 而花色苷含量在此时期急剧升高的现象相吻合。综合 *RubHLH9* 的表达模式以及类黄酮和花青素的含量变化趋势分析, *RubHLH9* 不是调控黄酮类化合物合成的主效因子。*RuMYB8* 表达水平的变化趋势和类黄酮含量的变化趋势相反, 推测该基因的表达可能负向调控黄酮类化合物的合成。上述分析结果表明: 黑莓果实中糖代谢、酸代谢、黄酮类化合物合成相关基因的表达水平对果实中营养物质的积累具有重要的影响。

## 4 结 论

黑莓果实发育 S1 (果实 95% 以上呈青色) 时期的明亮度 ( $L^*$ )、黄蓝相值 ( $b^*$ )、颜色饱和度 ( $C^*$ )、硬度、可滴定酸含量、总酚含量、类黄酮含量最高, 果实发育至 S5 (果实 95% 以上呈深紫色) 时期的横径、纵径、单果质量、可溶性固形物含量、pH 值和花色苷含

量最高; 主成分分析筛选出 pH 值、可滴定酸含量和红绿相值 ( $a^*$ ) 3 个能代表果实发育动态规律的指标。黑莓果实表型指标与生理生化指标间多数呈显著或极显著相关, 随着果实发育, 果实逐渐变软, 且可滴定酸含量可能影响黑莓果实中总酚、类黄酮和花色苷的含量。此外, 糖代谢、酸代谢和黄酮类化合物合成相关基因的表达模式存在差异, 说明这些相关基因的表达和调控共同影响了黑莓果实发育过程中营养物质的积累。*RuSUS* 和 *RuFRK* 可能是黑莓糖代谢的关键基因, 可正向调控黑莓果实的糖类代谢, 增加糖类含量; *RuACO* 和 *RuIDH* 可能是黑莓有机酸代谢的关键基因, 可负向调控黑莓果实有机酸的积累; *RuANR* 和 *RuLAR* 参与的原花青素合成与花色苷合成存在竞争关系; *RuMYB8* 的表达水平与类黄酮含量存在相反的变化趋势, 可能负向调控黄酮类化合物的合成。综上所述, 黑莓果实的外观形态及风味评价应综合考虑果实中糖、酸、黄酮类化合物的含量及其相互作用以及相关基因的表达水平<sup>[20,24]</sup>, 这可为黑莓果实的品质改良提供不同的思路。

## 参考文献:

- [1] 吴文龙, 李维林, 闫连飞, 等. 黑莓引种栽培与利用[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2010: 1-2.
- [2] WU Y Q, ZHANG C H, HUANG Z J, et al. Integrative analysis of the metabolome and transcriptome provides insights into the mechanisms of flavonoid biosynthesis in blackberry [J]. Food Research International, 2022, 153: 110948.
- [3] DU L L, LÜ H, CHEN Y, et al. Blueberry and blackberry anthocyanins ameliorate metabolic syndrome by modulating gut microbiota and short-chain fatty acids metabolism in high-fat diet-fed C57BL/6J mice [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71: 14649-14665.
- [4] ZANNOU O, KOCA I. Greener extraction of anthocyanins and antioxidant activity from blackberry (*Rubus* spp) using natural deep eutectic solvents [J]. LWT-Food Science and Technology, 2022, 158: 113184.
- [5] HUANG X, WU Y Q, ZHANG S S, et al. Variation in bioactive compounds and antioxidant activity of *Rubus* fruits at different developmental stages [J]. Foods, 2022, 11(8): 1169.
- [6] 谭 枫, 肖 凯, 刘晓慧, 等. 茄子果实生长发育过程中果皮主要色素含量的变化及相关基因表达分析 [J]. 福建农业学报, 2023, 38(2): 158-165.
- [7] 郭 权, 郭印山, 郭修武. 葡萄果实发育过程中糖酸含量的动态变化 [J]. 新疆农业科学, 2022, 59(7): 1680-1689.
- [8] BUCCHINI A, SCOCCIANTI V, RICCI D, et al. Cocomerina pear: an old and rare fruit with red pulp. Analysis of phenolic content and

- antioxidant/anti-inflammatory capacity[J]. *CyTA-Journal of Food*, 2016, 14(4): 518-522.
- [9] 王羊, 邓倩, 邓群仙, 等. ‘蜀脆枣’果实发育过程中糖酸代谢相关基因表达分析[J]. *西北农业学报*, 2022, 31(7): 876-885.
- [10] 张春红, 吴文龙, 闫连飞, 等. 不同硬度类型黑莓果实生长发育动态分析[J]. *经济林研究*, 2014, 32(4): 88-93.
- [11] 赵慧芳, 吴文龙, 李维林, 等. 黑莓 Hull、Chester 果实生长及品质形成过程的分析[J]. *食品安全质量检测学报*, 2015, 6(8): 3199-3204.
- [12] ZHANG C H, XIONG Z H, YANG H Y, et al. Changes in pericarp morphology, physiology and cell wall composition account for flesh firmness during the ripening of blackberry (*Rubus* spp.) fruit[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 250: 59-68.
- [13] 杨海燕, 张春红, 吴文龙, 等. 黑莓果实发育过程中抗氧化系统变化规律研究[J]. *北方园艺*, 2014(16): 13-17.
- [14] VOSS D H. Relating colorimeter measurement of plant color to the *Royal Horticultural Society Colour Chart* [J]. *HortScience*, 1992, 27(12): 1256-1260.
- [15] 刘梦月, 王文辉, 杜艳民, 等. 1-MCP 处理对秋月梨采后品质及生理的影响[J]. *中国果树*, 2023(9): 16-20.
- [16] ZAWAWI N, CHONG P J, TOM N N M, et al. Establishing relationship between vitamins, total phenolic and total flavonoid content and antioxidant activities in various honey types [J]. *Molecules*, 2021, 26(15): 4399.
- [17] CHENG F R, CUI H X, FANG J L, et al. Content determination of functional composition and antioxidant activity from six purple plants[J]. *Pharmacognosy Magazine*, 2021, 17(74): 342-347.
- [18] HUANG X, WU Y Q, ZHANG S S, et al. Variation in antioxidant enzyme activity and key gene expression during fruit development of blackberry and blackberry-raspberry hybrids[J]. *Food Bioscience*, 2023, 54: 102892.
- [19] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  method[J]. *Methods*, 2001, 25: 402-408.
- [20] GOLDENBERG L, YANIV Y, PORAT R, et al. Mandarin fruit quality: a review [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2018, 98(1): 18-26.
- [21] 李艳婷, 周铮, 黄冬华, 等. 翠冠梨果不同部位可溶性固形物及硬度测定比较研究[J]. *中国南方果树*, 2022, 51(3): 148-152.
- [22] 李景富, 何艳龙, 尚娜, 等. 番茄果实硬度与多个性状间相关分析及通径分析[J]. *东北农业大学学报*, 2016, 47(5): 1-8.
- [23] LEE C, LEE J, LEE J. Relationship of fruit color and anthocyanin content with related gene expression differ in strawberry cultivars during shelf life[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 301: 111109.
- [24] LI X B, JIN L, PAN X H, et al. Proteins expression and metabolite profile insight into phenolic biosynthesis during highbush blueberry fruit maturation [J]. *Food Chemistry*, 2019, 290: 216-228.
- [25] LI X B, SUN J, CHEN Z, et al. Characterization of carotenoids and phenolics during fruit ripening of Chinese raspberry (*Rubus chingii* Hu) [J]. *RSC Advances*, 2021, 11: 10804.
- [26] BUNGARUANG L, GUTMANN A, NIDETZKY B. Leloir glycosyltransferases and natural product glycosylation: biocatalytic synthesis of the C-glucoside nothofagin, a major antioxidant of redbush herbal tea[J]. *Advanced Synthesis and Catalysis*, 2013, 355: 2757-2763.
- [27] GRANOT D, KELLY G, STEIN O, et al. Substantial roles of hexokinase and fructokinase in the effects of sugars on plant physiology and development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(3): 809-819.
- [28] SU J, ZHANG C X, ZHU L C, et al. *MdFRK2*-mediated sugar metabolism accelerates cellulose accumulation in apple and poplar [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2021, 14: 137.
- [29] WEI Q J, MA Q L, ZHOU G F, et al. Identification of genes associated with soluble sugar and organic acid accumulation in ‘Huapi’ kumquat (*Fortunella crassifolia* Swingle) via transcriptome analysis [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(10): 4321-4331.
- [30] TANG M, BIE Z L, WU M Z, et al. Changes in organic acids and acid metabolism enzymes in melon fruit during development [J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 123: 360-365.
- [31] LIAO H Z, LIN X K, DU J J, et al. Transcriptomic analysis reveals key genes regulating organic acid synthesis and accumulation in the pulp of *Litchi chinensis* Sonn. cv. Feizixiao [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 303: 111220.
- [32] ZHANG X X, WEI X X, ALI M M, et al. Changes in the content of organic acids and expression analysis of citric acid accumulation-related genes during fruit development of yellow (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*) and purple (*Passiflora edulis* f. *edulis*) passion fruits [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(11): 5765.
- [33] 吕雅楠. 采后黄冠梨有机酸变化及代谢酶调控研究 [D]. 天津: 天津大学, 2011: 43-44.
- [34] LI H, TIAN J, YAO Y Y, et al. Identification of leucoanthocyanidin reductase and anthocyanidin reductase genes involved in proanthocyanidin biosynthesis in *Malus crabapple* plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 141-151.

(责任编辑: 郭严冬)