

红皮梨资源及红色发育分子机制的研究

周 军<sup>1</sup>, 辛培尧<sup>1</sup>, 许玉兰<sup>1</sup>, 陶 磅<sup>2</sup>, 舒 群<sup>2</sup>

(1. 西南林学院 西南山地森林资源保育与利用省部共建教育部重点实验室 云南 昆明 650224; 2. 云南省农业科学院 园艺研究所, 云南 昆明 650205)

摘 要: 综述了我国红皮的种质资源的收集、利用和研究现状, 并对红皮梨红色发育的分子机制研究进行阐述。

关键词: 红皮梨; 资源; 红色发育; 分子机制

中图分类号: S 661.2 文献标识码: A 文章编号: 1001—0009(2010)06—0213—06

我国是梨属植物的中心发源地之一, 全世界梨属植物约 30 多种, 原产我国的就有 12 种, 品种达 1 600 多个<sup>[1]</sup>, 因此品种资源相当丰富, 其中我国生产上主要栽培的有白梨系统、沙梨系统、新疆梨系统和秋子梨系统等。就果实的颜色而言, 可分绿、黄绿、黄、褐色和红色 5 种, 尤以红色品种最少。近几十年来, 人们对红色梨的栽培和育种越来越重视, 世界各国先后开展了红皮梨的育种工作, 但育种工作的前提是要具有红皮梨的种质资源。随着梨种质资源收集和保存工作的不断深入, 越来越多的红皮梨资源被发掘认识。截止目前, 先后在我国云、贵、川高原地区相继发现了较多的红皮梨资源, 但多以野生或半野生状态存在, 其主要分布在云南的楚雄和大理地区以及四川的凉山和雅安等地区。因此为改变梨果市场黄色梨一统天下, 色调单一的局面, 合理保护、开发和利用我国特有的红皮梨种质资源是梨树工作者目前面临的一项艰巨的任务。现将我国红皮梨资源分布情况及红皮梨红色发育调控研究现状概述如下。

1 我国特有的红皮梨资源

目前我国发现的红皮梨资源主要集中分布在西部地区, 其次为华北和东北地区。西部地区最具有代表性的是云南省。目前云南省农科院园艺所发现并收集保存云南地方红皮梨种质资源 14 份, 其着色面积大于 1/3 果面, 性状稳定, 是我国特有的红皮梨种质资源<sup>[2]</sup> (见表 1、2)。在我国华北的燕山地区、渤海湾地区以及新疆也有红皮梨资源的分布, 如河北的红霄梨、燕山红梨, 辽宁的红南果梨和新疆的库尔勒香梨等(见表 3)<sup>[3-5]</sup>。

另外, 从梨的分属情况来看, 国内过去记载的红色梨品种主要集中在秋子梨、新疆梨、西洋梨和白梨等系

统中。随着对我国梨属资源的深入调查, 在砂梨资源中发现了珍贵的红皮梨类型。砂梨系统中的红色梨主要分布在云南及四川南部, 以云南的‘火把梨’最为著名<sup>[2-5]</sup>。

表 1 云南的红皮梨资源

名称	产地	海拔高度/ m	种或品种
红皮川梨	云南宁蒗	2 800	川梨
红皮砂梨	云南富宁县	1 200	砂梨
巍山红雪梨	云南巍山县西山	2 100~2 300	砂梨栽培品种
巍山冬雪梨	云南巍山县西山	2 100~2 300	砂梨栽培品种
巍山秤砣梨	云南巍山县鼠街		砂梨栽培品种
火把梨	云南广泛分布		砂梨栽培品种
秋火把梨	云南丽江	1 800~2 300	砂梨栽培品种
弥渡(祥云)	云南弥渡县东山、		
小红梨	祥云县西山	1 800~2 100	砂梨栽培品种
弥渡香酥梨	云南弥渡县东山	1 800~2 100	砂梨栽培品种
漾濞玉香梨	云南漾濞县西山	1 800~2 100	砂梨栽培品种
红水扁梨	云南晋宁、玉溪	1 800~2 100	砂梨栽培品种
巍宝梨	云南巍山县鼠街		砂梨栽培品种
砚山红香酥梨	云南砚山(亚热带地区)	1 400~1 600	砂梨栽培品种
文山红雪梨	云南文山县(亚热带地区)	1 300~1 400	砂梨栽培品种

表 2 云南红皮梨的品质

名称	着色面积 (占果面比例)	平均单 果重/ g	可溶性固 形物含量 %
红皮川梨	鲜红色, 面积在 2/3 以上, 果径 0.8 cm×1.2 cm		
红皮砂梨	淡红或红色, 面积 1/2 果径: 3~4 cm		
巍山红雪梨	阳面大部分着红色晕	300	10. 12
巍山冬雪梨	阳面大部分着红色	300	11. 2~12. 3
巍山秤砣梨	全果着红色晕	250	11. 15~13. 15
火把梨	大部分着鲜红色	200	
秋火把梨	阳面大部分着鲜红色	240	12. 15
弥渡(祥云)			
小红梨	果面大部分着红色晕	150	11
弥渡香酥梨	3/4 以上果面着紫红色	80~100	11
漾濞玉香梨	1/2 以上果面着红色		12~14
红水扁梨	1/2 以上果面着鲜红色	120~140	10
巍宝梨	果皮 2/3 以上着鲜红色	170	
砚山红香酥梨	80% 以上果面着鲜红色或暗红色	150	13~14
文山红雪梨	果面 80% 以上着鲜红色晕	156	13. 15

第一作者简介: 周军(1962-), 男, 宁夏中宁人, 硕士, 教授, 研究方向为果树基因工程。  
基金项目: 省部共建教育部重点实验室科研专项资金资助项目。  
收稿日期: 2010—01—29

2 我国的红皮梨育种进展

2.1 品种选育

红皮梨育种是最近几十年来国际上梨育种的热点之一,我国从 20 世纪 80 年代后期也开始了这方面的育种研究工作,迄今已取得了良好的结果。王玉霖等和新西兰合作,利用幸水做母本,火把梨为父本,培育出了红酥脆、美人酥和满天红等几个汁液特多、品质好和外观美的红皮梨品种,已经在生产上推广应用<sup>[6]</sup>。此外,以传统品种库尔勒香梨为母本,鹅梨为父本,郑州果树研究所选育出了红香酥和红香蜜<sup>[4,7-9]</sup>。郭黄萍等以库尔勒香梨为母本,雪花梨为父本杂交选育而成中熟红梨新品种“玉露香”(暂定名),该品种具有适应性强、生长旺、萌芽率高、易成花、丰产稳产的特性,果实 8 月底成熟,果形正,外观美,果面着红色,果皮薄,肉细,汁多,口感好,耐贮藏<sup>[9]</sup>。八月红梨是以早巴梨与早酥梨杂交育成的中熟红色新品种,在陕西杨陵地区果实于 8 月中旬成熟,果实卵圆形,果形整齐,色泽美观,肉质细脆,味甜,香气较浓,品质上等。目前,在陕西和其它省推广栽植<sup>[10]</sup>。除此之外,郭长城等利用我国东北地区传统栽培品种大

香水为母本,苹果梨为父本杂交育成红金秋红色品种,该品种果实大,阳面暗红晕,外观美,晚熟脆肉,质佳味浓,抗性较强。现已在国内 6 省(区)引种试栽<sup>[11]</sup>。张茂君等利用南果梨作母本,晋酥作父本杂交选育出一个适合寒冷地区栽培的抗寒、优质、晚熟、耐贮红皮梨新品系~寒红。寒红梨不但抗寒性强,外观漂亮,而且综合性状也优于寒地现有主栽的晚熟耐贮梨品种,有极好的市场前景<sup>[12]</sup>。在种间杂交育种中,我国也取得可喜进展,通过京白梨与西洋梨(秋子梨与西洋梨种间杂种)杂交选育出了红色梨新品种向阳红<sup>[3]</sup>。

随着红皮梨品种的推广应用,全国各地相继开展了芽变选种工作,先后选出了几个红色芽变品种。焦言英等报道从南果梨中选出红色芽变品种红南果<sup>[13]</sup>。任秋萍等从满天红梨中发现了浓红色芽变奥冠红梨<sup>[14]</sup>。此外,云南省农业科学院农作物品种资源站在资源调查的基础上,从云南省文山州砚山县红皮梨资源中发现了地方红色梨品种云红梨 1 号,经多年观察试验,其性状稳定,果皮红色、果形端正、肉质脆嫩、耐贮性超过原产地,适合在生产上发展<sup>[14]</sup>。

表 3 我国其它地区的红皮梨资源

名称	产地	着色面	单果重/g	可溶性固形物含量/%	种或品种
水红青	河北省北部和辽宁省西部	鲜红晕,着色面积大于 1/3	175.5	11.17	白梨品种
油红青	辽宁省建昌	鲜红晕,着色面积大于 1/2	108.7	13.7	白梨品种
红枝母秧	河北省兴隆	鲜红晕,着色面积大于 1/3	95.0	13.2	白梨品种
独里红	河北省青龙	鲜红晕,着色面积大于 1/3	129.8	12.1	白梨品种
佛见喜	于河北省遵化、迁安	鲜红晕,着色面积大于 1/3	132.3	13.7	白梨品种
洋红青	辽宁省建昌	有鲜红晕,着色面积大于 1/3	178.0	11.8	白梨品种。
山梨 24	河北省承德	鲜红晕,着色面积大于 1/2	79.2	14.17	秋子梨野生类型
官红青	辽宁省北镇、绥中、建昌	有浓红晕,着色面积大于 1/2	90.5	13.2	秋子梨品种
红皮酥	四川省会里	鲜红晕,着色面积大于 1/3	154.0	11.3	白梨品种
乃希布特阿木特	新疆自治区阿克苏	暗红晕,着色面积大于 1/3	54.8	10.42	新疆梨品种
库尔乐香梨	新疆南部	阳面有红晕	110	11.9~15	新疆梨品种
苹果梨	吉林省延边	阳面有红晕	211~250	12~13.8	白梨品种
红巴梨	澳大利亚选出芽变	阳面鲜红色	200	13.8	西洋梨品种
红茄梨	原产于美国	果皮为全面紫红色	131.7	12.3	西洋梨品种
日面红	原产于比利时	有红晕,着色面积大于 1/3	256.7	15.7	西洋梨品种

表 4 我国自育的红皮梨品种特性

名称	杂交组合	着色面	单果重/g	可溶性固形物含量/%
向阳红	京白梨×西洋梨(秋子梨与西洋梨种间杂种)	鲜红晕,着色面积大于 1/3	107.0	12.1
八月红	早巴×早酥(种间杂种)	鲜红晕,着色面积大于 1/3	233.0	13.6
红香酥	库尔勒香梨×鹅梨	鲜红色,着色面积为 2/3	220.0	13.5
红酥脆	幸水×火把梨	阳面着以红晕	290.0	11.5
美人酥	幸水×火把梨	全面着浓红色	200.0	
满天红	幸水×火把梨	全面着浓红色		
奥冠红梨	满天红红色芽变	呈浓红色,着色面积 80%~95%	650.0	14.60
云红梨 1 号	云南红皮梨资源自然选优	2/3 果面覆盖鲜红或浓红色晕	250~350	13.5
玉露香	库尔勒香梨×雪花梨	局部或全部具红晕及暗红色纵向条纹	250	12.0~15.0
红香蜜	库尔勒香×梨郑州鹅梨	阳面着鲜红色晕	235	13.5~14
红太阳		鲜红色	200	12.4
红南果	南果梨芽变	鲜红色,着色面积 65%~70%	111.4	16
红金秋	大香水×苹果梨	阳面着暗红晕	242.5	14.5
硕丰	苹果梨×砀山酥梨	具红晕或阳面红色	250	12~14

2.2 梨果皮红色遗传规律的研究

王玉霖等<sup>[6]</sup>通过对 5 个红色梨杂交育种组合的 637

株实生苗的性状遗传倾向的观察和分析指出:梨果实褐色、黄色、黄绿色均对红色为显性,但红色后代的比率也

可达9.2%(20世纪×火把梨), 21.2%(幸水×火把梨)和33.3%(鸭梨×火把梨), 在鸭梨的杂交后代中果色艳丽者较多, 有的可全面着以父本火把梨的鲜红色; 色泽鲜艳的火把梨的杂交后代中虽然酸味的较多, 但其红色遗传力强, 仍不失为一可利用的亲本。沈德绪<sup>[9]</sup>认为西洋梨中某些果皮带红色的品种与不带红色的某些品种杂交, 后代中一部分个体带红色。红巴梨是由红色基因C控制的, 是显性, 它同时使茎叶也表现红色。秋子梨中带红晕的南国梨与带红晕的苹果梨杂交, 后代中60.7%的个体带红晕。如果与不带红晕的品种巴梨、安古列姆和荏梨杂交, 后代中也都有少数个体带红晕。Booi等<sup>[17]</sup>报道, 在Bon Rouge和Packham's Triumph梨近亲杂交产生的F<sub>1</sub>代中, 果实红色和绿色表现型的分离比例为1:1, 这表明红色和绿色性状的遗传符合孟德尔一对性状的遗传规律。冯月秀等<sup>[19]</sup>通过无红晕的早酥梨与有红晕的早巴梨进行杂交, 其F<sub>1</sub>有62%~84%植株不同程度具红晕, 并且有10%~40%的植株表现出超亲现象, 果面2/3或4/5着色, 而且十分艳丽。近年来, 云南省农科院与新西兰园艺食品研究院合作, 利用红巴梨和云南的火把梨杂交, 其杂交后代中相当数量的个体的茎秆和叶片都是紫红色的。

### 2.3 与红色发育相关的分子标记

DNA分子标记是20世纪80年代发展起来的一种新技术。由于DNA标记不受植物组织类型、发育时期和环境条件等的干扰, 多态性程度也相对较高。因此, 自从它诞生起便表现出强大的生命潜力, 目前已从简单的RAPD技术发展出RFLP, AFLP, SSR, ISSR等几十种标记技术, 而且该技术也已广泛应用于果树品种和芽变的鉴定、遗传进化和多样性分析、亲缘关系分析、遗传图谱构建、果树特殊性状的标记及连锁图的构建和分子标记辅助育种等。果实表皮色泽历来倍受消费者和育种学家所关注。自分子标记问世以来, 育种学家就想找出与色泽发育相关联的分子标记。Cheng<sup>[18]</sup>等采用RAPD标记技术研究苹果果实红色相关的分子标记, 结果表明: 苹果果皮红色发育主要有单个位点的1~2个显性基因控制。赵静<sup>[19]</sup>等用355条10bp随机引物来筛选与苹果果实红色性状连锁的分子标记。通过分离群体分组分析, 在果实红色与非红色2个对比基因池间进行了扩增筛选, 初步选出49个多态性引物, 进一步对这些多态性引物进行群体上的分析发现, S519可以扩增出大约1000bp左右的一条与红色性状相关的DNA特异带。Kim<sup>[20]</sup> et al. 利用RAPD和AFLP技术在135株梨F<sub>1</sub>代中筛选出3个与果皮绿色和黄色相关的分子标记, 1个为OPD08-500(RAPD), 另外2个为EaMcag-440 and EaagMcag-470(AFLP)。Booi, et al 认为: 在构建和确定梨与红色和绿色紧密连锁的分子标记连锁图中, 微卫星表现出了高度的多态性<sup>[17]</sup>。Eiichi Inoue<sup>[22]</sup>, et al 利用

RAPD标记技术, 用200对随机引物筛选4个后代群体, 其中OPH-19425引物与梨果皮绿色相关, 相关性达92%。

王志刚<sup>[21]</sup>等以油桃(*Prunus persica* L. var. *nectarina*)品种‘秦光’(白肉)和‘曙光’(黄肉)的89株正交F<sub>1</sub>代为试材, 采用RAPD分子标记技术BSA法寻找与桃果肉颜色基因紧密连锁的分子标记。经过对340条RAPD引物的筛选后, 得到2个与桃果肉颜色性状连锁的分子标记s21-400和s486-2000。并用这2个标记结合前人已有的标记对桃果肉颜色性状进行了定位作图, 发现与桃果肉颜色基因连锁距离最近的已知标记是s21~400, 其图距为14CM。

### 3 梨果皮色泽发育的分子调控机制

果实的色泽发育类似于植物花色的发育, 主要是有花氰苷来决定。花氰苷(anthocyanin)是植物体内很重要的一大类次生物质, 属于类黄酮(flavonoid)的一种。控制植物花氰苷代谢的基因主要分为二类, 即结构基因和调节基因。结构基因直接编码花色苷代谢生物合成的酶类, 调节基因控制结构基因的表达强度和表达方式<sup>[23]</sup>。尽管在其它植物上做了大量的有关花氰苷代谢的研究工作, 但果实中花氰苷代谢及调控途径并不十分清楚, 目前仅对苹果和葡萄果实色泽发育及其分子调控机制做过比较系统的研究<sup>[24-25]</sup>, 而对其它果实色泽发育及其分子调控机制的研究相对比较滞后。对梨果皮色泽发育的研究更少。

#### 3.1 花氰苷合成途径中的结构基因

花氰苷合成途径中的结构基因有查尔酮合成酶(CHS), 查尔酮异构酶(CHI), 黄烷酮3-羟化酶(F3H), 类黄烷酮3'-羟化酶和类黄烷酮3', 5'-羟化酶(F3'H和F3'5'H), 二氢类黄酮还原酶(DFR), 花色苷合成酶(ANS), 无色花色苷双氧酶(IDOX), 类黄酮3,5-糖基转移酶(UFGT), UDP-半乳糖类黄酮3-O-糖基转移酶(UFGalT), 及黄酮醇合成酶(FLS), 无色花色苷降解酶(LAR)。这些结构基因相互协作, 最终完成从花色苷合成前提苯丙氨酸到各种主要色素的合成和转化过程。上述结构基因已经从苹果和葡萄中克隆出来<sup>[24-27]</sup>。但在梨上, 仅吴少华等<sup>[28]</sup>报道从红巴梨成熟果皮中克隆出花青素生成相关基因f3h的全长片段(1095bp)。核苷酸序列测定表明, 该基因与苹果的f3h基因同源性高达97%, 与矮牵牛相似系数达83%, 与拟南芥相似系数达到82%; 将该片段连接到pGEM2T easy载体中, 利用EcoRV和BglII对重组质粒进行酶切, 回收1095bp条带, 并将其连接到pBI121载体上, 通过抗性筛选和PCR检测, 证实了f3h基因已经构建到植物表达载体pBI121上<sup>[29]</sup>。Fischer等<sup>[30]</sup>报道从西洋梨中克隆到了PAL、CHS、CHI、F3H、FLS、DFR、ANS、ANR等参与花青苷生物合成的结构基因的cDNA。

### 3.2 花氰苷合成中的调节基因

现证实许多调控基因作用于 2 个或多个花氰苷生物合成途径的结构基因。目前, 3 个花色素苷生物合成结构基因 CHS、DFR 和 UFGT 的调节过程研究得最为详细。但对果实花氰苷合成途径中结构基因的调控研究的较少, 且不同的果实其调控位点也发生变化。在葡萄果皮中, 花色素苷生物合成的控制位点是 UFGT<sup>[31]</sup>, 白色葡萄品种和它的红色突变系中都有 UFGT 基因, 且编码区结构相同; 黄色葡萄品种同样存在与花色素苷合成相关酶基因, 只是表达丰度较紫色品种弱<sup>[26-32]</sup>。苹果花色素苷合成途径的控制位点可能是 DFR 或者其后步骤<sup>[33]</sup>。Kondo 等则认为 UFGT 与花氰苷的表达密切相关<sup>[34]</sup>。CHS 和 DFR 是红色桃和油桃果实花氰苷合成的关键性调节基因<sup>[35]</sup>。但在草莓果实中, DFR 起着关键性的调节作用<sup>[36-37]</sup>。目前尚没有梨果实花氰合成调节基因的报道。

### 3.3 花氰苷合成中的转录调控因子

在花氰苷合成中, 还涉及到一些转录调控因子, 如 MYB 基因家族, YMC (= bHLH), WD40 重复蛋白, WKRY 和锌指结构等。现已在金鱼草、矮牵牛和拟南芥中发现并进行了功能鉴定。在园艺植物葡萄、苹果和草莓上也发现有 MYB 参与花氰苷的合成调控。

巨峰葡萄果实中存在 3 种 Myb 基因; 果实中的 MybA 基因与果实色泽发育和果实软化紧密相关; 且仅在果皮中能够检测到, 随果实颜色和软化加深其表达量也强烈增加; 将 cDNA 序列导入葡萄体细胞中, 诱导无色的胚产生紫红色的斑点和 UFGT 基因表达, 对照胚中并未检测到 UFGT 表达<sup>[38]</sup>。利用基因枪将由 35S 启动子控制的来自 Ruby Okuyama (红色品种) cDNA (VvmybA1、VvmybA2、VvmybA3) 导入 Kyoho 葡萄体细胞中, 仅 VvmybA1 诱导红色细胞产生<sup>[39]</sup>。近来, Laurent Deluc<sup>[40]</sup> 等从 Cabernet Sauvignon 果实克隆到 VvMYB5a cDNA 片段, VvMYB5a 基因属于转录因子 R2R3-MYB 家族, 主要在果实发育早期的表皮、果肉和种子中表达; 将其导入烟草, 其过量表达将影响控制花氰苷、类黄酮、单宁和木质素合成的结构基因的表达; 也强烈诱导酚类化合物的累积。

MdMYBA 在苹果中的表达具有组织、品种和种的特异性, 在深红色的品种中表达量高; 将由 35S 启动子控制的 MdMYBA 导入苹果实生苗的子叶后诱导红紫色斑点产生; 紫外线和低温诱导 MdMYBA 的表达<sup>[41]</sup>。在同源和异源表达系统中, MdMYB10 都可以诱导花氰苷的积累, 且由 MdbHLH3 和 MdbHLH33 这 2 种 bHLH 蛋白与 MdMYB10 共同作用才能充分诱导花氰苷的积累<sup>[42]</sup>。但在梨上目前尚没有相关报道。

### 3.4 影响果实颜色发育的环境因子

#### 3.4.1 光照 光照对梨果皮红色的发育具有双重作用,

花氰苷合成需要光照, 但光照也导致花氰苷的降解<sup>[43]</sup>; 在大多数果实, 植物器官和组织中, 花氰苷合成必需有光照, 但梨例外<sup>[44]</sup>。梨套遮光袋阻止花氰苷的合成; 在无光照条件下, 花氰苷的浓度迅速下降, 这表明为了弥补花氰苷浓度的降低和降解, 需要持续不断的光照来刺激花氰苷的合成; 光照刺激花氰苷的合成和降解或许同时发生; 光照是促进果实着色还是有利于果实褪色取决于环境和外部条件是否有利于花氰苷的合成; 光照促进离体苹果和梨果实褪色<sup>[44]</sup>。当不利于花氰苷合成的温度或其它因素出现, 限制了花氰苷的合成, 光照或许促进花氰苷的降解, 导致果实褪色。当正在成熟的苹果处在花氰苷合成巅峰其时, 高强度的光照可以使果实着色好, 但 Sensation Red Bartlett 梨在采前遮光降低了花氰苷的降解和减缓果实褪色<sup>[45]</sup>。

3.4.2 温度 无论有无光照, 低温 ( $\leq 15^{\circ}\text{C}$ ) 诱导离体苹果花氰苷的合成, 但在较高温度 ( $20 \sim 25^{\circ}\text{C}$ ) 下花氰苷的累积需要辐照<sup>[46]</sup>。但在梨上却截然不同, 在试验的 4 个品种中, 低温仅诱导 Rosemarie 梨品种着色增加; 在果实发育的早期阶段进行冷风处理, 增加了 Rosemarie 梨果皮的红色, PAL 和 UFGT 酶的活性; 但在红色品种 Bon Rouge 或其它供试品种中, 酶的活性并没有对采前几周的冷风处理作出反应; 果实发育阶段对低温不敏感与果实采前花氰苷合成能力的下降是一致的<sup>[47]</sup>。在离体苹果和梨中, 当温度在  $10 \sim 30^{\circ}\text{C}$  时, 花氰苷的降解和红色消褪呈线性关系; 在离体的 Rosemarie 梨上, 红色的消褪和花氰苷的降解与高温发生期一致, 当给 Rosemarie 梨进行高温和低温的变温处理时, 其果实色泽也在红色和绿色之间变化<sup>[44]</sup>。到目前为止, 光照和温度诱导的果实花氰苷的降解和色泽自然逆转的机制尚不清楚。

综上所述, 我国具有丰富的红皮梨资源, 目前这一宝贵的资源的开发和利用仍处在初级阶段, 即将资源收集和保护起来, 但由于经费有限, 大部分资源仍处于有收集无管理的状况, 更谈不上利用, 有相当一部分资源濒临灭绝的境况。因此, 采用现代先进的研究技术对我国红皮梨资源进行遗传进化和多样性研究和评价, 尤其是对潜在的功能基因的开发利用势在必行。其次, 加强其遗传规律的研究, 将传统育种方法和分子标记辅助育种技术结合起来, 缩短育种周期, 加快新品种的培育。

目前, 对红皮梨的红色发育机制的研究仍处于空白, 仅有的报道也是有关西洋梨的研究。因此, 加强对我国特有的红皮梨的果实色泽发育调控机制的研究, 尤其是转录因子和逆转座子在果实花氰苷合成基因的表达与调控中所发挥功能的研究, 为今后培育色泽鲜艳的红皮梨新品种奠定基础; 寻找与果实色泽发育相关的标记, 并用于果树新品种培育过程中的早期选择。

#### 参考文献

- [1] 许方. 梨树生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992.

- [2] 张文炳, 张浚如, 李学林, 等. 云南红皮梨种质资源及其利用[J]. 中国南方果树, 1997, 26(5): 38-39.
- [3] 曹玉芬. 我国的红皮梨种质资源[J]. 中国种业, 2001(1): 26.
- [4] 李秀根. 红皮梨高效栽培与加工利用[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 2-30.
- [5] 张文炳, 张浚如. 云南亚热带地区的红色梨品种资源[J]. 中国果树, 1993(4): 16-17.
- [6] 王宇霖. 红皮梨育种研究报告[J]. 果树科学, 1997, 14(2): 71-76.
- [7] 李秀根. 几个红皮梨栽培品种[J]. 果农之友, 2006(3): 12-13.
- [8] 魏闻东, 郭俊英, 陈继峰. 优质红色梨新品种—红香蜜[J]. 山西果树, 2003(1): 38.
- [9] 郭黄萍, 李晓梅, 张建功. 优质中熟红梨新品种“玉露香”(暂定名)[J]. 山西果树, 2001(2): 3-4.
- [10] 冯月秀, 徐凌飞, 王棍, 等. 中熟梨优良新品种—八月红[J]. 中国果树, 1995(4): 1-2.
- [11] 郭长城, 李淑贤, 赵延华, 等. 梨新品种—红金秋[J]. 中国果树, 1999(2): 5-6.
- [12] 张茂君, 丁丽华, 王强, 等. 抗寒优质红皮梨新品系—寒红[J]. 北方果树, 2002(2): 41.
- [13] 焦言英, 赵桂敏, 陈继忠. 南果梨芽变新品种—红南果梨[J]. 中国果树, 1999(3): 22.
- [14] 任秋萍, 张复君, 吕福堂, 等. 梨浓红色新品种奥冠红梨的选育[J]. 中国果树, 2007(6): 12-13.
- [15] 陶磅, 舒群, 张文炳. 晚熟、耐贮红梨新品种 云红梨 1 号[J]. 园艺学报, 2003, 30(4): 497.
- [16] 杨健, 李秀根. 我国红皮梨的研究进展[J]. 中国农学通报, 2002(18): 4: 87-89.
- [17] Boo S, Van Dyk M M, Du Preez M G, et al. Molecular typing of red and green phenotypes of ‘Bon Rouge’ pear tree, with the use of microsatellites [J]. Acta Hort. 2005, 671: 293-296.
- [18] Cheng F S, Weeden N F, Brown S K. Identification of co-dominant RAPD markers tightly linked to fruit skin color in apple [J]. Theor. Appl. Genet. 1996, 93: 222-227.
- [19] 赵静, 田义轲, 王彩虹, 等. 与苹果果皮红色性状相关的 RAPD 分子标记的筛选[J]. 果树学报, 2006, 23(2): 165-68.
- [20] Kim D, Huang J H. Development of molecular markers linked to several fruit traits in oriental pear [Q]. Acta Horticulturae, 2005 671: 315-321.
- [21] 王志刚, 韩明玉, 赵彩平, 等. 油桃果肉颜色性状的 RAPD 分子标记研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 0300-0304.
- [22] Eiichi I, Masakazu K, Fumio S, et al. Identification of RAPD marker linked to fruit skin color in Japanese pear (Pyrus pyrifolia Nakai) [J]. Scientia Horticulturae, 2006, 107: 254-258.
- [23] 陈丽. 植物转录因子的结构和功能[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(6): 401-409.
- [24] Jeong S T, Goto-yamamoto N, Hashizume K, et al. Expression of the flavonoid 3'-hydroxylase and flavonoid 3', 5'-hydroxylase genes and flavonoid composition in grape (Vitis vinifera) [J]. Plant Science, 2006, 170: 61-69.
- [25] Honda C, Koide N O, Wada M, et al. Anthocyanin biosynthetic genes are coordinately expressed during red coloration in apple skin [J]. Plant Physiol. Biochem. 2002, 40: 955-962.
- [26] Boss P K. Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing Vitis vinifera L. cv Shiraz grape berries and the implications for pathway regulation [J]. Plant Physiol. 1996, 111: 1059-1066.
- [27] Davies K M. A cDNA clone for flavanone 3-hydroxylase from Malus [J]. Plant Physiol. 1993, 103: 291.
- [28] 吴少华, 张大生. 红巴梨果实花青素生成相关基因 *f3h* 全长片段的克隆[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2002, 31(3): 361-365.
- [29] 张大生, 崔丽洁, 王景明, 等. 红巴梨 *f3h* 基因的克隆及植物表达载体的构建[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(2): 65-68.
- [30] Fischer T C, Gosch C, Pfeiffer J, et al. Flavonoid genes of pear (Pyrus communis) [J]. Tree, 2007, 21: 521-529.
- [31] Dooner H K. Genetic and developmental control of anthocyanin biosynthesis [J]. Annu. Rev. Genet., 1991, 25: 173-199.
- [32] Kobayashi S, Ishimaru M, Ding CK, et al. Comparison of UDP-glucose-flavonoid 3-O-glucosyltransferase (UGT) gene sequences between white grapes (Vitis vinifera) and their sports with red skin [J]. Plant Science, 2004, 160: 543-550.
- [33] Ju Z G. Activities of chalcone synthase and UDPGal: flavonoid-3-glycosyltransferase in relation to anthocyanin synthesis in apple [J]. Scientia Horticulturae, 1995, 63: 175-185.
- [34] Kondo S, Hiraoka K, Kobayashi S, et al. Terahara. Changes in the expression of anthocyanin biosynthetic genes during apple development [J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 2002, 127: 971-976.
- [35] Tsuda T, Yamaguchi M, Honda C, et al. Expression of anthocyanin biosynthesis genes in the skin of peach and nectarine fruit [J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 2004, 129(6): 857-862.
- [36] Li Y, Sakiyama R, Maruyama H, et al. Regulation of anthocyanin biosynthesis during development in ‘Nyoho’ strawberry [J]. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 2001, 70: 28-32.
- [37] Moyano E, Portero-Robles I, Medina-Escobar N, et al. A fruit-specific putative dihydroflavonol 4-reductase gene is differentially expressed in strawberry during the ripening process [J]. Plant Physiol., 1998, 117(2): 711-716.
- [38] Kobayashi S, Ishimaru M, Hiraoka K, et al. Myb-related genes of the Kyoho grape (Vitis labruscana) regulate anthocyanin biosynthesis [J]. Planta, 2002, 215: 924-933.
- [39] Kobayash S I, Goto-Yamamoto N, Hirochika H. Association of VvmybA1 gene expression with anthocyanin production in grape (Vitis vinifera) skin-color mutants [J]. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 2005, 74(3): 196-203.
- [40] Deluc L, Barrieu F, Marchive C, et al. Characterization of a grapevine R2R3-MYB transcription factor that regulates the phenylpropanoid pathway [J]. Plant Physiol. 2006, 140: 499-511.
- [41] Ban Y, Honda C, Hatsuyama Y I, et al. Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin [J]. Plant Cell Physiol. 2007, 48(7): 958-970.
- [42] Espley R V, Hellens R P, Putterill J, et al. Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor, MdMYB10 [J]. The Plant Journal, 2007, 49: 414-427.
- [43] Steyn W J, Holcroft D M, Wand S J E, et al. Anthocyanin degradation in detached pome fruit with reference to preharvest red color loss and pigmentation patterns of blushed and fully red pears [J]. J. Amer. Soc. Hort. 2004, 129(1): 7-12.
- [44] Steyn W J, Holcroft D M, Wand S J E, et al. Red colour development and loss in pears [J]. Acta Hort. 2005, 671: 79-85.
- [45] Dussi M C, Sugar D, Worlsted, R. E. Characterizing and quantifying anthocyanin in red pears and the effect of light quality on fruit color [J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1995, 120: 785-789.
- [46] Cury E A. Temperatures for optimal anthocyanin accumulation in apple tissue [J]. J. Hort. Sci. 1997, 72: 723-729.
- [47] Steyn W J, Holcroft D M, Wand S J E, et al. Regulation of pear color development in relation to activity of flavonoid enzymes [J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2004, 129: 1-6.

# 越橘病害概述

苏宝玲, 陈 薇, 范业展, 李宏宇

(沈阳大学 生物与环境工程学院 辽宁 沈阳 110044)

**摘 要:** 随着越橘在中国的大面积产业化栽培, 其病虫害问题显得越来越突出。现对越橘生产中比较常见且危害比较严重的真菌、细菌和病毒病的症状、发病规律和防治措施等方面进行综述, 以期对越橘的产业化推广栽培和管理提供科学依据和支持。

**关键词:** 越橘; 病虫害; 防治措施

中图分类号: S 666.2 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2010)06-0218-06

越橘为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium*)小浆果类果树, 其中的蓝果类型俗称“蓝莓”。自21世纪以来, 越橘这一新兴果树在中国开始了大面积的产业化生产栽培。据统计, 到2008年, 全国超过10个省份开始了商业化栽培, 总栽培面积由2000年的24 hm<sup>2</sup> 快速发展到2 000余hm<sup>2</sup>, 预计未来10 a内将超过10万hm<sup>2</sup>。随着生产面积的不断扩大, 各种病虫害的危害和潜在的危害以及如何进行有效防治的问题显得越来越突出。然而, 对于这一全新的果树树种, 我国对于越橘病虫害的研究几乎处于空白。病虫害对于产业发展的潜在威胁随着栽培面积的迅速增加而增大。据报道, 辽东地区已经发现了越橘叶斑病<sup>[1]</sup>。现针对越橘产业化发展的这一迫切问题, 对越橘生产中比较常见、危害比较严重的病害的症状、发病规律和防治措施进行综述, 以期对越橘的产业化栽培和管理提供科学依据, 推动我国蓝莓产业化的健康发展进程。

第一作者简介: 苏宝玲(1971-), 女, 博士, 副教授, 研究方向为园林植物病害与生理生态。

收稿日期: 2010-01-26

## 1 真菌病害

### 1.1 疫霉根腐病

疫霉根腐病是高丛越橘和兔眼越橘上的一种重要病害。北卡罗莱纳州东南部40%被调查的越橘植株染有此病<sup>[2]</sup>, 其病原是 *Phytophthora cinnamomi* Rands<sup>[3]</sup>。受害的早期症状是叶片黄化、根坏死、树体停止生长等。地下部分的症状是幼根轻微坏死逐渐演变成伴随根冠和主根褪色造成的大面积坏死。随着病情进一步发展, 高丛越橘植株叶片生长受阻、变红、叶缘坏死。兔眼越橘地上部分的症状没有高丛越橘严重, 叶片最终褪绿, 部分脱落。病原菌主要攻击木本寄主小的吸收根, 尤其在低洼、潮湿或排水不良的地区更为严重。20℃和30℃的温度下有利于 *P.cinnamomi* 的生长。

越橘疫霉根腐病最好的控制办法是采用先进的栽培技术和保证良好的卫生条件。首先要保证土壤排水良好。在基地建立之前, 要将染病植株的病根切除, 在苗床上单独抚育, 避免病害发展。按推荐剂量使用甲霜灵有助于控制此病。

### 1.2 灰霉病

灰霉病是大西洋西北部最严重的越橘病害。在美

## Current Advance of Red Skin Pear Resource Origin from China and Molecular Mechanism of Red Development in Pear Skin

ZHOU Jun<sup>1</sup>, XIN Pei-yao<sup>1</sup>, XU Yu-lan<sup>1</sup>, TAO Pang<sup>2</sup>, SHU Qun<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory for Forest Resource Conservation and Use in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224; 2. Institute of Horticulture, Yunnan Academy of Agricultural Science, Kunming, Yunnan 650205)

**Abstract:** The present paper is a review of current advance on resource of red skin pear origin from China and molecular mechanism of red development in red skin pears. The review resources and utilise, red skin pear breeding and heritage was studied; molecular mechanism of red skin development in red skin pear and future outlook of red skin pear research was put forward.

**Key words:** red skin pear; resource; red skin development; molecular mechanism