

果实花色苷合成激素调控的研究进展

马 丽, 郭修武, 乔 军, 张海娥

(沈阳农业大学园艺学院, 110161)

摘 要:色泽是果实的重要商品指标, 果实的着色状况取决于花色苷的含量, 而果实中花色苷的合成与植物激素关系密切。现综述了植物激素调控花色苷合成的机理研究近几年取得的进展, 介绍了花色苷的种类、合成途径、控制基因及基因表达, 详细阐述了果实花色苷合成过程中五大类植物激素的调控作用。

关键词:果实; 花色苷; 植物激素; 基因表达

中图分类号: Q946.83⁺6 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2006)03-0042-02

果实品质一直是人们所关注的焦点, 而果实色泽作为果实品质的一个重要指标尤其受到消费者的重视。果实的色泽因种类、品种而异, 是由遗传性决定的, 各种遗传特性在不同水平上的表达都有其调节机制。近十余年来, 随着分子生物学技术的日渐成熟, 人们认识到果实着色受基因的控制, 植物激素可能是色素基因表达的启动因子。众多研究表明, 各种激素都可以在某种程度上影响果实中色素的形成。

1 花色苷的种类

目前已知结构的花色苷约有 250 多种, 果树上常见的有花青苷、天竺葵素苷、芍药素糖苷、锦葵素糖苷、飞燕草素糖苷等。花色苷中的糖基来自 5 种糖: 葡萄糖、鼠李糖、木糖、半乳糖和阿拉伯糖^[1]。花色苷主要存在于果实的表皮层内。

2 花色苷生物合成途径及控制基因

2.1 花色苷生物合成途径

花色苷合成的生理生化过程十分复杂, 机理尚不十分清楚。就来源而言, 花色苷是糖酵解途径转为戊糖回路, 而其碳原子由苯丙氨酸提供。苯丙氨酸在 PAL 的催化作用下, 通过脱氨转变为苯丙酮酸, 苯丙酮酸又在肉桂酸羟化酶等一系列酶的作用下生成花白素, 再经花青素合成酶合成有色的花青素。花青素合成部位主要集中在果皮的下表皮细胞。

2.2 花色苷生物合成的控制基因

花色苷的生物合成具有特定的时空调节机制, 受两套基因的控制, 即结构基因和调节基因。结构基因, 直接编码色素生物合成途径的酶, 为不同植物共有, 通过转录起作用。相关酶包括查尔酮合成酶(CHS)、查尔酮异构酶(CHI)、黄烷酮 3-羟化酶(F3H)、二氢类黄酮还原酶(DFR)、花色苷合成酶(ANS)、类黄酮 3, 5-糖苷转移酶(UFGT)等。调节基因是调节结构基因活性和表达程度的基因, 正是这类调节基因控制着不同结构基因的时空表达, 决定着花色苷积累的时间和分布。色素生物合成的每一步均为调节基因的靶位点, 调节基因在植物种间功能保守, 具独特靶基因^[2]。激素通过调节基因的表达来实现其作用的, 几乎所有的植物激素都可以诱导基因的表达, 产生新的蛋白质和酶, 进而引起一系列生理生化代谢过程的变化。

3 植物激素对果实花色苷合成的影响

3.1 乙烯对花色苷合成的影响

乙烯对果实着色的调节作用研究的较多。众多研究都得出一致的结论: 乙烯对果实着色有促进作用^[8]。但就其原因

研究者们持不同观点: 乙烯促进果实着色不是直接效应而是首先促进了果实的成熟; 乙烯除能激发催化色素合成的 PAL 的活性外, 还可以增加细胞膜的透性, 促进糖向细胞内运转, 从而有利于色素的合成, 起直接效应。早在 1924 年, Denny 就发现乙烯能促进柠檬变黄及呼吸作用上升, 乙烯促进果实着色的同时, 也加速了果实的软化, 当时认为乙烯只是果实成熟过程的产物。Arakava 等通过许多现象发现, 乙烯不是花色苷合成的必要激素, 但他又通过不同色泽苹果品种在果实成熟期形成花色苷能力的变化发现, 在正常果实成熟期, 内源乙烯的变化与花色苷的合成积累有一定的内在关系。焦培娟^[9]在研究乙烯利对山楂果实 PAL 活性和花色苷积累影响的研究指出, 乙烯利可以通过调节 PAL 活性诱导花色苷积累的增加。李平等人认为用乙烯利处理妃子笑可显著提高荔枝花色苷合成能力, 促进果实着色^[8]。Awad 等在对苹果的研究中指出, 乙烯利处理能增加花色苷积累, 较高浓度处理可增加成熟果实着色比重。

3.2 生长素对花色苷合成的影响

外用生长素处理对果实的成熟具有双重作用, 利用低浓度生长素时, 可抑制果实成熟, 减少花色苷的合成, 这与其影响到组织对乙烯的敏感性有关。当应用高浓度生长素时, 可以刺激果实内部乙烯产生, 对果实着色有促进作用。所以分不清是 IAA 的直接作用还是通过乙烯而起的间接作用。即生长素的作用一方面直接调节植物组织对乙烯的敏感性, 常与乙烯起相反作用; 另一方面又诱导乙烯的生成, 促进成熟, 从而促进着色。Frekel 等将吲哚乙酸或 2, 4-D 渗入绿色的巴黎, 促进乙烯的产生, 但延迟成熟, 抑制着色, 说明在该代谢条件下, 生长素推迟成熟, 抑制着色的效应应大于诱导乙烯产生的效应。2, 4-D 也促进连续光照下培养的苹果果肉组织生成花色苷^[7]。

3.3 赤霉素对花色苷合成的影响

GA₃ 能明显抑制果实中叶绿素降解, 而叶绿素的存在可以抑制花色苷的合成, 原因是叶绿素可以吸收较多的红光, 从而降低了光敏素的效应。Looney 1980 年发现 GA₃ 可以减少或延迟苹果果实花色苷的形成, 这种效应的部分原因是由于它延缓了成熟。所以, 不好区分 GA₃ 对着色的影响是直接效应还是推迟成熟的间接效应。Fry (1979) 对苹果愈伤组织的研究表明, GA₃ 可能通过使 PAL 失活而抑制花色苷的积累。GA₃ 可使已变黄的脐橙重新变绿, 使染色体重新转变为叶绿体, 但不能改变呼吸高峰。

3.4 脱落酸对花色苷合成的影响

收稿日期: 2005-11-28

脱落酸对苹果着色的作用尚无定论。张微等发现成熟过程中 ABA 的积累发生在乙烯生物合成之前, 因此认为 ABA 首先刺激了乙烯的生物合成, 间接的调节成熟。但 ABA 对非跃变型果实成熟的调控表现比较明显。ABA 可能是葡萄果实成熟的刺激物, 外用 ABA 能显著促进葡萄果实花色苷合成, 甚至还可以促进葡萄叶片中花色苷的积累。ABA 可促进柑橘、葡萄等果实的着色, 其原因是 ABA 可提高色素代谢有关的酶如 PAL、POD 的活性。有研究表明在全部去掉叶片的情况下, 外源 ABA 尚可增加葡萄果实花色苷含量; 而且 ABA 还可以刺激离体培养的果实积累花色苷, 所以认为 ABA 对花色苷积累的促进作用是由于果实内部发生的生理变化, 而不是由于果实和植株的相互作用, 最可能的变化是糖的积累或者果皮内 ABA 本身含有量的增加。

ABA、GA₃、类胡萝卜素和叶绿素均由植物类异戊二烯途径合成转化而来, 它们有着共同的前体物质 GGPP (牻牛儿苗基牻牛儿苗基焦磷酸), 但 GGPP 具体在哪个时期倾向于向这 4 种物质中的哪类物质转变, 以及何种因子在调控其转变, 还有待于进一步研究⁹。

3.5 细胞分裂素对花色苷合成的影响

有关细胞分裂素参与调控果实花色苷合成的报道甚少。细胞分裂素可延迟叶绿素降解, 延迟果皮衰老、褪绿及变色, 但细胞分裂素类物质如 BA 等可促进苹果着色^[10], 这可能与 CTK 可促进果实乙烯的产生有关。但 Bruinama 报道 ABA 促进香蕉果皮着色, BA 抑制着色, 认为 BA 抑制 ABA 的活性。

3.6 激素之间的综合作用对花色苷合成的影响

在果实着色的过程中, 并不是单一的激素在起调节作用, 事实上多种激素间的某种平衡更为重要。激素之间的相互作用大体可归纳为: 增效作用, 拮抗作用, 诱导作用和反馈作用。对植物施用某种外源的生长调节剂后, 该生长调节剂可与植物内源激素系统发生复杂的相互作用, 此时, 植物的反应不仅取决于与之直接有关的某种内源激素的含量, 而且也取决于所有其他各种激素的含量。当几种生长调节剂共同使用时, 他们之间及其和内源激素之间也会发生复杂的相互作用。ABA 和乙烯都是成熟激素, 一般都相伴生成, 二者与花色苷合成作用应该是最密切的。李秀菊等认为, 种子中 ABA、乙烯是色素形成的关键诱因, GA 或 CTK 可能共同参与了这一复杂的生理过程。除以上五大内源激素外, 其他植物生长调节剂对花色苷合成的影响也有报道^[10], 所以花色苷生物合成是多种激素综合作用的结果。

4 植物激素影响果实花色苷合成机理

各种激素对果实花色苷的调控机理上的研究还不多, 但据研究发现激素可在转录、翻译和酶水平上影响基因的表达即影响花色苷合成途径的两套基因的表达。

4.1 花色苷合成的结构基因

利用已知的结构基因序列合成引物, 从葡萄、苹果、草莓、蓝莓中克隆出 CHS、CHI、F3H、DFR、ANS、UFGT 等结构基因^[12], 此外还发现, 这些结构基因编码的氨基酸顺序与其他植物的有很高的同源性。上述结果说明, 在果树中花色苷合成的有关酶类与其他植物是同样的, 因而存在与其他植物基本相同的花色苷合成途径。乙烯喷布使各种花色苷含量都有所提高, 而 CHS、F3H、DFR、LDOXD 的基因表达受到了抑制或者没有变化, 只有 UFGT 的基因表达明显增加。说明 UFGT 是果实花色苷合成途径的调控酶, UFGT 的表达与否和表达强度是葡萄等果实花色苷合成的关键^[14]。

4.2 花色苷合成的调节基因

在金鱼草花中已鉴定出了 3 个花色苷的调节基因, 即 Del, Eluta 及 Rosea。这些调节基因对 CHS 和 CHI 的调节作用很小, 此后 Del 决定各步骤结构基因的表达, Eluta 和 Rosea 则调节花色苷合成的数量, 说明 Del 基因产物控制着这些结构基因的转录活性。在矮牵牛中 An1, An2, An4 及 An11 这 4 个基因座突变, 则对花色苷合成的结构基因 DFR、ANS、An13、3RT、AMT 及 chs₁ 的转录活性都有影响。果树中的调节基因研究不如玉米、矮牵牛、拟南芥、金鱼草、紫苏的研究深入。目前还没有直接证据表明葡萄花色苷调节基因及其作用的靶位点, 但有试验推断, 在葡萄果皮中花色苷生物合成的控制位点是 UFGT, 这明显不同于矮牵牛、金鱼草和玉米, 他们的调控起始位点分别为 DFR、F3H、CHS。鞠志国等推测苹果花色苷合成途径的控制位点可能是 DFR 或者其后步骤。

5 小结

果实着色是一个由基因调控的过程, 这个过程为植物激素和其他的因素所启动。植物激素与花色苷的合成密切相关, 花色苷的合成受不同植物激素的影响不同, 但同一激素对花色苷的合成影响也结论不一, 因此, 各激素对花色苷合成的影响还有待于更深入的探讨。近年来, 植物激素调控花色苷合成机理的研究国内外已有很多报道, 但其调控机制尚不是很清楚。随着分子生物学技术和现代分析手段在果树上的应用, 今后的研究可以在控制基因本身的结构、定位、表达和调整, 内源激素的平衡和基因表达的关系等方面加深研究, 从而进一步了解植物激素调控花色苷合成的机制, 以利于生产上利用化学调控促进果实着色。

参考文献:

- [1] 鞠志国. 花青苷合成与苹果果实着色[J]. 果树科学, 1991, 3: 176~180.
- [2] Tanakay, Taidas Kusumit. Metabolic engineering to modify flower color. Plant Cell Physiol., 1998, 39: 1119~1126.
- [3] 苏润宇. 果实的品质因素及生理[J]. 烟台果树, 1994 (1): 14.
- [4] 黄卫东, 李肃. 植物生长调节剂在果树上的应用、现状、问题和展望[J]. 园艺学报, 1995, 1: 17~39.
- [5] 焦培娟, 郭太君. 乙烯利处理对山楂果实 PAL 活性和花色苷积累的影响[J]. 特产研究 1996, 2: 16~18.
- [6] 潘增光, 范晖, 束怀瑞. 苹果果实花青素形成与乙烯释放的关系[J]. 植物生理学报 1995 31(5): 338~340.
- [7] 潘瑞焱, 李玲. 植物生长发育的化学调控[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995.
- [8] 李平, 陈大成. 妃子笑荔枝使用化学调控剂对着色的影响[J]. 福建果树, 1999, (1): 1~4.
- [9] 刘涤, 胡之壁. 植物类异戊二烯生物合成途径的调节[J]. 植物生理学通讯, 1998, 34: 1~9.
- [10] 马焕普, 陈静, 刘志民. 天然芸苔素和 PDJ 对葡萄果实品质及成熟期影响[J]. 北方园艺, 2004(6): 59~60.
- [11] 叶明儿, 陈力耕. 吲哚酯对藤稔葡萄疏果和内源激素及果实品质的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 1999 25(4): 417~420.
- [12] 苑克俊, 张振成. 苹果、葡萄花色苷生物合成研究进展[J]. 山东农业科学, 1998, (6): 46~49.
- [13] Laura Jaakola, Kaisu M., Anna Maria Pirttilä et al. Expression of genes involved in anthocyanin biosynthesis in relation to anthocyanin, proanthocyanidin and flavonol levels during bilberry fruit development. Plant Physiol, 2002, 130(2): 729~739.
- [14] Ashraf El Kereamy, Christian Chervin, Jean-Marc Souquet et al. Ethanol triggers grape gene expression leading to anthocyanin accumulation during berry ripening[J]. Plant Science 2002, 163: 449~454.