果 树 学 报 2022,39(8):1479-1489
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20210664

李果皮颜色遗传多样性及其成色因子研究进展

赵海娟,刘 宁,张玉萍,刘威生,张玉君,徐 铭,马小雪,刘家成,刘 硕*

（辽宁省果树科学研究所,辽宁营口 115009）

摘 要:果实表皮颜色是判断其成熟度的重要标志,也是评价水果品质优劣的重要农艺性状和经济性状。全世界的李种类繁多,不同类型的李果实表皮颜色具有丰富的多样性(绿色、黄色、粉色、红色、紫色、蓝紫色、紫黑色等),使得李成为了开展果树遗传多样性研究的经典模式植物。李果实表皮富含花青素等物质,可以显著提高机体抗衰老能力,具有改善心血管功能、预防高血压、改善视力和增强人体抗突变反应能力的功效,近年来成为人们喜爱的功能性水果之一。花青素是重要的酚类化合物,是类黄酮色素中含量和分布最广泛的一类物质,常以花色苷(糖苷)和花青苷的形式存在,其种类、含量和组分与果皮颜色的形成密切相关。光照、温度、水分、酶、内源激素和矿质元素等因素影响果皮花青素的形成与含量,使果皮呈现出丰富的颜色。在多数蔷薇科果树中,*MYB*基因已被证实对果实的花青苷积累有重要作用。笔者综述了李果实果皮颜色遗传多样性、成色分子遗传机制、环境内外影响因素和遗传规律,为开展相关果皮颜色的成色因子研究提供一定理论参考,同时为深入开展我国优异种质资源的发掘、性状的精细评价提供佐证,能够实现加快李育种进程、提高我国李果品的国际竞争力的目标。

关键词:李;花青苷;果皮颜色;遗传多样性

中图分类号:S662.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2022)08-1479-11

Research progress in genetic diversity and related factors of plum peel color

ZHAO Haijuan, LIU Ning, ZHANG Yuping, LIU Weisheng, ZHANG Yujun, XU Ming, MA Xiaoxue, LIU Jiacheng, LIU Shuo*

(Liaoning Institute of Pomology, Yingkou 115009, Liaoning, China)

Abstract: Plum is one of the important stone fruit crops, belonging to the *Prunus* of Rosaceae. China is the origin center of Chinese plum (*Prunus salicina* Lindl.) with rich germplasm resources. It is well renowned for its beautiful, fragrant, juicy and rich in essential nutrients, which naturally makes it a characteristic and popular fruit. Sufficient facts show that the slow breeding process, insufficient exploration and utilization of plum germplasm resources, lacking of independent intellectual property rights and unclear functionality have become a serious issue affecting the industrial development of Chinese plum. The peel color of the fruit is a remarkable indicator of maturity, and it is also an essential agronomic and economic trait for fruit quality. As the classic model fruit, plum has a behavior of diverse peel colors (for example, green, yellow, pink, red, purple, blue purple, purple black, etc.). Among Chinese plum germplasm resources, purple red is the main genetic type of peel color (accounting for 55.4%), with the second highest being red color, intermediate orange yellow color, and less being purple black and pink, whereas blue black was the least. The epidermis of plum fruit is rich in anthocyanins, which can significantly benefit the human body's anti-ageing ability and cardiovascular function, prevent high blood pressure and enhance the human body's anti-mutation response-ability and vision. In recent years, plum has

---

收稿日期:2021-12-29 **接受日期:**2022-04-05

基金项目:国家园艺作物种质基础服务平台项目(NHGRC2021-NH10);国家重点研发计划项目(2019YFD1000601);中央引导地方科技发展专项(2020JH6/10500070);辽宁省自然科学基金项目(2021-MS-054)

作者简介:赵海娟,女,硕士,主要从事李、杏种质资源与育种研究。Tel:15135179032,E-mail:hj20102330@126.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:13904020027, E-mail:liushuo028@163.com

become a favorite functional fruit. Anthocyanins are the largest group of water-soluble pigments in the plant and belong to the family of compounds known as flavonoids, which widely exist in plant roots, stems, leaves, flowers, fruits and seeds. They play an important key role in the period of coloration because of the impact on the formation of various color, quality and flavor of plants. The color of plum peel is closely related to the types, contents and components of anthocyanins. The main anthocyanins in plums are pelargonidin, cyanidin, delphinidin, paeoniflorin, petunidin and malvidin. The group of derivatives show different peel colors, in which the darker the color of the plum, the higher the anthocyanin contents. There is no anthocyanin in the yellow or green peel, which is determined by the content of carotenoids and chlorophyll. The results have showed that *CHS*, *CHI*, *F3H*, *DFR*, *LDOX*, *UFGT*, *PsMYB1*, *LAR* and *MYB* are involved in anthocyanin synthesis, in which *PcMYB10.654* plays an important role in anthocyanin accumulation in Chinese plum fruit. *PcMYB10.6* is a major gene affecting anthocyanin biosynthesis in the purple-leaf plum. At the same time, environmental factors affect anthocyanin synthesis pathway, which can regulate both structural and regulatory genes. Appropriate light, temperature and water promote the accumulation of fruit coloring. The anthocyanin content is correlated with plant endogenous hormones including ABA (abscisic acid), IAA (indoleacetic acid), GA_3 (gibberellin) and ethylene, enzyme, sugar, acid and vitamin C. Mineral elements not only provide nutritional elements for fruit growth, but also are related to the anthocyanin content in peel. Low-nitrogen increases anthocyanin, whereas high nitrogen will promote the formation of carotene and chlorophyll. The concentrations of Na^+, Zn^{2+}, Mn^{2+} and Ca^{2+}, Cu^{2+}, Al^{3+} all have hyperchromic effects, the former of which is able to enhance the stability of anthocyanins, while the latter has no significant effect on the stability of anthocyanins; Fe^{2+}, Fe^{3+} and Pb^{2+} can destroy anthocyanins, which decreases their stability. The peel color of plum is one of the important characteristic indexes to represent the diversity of germplasm resources and evaluate the breeding of new plum varieties in China. Foreign breeders have tried to abandon the breeding goal of the weight and taste of fresh fruits and have bred some Chinese plum cultivars with rich anthocyanin as a main breeding goal, and these plums are being commercially grown for processing into functional products, achieving conversion of food pigments into quality health-care products. However, similar breeding behaviors are still rare in the processing of plum in China, and a large number of anthocyanin-rich germplasm are urgently studied and utilized. Here, we shall summarize the related research on plum peel color, provide testimony for the in-depth exploration of outstanding plum germplasm resources and fine evaluation of outstanding traits in China, speed up the process of plum breeding and improve the international competitiveness of this country’s plum fruit.

Key words: Plum; Anthocyanin; Peel color; Genetic diversity

李（Plum）是重要的核果类果树之一，为蔷薇科（Rosaceae）李属（*Prunus*）。中国李（*Prunus salicina* L.）起源于我国，有着极丰富的种质资源、广泛的分布地区以及悠久的栽培历史。李果实美丽、芳香、多汁且营养丰富，是深受人们喜爱的特色水果，兼具较高的经济价值和功能保健价值[1]。FAO[2]统计显示，我国李产量占世界李产量的55.6%，是世界第一的生产大国；但是我国李产业化程度较低，单位面积产量仅为世界平均产量的77.3%，缺乏自主知识产权、商品性高、功能性突出的李品种，出口量仅占世界总产量的0.54%。这客观地反映出我国李种质资源发掘利用不足、优质李育种进程缓慢的事实。开展李种质资源优异性状的深入研究是加快李育种进程、提升果品国际竞争力的重要基础和前提[3]。

随着人们生活品质的不断提高，对水果的需求从“数量多”逐渐转变为“质量高”。消费者对于高质量水果的定义，不再仅从酸、可溶性糖、可溶性固形物和维生素C含量等常规品质性状进行评价，果实外观和花青素含量也成为鉴定评价的重要指标。李果实颜色对消费者的选择有重要影响，是很容易观

察和识别不同品种的显著特征。红色往往代表着果实成熟度高，口感和风味较好。李果皮丰富的颜色使其为果色改良的育种目标提供一定的基础。李果皮中花青素（类黄酮物质）的种类、含量和组分与果皮颜色形成密切相关，是改善果实外观商品性的关键[4]。花青素是一类植物水溶性色素，同时也是有效的天然自由基清除剂，具有抗氧化、改善肝功能、预防心血管疾病、抗癌、抗炎和保护视力等功能保健作用[5-8]，是一种有益健康的物质。因此，人们对培育具有不同颜色、富含花青素的新品种和提升果实营养品质持有浓厚的兴趣[9-11]。

多年来，人们已对不同的园艺植物开展果皮颜色与花青素研究，并取得了许多重要的发现和结论。笔者将通过总结前人的研究报道，对李果实果皮颜色的遗传多样性、成色物质花青苷的构成、果皮彩色的分子遗传机制以及环境内外因素对李果皮颜色的影响等方面的研究进展进行整理，以期为人们更好地深入开展李种质资源的针对性收集和优异性状的精细评价提供一定帮助。

1　李果实果皮颜色遗传多样性

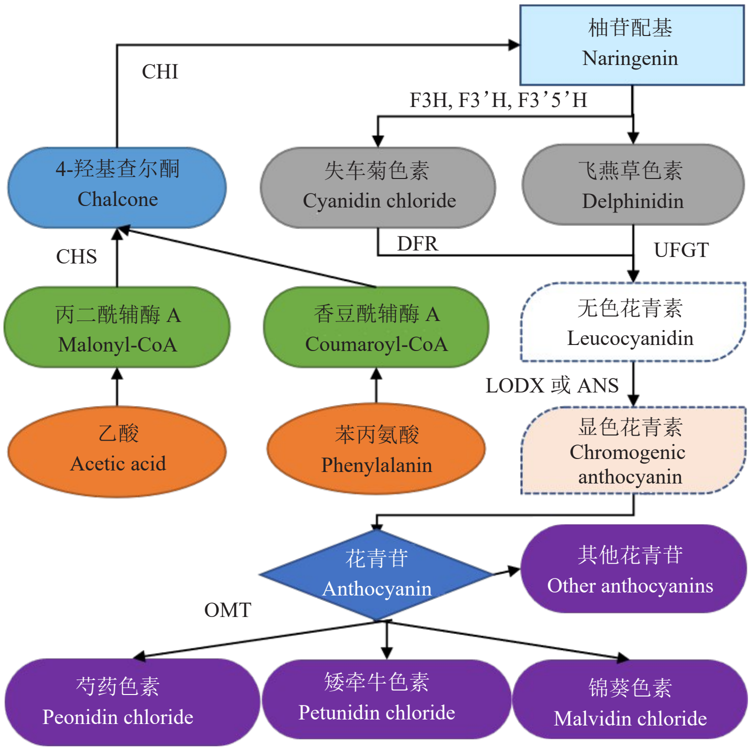
世界的李属植物有19~40种[12]，其中最常见的李种类多为栽培中国李（*Prunus salicina* L.）、欧洲李（*Prunus domestica* L.）、樱桃李（*Prunus cerasifera* Ehrhart.）及部分野生种，例如美洲李（*Prunus americana* L.）、加拿大李（*Prunus nigra* Ait.）和黑刺李（*Prunus spinosa* L.）[13]。不同种类李的果实颜色丰富程度及遗传变异存在较大差别。Treutter等[14]对28份德国欧洲李及其种间材料的果皮颜色进行鉴定，发现多数欧洲李果皮为蓝色和深蓝色，少部分呈现红色和黄色。另有学者对29份意大利李品种鉴定后发现，欧洲李还具有黄色、黄绿色和红色果皮颜色类型[15]。与栽培欧洲李不同，耿文娟[16]对我国新疆野生欧洲李的果皮颜色研究表明，成熟李果皮是淡黄绿色，表面着暗紫红偏蓝色。野生樱桃李果皮颜色主要为黑色、黄色、红色和紫红色[17-18]。中国李果皮颜色丰富，拥有绿色、黄色、粉色、红色、紫色、蓝色和黑色等色彩，侧面反映了我国李种质资源多样性丰富程度（图1）。林存学等[19]对黑龙江省96份李种质资源的表型多样性研究指出，李果皮颜色的多样性指数较高，变异范围较大。与此同时，Kwon等[20]依照UPVO[21]描述标准调查了来自亚洲地区的63份中国李品种果皮颜色，发现49份果皮为红色类型，占李果皮颜色类型的78%。郁香荷等[22]通过调查405份中国李种质资源发现，果皮颜色遗传类型多以紫红为主，占李果皮颜色类型的55.4%；红色次之，橙黄色居中，紫黑色和粉红色较少，而蓝黑色最少。因此，中国李被认为是研究蔷薇科果树颜色性状的模式植物[23]。

水果表皮中的色素通常包括5大类，包括花青素（anthocyanidin）、花翠素（delphinidin）、甲基花青素（peonidin）、甲基花翠素（petunidin）和二甲花翠素

图1　中国李种质资源果皮颜色多样性

Fig. 1　Peel color diversity of Chinese plum germplasm resources

(malvidin)，常以花色苷（糖苷）[24]和花青苷的形式存在。花青素是重要的酚类化合物，是类黄酮色素中含量和分布最广泛的一类物质[25-26]，对植物的色泽、品质和风味等有一定的影响，在果皮着色时期扮演重要的关键角色[27-28]，主要负责各种颜色（例如粉红色，红色，紫色和蓝色）的形成。花青素的生物合成流程根据 Lin 等[29]和 Jaakola[30]总结如图2。花青素的基本结构单元为3，5，7-三羟基-2-苯基苯并吡喃阳离子，即花色基元[31]。常见的花青素为天竺葵素（pelargonidin）、矢车菊色素（cyanidin）、翠雀花素（delphinidin）、芍药色素（peonidin）、矮牵牛素（petunidin）及锦葵色素（malvidin）6大类[32]，而橙凤仙素（aurantinidin）、蓝花丹素（capensinidin）、欧天芥菜色素（europinidin）、报春色素（hirsutidin）、墨白花丹素（pulchellidin）和松香色素（rosinidin）等则较为少见[33]。它们的衍生物携带基团（R'、R5'、R5、R6和R7）类型（H、OH和OCH_3）各异而呈现不同的颜色，例如矢车菊色素（OH-H-OH-H-OH）呈红色至深红色，天竺葵素（H-H-OH-H-OH）呈橙色至粉色，翠雀花素（OH-OH-OH-H-OH）呈紫色至蓝色，锦葵色素（OCH_3-OCH_3-OH-H-OH）和矮牵牛素（OH-OCH_3-OH-H-OH）呈现紫色[34]。矢车菊素-3-葡萄糖苷（cyanidin-3-glucoside，C3G）、矢车菊素-3-芸香糖苷（cyanidin-3-rutinoside，C3R）、芍药素-3-葡萄糖苷（peonidin-3-glucoside，P3G）和芍药素-3-芸香糖苷（peonidin-3-rutinoside，P3R）占李果皮花青苷总量的99%。其中，C3G和C3R普遍存在于不同欧洲李品种中，而P3G花青苷含量在不同欧洲李品种间表现不规律。对 Jojo、Valor、Čačanska rodna 和 Čačanska najbolja 等栽培欧洲李果皮的花青素进行了定量分析，发现在成熟欧洲李果皮中含量（*w*）最多的是C3R（4.1~23.4 mg·100 g^{-1}），其次为P3R、C3G、C3X（花青素-3-木糖苷）和P3G，欧洲李果实在成熟过程中花青素含量增加并使花青苷之间的比例发生改变[35]。



CHI. 查尔酮异构酶；CHS. 查尔酮合成酶；F3H. 黄烷酮-3-羟化酶；F3'H. 黄烷酮-3'-羟化酶；F3'5'H. 黄烷酮-3'，5'-羟化酶；DFR. 黄烷酮醇4-还原酶；UFGT. 葡萄糖基转移酶；LDOX. 无色花色素双加氧酶；ANS. 花青素合成酶；OMT. O-甲基转移酶。

CHI. Chalconeisomerase; CHS. Chalcone synthase; F3H. Flavanone 3-hydroxylase; F3'H. Flavanone 3'-hydroxylase; F3'5'H. Flavanone3', 5'-hydroxylase; DFR. Dihydroflavonol 4-reductase; UFGT. Glucosyltransferase; LDOX. Leucoanthocyanidin dioxygenase; ANS. Anthocyanidin synthase; OMT. O-methyltrans-ferase.

图2 花色苷生物合成途径

Fig. 2 Anthocyanin biosynthesis pathway

王燕[36]对3种不同果皮颜色野生樱桃李的花色苷组分进行研究，黄果皮不含花色苷，紫果皮含有矢车菊-3-半乳糖苷、矢车菊-3-葡萄糖苷、矢车菊-3-芸香糖苷、矢车菊（乙酰基）3-葡萄糖苷4种主要成分花色苷；红果皮除含有上述花色苷外，还有矢车菊-3-木糖苷和一种未知花色苷。樱桃李中含量最多的是矢车菊-3-半乳糖苷和矢车菊-3-葡萄糖苷，红果皮中矢车菊-3-芸香糖苷含量略高于紫果皮。通过比较14个中国李品种果皮花青苷含量，发现不同李品种间花色素苷、类黄酮和类胡萝卜素的含量均存在极显著差异[10]。李果实花青苷含量随着果实颜色加深而增加，黄色或绿色果实的果皮不含花青苷[37]。

2　李果皮颜色形成的分子机制

花青素生物合成的发育调节网络和特定调节剂已在大多数主要蔷薇科果树中开展了研究，参与早期和晚期花青素生物合成途径的结构基因已成功分离，即植物器官可见颜色和图案变化由*MYB*基因决定[38-41]。在蔷薇科苹果（*Malus*）中，*MYB*基因（*MdMYB1*、*MdMYBA*、*MdMYB10*和*MdMYB114*）控制花青素的调节并决定果皮花青素的生物合成[42-45]。此外，梨（*Pyrus*）果实中*PyMYB10*、*PyMYB114*、*PcMYB10*、*PbMYB10b*和*PbMYB9*[46-49]、桃（*Prunus persica*）和扁桃（*Prunus dulcis*）中的3个*MYB10*控制基因（*PpMYB10.1*、*PpMYB10.2*和*PpMYB10.3*）[50-51]、甜樱桃（*Prunus avium*）中的*PavMYBA*和*PavMYB10.1*[52-54]、草莓中的*FaMYB*10[55]、中国李中的*PcMYB10.654*[56]以及杏中的*PaMYB10*[57]等基因已被证实对果实的花青苷积累有重要作用[58]。

许多报道已在李果实颜色研究方面开展了深入分析。González等[59]通过研究4份中国李果实发现，花青苷广泛存在于不同颜色的果皮和果肉中，不同品种间的花青苷种类和组分含量差异较大，8种基因（*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*LDOX*、*UFGT*、*PsMYB1*和*LAR*）参与花青苷合成。进一步对欧洲李花青苷合成途径中编码各类酶的6个候选基因*PAL*、*CHS*、*DFR*、*ANS*、*UFGT1*和*UFGT2*表达研究发现，相对于紫色性状，*CHS*基因在紫绿色、黄色和绿色果皮中呈下调表达，*UFGTs*基因在黄色和绿色果皮中呈上调表达[60]。Fiol等[23]确定了中国李中*MYB10 LG3*簇的内含子和基因间区域的高度变异，其中至少包含3个*MYB10.1*基因拷贝。*PcMYB10.6*是影响紫叶李品种中花青素生物合成的主要基因，该基因在所有花青素器官中高度表达[56]。国内研究者对脆红李和羌脆李研究表明，*PsPAL*、*PsCHS*、*PsCHI*、*PsF3H*、*PsDFR*、*PsANS*和*PsUFGT*基因转录水平在果皮中较高，在果肉中较低。*PsPAL*、*PsCHS*、*PsF3H*、*PsANS*和*PsUFGT*基因表达量与花色苷含量呈一定正相关，其中，*PsPAL*和*PsUFGT*基因的表达量与花色苷含量呈极显著正相关[61]。对秋姬李进行不同温度和光照处理分析，结果表明果皮中*PsMYB18*基因为花色苷合成抑制因子，可抑制正调控因子*PsMYB10.1*和*PsbHLH3*的花色苷合成诱导功能[62]。三华李类果实花青苷生物合成相关基因表达分析表明，华蜜大蜜李成熟果实颜色深可能是受*c23975.graph_c0*（*ANS*）和*c19863.graph_c0*（*UFGT*）基因表达的影响；果肉颜色更深可能是受*c21951.graph_c0*（*CHS2*）和*c19863.graph_c0*（*UFGT*）基因的影响，并发现影响果实花色苷形成的有效*MYB*转录因子之一是*c6572.graph_c0*[63]。

3　李果皮颜色形成的影响因素

花青素苷是决定果皮颜色的重要色素之一，其合成是内因和外因共同作用的结果。基因编码的酶决定了花青素苷合成的种类，而环境因子不仅能影响花青素苷生物合成的速率，而且对其积累量和稳定性产生作用。通常，环境因子既可调控花青素苷合成途径中的结构基因，也可调控调节基因，从而决定最终的花青素苷种类[64]。

3.1　外部因子对果皮颜色的影响

光照能调节花青素合成有关酶的活性，影响果实色素积累。张国静[65]对李果实在可见光下和暗处分别处理后发现，可见光下果皮中花色苷合成速率显著高于暗处理的果实，在可见光下通过光反应产生过量的还原NADPH调控苹果酸代谢，通过呼吸作用产生ATP促进乙烯合成，最后通过乙烯信号调控花色苷的合成。张学英等[66]对大石早生李采用不同透光率的果袋进行对照试验，研究发现不同颜色果袋影响PAL和UFGT酶活性，这2种酶活性均与花色素苷含量相关性显著；透光率与花色素苷合成表现相关性显著，透光率越高花色素苷合成量越多，果皮着色越好。另有栽培试验表明，果园地面铺设反光膜，能够增强树冠下部的光照，果皮花色苷含量显著提高，更利于果皮着色[67-68]。在光照条件下能够

抑制*MYBL2*基因的表达，导致*PAP1*和*PAP2*基因的激活，从而有利于花青素的高水平积累[69]。

温度的高低对果实中花色素苷形成有重要影响，在一定温度范围内，高温下的光合作用及低温下的弱呼吸作用均积累了大量的碳水化合物，为花青素的合成提供了必备的物质前提。大石早生和琥珀这2个李品种经过0 ℃和20 ℃不同温度处理，果皮中的花色素苷在20 ℃条件下迅速合成，且果皮中的花色素苷含量接近最大值，而0 ℃条件下合成很少[70]。李品种Akihime在20 ℃下光照可以诱导花青素积累，从而改善红色，而在30 ℃或黑暗条件下处理的果皮未检测到明显的花青素积累。采后适当的温度和光照条件也可以通过激活正调控因子*PsMYB10.1*基因的表达，进而激活参与花青素生物合成和运输的基因，诱导Akihime果皮中花青素的积累[71]。高温可以增强花青素相关基因的表达和李果实的呼吸作用和乙烯的合成，也直接降低了基因的表达水平。李果实花青素的含量取决于合成与降解之间的平衡[72]。李果实Aki Queen在开始着色的1~3周内，果皮中花青苷合成对温度敏感，而在此前后高温对果实着色均没有太大的影响[73]。

水分与花青素的合成与分解有着密切的关系，并与温度因子共同作用影响花青素的含量和稳定性。研究发现高温高湿的环境会促进花色素苷的分解[74-75]。李果实发育的后期保持土壤适度干燥有利于果实增糖着色，水分过多则会造成果实着色不良，降低果实品质[76]。

3.2 内部因子对果皮颜色的影响

果皮色泽发育的色素包括花青素、叶绿素、胡萝卜素和黄酮素，而花青苷是主要影响李果皮颜色的重要因素。花青苷的内部影响因子包括酶、糖、酸、维生素C和乙烯等激素[77]。张义等[78]对黑宝石和大红李研究表明，果皮花青苷含量与酸含量呈显著或极显著负相关；果皮中类胡萝卜素含量与果肉中可溶性糖含量呈显著正相关，这也解释了果实在成熟过程中酸不断减少的原因。而柰李的青色由类胡萝卜素和叶绿素含量决定，而非花青苷含量。植物内源激素脱落酸（abscisic acid，ABA）、吲哚乙酸（indoleacetic acid，IAA）、赤霉素（gibberellin，GA_3）和乙烯协同参与调控果实花青苷积累过程。ABA和乙烯是花青苷合成的重要诱导因子；乙烯释放量、ABA和ZT（玉米素）的含量均与花青苷含量呈极显著正相关；IAA和GA_3与花青苷含量呈显著负相关；高活性的多酚氧化酶（polyphenol oxidase，PPO）将酚类物质（包括花青苷）氧化成醌形成褐色物质，这种物质与叶绿素、类胡萝卜素和类黄酮共同影响果皮色泽的最终表现[79-80]。李果实发育过程中，果皮中花青苷含量与类胡萝卜素、类黄酮含量呈负相关[80]。中国李品种抗氧化活性和总酚含量高的都为紫红色和红色，说明抗氧化活性和总酚含量较高的果皮颜色深[81]。乙烯对果实成熟有重要调控作用，而果实成熟过程中都伴随着花青苷的积累，因此乙烯可能对果实花青苷的生物合成具有重要的调控作用[82]。乙烯和乙烯利分别对安哥诺和芙蓉李处理可以增强果皮中花青素的积累，而1-甲基环丙烯（1-MCP）处理则降低花青素含量[83-84]。此外，乙烯处理显著提高了*PsPAL*、*PsCHS*、*PsCHI*、*PsF3H*、*PsDFR*、*PsLDOX*和*PsUFGT*这7个结构基因的表达水平，参与了花青素生物合成途径，而1-MCP处理显示出相反的效果。这进一步分析表明*PsERS1*、*PsETR1*、*PsERF1a*、*PsERF1b*、*PsERF2a*、*PsERF3a*和*PsERF3b*基因可能参与了花青素的生物合成途径[85]。

矿质元素在果实生长发育中起着重要的作用，不仅提供果树生长所需的营养元素，还与果皮花青苷含量有关。在果实着色期，减少P、N和K的含量有利于花青苷的表达，提高花色素的积累[86-87]。K、P及许多微量元素（如Mn、Mo、B和Zn）是糖代谢中许多酶的活化剂，能够促进糖分运输，增加糖含量，有利于果实花色素苷合成和积累[86]。高浓度Na^+、Zn^{2+}、Mn^{2+}和Ca^{2+}、Cu^{2+}、Al^{3+}均具有增色作用，前者能够增强花色苷的稳定性，而后者对花色苷的稳定性无显著影响；Fe^{2+}、Fe^{3+}和Pb^{2+}对花色苷具有破坏作用，使花色苷的稳定性下降[88]。对5个早熟李品种研究发现，N含量与花青素含量呈乘幂函数曲线显著负相关，Ca、P、Fe含量与果皮花青素含量都呈显著相关[89]。低氮量会导致酚类化合物的高积累，而高氮肥会促进类胡萝卜素和叶绿素的形成[90]。N和P缺乏也会激活*PAP1*、*PAP2*、*GL3*和*MYB12*基因转录，导致花青素积累[91]。

4 李果皮颜色的性状遗传规律

杂交育种是一种有效的育种手段，研究性状的遗传规律可为今后的良种选育提供科学依据。核果类果树果皮颜色中，底色遗传可能是多基因的互作

效应；盖色的有无则是由少数基因控制的显性或不完全显性性状。在桃果实上，红色（R2R2）与白色（r2r2）受1对等位基因控制，表现为不完全显性；在李果实上，有色对无色为完全显性，深色对浅色在遗传上具有优势，且母本对后代影响较大[92]。韩玉虎等[93]对亨利自由授粉后代和2组不同杂交后代组合研究发现，全红果单系的比率分别为5.5%、8%和4%，桃果皮红色遗传力相对较高。早期方玉凤等[94]对果皮均为紫红色的六号李和绥棱红自然实生后代的分离情况进行研究发现，绥棱红李271株后代中，紫色和红色果实占74.07%，黄色和绿色占25.46%，有彩色与无彩色比2.93∶1；六号李193株后代中，紫色和红色果实占74.09%，黄色和绿色占25.9%，有彩色与无彩色比为2.86∶1。上述结果表明果皮有色对无色的分离比例符合3∶1遗传规律。刘文东[95]统计多个杂交组合后，认为在红×黄的杂交组合中后代果皮为黄色的占8.01%，黄×黄杂交的组合中后代果皮为黄色的占81.2%；而2个亲本是红色果的后代果皮颜色为红色的占96.5%。这表明李杂交后代果皮颜色主要受1对基因控制，且有色对无色为显性性状。

5　展　望

随着时代的不断发展，国外育种者在保证传统育种目标（鲜果的质量和味道）的基础上，选育了一些以富含花青素为育种目标中国李品种，这些李子正在商业种植用于加工成功能性产品，实现将食用色素转化成优质保健品，例如Queen Garnet品种，其成熟时的表皮颜色趋近黑色，果实颜色为深红色。有趣的是，黑色表皮和深红色果肉结合后，果实的花青素含量（w）异常之高，达到2770 $\mathrm{mg \cdot 100\ kg^{-1}}$[96]。然而，类似的育种行为在我国的李育种进程中仍较为稀少，我国的李种质资源极其丰富，大量的富含花青素的种质资源亟待被研究和利用。

此外，李果皮颜色虽主要受花青苷影响，但同时由叶绿素、类胡萝卜素和类黄酮等成色物质共同决定最终的色泽。人体内维生素A的主要来源是类胡萝卜素，同时还具有抗氧化、免疫调节、抗癌和延缓衰老等多重功效，因此，选育富含类胡萝卜素的李品种也是育种工作的重要目标之一。

参考文献　References：

[1] 刘硕，徐铭，张玉萍，张玉君，马小雪，章秋平，刘宁，刘威生．我国李育种研究进展、存在问题和展望[J]. 果树学报，2018，35(2)：231-245.
LIU Shuo，XU Ming，ZHANG Yuping，ZHANG Yujun，MA Xiaoxue，ZHANG Qiuping，LIU Ning，LIU Weisheng. Retrospect，problematical issues and the prospect of plum breeding in China[J]. Journal of Fruit Science，2018，35(2)：231-245.

[2] 联合国粮农组织数据库[OL]. 2019. (https://www.fao.org/home/en/)
Food and Agriculture Organization of the United Nations Database(FAOSTAT)[OL]. 2019. (https://www.fao.org/home/en/)

[3] 刘威生，章秋平，马小雪，张玉萍，刘家成，张玉君，刘硕，刘宁，徐铭．新中国果树科学研究70年：李[J]. 果树学报，2019，36(10)：1320-1338.
LIU Weisheng，ZHANG Qiuping，MA Xiaoxue，ZHANG Yuping，LIU Jiacheng，ZHANG Yujun，LIU Shuo，LIU Ning，XU Ming. Fruit scientific research in New China in the past 70 years：Plum[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(10)：1320-1338.

[4] FANNING K J，TOPP B，RUSSELL D，STANLEY R，NETZEL M. Japanese plums (*Prunus salicina* Lindl.) and phytochemicals - breeding，horticultural practice，postharvest storage，processing and bioactivity[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture，2014，94(11)：2137-2147.

[5] 刘剑利，刘晓，曹向宇，于慧，杨思敏，孙宇航．稠李花色苷的纯化及体外抗氧化活性[J]. 食品科学，2015，36(15)：5-10.
LIU Jianli，LIU Xiao，CAO Xiangyu，YU Hui，YANG Simin，SUN Yuhang. Purification and *in vitro* antioxidant activity of anthocyanins from *Padus racemosa*[J]. Food Science，2015，36(15)：5-10.

[6] WU X L，CAO G H，PRIOR R L. Absorption and metabolism of anthocyanins in elderly women after consumption of elderberry or blueberry[J]. The Journal of Nutrition，2002，132(7)：1865-1871.

[7] 周丹蓉，方智振，廖汝玉，叶新福，姜翠翠，潘少霖．李果皮花色素苷、类黄酮和类胡萝卜素含量及抗氧化性研究[J]. 营养学报，2013，35(6)：571-576.
ZHOU Danrong，FANG Zhizhen，LIAO Ruyu，YE Xinfu，JIANG Cuicui，PAN Shaolin. Contents of anthocyanin，flavonoids and carotenoids and antioxidant capacity of plum peels[J]. Acta Nutrimenta Sinica，2013，35(6)：571-576.

[8] 郑永霞．花色素苷药理功效的研究进展[J]. 山西医药杂志，2008，37(3)：255-257.
ZHENG Yongxia. Research progress on pharmacological effects of anthocyanins[J]. Shanxi Medical Journal，2008，37(3)：255-257.

[9] GARCÍA-GÓMEZ B E，SALAZAR J A，NICOLÁS-ALMANSA M，Razi M，Rubio M，Ruiz D，Martínez-Gómez P. Molecular bases of fruit quality in *Prunus* species：An integrated genomic，transcriptomic，and metabolic review with a breeding perspective[J]. International Journal of Molecular Sciences，2020，22(1)：333.

[10] OGAH O，WATKINS C S，UBI B E，ORAGUZIE N. Phenolic compounds in Rosaceae fruit and nut crops[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2014，62(39)：9369-9386.

[11] PANCHE A N，DIWAN A D，CHANDRA S R. Flavonoids：an overview[J]. Journal of Nutritional Science，2016，5：e47.

[12] BRUCE L T，DOUGAL M R，MICHAEL N，MARCO A D，LIU W S. Fruit breeding：Plum[M]. Berlin：Springer，2012：571-621.

[13] 张加延，周恩 . 中国果树志-李卷[M]. 北京：中国林业出版社，1998：13-15.

ZHANG Jiayan，ZHOU En. China fruit-plant monographs-plum flora [M]. Beijing：China Forestry Publishing House，1998：13-15.

[14] TREUTTER D，WANG D W，FARAG M A，BAIRES G D A，RÜHMANN S，NEUMÜLLER M. Diversity of phenolic profiles in the fruit skin of *Prunus domestica* plums and related species[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2012，60(48)：12011-12019.

[15] MANCO R，BASILE B，CAPUOZZO C，SCOGNAMIGLIO P，FORLANI M，RAO R，CORRADO G. Molecular and phenotypic diversity of traditional European plum (*Prunus domestica* L.) germplasm of southern Italy[J]. Sustainability，2019，11(15)：4112.

[16] 耿文娟 . 野生欧洲李种质资源特性及亲缘关系研究[D]. 乌鲁木齐：新疆农业大学，2011.

GENG Wenjuan. Research on germplasm resources characteristic and genetic relationship for wild European plum (*Prunus domestica* L.)[D]. Urumqi：Xinjiang Agricultural University，2011.

[17] 刘崇琪，陈学森，王金政，陈晓流，王海波，田长平，吴传金 . 新疆野生樱桃李果实部分表型性状的遗传多样性分析[J]. 园艺学报，2008，35(9)：1261-1268.

LIU Chongqi，CHEN Xuesen，WANG Jinzheng，CHEN Xiaoliu，WANG Haibo，TIAN Changping，WU Chuanjing. Studies on genetic diversity of phenotypic traits in wild myrobalan plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.)[J]. Acta Horticulturae Sinica，2008，35(9)：1261-1268.

[18] SMANALIEVA J，ISKAKOVA J，OSKONBAEVA Z，WICHERN F，DARR D. Determination of physicochemical parameters，phenolic content，and antioxidant capacity of wild cherry plum (*Prunus divaricata* Ledeb.) from the walnut-fruit forests of Kyrgyzstan[J]. European Food Research and Technology，2019，245(10)：2293-2301.

[19] 林存学，杨晓华，刘海荣 . 东北寒地 96 份李种质资源表型性状遗传多样性分析[J]. 园艺学报，2020，47(10)：1917-1929.

LIN Cunxue，YANG Xiaohua，LIU Hairong. Genetic diversity analysis of 96 plum germplasm resources by phenotypic traits in northeast cold area[J]. Acta Horticulturae Sinica，2020，47(10)：1917-1929.

[20] KWON J H，NAM E Y，JUN J H，CHUNG K H，YUN S K，KIM S J，DO Y S. Asian plum diversity based on phenotypic traits in republic of Korea[J]. Korean Journal of Plant Resources，2018，31(3)：254-267.

[21] UPOV. Guidelines for the conduct of tests for distinctness，uniformity，and stability[S/OL]//Japanese plum (*Prunus salicina* Lindl.)：TG/81/6. Geneva，Switzerland，2011. https：//www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg084.doc

[22] 郁香荷，章秋平，刘威生，孙猛，刘宁，张玉萍，徐铭 . 中国李种质资源形态性状和农艺性状的遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报，2011，12(3)：402-407.

YU Xianghe，ZHANG Qiuping，LIU Weisheng，SUN Meng，LIU Ning，ZHANG Yuping，XU Ming. Genetic diversity analysis of morphological and agronomic characters of Chinese plum (*Prunus salicina* Lindl.) germplasm[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2011，12(3)：402-407.

[23] FIOL A，GARCÍA-GÓMEZ B E，JURADO-RUIZ F，ALEXIOU K，HOWAD W，ARANZANA M J. Characterization of Japanese plum (*Prunus salicina*) PsMYB10 alleles reveals structural variation and polymorphisms correlating with fruit skin color[J]. Frontiers in Plant Science，2021，12：655267.

[24] 李芳菲，马文瑶，程大伟，黄海娜，顾红，陈锦永，杨英军 . 植物生长调节物质对葡萄着色影响的研究进展[J]. 果树学报，2019，36(7)：928-938.

LI Fangfei，MA Wenyao，CHENG Dawei，HUANG Haina，GU Hong，CHEN Jinyong，YANG Yingjun. Advances in grape coloration regulated by plant growth regulators[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(7)：928-938.

[25] TOMÁS-BARBERÁN F A，ESPÍN J C. Phenolic compounds and related enzymes as determinants of quality in fruits and vegetables[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture，2001，81(9)：853-876.

[26] VIZZOTTO M，CISNEROS-ZEVALLOS L，BYRNE D H，RAMMING D W，OKIE W R. Large variation found in the phytochemical and antioxidant activity of peach and plum germplasm[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，2007，132(3)：334-340.

[27] 孙海龙，张静茹，陆致成，鲁晓峰，吴强，于潞 . 李果实酚类物质及其生物活性研究进展[J]. 果树学报，2018，35(12)：1541-1550.

SUN Hailong，ZHANG Jingru，LU Zhicheng，LU Xiaofeng，WU Qiang，YU Lu. Advances in the research of phenolic compounds and their bioactivities in plum fruits[J]. Journal of Fruit Science，2018，35(12)：1541-1550.

[28] KAYESH E，SHANGGUAN L F，KORIR N K，SUN X，BILKISH N，ZHANG Y P，HAN J，SONG C N，CHENG Z M，FANG J G. Fruit skin color and the role of anthocyanin[J]. Acta Physiologiae Plantarum，2013，35(10)：2879-2890.

[29] LIN X，XIAO M，LUO Y，WANG J Y，WANG H Q. The effect of RNAi-induced silencing of FaDFR on anthocyanin metabolism in strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) fruit[J]. Scientia Horticulturae，2013，160：123-128.

[30] JAAKOLA L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits[J]. Trends in Plant Science，2013，18(9)：477-483.

[31] PEREIRA D M，VALENTÃO P，PEREIRA J A，ANDRADE P B. Phenolics：from chemistry to biology[J]. Molecules，2009，14(6)：2202-2211.

[32] BUCKINGHAM J，MUNASINGHE V R N. Dictionary of Flavonoids with CD-ROM[M]. Boca Raton：CRC Press，2015.

[33] MAZZA G. Anthocyanins in fruits，vegetables，and grains[M]. Boca Raton：CRC Press，2018.

[34] WICZKOWSKI W，PISKUŁA M K. Food flavonoids[J]. Polish Journal of Food and Nutrition Sciences，2004，13(1)：101-114.

[35] USENIK V，ŠTAMPAR F，VEBERIČ R. Anthocyanins and fruit colour in plums (*Prunus domestica* L.) during ripening[J]. Food Chemistry，2009，114(2)：529-534.

[36] 王燕 . 樱桃李(*Prunus cerasifera* ehrh.)果实主要花色苷组分及

相关特性分析[D]. 泰安：山东农业大学，2012.
WANG Yan. Analysis of major anthocyanins composition and correlation properties of myrobalan plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.) fruit[D]. Taian：Shandong Agricultural University，2012.

[37] 曲霜 . 我国抗寒李果实性状的研究[D]. 长春：吉林农业大学，2019.
QU Shuang. Study on fruit characters of hardy *Prunus salicina* in China[D]. Changchun：Jilin Agricultural University，2019.

[38] FISCHER T C，GOSCH C，PFEIFFER J，HALBWIRTH H，HALLE C，STICH K，FORKMANN G. Flavonoid genes of pear (*Pyrus communis*)[J]. Trees，2007，21(5)：521-529.

[39] GARCÍA-GÓMEZ B E，RUIZ D，SALAZAR J A，RUBIO M，GARCÍA P J M，MARTÍNEZ-GÓMEZ P. Analysis of metabolites and gene expression changes relative to apricot (*Prunus armeniaca* L.) fruit quality during development and ripening[J]. Frontiers in Plant Science，2020，11：1269.

[40] HONDA C，KOTODA N，WADA M，KONDO S，KOBAYASHI S，SOEJIMA J，ZHANG Z，TSUDA T，MORIGUCHI T. Anthocyanin biosynthetic genes are coordinately expressed during red coloration in apple skin[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2002，40(11)：955-962.

[41] UBI B E，HONDA C，BESSHO H，KONDO S，WADA M，KOBAYASHI S，MORIGUCHI T. Expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in apple skin：Effect of UV-B and temperature[J]. Plant Science，2006，170(3)：571-578.

[42] BAN Y，HONDA C，HATSUYAMA Y，IGARASHI M，BESSHO H，MORIGUCHI T. 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 and Cell Physiology，2007，48(7)：958-970.

[43] ESPLEY R V，HELLENS R P，PUTTERILL J，STEVENSON D E，KUTTY-AMMA S，ALLAN A C. Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor，MdMYB10[J]. The Plant Journal for Cell and Molecular Biology，2007，49(3)：414-427.

[44] JIANG S S，SUN Q G，CHEN M，WANG N，XU H F，FANG H C，WANG Y C，ZHANG Z Y，CHEN X S. Methylome and transcriptome analyses of apple fruit somatic mutations reveal the difference of red phenotype[J]. BMC Genomics，2019，20(1)：1-13.

[45] TAKOS A M，JAFFÉ F W，JACOB S R，BOGS J，ROBINSON S P，WALKER A R. Light-induced expression of a *MYB* gene regulates anthocyanin biosynthesis in red apples[J]. Plant Physiology，2006，142(3)：1216-1232.

[46] FENG S Q，WANG Y L，YANG S，XU Y T，CHEN X S. Anthocyanin biosynthesis in pears is regulated by a R2R3-MYB transcription factor PyMYB10[J]. Planta，2010，232(1)：245-255.

[47] YAO G F，MING M L，ALLAN A C，GU C，LI L T，WU X，WANG R Z，CHANG Y J，QI K J，ZHANG S L，Wu J. Map-based cloning of the pear gene *MYB114* identifies an interaction with other transcription factors to coordinately regulate fruit anthocyanin biosynthesis[J]. The Plant Journal for Cell and Molecular Biology，2017，92(3)：437-451.

[48] ZHAI R，WANG Z M，ZHANG S E，MENG G，SONG L Y，WANG Z G，LI P M，MA F W，XU L F. Two MYB transcription factors regulate flavonoid biosynthesis in pear fruit (*Pyrus bretschneideri* Rehd.)[J]. Journal of Experimental Botany，2016，67(5)：1275-1284.

[49] ZHANG Z，TIAN P，ZHANG Y，LI C Z Y，LI X，YU Q，WANG S，WANG X Y，CHEN X S，FENG S Q. Transcriptomic and metabolomic analysis provides insights into anthocyanin and procyanidin accumulation in pear[J]. BMC Plant Biology，2020，20(1)：1-14.

[50] ALIOTO T，ALEXIOU K G，BARDIL A，BARTERI F，CASTANERA R，CRUZ F，DHINGRA A，DUVAL H，MARTÍ Á F，FRIAS L，GALÁN B，GARCÍA J L，HOWAD W，GÓMEZ-GARRIDO J，GUT M，JULCA I，MORATA J，PUIGDOMÈNECH P，RIBECA P，CABETAS M J R，VLASOVA A，WIRTHENSOHN M，GARCIA-MAS J，GABALDÓN T，CASACUBERTA J M，ARÚS P. Transposons played a major role in the diversification between the closely related almond and peach genomes：Results from the almond genome sequence[J]. The Plant Journal，2020，101(2)：455-472.

[51] VERDE I，JENKINS J，DONDINI L，MICALI S，PAGLIARANI G，VENDRAMIN E，PARIS R，ARAMINI V，GAZZA L，ROSSINI L，BASSI D，TROGGIO M，SHU S，GRIMWOOD J，TARTARINI S，DETTORI M T，SCHMUTZ J. The Peach v2.0 release：High-resolution linkage mapping and deep resequencing improve chromosome-scale assembly and contiguity[J]. BMC Genomics，2017，18(1)：1-18.

[52] SHIRASAWA K，ISUZUGAWA K，IKENAGA M，SAITO Y，YAMAMOTO T，HIRAKAWA H，ISOBE S. The genome sequence of sweet cherry (*Prunus avium*) for use in genomics-assisted breeding[J]. DNA Research，2017，24(5)：499-508.

[53] SHEN X J，ZHAO K，LIU L L，ZHANG K C，YUAN H Z，LIAO X，WANG Q，GUO X W，LI F，LI T H. A role for PacMYBA in ABA-regulated anthocyanin biosynthesis in red-colored sweet cherry cv. Hong Deng (*Prunus avium* L.)[J]. Plant and Cell Physiology，2014，55(5)：862-880.

[54] JIN W M，WANG H，LI M F，WANG J，YANG Y，ZHANG X M，YAN G H，ZHANG H，LIU J S，ZHANG K C. The R2R3-MYB transcription factor *Pav MYB 10.1* involves in anthocyanin biosynthesis and determines fruit skin colour in sweet cherry (*Prunus avium* L.)[J]. Plant Biotechnology Journal，2016，14(11)：2120-2133.

[55] MEDINA-PUCHE L，CUMPLIDO-LASO G，AMIL-RUIZ F，HOFFMANN T，RING L，RODRÍGUEZ-FRANCO A，CABALLERO J L，SCHWAB W，MUÑOZ-BLANCO J，BLANCO-PORTALES R. MYB10 plays a major role in the regulation of flavonoid/phenylpropanoid metabolism during ripening of *Fragaria × ananassa* fruits[J]. Journal of Experimental Botany，2014，65(2)：401-417.

[56] GU C，LIAO L，ZHOU H，WANG L，DENG X B，HAN Y P. Constitutive activation of an anthocyanin regulatory gene PcMYB10.6 is related to red coloration in purple-foliage plum[J]. PLoS One，2015，10(8)：e0135159.

[57] XI W P，FENG J，LIU Y，ZHANG S K，ZHAO G H. The R2R3-MYB transcription factor PaMYB10 is involved in anthocyanin biosynthesis in apricots and determines red blushed skin[J]. BMC Plant Biology，2019，19(1)：287.

[58] 卢雯瑩，赵磊，李天奇，崔鹤云，廖平安 . 蔷薇科植物果实花青苷积累研究进展[J]. 生物技术通报，2021，37(1)：234-245.
LU Wenying，ZHAO Lei，LI Tianqi，CUI Heyun，LIAO Pingan.

Research advances of fruit anthocyanin accumulation in Rosaceae plants[J]. Biotechnology Bulletin，2021，37(1)：234-245.

[59] GONZÁLEZ M，SALAZAR E，CABRERA S，OLEA P，CARRASCO B. Analysis of anthocyanin biosynthesis genes expression profiles in contrasting cultivars of Japanese plum (*Prunus salicina* L.) during fruit development[J]. Gene Expression Patterns，2016，21(1)：54-62.

[60] SELVARAJ K，SHERIF S，DEK M S P，PALIYATH G，EI-SHARKAWY I，SUBRAMANIAN J. Identification and characterization of genes involved in the fruit color development of European plum[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，2016，141(5)：467-474.

[61] 陈梦微. 李果实色素积累规律及花色苷和类胡萝卜素合成分子机理研究[D]. 雅安：四川农业大学，2018.

CHEN Mengwei. Studies on the accumulation of pigment in plum fruit and the molecular mechanism of anthocyanin and carotenoid synthesis[D]. Yaan：Sichuan Agricultural University，2018.

[62] 方智振，姜翠翠，周丹蓉，潘少霖，林炎娟，叶新福.‘秋姬李’*PsMYB18* 基因克隆与功能分析[J]. 果树学报，2019，36(7)：837-845.

FANG Zhizhen，JIANG Cuicui，ZHOU Danrong，PAN Shaolin，LIN Yanjuan，YE Xinfu. Molecular cloning and function analysis of *PsMYB18* in‘Akihime’plum (*Prunus salicina* Lindl.)[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(7)：837-845.

[63] 冯筠庭. 三华李果实发育转录组分析及其花青苷生物合成相关基因表达分析[D]. 广州：华南农业大学，2016.

FENG Junting. The transcriptome analysis of fruit development and verification of genes related to anthocyanidin biosynthesis about’Sanhuali’(Japanese plum)[D]. Guangzhou：South China Agricultural University，2016.

[64] 胡可，韩科厅，戴思兰. 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理[J]. 植物学报，2010，45(3)：307-317.

HU Ke，HAN Keting，DAI Silan. Regulation of plant anthocyanin synthesis and pigmentation by environmental factors[J]. Chinese Bulletin of Botany，2010，45(3)：307-317.

[65] 张国静. 可见光调控李果实花色苷合成的信号转导机制[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2021.

ZHANG Guojing. Signal transduction mechanism of anthocyanin synthesis regulated by visible light in plum fruit[D]. Yangling：Northwest A & F University，2021.

[66] 张学英，张上隆，叶正文，骆军，李世诚. 不同颜色果袋对李果实着色及花色素苷合成的影响因素分析[J]. 果树学报，2007，24(5)：605-610.

ZHANG Xueying，ZHANG Shanglong，YE Zhengwen，LUO Jun，LI Shicheng. Influences of bagging on pigmentation development of plum and analysis of factors related with anthocyanin synthesis[J]. Journal of Fruit Science，2007，24(5)：605-610.

[67] 姜翠翠，方智振，潘少霖，周丹蓉，叶新福. 地面覆反光膜对秋姬李果实色泽及内在品质的影响[J]. 中国南方果树，2019，48(3)：102-104.

JIANG Cuicui，，FANG Zhizhen，PAN Shaolin，ZHOU Danrong，YE Xinfu. Effects of reflecting film mulching on fruit color and internal quality of qiuji plum[J]. South China Fruits，2019，48(3)：102-104.

[68] 潘少霖，林炎娟，方智振，周丹蓉，姜翠翠，叶新福. 光照对芙蓉李果肉花色苷积累的影响[J]. 中国南方果树，2018，47(4)：126-128.

PAN Shaolin，LIN Yanjuan，FANG Zhizhen，ZHOU Danrong，JIANG Cuicui，YE Xinfu. Effect of light on the accumulation of anthocyanin in pulp of plum[J]. South China Fruits，2018，47(4)：126-128.

[69] DUBOS C，LE GOURRIEREC J L，BAUDRY A，HUEP G，LANET E，DEBEAUJON I，ROUTABOUL J M，Alboresi A，Weisshaar B，Lepiniec L. MYBL2 is a new regulator of flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal，2008，55(6)：940-953.

[70] 张学英，张上隆，秦永华，李世诚，叶正文，骆军，贾惠娟. 温度对李果实采后花色素苷合成的影响[J]. 园艺学报，2005，32(6)：1073-1076.

ZHANG Xueying，ZHANG Shanglong，QIN Yonghua，LI Shicheng，YE Zhengwen，LUO Jun，JIA Huijuan. Effects of temperature on anthocyanin synthesis of postharvest plum fruit[J]. Acta Horticulturae Sinica，2005，32(6)：1073-1076.

[71] FANG Z Z，LI-WANG K，JIANG C C，ZHOU D R，LIN Y J，PAN S L，ESPLEY R V，YE X F. Postharvest temperature and light treatments induce anthocyanin accumulation in peel of‘Akihime’plum (*Prunus salicina* Lindl.) via transcription factor PsMYB10.1[J]. Postharvest Biology and Technology，2021，179：111592.

[72] NIU J P，ZHANG G J，ZHANG W T，GOLTSEV V，SUN S，WANG J Z，LI P M，MA F W. Anthocyanin concentration depends on the counterbalance between its synthesis and degradation in plum fruit at high temperature[J]. Scientific Reports，2017，7(1)：7684.

[73] YAMANE T，SHIBAYAMA K. Effects of changes in the sensitivity to temperature on skin coloration in‘Aki queen’grape berries[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science，2006，75(6)：458-462.

[74] 唐前瑞，陈德富，陈友云，张宏志，周朴华. 红檵木叶色变化的生理生化研究[J]. 林业科学，2006，42(2)：111-115.

TANG Qianrui，CHEN Defu，CHEN Youyun，ZHANG Hongzhi，ZHOU Puhua. Changes of physiology and biochemistry during leafcolor transformation in *Loropetalum chinense* var. *rubrum*[J]. Scientia Silvae Sinicae，2006，42(2)：111-115.

[75] 孙建霞，张燕，胡小松，吴继红，廖小军. 花色苷的结构稳定性与降解机制研究进展[J]. 中国农业科学，2009，42(3)：996-1008.

SUN Jianxia，ZHANG Yan，HU Xiaosong，WU Jihong，LIAO Xiaojun. Structural stability and degradation mechanisms of anthocyanins[J]. Scientia Agricultura Sinica，2009，42(3)：996-1008.

[76] 孙志刚，张建成，王鹏飞，杜俊杰. 果实中花色素苷生物合成及调控技术研究[J]. 河北林果研究，2012，27(4)：424-429.

SUN Zhigang，ZHANG Jiancheng，WANG Pengfei，DU Junjie. Research on biosynthesis of fruit anthocyanin and its control technique[J]. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research，2012，27(4)：424-429.

[77] 周丹蓉，方智振，叶新福，潘少霖，廖汝玉，姜翠翠，王小安. 李果中花色素苷研究进展[J]. 东南园艺，2015，3(3)：43-46.

ZHOU Danrong，FANG Zhizhen，YE Xinfu，PAN Shaolin，LIAO Ruyu，JIANG Cuicui，WANG Xiaoan. Research progress of anthocyanin in plum[J]. Southeast Horticulture，2015，3(3)：43-46.

[78] 张义，刘敏．不同颜色李果实成熟期果皮色素的变化及与糖酸含量的相关性[J]. 北方园艺，2012(10)：16-19.
ZHANG Yi，LIU Min. Pericarp pigment changes and correlations with soluble sugar and titratable acid content in plum fruits with different colors during maturation[J]. Northern Horticulture，2012(10)：16-19.

[79] 崔艳涛，孟庆瑞，王文凤，冯晨静，杨建民．安哥诺李果皮花青苷与内源激素、酶活性变化规律及其相关性[J]. 果树学报，2006，23(5)：699-702.
CUI Yantao，MENG Qingrui，WANG Wenfeng，FENG Chenjing，YANG Jianmin. Changes and relationship of anthocyanin，endogenous hormone and Enzyme activity in the skin of Angelino plum fruit[J]. Journal of Fruit Science，2006，23(5)：699-702.

[80] 张元慧．李(*Prunus* spp.)果实色泽发育机理研究[D]. 保定：河北农业大学，2003.
ZHANG Yuanhui. Study on mechanism of color development in plum (*Prunus* spp.) fruits[D]. Baoding：Hebei Agricultural University，2003.

[81] 马小雪，章秋平，刘威生，刘宁，张玉萍，徐铭，刘硕，张玉君．李品种资源果实抗氧化活性分析[J]. 果树学报，2019，36(3)：277-285.
MA Xiaoxue，ZHANG Qiuping，LIU Weisheng，LIU Ning，ZHANG Yuping，XU Ming，LIU Shuo，ZHANG Yujun. Antioxidant capacity in fruits of cultivar resources of genus *Prunus*[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(3)：277-285.

[82] 庄维兵，刘天宇，束晓春，渠慎春，翟恒华，王涛，张凤娇，王忠．植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制[J]. 植物生理学报，2018，54(11)：1630-1644.
ZHUANG Weibing，LIU Tianyu，SU Xiaochun，QU Shenchun，ZHAI Henghua，WANG Tao，ZHANG Fengjiao，WANG Zhong. The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants[J]. Plant Physiology Journal，2018，54(11)：1630-1644.

[83] 张姣，李文欣，赵志磊，李程，史瑞基，顾玉红．乙烯和1-MCP处理对‘安哥诺’李冷藏期间果肉色度的影响[J]. 食品研究与开发，2018，39(8)：182-186.
ZHANG Jiao，LI Wenxin，ZHAO Zhilei，LI Cheng，SHI Ruiji，GU Yuhong. Effects of ethylene and 1-MCP treatments on the fruit color of ‘Angeleno’ plums during cold storage[J]. Food Research and Development，2018，39(8)：182-186.

[84] 林炎娟，周丹蓉，叶新福，方智振，梁华俤，潘少霖．乙烯利、1-MCP处理对芙蓉李果实采后品质及生理的影响[J]. 食品研究与开发，2018，39(20)：197-202.
LIN Yanjuan，ZHOU Danrong，YE Xinfu，FANG Zhizhen，LIANG Huadi，PAN Shaolin. Effects of ethephon and 1-MCP treatment on postharvest quality and physiology of furong plums[J]. Food Research and Development，2018，39(20)：197-202.

[85] CHENG Y D，LIU L Q，YUAN C，GUAN J F. Molecular characterization of ethylene-regulated anthocyanin biosynthesis in plums during fruit ripening[J]. Plant Molecular Biology Reporter，2016，34(4)：777-785.

[86] 姜卫兵，徐莉莉，翁忙玲，韩健生．环境因子及外源化学物质对植物花色素苷的影响[J]. 生态环境学报，2009，18(4)：1546-1552.
JIANG Weibing，XU Lili，WENG Mangling，HAN Jiansheng. Effects of environmental factors and exogenous chemicals on anthocyanins in plants：A review[J]. Ecology and Environmental Sciences，2009，18(4)：1546-1552.

[87] 李铭，郑强卿，窦中江，郭绍杰，姜继元，苏学德，郁松林．果实中花色素苷合成代谢的调控机制及影响因素[J]. 安徽农业科学，2010，38(16)：8381-8384.
LI Ming，ZHENG Qiangqing，DOU Zhongjiang，GUO Shaojie，JIANG Jiyuan，SU Xuede，YU Songlin. Control mechanism of anthocyanins synthesis metabolism in fruit and its influence factors[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences，2010，38(16)：8381-8384.

[88] 刘向标，段江燕．植物花色素苷研究进展[J]. 陕西农业科学，2013，59(1)：104-109.
LIU Xiangbiao，DUAN Jiangyan. Research progress of plant anthocyanins[J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences，2013，59(1)：104-109.

[89] 潘芝梅，徐金刚，卢刚，郑维桃，张大伟．李果实发育期矿质元素和果皮花青素含量的变化规律及相关性分析[J]. 浙江林业科技，2009，29(4)：21-24.
PAN Zhimei，XU Jingang，LU Gang，ZHENG Weitao，ZHANG Dawei. Variation and relative analysis on mineral element and anthocyanidin content during fruit growth[J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology，2009，29(4)：21-24.

[90] SCHREINER M. Vegetable crop management strategies to increase the quantity of phytochemicals[J]. European Journal of Nutrition，2005，44(2)：85-94.

[91] LEA U S，SLIMESTAD R，SMEDVIG P，LILLO C. NITROGEN DEFIciency enhances expression of specific MYB and bHLH transcription factors and accumulation of end products in the flavonoid pathway[J]. Planta，2007，225(5)：1245-1253.

[92] 孙猛，刘威生，刘宁，王晓松．核果类果树主要性状遗传变异规律研究进展[J]. 北方果树，2011(6)：1-5.
SUN Meng，LIU Weisheng，LIU Ning，WANG Xiaosong. The review of studies on genetic development of main traits of stone fruit tree[J]. Northern Fruits，2011(6)：1-5.

[93] 韩玉虎，董冰，田歌，王璐，田建保，安．尼古接．桃杂交后代基因性状遗传分析[J]. 山西农业科学，2011，39(8)：775-781.
HAN Yuhu，DONG Bing，TIAN Ge，WANG Lu，TIAN Jianbao，NICOTRA A. Analysis on heritability of genetic traits in progeny of peach[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences，2011，39(8)：775-781.

[94] 方玉凤，张凤芳，王官清，李铎，李松群，李怀玉．六号李、绥棱红李自然杂交后代某些性状的遗传[J]. 沈阳农业大学学报，1989，20(1)：15-19.
FANG Yufeng，ZHANG Fengfang，WANG Guanqing，LI Duo，LI Songqun，LI Huaiyu. Inheritance of some characters in naturally hybridized progeny from plum 6’X Sui Ling red plum[J]. Journal of Shenyang Agricultural University，1989，20(1)：15-19.

[95] 刘文东．李树杂交后代亲子性状遗传变异规律[J]. 中国林副特产，2013(5)：96-97.
LIU Wendong. Genetic variation of plum tree hybrid offspring [J]. Forest by-Product and Speciality in China，2013(5)：96-97.

[96] FANNING K，EDWARDS D，NETZEL M，STANLEY R，NETZEL G，RUSSELL D，TOPP B. Increasing anthocyanin content in queen garnet plum and correlations with in-field measures[J]. Acta Horticulturae，2013(985)：97-104.