

遮光对刺梨果实和叶片中维生素 C 与糖含量以及相关酶活性的影响

何春丽^{1,2}, 樊卫国^{1,2*}

(1 贵州大学 农学院, 贵阳 550025; 2 国家林业和草原局刺梨工程技术研究中心, 贵阳 550025)

摘 要: 为探究光照强度减弱对不同发育期的刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt.) 果实和叶片中维生素 C 与糖含量及相关酶活性的影响, 以‘贵农 5 号’刺梨扦插苗为材料, 采用遮阳网设置光强减弱 20%、40%、60% 的 3 个遮光处理, 以自然光照强度为对照(CK), 分析不同光照强度条件下刺梨果实和叶片中维生素 C 含量及相关酶活性以及糖含量的变化。结果表明: (1) 光照强度减弱后, 不同发育期的刺梨果实和叶片中维生素 C 含量均显著降低, 对照及 3 个处理间的果实维生素 C 含量的差异在快速膨大期均达到显著水平。(2) 随着光照强度的减弱, 刺梨果实和叶片中 L-半乳糖-1, 4-内酯脱氢酶(GalLDH)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)活性均降低, 而抗坏血酸氧化酶(AAO)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均增强, 尤其是果实中 MDHAR 活性在快速膨大期迅速大幅增强。(3) 刺梨果实和叶片中可溶性糖、蔗糖、葡萄糖、果糖含量随光照强度减弱而降低, 但果实中葡萄糖含量在快速膨大期增加尤为迅速。(4) 果实中维生素 C 含量与叶片中蔗糖、葡萄糖含量在不同发育期均呈极显著正相关关系, 快速膨大期果实中 GalLDH、MDHAR 活性与维生素 C 含量呈极显著正相关关系且相关系数均达到最大值, 而其 APX 活性与维生素 C 含量呈极显著负相关关系且相关系数达到最大值。研究认为, 光照强度通过调控刺梨果实中维生素 C 合成及相关代谢关键酶的活性与叶片中光合产物的含量最终影响果实中维生素 C 的积累量; 弱光环境不利于刺梨果实和叶片中维生素 C 及糖的积累, 其影响在果实快速膨大期尤为明显; 良好的光照是保证刺梨果实优良品质的基本条件。

关键词: 刺梨; 光照强度; 维生素 C; 酶活性; 光合产物

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Shading on Vitamin C and Sugar Contents and Related Enzymes Activities in Fruits and Leaves of *Rosa roxburghii*

HE Chunli^{1,2}, FAN Weiguo^{1,2*}

(1 College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2 Engineering Technology Research Centre for Cili of National Forestry and Administration, Guiyang 550025, China)

Abstract: To explore the effects of reduced light intensity on vitamin C content and enzymatic activities and sugar content in *Rosa roxburghii* Tratt. fruits and leaves. In this study, ‘Guinong 5’ *R. roxburghii* cuttings was taken as materials. The shading net was used to set three shading treatments with light intensity reduced by 20%, 40% and 60%, with natural light intensity as control. The changes of vitamin C content and related enzyme activities and sugar content in fruits and leaves of *R. roxburghii* under different light

收稿日期: 2020-09-15; 修改稿收到日期: 2020-12-24

基金项目: 国家林业和草原局林业科技创新平台建设(2019133002)

作者简介: 何春丽(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事果树生理生态与栽培技术研究。E-Mail: hechunli528@163.com

* 通信作者: 樊卫国, 教授, 博士生导师, 主要从事果树生理生态与栽培技术研究。E-Mail: wgfan@gzu.edu.cn

intensity were analyzed. The results showed that: (1) the content of vitamin C in fruits and leaves of *R. roxburghii* at different development stages were significantly decreased after the light intensity was weakened. The difference of vitamin C content in fruits of the control and the three treatments reached a significant level at the rapid expansion stage. (2) With the decrease of light intensity, the activities of L-galactose-1, 4-lactone dehydrogenase (GalLDH), monodehydroascorbate reductase (MDHAR) and dehydroascorbate reductase (DHAR) decreased, while the activities of ascorbate oxidase (AAO) and ascorbate peroxidase (APX) increased in fruits and leaves of *R. roxburghii*, especially the activity of MDHAR increased rapidly and greatly in the rapid expansion stage. (3) The contents of soluble sugar, sucrose, glucose and fructose in the fruits and leaves of *R. roxburghii* decreased with the decrease of light intensity, while the contents of glucose increased rapidly during the rapid expansion stage. (4) The content of vitamin C in fruits was significantly positively correlated with sucrose and glucose contents in leaves at different development stages. At the rapid expansion stage, the activities of GalLDH and MDHAR in fruits were significantly positively correlated with vitamin C content in fruits, the APX activity was significantly negatively correlated with the vitamin C content in fruits, and their correlation coefficients are all at the maximum. The studied showed that light intensity effects the accumulation of vitamin C in *R. roxburghii* fruits by regulating the activities of key enzymes of vitamin C synthesis and related metabolism and the content of photosynthetic products in leaves; Weak light environment is not conducive to the accumulation of vitamin C and sugar in fruits and leaves of *R. roxburghii*, which is especially significant during the rapid fruit expansion stage; Good light was the basic condition to ensure the excellent quality of *R. roxburghii* fruits.

Key words: *Rosa roxburghii*; light intensity; vitamin C; enzyme activity; the product of photosynthesis

刺梨 (*Rosa roxburghii* Tratt.) 果实富含维生素 C (抗坏血酸, AsA), 每 100 g 鲜果中含量高达 1 664~2 601 mg^[1], 维生素 C 含量高低是衡量刺梨果实品质优劣的重要指标之一。迄今, 有关光照强度减弱对刺梨果实和叶片中维生素 C 合成与积累影响的研究鲜见报道。有研究发现, 在黑暗环境下, 刺梨果实中维生素 C 的积累明显减少, 与维生素 C 合成相关基因表达减弱^[2], 表明光照条件对果实中维生素 C 合成与积累有重要影响, 但这一研究排除了刺梨叶片光合作用及其产物对果实中维生素 C 合成与积累的作用。另外, 在猕猴桃 (*Actinidia deliciosa*)^[3]、柿子 (*Diospyros kaki*)^[4]、葡萄 (*Vitis vinifera*)^[5]、柑橘 (*Citrus reticulata*)^[6] 和黑穗醋栗 (*Ribes nigrum*)^[7] 等其他果树上的研究中发现, 随光照强度减弱, 这些树种果实中维生素 C 的含量也明显减少, 因此, 环境的光照变化会影响果实中维生素 C 的积累。L-半乳糖途径是植物维生素 C 合成的主要途径之一^[8-10], 在维生素 C 合成的过程中, 半乳糖内酯脱氢酶 (GalLDH) 直接催化半乳糖内酯形成维生素 C^[11], 说明 GalLDH 是维生素 C 合成和积累的关键酶。维生素 C 经过抗坏血酸氧化酶 (AAO) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 催化氧化分解为单脱氢抗坏血酸 (MDHA), 再通过非酶歧化反应形成脱氢抗坏血酸 (DHA), DHA 在单脱氢抗坏

血酸还原酶 (MDHAR) 和脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR) 的作用下被还原为维生素 C^[12-14]。上述 5 种与维生素 C 相关的代谢酶活性强弱变化与刺梨果实中维生素 C 的含量密切相关^[15]。研究发现, 随光照强度的降低, 植物体内参与维生素 C 合成的酶活性减弱, 维生素 C 氧化酶活性增强, 进而导致维生素 C 含量减少, 类似的研究结果在猕猴桃、苹果 (*Malus domestica*)^[16]、豌豆 (*Pisum sativum*)^[17]、苦瓜 (*Momordica charantia*)^[18]、西瓜 (*Citrullus lanatus*)^[19] 等植物上都有报道。由此可见, 光照强度变化对植物体内维生素 C 的合成代谢过程具有重要的影响。

贵州是中国刺梨的主产区, 种植规模达到了 15 万 hm² 以上。然而, 在刺梨的种植过程中, 是否充分保证刺梨处于良好的光照环境一直存在争议。有人认为刺梨是耐阴性强的树种^[20], 贵州民间普遍认为荫蔽环境下的刺梨果实产量及品质好, 由此有“向阳的桃子背阴的刺梨”之说。因此, 在生产上选择光照不足的背阴区域作为种植基地, 种植密度大, 管理粗放, 很少进行有利于植株内部通风透光的整形修剪等农艺措施, 导致刺梨低产质劣, 严重影响刺梨产业的发展。本研究通过对“贵农 5 号”刺梨植株树冠进行不同程度的遮光处理, 考察光照强度减弱对刺梨果实和叶片维生素 C 含量及相关生理指标的影

响,旨在解析光照强度变化影响刺梨果实和叶片中维生素 C 合成的作用机制,也为完善刺梨栽培的生理生态学理论提供科学理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2017~2018 年在国家林草局刺梨工程技术研究中心盆栽试验场进行。供试品种为‘贵农 5 号’刺梨。GalLDH、MDHAR、APX、AAO 活性测定试剂盒及维生素 C、蔗糖、葡萄糖、果糖标准品均由北京索莱宝科技有限公司提供,DHAR 活性测定试剂盒由深圳子科生物科技有限公司提供。

1.2 试验设计

试验设 3 个遮光处理,分别为光强减弱 20%、40%和 60%,以自然光照为对照。每个处理和对照各重复 4 次,每重复 1 株。

1.3 试验方法

1.3.1 遮光处理 于 2016 年 11 月将 2 年生‘贵农 5 号’刺梨扦插苗栽植于高 60 cm、直径 80 cm 黑色塑料缸中,置于长 2.5 m、宽 2.5 m、高 1.8 m 的不同遮光处理框架下。将不同透光率的遮阳网对框架进行覆盖遮光,用光合有效辐射测定仪(型号:SL-HYX)测定框架内的光合有效辐射,分别使框架内的光照强度达到遮光处理的要求,即光强分别减弱 20%、40%和 60%。对照不进行遮光,置于空旷的自然光照强度条件下。对照及 3 个遮光处理在刺梨果实不同发育期的光合有效辐射见表 1。试验期间统一正常水肥管理。

1.3.2 取样 于 2018 年 5 月 15 日(幼果期)、6 月 15 日(果实缓慢生长期)、7 月 15 日(果实快速膨大期)、8 月 15 日(果实成熟期)分别进行取样,在不同

遮光处理及对照的每棵植株上摘取营养枝中部叶 6 片和 3 个果实,分别用液氮冷冻处理后置于超低温冰箱(−79 ℃)中保存,用于测定相关指标。

1.3.3 维生素 C 含量测定 采用高效液相色谱法(HPLC)^[21]测定果实和叶片中维生素 C 的含量,检测器为岛津 SPD-10A 紫外检测器,色谱柱为 Wondasil C₁₈型(150 mm×4.6 mm,5 μm),流动相为 0.2%偏磷酸水溶液,色谱柱温度为 30 ℃,进样量为 20 μL,紫外检测波长为 254 nm,流速为 1 mL·min^{−1}。

1.3.4 维生素 C 代谢相关酶活性测定 按照说明书提供的方法提取及测定果实和叶片中 GalLDH、MDHAR、DHAR、APX 和 AAO 的活性。

1.3.5 可溶性糖、蔗糖、葡萄糖和果糖含量测定 可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法^[22]。蔗糖、葡萄糖、果糖含量的测定采用高效液相色谱法(HPLC)^[23],检测器为岛津 RID-10A 示差检测器,色谱柱为 YMC-Pack Polyamine II(250 mm×4.6 mm,5 μm),流动相为乙腈:水(75:25,V:V),色谱柱温度为 30 ℃,检测池温度为 35 ℃,进样量为 10 μL,流速为 1 mL·min^{−1}。

1.4 数据计算及处理

各个指标均重复测定 4 次,在 Excel 2003 上进行数据统计及作图,用 DPS v7.05 软件进行显著性和相关性分析,多重比较采用 Duncan’s 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 光照强度减弱对不同发育期的刺梨果实和叶片维生素 C 含量的影响

2.1.1 果实维生素 C 含量 各光照处理刺梨果实中维生素 C 含量均随着生育期进程推进逐渐增加,

表 1 自然光照及不同遮光处理在刺梨不同果实发育期的光合有效辐射

Table 1 Photo-synthetically active radiation under natural light and different shading treatments at different fruit developmental stages of *R. roxburghii*

处理 Treatment	光合有效辐射 Photo-synthetically active radiation/(μmol·m ^{−2} ·s ^{−1})			
	幼果期 Young fruit stage 5/15(month/day)	缓慢生长期 Slow growing stage 6/15(month/day)	快速膨大期 Rapid expansion stage 7/15(month/day)	成熟期 Maturity stage 8/15(month/day)
CK	1 498	1 527	1 782	1 664
R ₂₀	1 190	1 251	1 458	1 322
R ₄₀	879	905	1 092	971
R ₆₀	581	622	722	659

注:CK、R₂₀、R₄₀、R₆₀ 分别代表自然光强(对照)和光强减弱 20%、40%、60%,下同
Note: CK, R₂₀, R₄₀ and R₆₀ represent natural light intensity(CK), light intensity reduced by 20%, 40% and 60% respectively. The same as below

并在果实快速膨大期大量积累且增幅最大,此时对照(自然光照)及 3 个遮光处理的果实中维生素 C 含量分别比缓慢生长期增加了 267.88%、327.03%、249.61%和 215.71%(表 2)。同时,不同发育期的刺梨果实中维生素 C 含量在光照强度减弱后均表现出逐渐降低的趋势,且各遮光处理均与同期对照差异显著(表 2)。其中,在幼果期,3 个遮光处理果实中维生素 C 含量均与对照差异达到显著水平($P<0.05$),降幅为 44.17%~49.99%,但各遮光处理间无显著差异;在果实快速膨大期,光强减弱 20%、40%和 60%处理的果实中维生素 C 含量与同期对照相比降低了 14.72%~50.74%,且各处理间差异均达到显著水平($P<0.05$),说明果实维生素 C 含量在此时期对光照强度减弱最为敏感;在果实成熟期,各遮光处理果实中维生素 C 含量比对照显著降低 10.22%~23.10%($P<0.05$),光照减弱 40%(R_{40})和 60%(R_{60})处理间无显著差异,但两者均显著低于光照减弱 20%处理(R_{20})。

2.1.2 叶片维生素 C 含量 各光照处理刺梨叶片中维生素 C 含量均随着生育期进程推进总体呈降低趋势,并在果实缓慢生长期降幅最大,此时对照及 3 个遮光处理叶中维生素 C 含量比幼果期分别大幅度降低了 49.17%、50.03%、55.55%和 71.48%;不同发育时期的刺梨叶片中维生素 C 含量也随着光照强度的减弱而明显逐渐降低,且同期各光照减弱处理及其对照间差异大多达到显著水平,并以成熟期表现最明显(表 2)。其中,在 R_{60} 条件下,4 个果实发育时期的叶片中维生素 C 含量与相应对照相

比分别降低了 28.23%、59.72%、71.90%和 57.46%,且与同期对照及其他 2 个处理差异均达到显著水平($P<0.05$)。另外,刺梨叶片中维生素 C 含量仅在幼果期高于果实,而在其余生长期远远低于同期果实。以上结果说明光照强度减弱明显抑制了刺梨叶片和果实中维生素 C 的积累,且光照越弱抑制越严重,且果实对遮光的反应比叶片更敏感。

2.2 光照强度减弱对不同发育期的刺梨果实和叶片维生素 C 积累关键酶活性的影响

2.2.1 GalLDH 活性 不同发育期的刺梨果实和叶片中 GalLDH 活性均随着光照的减弱而逐渐减弱,且各遮光处理与同期对照的差异都达到显著水平($P<0.05$)(表 3)。其中,各处理果实 GalLDH 活性均随着生育期进程推进先升后降,并均在快速膨大期达到最高值;果实 GalLDH 活性于幼果期在 3 个遮光处理间差异不显著;于缓慢生长期及成熟期均表现为 R_{40} 和 R_{60} 处理相近,但均显著低于 R_{20} 处理;在快速膨大期,果实中 GalLDH 的活性在 R_{20} 、 R_{40} 和 R_{60} 处理下分别比对照显著降低 9.70%、34.75%和 45.01%,且各遮光处理间差异也均达到显著水平($P<0.05$);结合表 2 可知,在不同光照强度条件下,不同发育期的果实中 GalLDH 活性与维生素 C 含量变化趋势保持高度一致。同时,表 3 显示,叶片 GalLDH 活性于幼果期及成熟期在 3 个光照处理间均差异不显著,于缓慢生长期及快速膨大期在 R_{40} 和 R_{60} 处理间相近,但均显著低于 R_{20} 处理。可见,不同发育期的刺梨果实和叶片中 GalLDH 活性均受到弱光的显著抑制,从而导致其中的

表 2 在光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中维生素 C 含量

Table 2 The vitamin C content in fruits and leaves of *R. roxburghii* reduced light intensity at different development stages

器官 Organ	处理 Treatment	维生素 C 含量 vitamin C content(mg · 100 g ⁻¹ FW)			
		幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	181.52±11.35a	562.90±13.64a	2 070.78±26.93a	2 691.38±92.38a
	R_{20}	101.34±4.77b	413.57±19.55b	1 766.05±8.07b	2 416.26±97.37b
	R_{40}	98.42±6.51b	409.65±10.32b	1 432.16±26.07c	2 087.40±73.02c
	R_{60}	90.78±4.76b	323.13±22.94c	1 020.14±38.84d	2 069.55±91.15c
叶片 Leaf	CK	201.74±8.93a	102.54±2.46a	125.03±2.59a	70.61±0.63a
	R_{20}	190.42±7.94ab	83.73±4.76b	123.53±5.61a	60.75±1.15b
	R_{40}	182.97±5.23b	81.33±0.74b	104.51±4.86b	52.29±4.74c
	R_{60}	144.79±6.08c	41.30±3.06c	35.13±2.56c	30.04±2.4d

注:同列不同字母表示差异达到显著水平($P<0.05$)。下同
Note: Different letters in a column indicated significant differences at 0.05 level. The same as below

维生素 C 含量显著降低。

2.2.2 MDHAR 和 DHAR 活性 不同发育期的刺梨果实和叶片中 MDHAR 和 DHAR 活性的表现与 GalLDH 相似,均随着光照的减弱而逐渐减弱,尤其是 R₄₀ 和 R₆₀ 遮光处理与同期对照的差异大多达到显著水平($P<0.05$)。首先,刺梨果实中 MDHAR 活性随着生育期进程推进先升后降并均在快速膨大期迅速增强并达到最大值,此期对照果实的 MDHAR 活性分别为幼果期、缓慢生长期、成熟期的 21.12 倍、14.08 倍、7.13 倍,同时是同期 R₂₀、R₄₀ 和 R₆₀ 处理的 1.24 倍、4.01 倍、4.50 倍,且与 3 个遮光处理间的差异都达到显著水平($P<0.05$);除缓慢生长期外,各生育期 R₄₀ 和 R₆₀ 处理果实中 MDHAR 活性与 CK 及 R₂₀ 处理均差异显著(表

4)。同时,各处理刺梨果实中 DHAR 活性均随着发育时期进程推进逐渐增强,但变化幅度要比 MDHAR 小得多;R₄₀ 和 R₆₀ 处理果实中 DHAR 活性相近并在幼果期和成熟期显著低于 R₂₀ 处理,而在缓慢生长期和快速膨大期与 R₂₀ 处理差异不显著;R₂₀ 处理果实中 DHAR 活性仅在缓慢生长期与同期对照差异显著(表 5)。其次,不同发育期的刺梨叶片中 MDHAR、DHAR 活性在光照强度减弱后明显降低。其中,R₄₀ 和 R₆₀ 处理叶片 MDHAR 活性在不同果实发育时期均显著低于同期 CK 和 R₂₀ 处理,而前两者在幼果期及缓慢生长期差异不显著,在快速膨大期及成熟期差异显著,后两者却在幼果期及缓慢生长期差异显著,在快速膨大期及成熟期差异不显著(表 4);R₄₀ 和 R₆₀ 处理叶片 DHAR 活性

表 3 光照强度减弱条件下不同发育期刺梨果实和叶片中半乳糖内酯脱氢酶活性的变化

		半乳糖内酯脱氢酶活性 GalLDH activity(U · g ⁻¹)			
器官 Organ	处理 Treatment	幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	1.47±0.07a	2.50±0.16a	3.12±0.11a	0.88±0.16a
	R ₂₀	1.31±0.08b	1.93±0.18b	2.81±0.20b	0.55±0.11b
	R ₄₀	1.26±0.09b	1.48±0.05c	2.03±0.05c	0.35±0.02c
	R ₆₀	1.28±0.05b	1.34±0.11c	1.71±0.08d	0.31±0.02c
叶片 Leaf	CK	1.56±0.12a	1.36±0.10a	1.65±0.06a	1.57±0.05a
	R ₂₀	1.30±0.05b	0.85±0.08b	1.35±0.10b	1.32±0.05b
	R ₄₀	1.18±0.10b	0.68±0.05c	0.92±0.08c	1.21±0.09b
	R ₆₀	1.17±0.09b	0.65±0.05c	0.80±0.01c	1.26±0.10b

表 4 光照强度减弱环境下不同发育期刺梨果实和叶片中单脱氢抗坏血酸还原酶活性的变化

Table 4 The MDHAR activity in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

		单脱氢抗坏血酸还原酶活性 MDHAR activity(U · g ⁻¹)			
器官 Organ	处理 Treatment	幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	0.26±0.01a	0.39±0.02a	5.49±0.44a	0.77±0.04a
	R ₂₀	0.25±0.01a	0.33±0.02b	4.44±0.09b	0.58±0.03b
	R ₄₀	0.20±0.02b	0.30±0.03b	1.37±0.09c	0.42±0.00c
	R ₆₀	0.18±0.02b	0.32±0.02b	1.22±0.07c	0.34±0.03d
叶片 Leaf	CK	0.85±0.03a	3.97±0.22a	3.30±0.26a	3.03±0.19a
	R ₂₀	0.72±0.02b	3.71±0.11b	3.07±0.22a	2.95±0.28a
	R ₄₀	0.42±0.02c	1.13±0.08c	2.23±0.07b	1.64±0.05b
	R ₆₀	0.40±0.03c	0.94±0.08c	0.36±0.03c	0.30±0.03c

在不同果实发育时期均无显著差异,但大多显著低于同期 CK 和 R₂₀ 处理,而 R₂₀ 处理仅在快速膨大期及成熟期显著低于 CK(表 5)。

2.2.3 AAO 和 APX 活性 不同发育期的刺梨果实和叶片中 AAO 和 APX 活性均随着光照的减弱而逐渐增强,尤其是 R₆₀ 处理与同期对照的差异大多达到显著水平($P<0.05$)。首先,刺梨果实中 AAO 活性随着生育期进程推进先升后降再上升并均在快速膨大期迅速减弱且大多为最低值;在幼果期及成熟期,对照果实的 AAO 活性与 3 个遮光处理间的差异都达到显著水平($P<0.05$)(表 6)。同时,在快速膨大期,果实中 APX 活性在 R₄₀、R₂₀ 处理和 CK 分别比 R₆₀ 处理降低 19.91%、26.37% 和 31.03%(表 7)。其次,刺梨叶片中 AAO 活性随着生育期进

程推进先降后升并在幼果期达到最高值,在快速膨大期和成熟期,对照和各遮光处理间差异均达到显著水平($P<0.05$)(表 6);R₄₀ 和 R₆₀ 处理叶片 APX 活性在成熟期均显著高于同期 CK 和 R₂₀ 处理,且差异达到显著水平($P<0.05$),对照和各遮光处理叶片 APX 活性在其余果实发育时期均无显著差异(表 7)。

2.3 光照强度减弱对不同发育期刺梨果实和叶片中糖含量的影响

2.3.1 可溶性糖含量 刺梨果实和叶片中可溶性糖含量在同一生育期均随着光照强度减弱而逐渐降低,而在同一光照处理下随着生育期进程推进而逐渐增加(图 1)。其中,在幼果期及果实缓慢生长期,R₂₀ 和 R₄₀ 处理果实可溶性糖含量差异不显著,但与 CK 和 R₆₀ 处理相比差异均达到显著水平($P<0.05$);

表 5 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中脱氢抗坏血酸还原酶活性的变化
Table 5 The DHAR activity in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

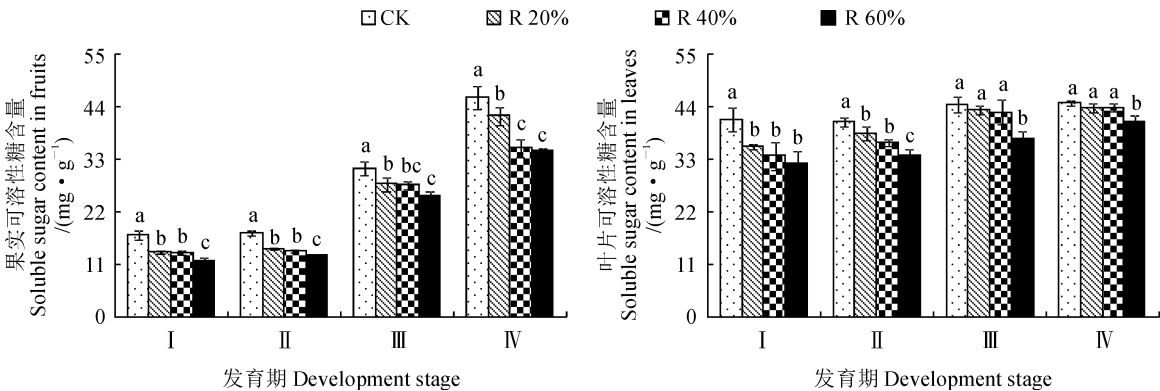
器官 Organ	处理 Treatment	脱氢抗坏血酸还原酶活性 DHAR activity(U · g ⁻¹)			
		幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	16.65±0.39a	18.75±0.28a	24.06±1.32a	30.64±0.26a
	R ₂₀	16.58±1.02a	16.79±0.95b	22.18±1.49a	30.29±2.80a
	R ₄₀	14.30±1.31b	17.59±0.24ab	22.77±0.31a	24.10±0.77b
	R ₆₀	13.38±0.21b	17.31±0.80b	22.43±0.76a	22.19±1.11b
叶片 Leaf	CK	19.18±1.43a	14.38±1.20a	14.68±0.62a	18.19±1.03a
	R ₂₀	18.38±1.12a	13.69±0.49a	12.56±0.45b	16.60±0.78b
	R ₄₀	15.63±1.21b	12.91±1.01a	12.17±0.93b	11.41±0.53c
	R ₆₀	15.12±0.43b	12.75±0.19a	11.40±0.92b	11.07±0.67c

表 6 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中抗坏血酸氧化酶活性的变化
Table 6 The AAO activity in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

器官 Organ	处理 Treatment	抗坏血酸氧化酶活性 AAO activity(U · g ⁻¹)			
		幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	0.008±0.001d	0.012±0.001c	0.007±0.001c	0.024±0.001d
	R ₂₀	0.011±0.001c	0.015±0.001c	0.012±0.002b	0.029±0.002c
	R ₄₀	0.018±0.002b	0.020±0.002b	0.015±0.001a	0.045±0.003b
	R ₆₀	0.021±0.001a	0.039±0.003a	0.016±0.002a	0.050±0.003a
叶片 Leaf	CK	0.037±0.002c	0.015±0.001b	0.023±0.002d	0.024±0.001d
	R ₂₀	0.051±0.002b	0.017±0.001ab	0.028±0.001c	0.032±0.003c
	R ₄₀	0.057±0.003a	0.018±0.001a	0.035±0.003b	0.056±0.002b
	R ₆₀	0.060±0.002a	0.018±0.001a	0.048±0.002a	0.064±0.001a

表 7 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中抗坏血酸过氧化物酶活性的变化
Table 7 The APX activity in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

器官 Organ	处理 Treatment	抗坏血酸过氧化物酶活性 APX activity($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)			
		幼果期 Young fruit stage	缓慢生长期 Slow growing stage	快速膨大期 Rapid expansion stage	成熟期 Maturity stage
果实 Fruit	CK	0.52±0.01b	0.65±0.02a	0.50±0.05c	0.48±0.02c
	R ₂₀	0.58±0.04b	0.65±0.06a	0.53±0.03bc	0.54±0.02c
	R ₄₀	0.59±0.05b	0.71±0.04a	0.58±0.03b	0.64±0.05b
	R ₆₀	0.67±0.05a	0.71±0.02a	0.72±0.04a	1.13±0.07a
叶片 Leaf	CK	0.69±0.02b	0.67±0.05b	0.56±0.00b	0.54±0.01c
	R ₂₀	0.74±0.01ab	0.69±0.02b	0.62±0.05ab	0.57±0.02c
	R ₄₀	0.73±0.06ab	0.74±0.02ab	0.64±0.05ab	0.63±0.02b
	R ₆₀	0.78±0.01a	0.80±0.07a	0.66±0.04a	0.69±0.02a



I、II、III、IV 分别代表幼果期、缓慢生长期、快速膨大期和成熟期;不同字母表示同一发育期差异显著 ($P < 0.05$)。下同

图 1 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中可溶性糖含量的变化

I, II, III and IV represent young fruit stage, slow growing stage, rapid expansion stage and maturity stage, respectively; Different letters mean significant differences at 0.05 level in the same development period. The same as below

Fig. 1 The soluble sugar content in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

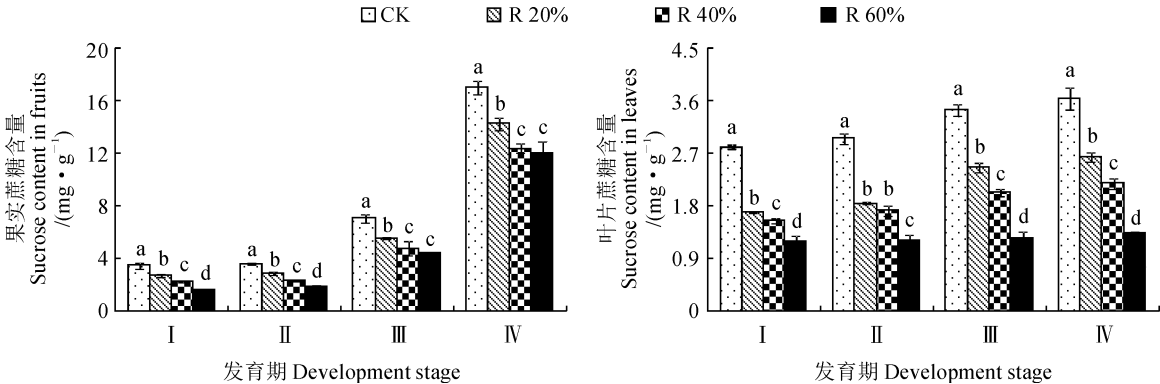


图 2 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中蔗糖含量的变化

Fig. 2 The sucrose content in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

在成熟期, R_{40} 和 R_{60} 处理果实可溶性糖含量显著低于 CK 和 R_{20} 处理。同时, 在幼果期, R_{20} 、 R_{40} 、 R_{60} 处理叶片可溶性糖含量均与 CK 差异显著, 但 3 个遮光处理间差异不显著; 其余果实发育时期叶片可溶性糖含量在 R_{60} 处理与 CK、 R_{20} 、 R_{40} 处理间存在显著差异, 但后三者间在快速膨大期和成熟期均无显著差异。

2.3.2 蔗糖含量 不同发育期的刺梨果实和叶片中蔗糖含量的表现与可溶性糖相似, 均随着光照强度的减弱呈显著降低趋势, 且 R_{20} 、 R_{40} 和 R_{60} 遮光处理均与同期对照的差异达到显著水平 ($P < 0.05$), 尤其是叶片表现得更为明显; 各处理刺梨果实和叶片中蔗糖含量在同一光照处理下随着生育期进程推进而逐渐增加(图 2)。其中, 在幼果期及果实缓慢生长期, 果实蔗糖含量在 R_{20} 、 R_{40} 和 R_{60} 处理下分别比同期 CK 显著降低 21.82%~53.37% 及 19.74%~50.18%, 且各遮光处理间差异也均达到显著水平 ($P < 0.05$); 在成熟期, CK 和 R_{20} 、 R_{40} 、 R_{60} 处理果实蔗糖含量达到最大值, R_{20} 、 R_{40} 、 R_{60} 处理分别比 CK 显著降低 16.41%、27.47% 和 29.53%, 降幅低于其他发育时期。同时, 叶片中蔗糖含量在遮光处理与对照间差异比果实更大, 且除缓慢生长

期外, 其余发育期内遮光处理间均差异显著 ($P < 0.05$); 在幼果期、缓慢生长期、快速膨大期、成熟期, R_{60} 处理叶片蔗糖含量分别比相应 CK 显著降低 57.81%、59.18%、63.77% 和 63.37%。以上结果说明光照强度减弱明显抑制了刺梨叶片和果实中蔗糖的合成和积累, 且光照越弱抑制越严重。

2.3.3 葡萄糖和果糖含量 不同发育期的刺梨果实和叶片中葡萄糖和果糖含量大多随着光照的减弱而降低, 且 R_{40} 、 R_{60} 处理均显著低于同期对照; 随着生育期进程推进先升后降并均在快速膨大期达到最大值(图 3)。其中, 在快速膨大期, R_{20} 、 R_{40} 、 R_{60} 处理果实葡萄糖含量分别比 CK 降低 2.34%、13.00% 和 14.69%, 且 R_{40} 、 R_{60} 处理与同期 CK、 R_{20} 处理间差异达到显著水平 ($P < 0.05$); 在成熟期, CK 和 R_{20} 、 R_{40} 、 R_{60} 处理果实葡萄糖含量比快速膨大期降低 37.18%~45.63%; 各遮光处理叶片中葡萄糖含量在幼果期和成熟期均与同期对照差异显著, 在缓慢生长期、快速膨大期时 R_{40} 、 R_{60} 处理也与同期对照有显著差异。说明从快速膨大期到成熟期这段时期葡萄糖可能作为合成维生素 C 的初生物质被大量消耗。同时, 刺梨果实和叶片中果糖含量在遮光后的变化没有葡萄糖明显。遮光处理果实中果糖含

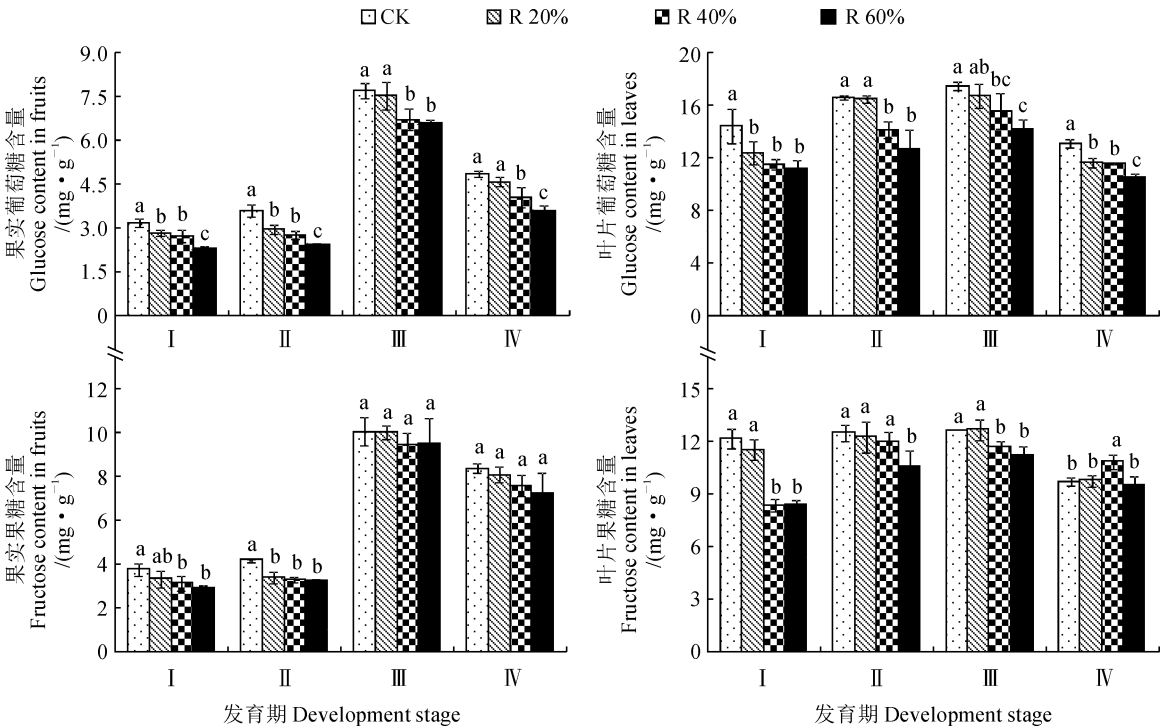


图 3 光照强度减弱条件下不同发育期的刺梨果实和叶片中葡萄糖和果糖含量的变化
Fig. 3 The glucose and fructose contents in fruits and leaves of *R. roxburghii* with reduced light intensity at different development stages

表 8 不同发育期的刺梨果实中维生素 C 含量与果实及叶片中糖含量的相关关系

Table 8 Relationship between vitamin C content in fruits and sugar content in fruits and leaves of *R. roxburghii* at different development stages

发育期 Development stage	果实 Fruit				叶片 Leaf			
	可溶性糖 Soluble sugar	蔗糖 Sucrose	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	可溶性糖 Soluble sugar	蔗糖 Sucrose	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose
幼果期 Young fruit stage	0.92 ^{**}	0.86 ^{**}	0.77 ^{**}	0.70 ^{**}	0.82 ^{**}	0.96 ^{**}	0.84 ^{**}	0.71 ^{**}
缓慢生长期 Slow growing stage	0.95 ^{**}	0.94 ^{**}	0.95 ^{**}	0.87 ^{**}	0.88 ^{**}	0.98 ^{**}	0.69 ^{**}	0.57 [*]
快速膨大期 Rapid expansion stage	0.84 ^{**}	0.90 ^{**}	0.83 ^{**}	0.36	0.83 ^{**}	0.98 ^{**}	0.84 ^{**}	0.82 ^{**}
成熟期 Maturity stage	0.87 ^{**}	0.90 ^{**}	0.82 ^{**}	0.66 [*]	0.5	0.86 ^{**}	0.77 ^{**}	−0.28

注: * 和 * * 分别表示在 0.05 和 0.01 水平下差异显著。下同
Note: * and * * indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as below

表 9 不同发育期的刺梨果实和叶片中维生素 C 含量与积累关键酶活性的相关关系

Table 9 Relationship between vitamin C content and the activities of key enzymes of accumulation in fruits and leaves of *R. roxburghii* at different development stages

器官 Organ	发育期 Development stage	半乳糖 内酯脱氢酶 GalLDH	单脱氢抗 坏血酸还原酶 MDHAR	脱氢抗 坏血酸还原酶 DHAR	抗坏血酸 过氧化物酶 APX	抗坏血酸 氧化酶 AAO
果实 Fruit	幼果期 Young fruit stage	0.82 ^{**}	0.65 [*]	0.55 [*]	−0.65 [*]	−0.77 ^{**}
	缓慢生长期 Slow growing stage	0.90 ^{**}	0.71 ^{**}	0.59 [*]	−0.5	−0.74 ^{**}
	快速膨大期 Rapid expansion stage	0.97 ^{**}	0.93 ^{**}	0.42	−0.89 ^{**}	−0.88 ^{**}
	成熟期 Maturity stage	0.90 ^{**}	0.91 ^{**}	0.78 ^{**}	−0.63 [*]	−0.89 ^{**}
叶片 Leaf	幼果期 Young fruit stage	0.64 [*]	−0.59 ^{**}	0.70 ^{**}	−0.74 ^{**}	−0.74 ^{**}
	缓慢生长期 Slow growing stage	0.75 ^{**}	0.76 ^{**}	0.58 [*]	−0.78 ^{**}	−0.66 ^{**}
	快速膨大期 Rapid expansion stage	0.78 ^{**}	0.98 ^{**}	0.62 [*]	−0.51	−0.98 ^{**}
	成熟期 Maturity stage	0.65 [*]	0.96 ^{**}	0.84 ^{**}	−0.93 ^{**}	−0.91 ^{**}

量仅在幼果期和缓慢生长期多与对照差异显著,在快速膨大期和成熟期均无显著变化;R₄₀、R₆₀ 遮光处理叶片中果糖含量在各果实生育期多与对照差异显著,R₂₀ 处理与对照相比始终无显著变化。

2.4 不同发育期刺梨果实和叶片中维生素 C 含量与糖含量及相关酶活性的关系

2.4.1 维生素 C 含量与糖含量的关系 由表 8 可知,刺梨果实维生素 C 含量与可溶性糖、蔗糖和葡萄糖含量在不同果实生育期均呈极显著正相关($P<0.01$),说明果实中维生素 C 积累量与糖的含量密切相关;除成熟期外,果实维生素 C 含量与叶片可溶性糖含量在其余发育期均呈极显著正相关($P<0.01$);果实维生素 C 含量与叶片蔗糖、葡萄糖含量在不同的果实生育期均呈极显著正相关($P<0.01$);在快速膨大期,果实维生素 C 含量与叶片蔗糖、葡萄糖和果糖含量的相关系数均为果实发育过程中最大值,分别达到 0.98^{**}、0.84^{**} 和 0.82^{**},

说明此时期叶片中糖含量对果实中维生素 C 积累的影响最大。

2.4.2 维生素 C 含量与其积累关键酶活性的关系

表 9 显示,刺梨果实维生素 C 含量与其 GalLDH 活性在不同果实发育期均呈极显著正相关($P<0.01$),与 MDHAR 活性在幼果期呈显著正相关,在其余时期呈极显著正相关($P<0.01$),与 DHAR 活性呈正相关,与 AAO 活性在不同果实发育时期均呈极显著负相关($P<0.01$);在快速膨大期,刺梨果实维生素 C 含量与其中 GalLDH、MDHAR、APX 活性的相关系数达到最大值,分别达到 0.97^{**}、0.93^{**} 和 −0.89^{**}。说明在刺梨果实快速膨大期,GalLDH、MDHAR、APX 对果实维生素 C 积累起了关键作用。同时,叶片 GalLDH 活性与维生素 C 含量在不同果实发育期呈显著或极显著正相关,除幼果期外,叶片 MDHAR、DHAR 活性与维生素 C 含量呈显著或极显著正相关;除快速膨大期外,叶

片 APX、AAO 活性与维生素 C 含量均呈极显著负相关($P<0.01$)。

3 讨 论

3.1 光照强度减弱环境下刺梨果实和叶片中维生素 C 含量降低的作用机制

环境光照强度减弱后,刺梨果实和叶片中维生素 C 含量降低是维生素 C 积累过程中关键的代谢循环酶活性改变及碳水化合物含量减少共同作用的结果。猕猴桃^[16]和苹果^[24]树体遮光后其果实和叶片中 GalLDH 表达量显著下降,同时维生素 C 含量也相应明显下降,表明 GalLDH 表达受光照的显著调控;番茄(*Solanum lycopersicum*)植株中 DHAR 表达量及其活性在弱光条件下显著降低,其维生素 C 的含量也随之降低^[25];豌豆中 MDHAR 活性在生长环境的光照强度减弱后显著降低^[26]。随着光照强度减弱,本研究中不同发育期的刺梨果实和叶片中维生素 C 含量以及 GalLDH、DHAR 和 MDHAR 活性均随光照强度减弱而明显降低,这与前人研究结果相似。APX 活性在环境光照改变以后的表现在不同植物中不尽相同,番茄果实中 APX 活性随着光照强度减弱而降低^[27],桃(*Prunus persica*)^[28]叶片中 APX 活性在整树遮荫后增强。由此可知,不同物种 APX 活性对光照强度变化的不同反应可能是由物种的需光特性、光照强度及光照时间决定的。本研究中刺梨果实和叶片 AAO、APX 活性均随着光照强度的减弱而增强,AAO、APX 活性与维生素 C 含量呈显著或极显著负相关。在弱光胁迫下,植物中活性氧产生速率提高,当活性氧积累过量时,APX 活性将会增强来清除胁迫产生的活性氧^[28],同时增加了维生素 C 的氧化速率,最终导致维生素 C 积累量的减少。光照强度通过调控维生素 C 积累关键酶的活性直接影响维生素 C 的含量。

同时,维生素 C 的合成需要利用大量的光合同化产物作为合成底物^[8],光照强度减弱条件下叶片向果实中输送的光合产物减少,果实中合成维生素 C 的底物来源减少,光照通过调控同化物含量间接影响果实中维生素 C 合成及积累。在本研究中,随着光照强度的减弱,刺梨果实和叶片中同化物的含量显著降低,果实中维生素 C 含量与果实和叶片中可溶性糖、蔗糖、葡萄糖、果糖含量均呈显著正相关。Gautier H 等^[29]对番茄整株、叶片和果实分别进行遮光处理后,发现整株及叶片遮光条件下的果实中

蔗糖、葡萄糖、果糖含量明显降低,维生素 C 含量比自然光照条件下的明显减少,由此表明维生素 C 的合成与糖类物质有密切的关联,叶片的光合作用对果实维生素 C 积累有重要的生理影响。

另外,刺梨叶片中维生素 C 含量变化可能对果实中维生素 C 积累产生间接的作用。在良好的光照条件下,叶片中维生素 C 含量增加,增强了叶片抗氧化能力,有利于叶片生长,健康的叶片能够合成更多的光合产物并输送至果实中促进维生素 C 的合成。同时,刺梨的果实和叶片都是维生素 C 合成的场所,有研究利用同位素示踪法发现拟南芥和苜蓿中的维生素 C 从叶片经过韧皮部向芽、花和根尖进行长距离运输^[30],那么刺梨果实和叶片中的维生素 C 是否存在长距离运输还需要进一步研究。

3.2 光照强度减弱条件下影响刺梨果实中维生素 C 积累的关键时期

在不同的果实发育时期,光照减弱对刺梨果实维生素 C 积累的影响存在差异。本研究发现,在刺梨果实快速膨大期,果实中维生素 C 快速且大量积累,同时刺梨果实对光照强度的反应最为敏感,且此时期光照减弱后对果实维生素 C 积累的影响要比其他时期大。在幼果期及果实缓慢生长期,光合同化物需要向多器官分配,不仅用于果实中细胞的分裂与膨大,更多的用于枝条、花及新梢等器官的生长^[31]。在这段发育期间,由于果实中同化物分配量少,维生素 C 还未大量积累,所以光强减弱对果实中维生素 C 含量影响不明显。果实发育进入快速膨大期后,新梢停止生长,果实体积不再改变,此时大量的光合产物主要运输至果实中用于维生素 C 等次生代谢物的合成^[32]。此时期光照强度减弱,叶片中光合产物含量显著降低,运输至果实中碳水化合物减少,处于快速积累时期的维生素 C 所需的合成底物严重缺乏,维生素 C 积累量显著减少。同时,刺梨进入快速膨大期后,果实中 GalLDH 活性最强,MDHAR 活性迅速增强,变化十分剧烈,说明 MDHAR 可能在维生素 C 再生过程中起到重要的作用,这与蓝莓(*Vaccinium* spp.)^[33]在维生素 C 再生途径中 MDHAR 占主导地位的结果相同。

3.3 提高刺梨果实品质对光照条件的需求

随着贵州省刺梨种植规模的不断扩大,由于缺乏对刺梨需光特性的科学认知,低产质劣将是制约刺梨产业发展的重要问题。在光照不良的环境条件下,刺梨果实中维生素 C 及糖含量降低,极不利于果实品质的形成。在刺梨果实发育过程中,维生素

C 的积累对光照条件有较高的需求。保证良好的光照条件,尤其是在快速膨大期,有利于维生素 C 的合成及糖含量的提高,进而改善刺梨果实品质。因此,在生产上,优先选择光照条件良好尤其是 7 月份日照时数长的生产基地;在农艺措施上,选择合理的栽植密度,对刺梨树冠进行适当的整形修剪,保证植株内部透光通风。总之,在生产实际中应该改善光照条件,增强树体的光合能力,减少营养生长对光合产物的消耗,从而保证维生素 C 合成底物的合成与供给,进而提高刺梨果实的品质。

4 结 论

环境光照不良不利于刺梨维生素 C 含量的积

累,随着光照强度的减弱,刺梨果实和叶片中维生素 C 含量显著降低,同时 GalLDH 活性降低趋势明显,MDHAR 和 DHAR 活性降低,而 AAO 和 APX 活性增强。光照强度减弱后,刺梨果实及叶片中可溶性糖、蔗糖、葡萄糖、果糖含量明显降低,叶片中糖含量与果实中维生素 C 含量呈显著或极显著正相关。光照强度通过调控刺梨果实中维生素 C 合成及代谢关键酶的活性与叶片中光合产物的含量最终影响果实中维生素 C 的积累量。果实快速膨大期是刺梨维生素 C 重要积累时期,此时期不良的光照条件对维生素 C 积累的影响更为严重。选择光照条件良好的生产基地并进行适当的栽培管理能有效提升刺梨果实品质。

参考文献:

[1] 何照范,熊绿芸,国兴民,等. 刺梨果实的营养成分[J]. 营养学报,1988,(3): 262-266.
HE Z F,XIONG L Y,GUO X M,*et al.* A study on the content of nutrients in *Rosa roxburghii* Tratt. fruits[J]. *Acta Nutrimenta Sinica*. 1988,(3): 262-266.

[2] 罗丽华,张 雪,鲁 敏,等. 遮光对刺梨果实 AsA 含量及其合成基因表达的影响[J]. 分子植物育种,2018,**16**(21): 6 975-6 981.
LUO L H,ZHANG X,LU M,*et al.* Effects of shading on AsA content and expression of genes involved in AsA synthesis in *Rosa roxburghii* fruits[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018,**16**(21): 6 975-6 981.

[3] 韦兰英,莫 凌,袁维圆,等. 不同遮阴强度对猕猴桃“桂海 4 号”光合特性及果实品质的影响[J]. 广西科学,2009,**16**(3): 326-330.
WEI L Y,MO L,YUAN W Y,*et al.* Responses of photosynthetic characterization of kiwifruit (*Actinidia chinensis* planch cv.*Guihaia* 4) submitted to shading[J]. *Guangxi Sciences*, 2009,**16**(3): 326-330.

[4] 胡青素. 套袋对甜柿果实品质及呈色机制的影响[D]. 长沙:中南林业科技大学,2010.

[5] 郑晓翠,王海波,王宝亮,等. 补光对设施葡萄果实品质及叶片质量的影响[J]. 中国果树,2013,(2): 31-33.
ZHENG X C,WANG H B,WANG B L,*et al.* Effects of light supplementation of grape on fruit and leaf quality in greenhouse[J]. *China Fruits*,2013,(2): 31-33.

[6] LADO J,ALÓS E,RODRIGO M J,*et al.* Light avoidance reduces ascorbic acid accumulation in the peel of Citrus fruit[J]. *Plant Science*,2015,231: 138-147.

[7] 孙小娟. 不同遮阴强度对黑德醋栗抗坏血酸合成代谢酶及相关基因表达的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2019.

[8] WHEELER G L,JONES M A,SMIRNOFF N. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants[J]. *Nature*, 1998,**393**(6 683): 365-369.

[9] CONKLIN P L. Recent advances in the role and biosynthesis of ascorbic acid in plants[J]. *Plant Cell & Environment*, 2001,**24**(4): 383-394.

[10] HANCOCK R D,VIOLA R. Biosynthesis and catabolism of L-ascorbic acid in plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*,2005,**24**(3): 167-188.

[11] OBA K,ISHIKAWA S,NISHIKAWA M,*et al.* Purification and properties of L-galactono-gamma -lactone dehydrogenase,a key enzyme for ascorbic acid biosynthesis,from sweet potato roots[J]. *Journal of Biochemistry*,1995,**117**(1): 120-124.

[12] NOCTOR G,FOYER C H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1998,**49**: 249-279.

[13] SMIRNOFF N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-facetted molecule[J]. *Current Opinion in Plant Biology*,2000,**3**(3): 229-235.

[14] STASOLLA C,YEUNG E C. Ascorbic acid metabolism during white spruce somatic embryo maturation and germination [J]. *Physiologia Plantarum*,2001,**111**(2): 196-205.

[15] 安华明,陈力耕,樊卫国,等. 刺梨果实中维生素 C 积累与相关酶活性的关系[J]. 植物生理与分子生物学报,2005, **31** (4): 431-436.
AN H M,CHEN L G,FAN W G,*et al.* Relationship between ascorbic acid accumulation and related enzyme activities in fruit of *Rosa roxburghii* Tratt[J]. *Journal of Plant*

Physiology and Molecular Biology, 2005, **31**(4): 431-436.

[16] 李明军. 苹果和猕猴桃抗坏血酸形成与积累的生理和分子机理研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2009.

[17] BARBA-ESPÍN G, DÍAZ-VIVANCOS P, CLEMENTE-MORENO M J, *et al.* Hydrogen peroxide as an inducer of seed germination: its effects on antioxidative metabolism and plant hormone contents in pea seedlings[J]. *Acta Horticulturae*, 2011, (898): 229-236.

[18] 杨 乐. 低温弱光下苦瓜生理生化变化规律及品种耐性鉴定研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2017.

[19] 王薇薇. 西瓜耐低温、耐弱光鉴定方法和鉴定指标研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2014.

[20] 文晓鹏, 朱维藩, 向显衡, 等. 刺梨光合生理的初步研究(一)[J]. *贵州农业科学*, 1992, (6): 27-31.

WEN X P, ZHU W F, XIANG X H, *et al.* Preliminary studies on photosynthetic physiology of Cili (*Rosa roxburghii* Tratt.) [J]. *Journal of Guizhou Agricultural Sciences*, 1992, (6): 27-31.

[21] 王乐乐, 安华明. HPLC 测定刺梨果实中维生素 C 含量方法的优化[J]. *现代食品科技*, 2013, **29**(2): 397-400.

WANG L L, AN H M. An optimized HPLC method for analyzing Vc content in *Rosa roxburghii* fruits [J]. *Modern Food Science and Technology*, 2013, **29**(2): 397-400.

[22] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. (第 2 版) 北京: 高等教育出版社, 2006: 202-204.

[23] 杜改改, 李泰山, 刁松锋, 等. 6 个杏李品种果实甜酸风味品质分析[J]. *果树学报*, 2017, **34**(1): 41-49.

DU G G, LI T S, DIAO S F, *et al.* Evaluation of flavor quality in relation to sugars and acids of six *Prunus domestica* × *armeniaca* cultivars[J]. *Journal of Fruit Science*, 2017, **34**(1): 41-49.

[24] LI M J, MA F W, SHANG P F, *et al.* Influence of light on ascorbate formation and metabolism in apple fruits[J]. *Planta*, 2009, **230**(1): 39-51.

[25] HAROLDSEN V M, CHI-HAM C L, KULKARNI S, *et al.* Constitutively expressed DHAR and MDHAR influence fruit, but not foliar ascorbate levels in tomato[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, **49**(10): 1 244-1 249.

[26] LETERRIER M, CORPAS F J, BARROSO J B, *et al.* Peroxisomal monodehydroascorbate reductase. Genomic clone characterization and functional analysis under environmental stress conditions [J]. *Plant Physiology*, 2005, **138**(4): 2 111-2 123.

[27] 王蒙蒙. 抗坏血酸合成基因沉默对番茄高温强光和病原菌 Pst DC3000 胁迫抗性的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.

[28] 刘文海, 高东升, 赵海亮, 等. 不同光强对设施桃树活性氧代谢的影响[J]. *果树学报*, 2006, (2): 186-190.

LIU W H, GAO D S, ZHAO H L, *et al.* Effect of different photon flux density on the metabolism of active oxygen species of peach trees in greenhouse[J]. *Journal of Fruit Science*, 2006, (2): 186-190.

[29] GAUTIER H, MASSOT C, STEVENS R, *et al.* Regulation of tomato fruit ascorbate content is more highly dependent on fruit irradiance than leaf irradiance[J]. *Annals of Botany*, 2009, **103**(3): 495-504.

[30] FRANCESCHI V R, TARLYN N M. L-ascorbic acid is accumulated in phloem and transported to sink tissues in plants [J]. *Plant Physiology*, 2002, **130**(2): 649-656.

[31] 张玉星. 果树栽培学总论[M]. (第 4 版) 北京: 中国农业出版社, 2011: 108-115.

[32] 樊卫国, 安华明, 刘国琴, 等. 刺梨的生物学特性与栽培技术[J]. *林业科技开发*, 2004, (4): 45-48.

FAN W G, AN H M, LIU G Q, *et al.* Biological characteristics and cultivation techniques of *Rosa roxburghii* Tratt. [J]. *Journal of Forestry Engineering*, 2004, (4): 45-48.

[33] LIU F H, WANG L, GU L, *et al.* Higher transcription levels in ascorbic acid biosynthetic and recycling genes were associated with higher ascorbic acid accumulation in blueberry[J]. *Food Chemistry*, 2015, **188**: 399-405.

(编辑: 裴阿卫)