

苹果类胡萝卜素代谢调控及其抗逆相关机制研究进展

郭旭东, 王慧敏, 王馨苑, 李淳妤, 莫美华, 许艺淑, 韩晓雅, 原永兵*, 贾东杰*

(青岛农业大学园艺学院, 青岛市现代农业质量与安全工程重点实验室, 山东青岛 266109)

摘要: 苹果 (*Malus × domestica* Borkh.) 是全球重要的果树资源, 果实品质与抗逆性协同改良是产业可持续发展的关键。类胡萝卜素作为决定果实色泽、营养品质及抗逆性的重要代谢物, 其代谢调控机制是研究热点。本文中系统综述了苹果类胡萝卜素核心代谢途径及其关键酶的功能鉴定, 从转录水平、激素信号及表观遗传层面梳理了其生物合成的多层次调控机制, 探讨了类胡萝卜素通过抗氧化特性及脱落酸 (ABA) 信号通路介导抗逆响应的分子机制, 总结了关键基因的遗传改良成效, 以及多基因协同转化技术在苹果虾青素合成中的应用进展。未来应重点聚焦多组学整合解析、高效基因编辑体系构建及果实品质与抗逆协同改良等研究, 以期解析苹果果实品质形成机制及分子育种提供理论参考。

关键词: 苹果; 类胡萝卜素; 代谢调控; 抗逆; 遗传改良

中图分类号: S 661.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2026) 07-1910-19

Research Progress on Carotenoid Metabolism and its Role in Stress Tolerance in Apple

GUO Xudong, WANG Huimin, WANG Xinyuan, LI Chunyu, MO Meihua, XU Yishu, HAN Xiaoya, YUAN Yongbing*, and JIA Dongjie*

(College of Horticulture, Qingdao Agricultural University; Qingdao Key Lab of Modern Agriculture Quality and Safety Engineering, Qingdao, Shandong 266109, China)

Abstract: Apple (*Malus × domestica* Borkh.) is an important fruit tree resource in the world, and the synergistic improvement of fruit quality and stress resistance is the key to the sustainable development of the industry. Carotenoids are crucial metabolites that determine fruit color, nutritional quality, and stress resistance, and their metabolic regulatory mechanisms are a research hotspot. In this paper, the main metabolic pathways of apple carotenoids and the functional identification of their key enzymes are systematically reviewed. The multi-level regulatory network underlying its biosynthesis is reviewed from the aspects of transcription factors, hormone signals, and epigenetics. The molecular mechanisms of carotenoids mediated stress response through antioxidant properties and abscisic acid (ABA) signaling pathway are discussed. The genetic improvement of key genes and the application progress of multi-gene co-transformation technology in apple astaxanthin synthesis are summarized. Future research focuses on

收稿日期: 2026-03-29; **修回日期:** 2026-06-12

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U22A20493, 32272657)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yyb@qau.edu.cn, jiadongjie@qau.edu.cn)

the integrated analysis of multi-omics, the construction of efficient gene-editing system, and the synergistic improvement of fruit quality and stress resistance. These efforts will provide a theoretical basis for elucidating the regulatory mechanisms underlying fruit quality formation and facilitate molecular breeding in apple.

Keywords: apple; carotenoid; metabolic regulation; stress resistance; genetic improvement

类胡萝卜素 (carotenoid) 是一类由链状或环状类异戊二烯构成的天然脂溶性色素, 迄今已鉴定出 1 200 多种, 广泛存在于植物、藻类、微生物及动物体中 (Li et al., 2025a; 刘源 等, 2025)。在光合作用中, 类胡萝卜素参与光能捕获, 并保护光合器官免受强光诱导产生的光氧化损伤, 发挥光保护作用 (Sandmann, 2021; Rao et al., 2024)。在有色体中, 其大量积累可使植物花、果实呈现红、橙、黄等颜色, 从而吸引传粉者与种子传播者, 促进植物繁殖 (Yuan et al., 2015; Sun et al., 2022)。同时, 类胡萝卜素是植物激素脱落酸 (ABA)、独脚金内酯 (SLs) 以及多种信号分子和生长调节因子的合成前体 (Beltrán & Wurtzel, 2025; Li et al., 2025c; Lu et al., 2025; Wang et al., 2026a)。众多研究表明, 类胡萝卜素代谢广泛参与植物应对盐碱、高温和干旱等非生物胁迫的抗逆过程 (Li et al., 2024a, 2025c; Shricharan & Kumar, 2025)。类胡萝卜素在植物的生长发育及逆境胁迫中发挥不可替代的作用。

苹果 (*Malus × domestica* Borkh.) 是世界主要栽培树种之一 (冯琛 等, 2017)。类胡萝卜素处于“品质—抗逆耦合枢纽代谢物”的核心地位。色泽是消费者评价苹果品质的首要感官指标, 而类胡萝卜素则是构成苹果果皮底色和果肉颜色的核心色素之一, 多数果实随发育由绿色逐渐转为淡黄色、深黄色、橙色乃至红色, 这一过程与类胡萝卜素的积累密切相关 (Delgado-Pelayo et al., 2014; 宋成秀 等, 2016; 冯琛 等, 2017)。部分品种果皮和果肉颜色差异主要归因于类胡萝卜素种类和含量的差异 (张小军, 2014; 顾琴, 2017; Dang et al., 2021; Huang et al., 2024)。除了影响色泽, 类胡萝卜素本身也是苹果果实重要的营养品质成分 (Ampomah-Dwamena et al., 2015)。野生黄肉种质东北黄海棠和吉林黄海棠因富含类胡萝卜素, 不仅外观诱人, 营养价值更高 (宋成秀 等, 2016, 2017)。然而, 多数栽培品种类胡萝卜素含量相对较低, 尤其是果肉部分 (Delgado-Pelayo et al., 2014)。此外, 类胡萝卜素在苹果应对逆境胁迫中具有重要作用, 可有效减轻果实光氧化损伤 (Chen et al., 2008)。虾青素 (astaxanthin) 是具有超强抗光氧化能力的类胡萝卜素成员, 将其合成基因导入苹果, 能够显著增强转基因植株的光氧化抗性 (贾东杰 等, 2013; Jia et al., 2019, 2025)。同时, 类胡萝卜素裂解生成的 ABA 和 SLs 也在苹果抗旱、耐盐等生理过程中发挥关键作用 (Li et al., 2020; Huang et al., 2021; Wang et al., 2026b)。因此, 类胡萝卜素代谢研究不仅是苹果色泽改良的理论基础, 也是协同提升果实营养品质与抗逆性的重要切入点。

围绕类胡萝卜素作为“品质—抗逆耦合枢纽代谢物”这一核心概念, 本文中重点提出以下两个科学问题: (1) 苹果类胡萝卜素生物合成的代谢调控机制; (2) 类胡萝卜素代谢研究助力苹果品质改良与育种实践。在系统梳理苹果类胡萝卜素代谢途径及其关键酶功能的基础上, 从转录调控、ABA 及其与乙烯和 IAA 的互作激素信号、以及表观遗传调控三个层面整合其生物合成的调控网络, 并进一步综述类胡萝卜素通过抗氧化特性以及作为 ABA 合成前体在增强苹果抗日灼、干旱等逆境胁迫中的重要生理基础。此外, 总结苹果类胡萝卜素代谢关键基因的转基因应用与改良成效, 以及多基因协同转化构建虾青素高效合成体系在提升抗氧化能力方面的进展。最后, 展望未来苹果类胡萝卜素的研究方向, 以期为苹果品质改良与育种实践提供参考。

1 苹果类胡萝卜素主要代谢途径

1.1 类胡萝卜素合成与降解的基本路径

尽管有些植物可通过独特的生物合成途径积累特定或稀有的类胡萝卜素,但苹果等大多数植物中类胡萝卜素代谢通路高度保守(刘源等,2025)。类胡萝卜素合成途径起始于质体中的甲基赤藓糖醇途径(MEP),生成类胡萝卜素的直接前体牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(GGPP),GGPP同时也是叶绿素、生育酚等其他二萜类化合物的共同前体(Welsch & Li, 2022)。GGPP被八氢番茄红素合成酶(PSY)缩合生成无色的15-顺式-八氢番茄红素,随后经一系列脱氢酶、异构酶的依次催化,逐步转化为有色的类胡萝卜素(Yuan et al., 2015; Beltrán & Wurtzel, 2025)。

番茄红素环化形成两条主要分支。 α -分支主要生成 α -胡萝卜素和叶黄素; β -分支主要生成 β -胡萝卜素、玉米黄质、紫黄质和新黄质(Rodriguez-Concepcion et al., 2018; Sun et al., 2020; Ravi Gopal & Wang, 2025)。此外,紫黄质在紫黄质脱环氧化酶(VDE)催化作用下逆向转化,形成叶黄素循环,参与植物光保护(Küster et al., 2023)。

类胡萝卜素的降解主要通过类胡萝卜素裂解双加氧酶(CCD)介导的酶促途径及活性氧(ROS)引发的非酶促途径实现(Harrison & Quadro, 2018; 傅秀敏等, 2021)。CCD分为两个亚家族,第一亚家族为9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED),该酶参与ABA前体黄氧素的生成(Hou et al., 2016)。第二亚家族主要包括CCD1、CCD4、CCD7和CCD8,不同成员在底物特异性与立体特异性上存在差异(Li et al., 2025a)。CCD1和CCD4主要参与 β -紫罗兰酮等芳香物质的生成(Rodríguez-Concepción & Boronat, 2015)。CCD7和CCD8主要降解 β -胡萝卜素生成SLs(Alder et al., 2012)。上述合成与降解的完整代谢通路见图1。

1.2 苹果类胡萝卜素代谢关键酶的功能鉴定

苹果类胡萝卜素代谢关键酶的功能已通过多种遗传转化体系得到验证(表1)。在上游合成阶段,限速酶PSY家族共6个成员,其中MdPSY1和MdPSY2具有催化活性,且基因表达量在苹果果实中最高(Ampomah-Dwamena et al., 2015, 2022; Dang et al., 2021)。在‘富士’中克隆到两个MdPSY2的多态性变体(MdPSY2_F和MdPSY2_CG),其编码酶的活性均显著低于野生型(与苹果参考基因组v1.0序列一致, http://www.rosaceae.org/species/malus/malus_x_domestica/genome_v1.0),这可能是‘富士’类胡萝卜素含量低的部分原因(Cerda et al., 2020)。MdPDS功能丧失导致类胡萝卜素合成中断(Nishitani et al., 2016; Charrier et al., 2019a, 2019b)。从苹果鉴定出MdZISO为单拷贝基因,其发育早期的表达水平对后期类胡萝卜素的积累具有预测价值(Ampomah-Dwamena et al., 2012; Cho et al., 2020, 2021)。

在分支调控阶段,MdLCYE与MdLCYb分别主导 α -支路与 β -支路代谢流向(Wang et al., 2023; Jia et al., 2024)。MdCYP97A3和MdBCH分别参与叶黄素与玉米黄质的合成(Huang et al., 2024; 田雨晨, 2025)。MdZEP在叶黄素循环中发挥关键作用(Dong et al., 2024)。在降解与激素合成阶段,MdCCD1和MhCCD1可裂解多种类胡萝卜素(张玮玮, 2015)。MdCCD4在花中高表达并负向调控类胡萝卜素积累(Huang et al., 2024)。参与SLs合成的CCD7和CCD8在苹果中功能保守,但MdCCD8存在功能冗余(Foster et al., 2018)。NCED是ABA合成的关键裂解酶。苹果NCED亚家族共18个成员,在高盐和干旱胁迫下大多数基因表达模式相似,但存在功能分化,其中MpNCED2响应干旱与温度胁迫,而MpNCED1仅响应温度胁迫(Xia et al., 2014; Zhang et al., 2014)。苹果

类胡萝卜素代谢关键酶的鉴定已涵盖从合成到降解的各个环节, 其中 *PSY*、*LCYB*、*NCED* 等节点基因的功能验证较为深入, 这为后续转录因子、激素信号及表观遗传调控机制的研究奠定了基础, 但代谢酶家族其他成员的功能和分支节点中 *LCYE* 与 *LCYB* 的竞争性调控关系有待进一步探究。

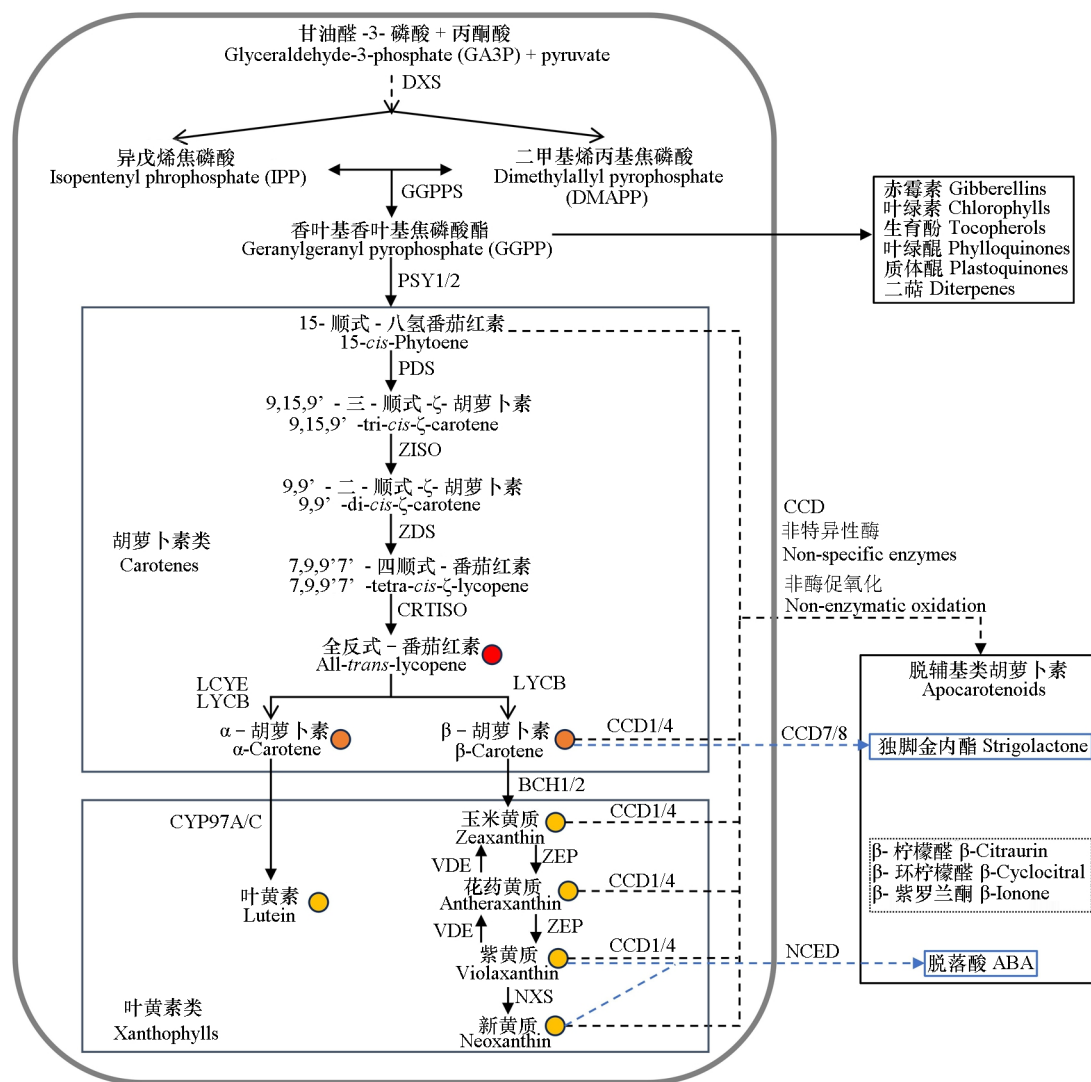


图1 苹果类胡萝卜素代谢通路 (改自 Huang et al., 2024)

DXS: 1-脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶; GGPPS: 牻牛儿苗牻牛儿苗基焦磷酸合酶; PSY: 八氢番茄红素合成酶; PDS: 八氢番茄红素脱氢酶;
ZISO: 15-顺式-ζ-胡萝卜素异构酶; ZDS: ζ-胡萝卜素脱氢酶; CRTISO: 类胡萝卜素异构酶; LCYE: 番茄红素ε-环化酶;
LCYB: 番茄红素β-环化酶; CYP97A/C: 细胞色素P450类胡萝卜素羟化酶; BCH: β-胡萝卜素羟化酶;
ZEP: 玉米黄质环氧化酶; NXS: 新黄质合成酶; VDE: 紫黄质脱环氧化酶; CCD: 类胡萝卜素裂解双加氧酶;
NCED: 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶

Fig. 1 Carotenoid metabolic pathway in apple (Modified from Huang et al., 2024)

DXS: 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase; GGPPS: Geranylgeranyl diphosphate synthase; PSY: Phytoene synthase; PDS: Phytoene desaturase; ZISO: 15-cis-ζ-Carotene isomerase; ZDS: ζ-Carotene desaturase; CRTISO: Carotenoid isomerase; LCYE: Lycopene ε-cyclase; LCYB: Lycopene β-cyclase; CYP97A/C: Cytochrome P450 carotene hydroxylase; BCH: β-Carotene hydrolase; ZEP: Zeaxanthin epoxidase; NXS: Neoxanthin synthase; VDE: Violaxanthin deepoxidase; CCD: Carotenoid cleavage dioxygenases; NCED: 9-cis-Epoxycarotenoid dioxygenase

表 1 苹果类胡萝卜素代谢关键酶及其功能鉴定

Table 1 Functional identification of key enzymes involved in carotenoid metabolism in apple

酶 Enzyme	基因 Gene	验证体系 Validation system	主要功能与表型 Main function and phenotype	参考文献 Reference
八氢番茄红素合成酶 Phytoene synthase	<i>MdPSY1</i> , <i>MdPSY2</i>	番茄、苹果愈伤、大肠杆菌 Tomato, apple callus, <i>Escherichia coli</i>	催化 GGPP 转化为 15-顺式-八氢番茄红素; 过表达 <i>MdPSY1</i> 增加类胡萝卜素积累并加速叶绿体向有色体转化; 过表达 <i>MdPSY2</i> 增加八氢番茄红素和β-胡萝卜素的积累量 Catalyzes GGPP to 15- <i>cis</i> -phytoene; overexpression of <i>MdPSY1</i> increases carotenoid accumulation and accelerates chloroplast-to-chromoplast transition to enhance carotenoid storage capacity; overexpression of <i>MdPSY2</i> promotes accumulation of phytoene and β-carotene	Ampomah-Dwamena et al., 2015, 2022; Dang et al., 2021
八氢番茄红素脱氢酶 Phytoene desaturase	<i>MdPDS</i>	苹果砧木 ‘JM2’、苹果愈伤 Apple rootstock ‘JM2’, apple callus	催化 15-顺式-八氢番茄红素转化为 9,15,9’-三-顺式-ζ-胡萝卜素; CRISPR/Cas9 敲除 <i>MdPDS</i> 导致白化株系 (单靶点 31.8%, 双靶点 84%); miRNA 沉默 <i>MdPDS</i> 获得 71%白化株系 Catalyzes 15- <i>cis</i> -phytoene to 9,15,9’-tri- <i>cis</i> -ζ-carotene; CRISPR/Cas9-mediated knockout of <i>MdPDS</i> results albino lines (31.8% for single target, 84% for dual targets); miRNA-mediated silencing of <i>MdPDS</i> results in 71% albino lines	Nishitani et al., 2016; Charrier et al., 2019a, 2019b
15-顺式-ζ-胡萝卜素异构酶 15- <i>cis</i> -ζ-Carotene isomerase	<i>MdZISO</i>	苹果果皮 (表达分析) Apple skin (expression analysis)	催化 9,15,9’-三-顺式-ζ-胡萝卜素转化为 9,9’-二-顺式-ζ-胡萝卜素; <i>MdZISO</i> 的表达水平与果实最终类胡萝卜素含量高度正相关, 在盛花后 20 d 表达量最高, 且该时期的表达量对后期类胡萝卜素的积累具有预测价值 Catalyzes 9,15,9’-tri- <i>cis</i> -ζ-carotene to 9,9’-di- <i>cis</i> -ζ-carotene; <i>MdZISO</i> expression is highly positively correlated with final carotenoid content, peaking at 20 days after full bloom, and its expression level at this stage predicts subsequent accumulation	Ampomah-Dwamena et al., 2012; Cho et al., 2020, 2021
ζ-胡萝卜素脱氢酶 ζ-Carotene desaturase	<i>MdZDS</i>	苹果愈伤、拟南芥、烟草 Apple callus, <i>Arabidopsis</i> , tobacco	催化 9,9’-二-顺式-ζ-胡萝卜素转化 7,9,9’,7’-四顺式-番茄红素; 过表达 <i>MdZDS</i> 提高类胡萝卜素含量, 增强耐盐碱和抗氧化能力 Catalyzes 9,9’-di- <i>cis</i> -ζ-carotene to 7,9,9’,7’-tetra- <i>cis</i> -lycopene; overexpression of <i>MdZDS</i> increases carotenoid content and enhances salt-alkali tolerance and antioxidant capacity	Wang et al., 2023
类胡萝卜素异构酶 Carotene isomerase	<i>MdCRTISO</i>	苹果愈伤、苹果果皮 Apple callus, apple skin	催化 7,9,9’,7’-四顺式-番茄红素转化为全反式-番茄红素; 过表达 <i>MdCRTISO</i> 使总类胡萝卜素提高 1.4 倍, 提高 ABA 积累水平 Catalyzes 7,9,9’,7’-tetra- <i>cis</i> -lycopene to all- <i>trans</i> -lycopene; overexpression of <i>MdCRTISO</i> increases total carotenoids by 1.4-fold and promotes ABA accumulation	Wang et al., 2023; 魏佳琦 等, 2024
番茄红素ε-环化酶 Lycopene ε-cyclase	<i>MdLCYE</i>	苹果愈伤、苹果果皮 Apple callus, apple skin	催化全反式-番茄红素转化为α-胡萝卜素; 过表达 <i>MdLCYE</i> 促进总类胡萝卜素和 ABA 的积累, 干扰其表达则结果相反 Catalyzes all- <i>trans</i> -lycopene to α-carotene; overexpression of <i>MdLCYE</i> increases total carotenoid and ABA accumulation, while silencing it produces the opposite effect	Wang et al., 2023
番茄红素β-环化酶 Lycopene β-cyclase	<i>MdLCYb</i>	苹果愈伤 Apple callus	催化全反式-番茄红素转化为β-胡萝卜素; 过表达 <i>MdLCYb</i> 提升β-胡萝卜素、紫黄质及新黄质含量, 并降低八氢番茄红素含量 Catalyzes all- <i>trans</i> -lycopene to β-carotene; overexpression of <i>MdLCYb</i> increases the contents of β-carotene, violaxanthin, and neoxanthin, yet reduces phytoene content	Jia et al., 2024
细胞色素 P450 羟化酶 Cytochrome P450 carotene hydroxylase	<i>MdCYP97A3</i>	苹果愈伤 Apple callus	催化α-胡萝卜素转化为叶黄素; 过表达 <i>MdCYP97A3</i> 提高叶黄素含量, 沉默则降低 Catalyzes α-carotene to lutein; overexpression of <i>MdCYP97A3</i> increases lutein content, while silencing decreases it	Huang et al., 2024
β-胡萝卜素羟化酶 β-Carotene hydroxylase	<i>MdBCH1</i> , <i>MdBCH2</i>	拟南芥、苹果愈伤 <i>Arabidopsis</i> , apple callus	催化β-胡萝卜素转化为玉米黄质; 过表达 <i>MdBCH1</i> 提高玉米黄质含量, 增强干旱和渗透胁迫抗性 Catalyzes β-carotene to zeaxanthin; overexpression of <i>MdBCH1</i> increases zeaxanthin content and improves tolerance to drought and osmotic stress	田雨晨, 2025

续表 1

酶 Enzyme	基因 Gene	验证体系 Validation System	主要功能与表型 Main Function and Phenotype	参考文献 Reference
类胡萝卜素裂解 双加氧酶 Carotenoid cleavage dioxygenase	<i>MdCCD4</i>	大肠杆菌、苹果 愈伤 <i>Escherichia coli</i> , apple callus	裂解β-胡萝卜素生成β-紫罗兰酮; 过表达 <i>MdCCD4</i> 降低类胡萝卜素含量, 沉默则升高 Cleaves β-carotene to form β-ionone; overexpression of <i>MdCCD4</i> decreases carotenoid content, whereas silencing increases it	Huang et al., 2009, 2024
类胡萝卜素裂解 双加氧酶 Carotenoid cleavage dioxygenase	<i>MdCCD7</i> , <i>MdCCD8</i>	拟南芥、苹果植 株 <i>Arabidopsis</i> , apple plant	裂解β-胡萝卜素, 参与独脚金内酯合成; <i>MdCCD7</i> 和 <i>MdCCD8</i> 可分别恢复拟南芥 <i>max3</i> (CCD7 缺陷) 和 <i>max4</i> (CCD8 缺陷) 突变体的分枝缺陷; 且沉默 <i>MdCCD7</i> 侧枝数量显著增加, 沉默 <i>MdCCD8</i> 表型轻微存在功能冗余 Cleaves β-carotene and participates in strigolactone biosynthesis; <i>MdCCD7</i> and <i>MdCCD8</i> can rescue the branching defects of <i>Arabidopsis max3</i> and <i>max4</i> mutants, respectively; silencing <i>MdCCD7</i> markedly increases lateral branch number, while silencing <i>MdCCD8</i> shows mild phenotypes due to functional redundancy	Foster et al., 2018
9-顺式-环氧 类胡萝卜素双加 氧酶 9- <i>cis</i> -Epoxycarot enoid dioxygenase	<i>MdNCED1</i> , <i>MdNCED3</i> , <i>MpNCED1</i> , <i>MpNCED2</i> , <i>MhNCED3</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	裂解紫黄质和新黄质生成 ABA 前体; <i>MdNCED3</i> 表达与 ABA 含量正相关; <i>MpNCED2</i> 在果实发育、干旱、高温和低温胁迫下持续表达, 而 <i>MpNCED1</i> 仅响应高温和低温胁迫; 过表达 <i>MhNCED3</i> 提高 ABA 含量, 增强对渗透胁迫、Cd ²⁺ 胁迫和 Cl ⁻ 胁迫的抗性 Cleaves violaxanthin and neoxanthin to produce ABA precursors; <i>MdNCED3</i> expression is positively correlated with ABA content; <i>MpNCED2</i> is continuously expressed during fruit development and under drought, high and low temperature stresses, while <i>MpNCED1</i> only responds to high and low temperature stresses; overexpression of <i>MhNCED3</i> elevates ABA content and enhances resistance to osmotic, Cd ²⁺ and Cl ⁻ stresses	姜志昂 等, 2014; Xia et al., 2014; Zhang et al., 2014; 张玮玮, 2015; Li et al., 2020; 李嘉伟 等, 2025

2 苹果类胡萝卜素代谢的调控机制

2.1 转录因子调控

2.1.1 激活型转录因子的调控作用

在苹果类胡萝卜素代谢的正向调控网络中, 目前已鉴定的关键转录因子数量与类型相对有限。AP2/ERF 家族成员 *MdAP2-34* 被证实可直接结合并激活 *MdPSY2-1* 启动子, 正向调控类胡萝卜素生物合成 (Dang et al., 2021)。从橙黄色果肉 ‘Beni Shogun’ 苹果 (富士芽变) 中鉴定的 R1 型 MYB 转录因子 *MdMYBS1* 的表达量显著高于 ‘Yanfu 3’ (富士芽变) 和白色果肉品种 ‘澳洲青苹’; *MdMYBS1* 能够直接结合并激活 *MdPSY2-1* 和 *MdLCYb* 的启动子; bZIP 转录因子 *MdABI5* 作为 *MdMYBS1* 的上游调控因子, 可激活 *MdMYBS1* 转录, 二者协同构成 “*MdABI5*-*MdMYBS1*” 转录级联, 正向调控类胡萝卜素积累 (Jia et al., 2024)。bZIP 转录因子 *MdHY5* 通过直接结合 *MdPSY* 启动子区域中 G-box 或 T/G-box 元件, 通过光信号介导下游代谢基因的转录激活, 从而促进类胡萝卜素的积累 (Henry-Kirk et al., 2018)。相比之下, 在猕猴桃、柑橘、辣椒和番茄等作物中类胡萝卜素正调控网络已涉及 MADS-box、bZIP、NAC、bHLH 等多类转录因子, 其可通过蛋白互作、直接结合靶基因启动子或与磷酸化信号形成协同调控模块等方式激活相关基因, 部分还能与激素信号形成信号反馈回路 (Chen et al., 2024; Sun et al., 2024; Song et al., 2025; Zhang et al., 2025)。后续可进一步挖掘苹果中同类转录因子的同源基因, 明确其在苹果类胡萝卜素代谢中的调控功能, 从而完善苹果类胡萝卜素的正向调控网络。

2.1.2 抑制型转录因子的调控作用

在类胡萝卜素代谢的负调控网络中, 已有多种转录因子家族成员被报道参与其中。例如, 柑橘中, *CrMYB68* 通过抑制 *CrBCH2* 和 *CrNCED5* 表达, 负调控 α -及 β -分支类胡萝卜素向下游转化(Zhu et al., 2017); 香蕉 AP2/ERF、葡萄 PIF、番茄 WRKY 等家族成员则通过直接抑制类胡萝卜素合成基因或招募去乙酰化酶发挥负调控作用(Cai et al., 2023; Zhuge et al., 2023; Li et al., 2025d)。在苹果中, R2R3-MYB 转录因子 MdMYB44 被鉴定为转录抑制子, 可直接结合 *MdCCD4* 和 *MdCYP97A3* 启动子并抑制其转录, 还能招募转录辅抑制因子 MdTPR1 形成复合体, 进一步增强对靶基因的抑制作用, 从而降低苹果果实中类胡萝卜素的积累(Huang et al., 2024)。不同作物中各类转录因子普遍参与类胡萝卜素代谢负调控, 其中 MYB 家族在苹果中发挥关键抑制作用, 同时也为解析苹果中其他抑制型转录因子的调控提供参考, 有助于阐明苹果类胡萝卜素负向调控网络。

2.2 激素信号调控

2.2.1 ABA 介导的代谢级联

类胡萝卜素代谢不仅决定果实的色泽与营养品质, 还为 ABA 合成提供底物。已有研究揭示了类胡萝卜素代谢与 ABA 合成之间的多重关联。例如, 黄色杏 ‘Chuanzhihong’ 与白色杏 ‘Dabaixing’ 中 β -胡萝卜素合成相关基因表达无显著差异, 提示果实色素积累差异并非由合成过程导致; 白杏中 *NCED* 表达显著增强, 促使类胡萝卜素大量流向 ABA 合成通路, 最终导致其 β -胡萝卜素积累量低于黄杏(Jiang et al., 2019)。苹果中同样存在 NCED 介导的 ABA 生物合成支路, 提示类似的“类胡萝卜素合成—降解—ABA 合成”代谢级联具有物种保守性。同时, ABA 是苹果类胡萝卜素代谢中的关键激素信号之一。ABA 通过激活 MdABI5 - MdMYBS1 转录调控模块, 上调 *MdPSY2-1* 和 *MdNCED1* 的表达, 形成“ABA 信号—转录因子—结构基因”转录级联, 正向调控苹果中类胡萝卜素积累和 ABA 的合成(Jia et al., 2024)。类似的正反馈调控在其他物种中也有报道, 水稻中外源 ABA 可诱导 *OsPSY3* 及 *OsNCEDs* 表达; 拟南芥喷施 ABA 能上调 *PSY* 基因转录水平(Welsch et al., 2008; Ruiz-Sola et al., 2014)。根据苹果中 MdAP2-34 调控 *MdPSY2-1* 的机制(Dang et al., 2021), 推测苹果中可能存在 AP2/ERF 家族成员, 协同调控 *PSY* 与 *NCED* 的表达, 从而有助于完善 ABA 介导的类胡萝卜素代谢级联网络。综上, 苹果中 ABA 一方面通过正反馈促进自身合成, 另一方面可能存在类胡萝卜素底物分流供应机制, 二者共同构成了 ABA 介导的类胡萝卜素代谢调控网络。

2.2.2 ABA—乙烯互作通路

ABA 与乙烯是果实成熟过程中两类重要的激素信号, 二者常通过协同或拮抗作用共同调控类胡萝卜素代谢。其他呼吸跃变型果实中的研究为理解二者调控苹果类胡萝卜素代谢的调控机制提供了重要参考。桃中乙烯通过 PpERF3 调控 PpNCED2/3 的表达, 从而促进 ABA 的生物合成(Wang et al., 2019); 番茄中, 干扰 *SlERF6* 表达可显著提升果实中类胡萝卜素和乙烯水平, 提示 *SlERF6* 在果实成熟过程中起负调控作用, 是整合乙烯与类胡萝卜素合成通路的重要节点(Lee et al., 2012)。时序上番茄中 ABA 积累峰值早于乙烯合成高峰, 外源 ABA 处理可显著诱导乙烯合成相关基因的表达, 进而促进乙烯合成和果实成熟; 而抑制 ABA 合成则延缓乙烯生成及成熟进程, 推测 ABA 可能作为上游启动信号, 通过乙烯途径放大果实成熟中的相关代谢反应, 间接影响类胡萝卜素的积累与转化(Zhang et al., 2009)。番茄 SNAC4 与 SNAC9 均能激活乙烯合成并促进类胡萝卜素积累, 但前者依赖 ABA 协同, 后者主要经乙烯途径(即使 ABA 降低也不抑制)(Zhou et al., 2023)。在苹果中, 虽然关于 ABA 与乙烯共同调控类胡萝卜素代谢的直接报道尚少, 但已有研究发现, 在 ‘Opal’ 和 ‘Royal Gala’ 苹果果皮中, *MdGGPPS*、*MdPSY* 表达与乙烯代谢呈正相关并随成熟上调, 但类胡萝

卜素含量显著降低; 同时伴随内源 ABA 水平同步上升, 提示乙烯可能通过调控 ABA 合成与代谢, 间接负向调控类胡萝卜素积累 (Fernández-Cancelo et al., 2025)。这些结果与上述其他作物中的机制具有一定相似性, 提示苹果可能存在类似的功能基因, 通过介导乙烯信号调控 ABA 合成, 进而间接调控类胡萝卜素代谢。因此, 推测苹果中, 果皮类胡萝卜素减少并非由于乙烯信号减弱造成, 更可能是乙烯在主导成熟时通过上调 ABA 合成加速了类胡萝卜素的消耗。后续需在苹果中深入研究 ERF、NAC 等转录因子如何整合 ABA 和乙烯信号, 从而解析苹果中 ABA—乙烯互作调控类胡萝卜素代谢的网络。

2.2.3 ABA-IAA 互作调控

在果实发育过程中, 伴随着类胡萝卜素的合成与降解, 尽管 ABA 与 IAA 存在复杂的信号互作与代谢网络交叉调控, 但直接证据有限, 其他作物中的研究为解析苹果中 ABA-IAA 互作关系提供了重要参考。在番茄中, 外源 IAA 处理会抑制番茄红素积累, 同时增强 β -环化酶 (β -LCY1) 和 β -胡萝卜素羟化酶 (CRT1) 活性, 提示 IAA 可能通过调节类胡萝卜素分支代谢影响其积累 (Su et al., 2015)。香蕉果实成熟过程中, ABA 增强类胡萝卜素积累及关键基因 *DXR* 和 *PSY* 的表达, 而 IAA 则抑制其表达, 二者同时处理则效果抵消, 推测 ABA 与 IAA 在香蕉果实成熟过程中可能通过拮抗作用调控类胡萝卜素合成基因的表达, 从而影响果实色泽 (Lu et al., 2018)。拟南芥相关研究显示, IAA 和 ABA 均能上调 *AtD27* 表达, 促进全反式 β -胡萝卜素转化为 9-顺式 β -胡萝卜素, 推动类胡萝卜素向 SLs 合成分流; 同时 *AtD27* 又间接维持内源 ABA 水平, 这提示 IAA、ABA 与类胡萝卜素代谢网络之间可能存在交叉调控 (Abuauf et al., 2018)。这些结果为解析苹果中 ABA 与 IAA 互作调控类胡萝卜素积累的分子基础提供了重要理论依据, 未来需在苹果中验证 IAA 是否通过类似途径影响类胡萝卜素分支代谢, 以及 ABA 与 IAA 是否存在拮抗或协同作用。

2.3 表观遗传调控

近年来, 苹果类胡萝卜素代谢的表观遗传调控机制逐渐被解析。在其他作物中, 表观遗传修饰也参与类胡萝卜素代谢调控。例如, 番茄中的组蛋白变体 *Sl_H2A.Z* 被报道参与果实成熟过程中类胡萝卜素生物合成及相关基因表达的调控, 提示染色质状态介导的调控机制可能存在于不同物种中 (Yang et al., 2021)。在苹果中, *MADS*-box 转录因子 *MdMADS6* 可与组蛋白去乙酰化酶 *MdHDA19* 互作, 协同调控果实成熟及类胡萝卜素积累; 在果实发育早期, 二者形成抑制性复合物抑制 *MdCCD1* 表达; 而在果实发育后期, 随着 *MdMADS6* 表达水平升高, 该复合物解离, 从而解除对类胡萝卜素相关基因的抑制 (Li et al., 2022)。另外, *MdMYB44* 能够通过 EAR 基序招募共抑制因子 *MdTPR1* 形成抑制性复合物, 特异性结合 *MdCCD4* 和 *MdCYP97A3* 的启动子区域, 并显著降低靶基因启动子的组蛋白 H3 乙酰化水平 (H3ac), 从而抑制基因表达, 减少类胡萝卜素的降解与分支代谢消耗, 最终促进苹果果实中类胡萝卜素的积累 (Huang et al., 2024)。上述结果显示, 苹果中类胡萝卜素的表观遗传调控网络已初步显现, 未来还需进一步挖掘组蛋白修饰、染色质重塑、磷酸化修饰、泛素化修饰等调控元件, 以完善苹果类胡萝卜素代谢的表观调控机制。

3 类胡萝卜素与苹果抗逆性的关联

3.1 类胡萝卜素的抗氧化特性与抗光氧化机制

苹果果实在强光、高温、干旱等逆境胁迫下, 易诱发叶绿体光氧化损伤, 导致 ROS 过量积累,

破坏光合系统并加速细胞衰老。类胡萝卜素作为定位于质体膜和光合膜系统的脂溶性抗氧化剂，淬灭单线态氧，清除自由基，是苹果抵御氧化胁迫的重要物质基础(Chen et al., 2008; Fernández-Cancelo et al., 2022)。

苹果果皮中的类胡萝卜素以紫黄质、叶黄素、 β -胡萝卜素及玉米黄质为主(Hernandez et al., 2014)。在强光胁迫下，果皮细胞通过“叶黄素循环”动态耗散过剩光能：紫黄质在 VDE 催化下转化为花药黄质和玉米黄质，后者可直接淬灭单线态氧；当胁迫缓解时，玉米黄质环氧化酶(ZEP)催化其逆向转化(Chen et al., 2008)。研究结果显示，日灼果皮中类胡萝卜素/叶绿素比值显著升高，叶黄素循环池大小及脱环氧化状态(A+Z)显著增加，表明叶黄素循环被激活，通过增强热耗散来应对光氧化胁迫；然而， β -胡萝卜素和新黄质含量显著降低，光合放氧速率及卡尔文循环关键酶活性也大幅下降，说明尽管光保护机制被上调，但仍不足以完全抵御光氧化损伤(Chen et al., 2008)。

苹果果皮中类胡萝卜素的光稳定性取决于其在质体中的分布位置。对‘Antonovka’苹果的研究发现，转色期果实中，当叶绿素/类胡萝卜素小于 2.5~3.0 时，果皮中仍能检测到相当数量的类胡萝卜素，比值降至 0.3 以下时，类胡萝卜素表现出极强的光稳定性，长时间照射后漂白程度不超过 20%；进一步分析发现，与叶绿素紧密结合的类胡萝卜素易发生光氧化，而位于质体小球中的类胡萝卜素则表现出更高的光稳定性，随着叶绿体向有色体转化，质体小球大量形成并积累，为成熟果实提供了稳定的光保护色素库(Merzlyak & Solovchenko, 2002)。

3.2 类胡萝卜素积累增强苹果抗日灼能力的生理基础

苹果日灼是由强光、高温、干旱协同引发的生理性病害，核心诱因是光氧化损伤导致的 ROS 过量积累与细胞结构破坏，直接影响果实外观品质。类胡萝卜素积累是苹果果实抵御日灼的重要内源机制。在日灼发生的苹果果皮中，*PSY* 和 *PDS* 基因表达显著上调，而 *LCYB* 和 *LCYE* 无明显变化，提示 *PSY* 和 *PDS* 是日灼胁迫中调控类胡萝卜素积累的关键基因(Liu et al., 2018)。

在强光胁迫下，果实组织会启动多种防御机制以应对光氧化损伤。当组织吸收的光能超过其光合能力时，会发生光抑制和 ROS 爆发，进而引发日灼伤害。在果皮中，不同色素对光氧化胁迫表现出不同响应，叶绿素和总类胡萝卜素含量下降，而叶黄素类组分增加，这可能是果实增强光保护能力的重要调节机制(Ma & Cheng, 2003; Torres et al., 2006; Chen et al., 2008; Tartachnyk et al., 2012)。叶黄素类组分的增加有助于通过叶黄素循环耗散过剩光能，减轻光合系统的光氧化损伤，阻断日灼伤害的发生通路。

不同苹果品种对日灼的响应存在差异，形成了多样化的光保护机制。以‘Granny Smith’为代表的绿色品种主要依赖酚类物质积累增强抗氧化防御，代谢组学分析发现，相对日灼程度较高的果皮中叶绿素含量较低，而黄酮醇糖苷和叶黄素类等光保护化合物显著积累，类胡萝卜素总量并未显著增加，其类胡萝卜素/叶绿素比值升高主要归因于叶绿素降解(Hernandez et al., 2014)。与之相反，部分苹果品种则主要依赖类胡萝卜素的积累来抵御日灼(Merzlyak et al., 2002)。另外，类胡萝卜素相对含量与日灼风险密切相关，基于太阳指数[sun index, SI, 叶绿素 a 在 430 nm 和 662 nm 与类胡萝卜素在 454 nm 和 549 nm 的反射率比值, $SI = (R_{430} + R_{662}) / (R_{454} + R_{549})$]，对日灼风险等级划分的准确率达 83%~93%(Mogollón et al., 2024a, 2024b)。这两种策略分别以降低光能捕获、增强酚类抗氧化的“减光 + 化学防御”和积累类胡萝卜素、强化叶黄素循环的“增强热耗散”为核心，为苹果抗日灼能力的品种差异提供了代谢层面的解释。

3.3 ABA—类胡萝卜素协同调控的抗逆通路

ABA 不仅依赖于类胡萝卜素的降解, 还能反馈调节类胡萝卜素的积累, 形成复杂的协同调控网络 (Jia et al., 2024)。这一双向协同关系在植物响应干旱、高温、强光等逆境胁迫中发挥重要功能。在‘富士’苹果不同芽变品系中, 类胡萝卜素含量高的品系其内源 ABA 水平也较高, 二者呈正相关关系 (Jia et al., 2024)。

R1 型 MYB 转录因子 MdMYBS1 是连接类胡萝卜素与 ABA 合成的关键调控因子, 它既能直接激活类胡萝卜素合成关键基因 *MdPSY2-1*、*MdLCYb* 的转录, 促进 β -分支类胡萝卜素 (八氢番茄红素、 β -类胡萝卜素、 β -隐黄质等) 的积累; 又能直接激活 ABA 合成关键基因 *MdNCED1* 的表达, 促进 ABA 生成。ABA 信号可诱导 ABA 响应转录因子 MdABI5 的表达, MdABI5 能直接结合 *MdMYBS1* 启动子中的 ABRE 元件并激活其转录, 形成正反馈调控环路 (Jia et al., 2024)。外源 ABA 处理可诱导类胡萝卜素合成相关基因的表达, 进一步证实了二者之间的正向协同关系。

在苹果中, NCED 家族成员呈现功能分化, 这与不同逆境响应需求相适应。启动子顺式元件分析发现, *MpNCED1* 的启动子中含有 GCN4_motif、RY-element 等种子发育相关元件, 而 *MpNCED2* 的启动子则富含 HSE、CGTCA-motif、TGACG-motif 逆境响应元件 (Xia et al., 2014)。因此, *MpNCED2* 在果实发育期持续表达并响应干旱、温度等多种逆境胁迫, 而 *MpNCED1* 仅响应温度胁迫 (Xia et al., 2014; 张玮玮, 2015)。此外, 过表达 *MhNCED3* 可显著提高拟南芥 ABA 含量, 并增强植株对渗透胁迫、Cd²⁺胁迫和 Cl⁻胁迫的抗性 (张玮玮, 2015)。

综上, ABA 通过诱导 *MdABI5* 表达, 进而由 MdABI5 激活 *MdMYBS1* 转录, 形成正反馈调控环路, 并与其他转录因子 (如 MdAP2-34) 协同作用, 共同将逆境信号、激素合成与色素代谢紧密耦合。该机制为解析苹果响应干旱、光氧化等逆境的分子基础提供了新视角, 也为通过分子育种协同改良果实品质与抗逆性提供了潜在靶点。

4 苹果类胡萝卜素代谢的遗传改良与应用

4.1 转基因遗传改良

苹果类胡萝卜素代谢的遗传改良主要集中于结构基因和转录因子两大类。在结构基因方面, 从‘澳洲青苹’中克隆的 *MdPSY* 在番茄中过表达后, 显著改变了转基因植株根、茎、叶中 9 个内源类胡萝卜素合成相关基因的表达水平, 证实 *MdPSY* 在类胡萝卜素代谢中的限速作用 (张小军, 2014)。进一步研究表明, 在苹果愈伤中过表达 *MdPSY2-1*, 可使愈伤组织颜色变黄, 总类胡萝卜素、八氢番茄红素、六氢番茄红素及 β -胡萝卜素含量显著提高 (Dang et al., 2021)。在转录因子调控方面, 已鉴定出多个关键调控因子: 过表达 R1 型 MYB 转录因子 MdMYBS1 显著促进苹果愈伤组织、果实和叶片中总类胡萝卜素、 β -胡萝卜素、 β -隐黄质、紫黄质的积累, 并提高 ABA 含量; 沉默该基因则效果相反 (Jia et al., 2024)。R2R3-MYB 转录抑制子 MdMYB44 含有 EAR 抑制基序, 可抑制下游类胡萝卜素降解相关基因的表达, *MdMYB44* 在苹果愈伤组织、果实及苹果植株中的过表达显著提高了 β -胡萝卜素、 β -隐黄质、玉米黄质和紫黄质等 β -分支类胡萝卜素的含量, 同时显著降低了叶黄素的积累; 而沉默该基因则呈现相反表型 (Huang et al., 2024)。AP2/ERF 家族转录因子 *MdAP2-34*, 过表达显著提高了苹果愈伤组织和‘澳洲青苹’果皮中 β -胡萝卜素、八氢番茄红素含量, 而基因沉默则导致含量降低 (Dang et al., 2021)。

4.2 多基因协同转化技术与虾青素合成体系构建

虾青素是一种具有超强抗氧化活性的酮式类胡萝卜素,除侧金盏花外,绝大多数高等植物因缺乏 β -胡萝卜素酮化酶(BKT)等关键酶而无法天然合成(Cunningham & Gantt, 2011; Aneesh et al., 2022)。天然虾青素主要来源于雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*) (Fan et al., 2019)。由于单基因转化难以实现虾青素的高效合成,多基因协同转化逐渐成为构建高效合成体系的重要途径。

早期研究主要集中于单个关键酶基因的转化。将来源于雨生红球藻的 *bkt* 基因导入黄肉苹果品种‘Brookfield Gala’,在转基因苹果植株叶片中成功检测到虾青素和角黄素,且含量分别达到 2.85 和 $1.79 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW,初步实现了苹果中虾青素的合成(贾东杰等, 2013)。在此基础上,进一步将 *bkt* 与 β -胡萝卜素羟化酶基因 *crtR-B* 两个基因共转化苹果‘Brookfield Gala’,获得了同时表达两个关键酶的转基因植株,虾青素含量提升至 $12.06 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW,角黄素含量提升至 $6.38 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW,同时 β -胡萝卜素含量较野生型下降 45.25%,表明外源基因成功利用内源 β -胡萝卜素合成了虾青素(Jia et al., 2019)。为进一步提高虾青素合成效率,构建包含 4 个虾青素代谢关键基因的四元植物表达载体 BBPC (BHY-BKT-PSY1-CrtI),其中 *PSY1* 和 *CrtI* 分别编码八氢番茄红素合成酶和八氢番茄红素脱氢酶, *BHY* 和 *BKT* 编码羟化酶和酮化酶;将该载体稳定转化苹果‘王林’愈伤组织后,转基因苹果愈伤组织中虾青素含量达到 $40.4 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ DW,占总类胡萝卜素的 53.5%;瞬时转化本氏烟草叶片中虾青素含量高达 $732.8 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ DW,占总类胡萝卜素的 18.2%;立体异构体分析表明,该体系合成的虾青素主要为高生物活性的 (3S,3'S) 立体异构体,且小鼠急性毒性实验未观察到不良效应,显示出良好的安全性(Liu et al., 2023; Jia et al., 2025)。此外,在培养基中添加番茄汁 ($20 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$) 和胡萝卜汁 ($30 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 来作为虾青素合成的外源前体补充,可进一步使虾青素含量提高 1.7 倍,验证了“基因工程 + 代谢前体调控”协同增效的可行性(Jia et al., 2025)。上述研究建立了从单基因到多基因、从叶片到愈伤组织的虾青素高效合成体系,为苹果及其他园艺作物的类胡萝卜素代谢工程改良提供了重要技术路径。另外,研究通过基因工程技术,将虾青素合成关键酶基因 *PSY1*、*CrtI*、*BHY* 和 *BKT* 转入苹果基因组中,通过调控代谢途径培育出富含虾青素的苹果愈伤组织,其既可以作为生产高活性虾青素的原料,也可以直接应用于饲料产业,对于自然虾青素生物反应器的创制及市场需求具有重要的指导意义和生产应用价值。

虾青素作为一种超强抗氧化剂,其抗氧化活性是 β -胡萝卜素、玉米黄质等类胡萝卜素的 10 倍(Higuera-Ciapara et al., 2006)。利用代谢工程手段在苹果中合成虾青素,可有效提升植株抗氧化水平。研究发现,成功合成虾青素的转基因苹果叶片,其 1,1-二苯基-2-苦基肼基(DPPH)自由基清除能力提高约 1.8 倍(Jia et al., 2019)。进一步优化后,转基因苹果愈伤组织的 DPPH 和 2,2-联氮双(3-乙基苯并噻唑啉-6-磺酸)二铵盐(ABTS)自由基清除能力提升 2~4 倍,且该体系合成的虾青素主要为高生物活性的 (3S,3'S) 构型,具有更强的自由基淬灭能力(Jia et al., 2025)。虾青素的积累能够直接增强苹果基础抗氧化能力,提供植株应对氧化损伤的防御体系。

强光环境极易诱发活性氧过量累积,进而造成光氧化伤害。依托自身优异抗氧化特性,虾青素也可帮助苹果抵御光氧化胁迫。在强光胁迫 ($500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下,转基因植株光氧化抗性显著提升,光合放氧速率、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 均显著高于非转基因对照;同时,转基因植株的 V_j (反映 Q_A -积累) 显著降低, PI_{ABS} 显著升高,表明光系统 II 在强光下保持了更好的功能状态(Jia et al., 2019)。这表明虾青素凭借抗氧化作用保护光合结构,减轻强光带来的氧化破坏,既可为苹果品质优化、抵御日灼提供理论支撑,也为通过类胡萝卜素代谢工程改良苹果抗逆性状提供了可行思路。

4.3 遗传改良植株的抗逆性与品质提升成效

类胡萝卜素不仅是重要的色素物质, 还参与光保护、抗氧化等生理过程, 其代谢改良可增强植株抗逆性。其中, 影响 ABA 合成的 *NCED* 基因是连接色素代谢与抗逆性的关键因子。从苹果砧木中克隆的 *MdNCED1* 在矮化砧木中的表达水平与其矮化程度呈正相关, 提示其可能通过调控 ABA 合成参与树体生长势的调节 (姜志昂 等, 2014)。从平邑甜茶中克隆的 *MhNCED3* 受干旱、低温、盐及 Cd^{2+} 等多种非生物胁迫诱导, 在拟南芥中过表达该基因可显著提高 ABA 含量, 增强植株在渗透胁迫及 Cd^{2+} 胁迫下的种子萌发与幼苗生长能力, 同时减少水分损失和氧化损伤, 提示 *MdNCED* 与 *MhNCED* 是改良苹果抗旱性和耐盐性的重要靶标 (Zhang et al., 2014)。同样, 苹果 *MdCRTISO* 基因的表达受盐、碱和低温胁迫显著诱导, 暗示其在非生物胁迫响应中发挥正向调控作用 (魏佳琦 等, 2024)。在 ABA 介导的逆境响应调控网络中, 转录因子亦发挥关键作用, 过表达 *MdMYBS1* 的苹果果实、植株和愈伤组织中 ABA 含量显著上升, 而 ABA 作为重要的逆境响应激素, 其水平升高有助于增强植株对干旱、低温等非生物胁迫的适应性 (Jia et al., 2024)。

在品质改良方面, 通过调控类胡萝卜素代谢相关转录因子或关键酶的表达可以定向改变果实中类胡萝卜素的组成和含量, 改良果实的色泽和营养品质。例如, 过表达 AP2/ERF 转录因子 *MdAP2-34*, 通过直接激活 *MdPSY2-1* 的转录, 使转基因苹果愈伤组织和果实果皮中总类胡萝卜素、 β -胡萝卜素和八氢番茄红素含量显著增加, 果肉呈现更深的黄色, 改善了果实的外观品质 (Dang et al., 2021)。另一项研究表明, 过表达 R1 型 MYB 转录因子 *MdMYBS1* 同样能促进 β -分支类胡萝卜素的积累, 并提高 ABA 含量, 其通过直接激活 *MdPSY2-1*、*MdLCYb* 及 *MdNCED1* 的表达来实现, 从而影响果实的色泽和成熟过程 (Jia et al., 2024)。相反, 沉默 *MdMYB44* 则可上调 *MdCYP97A3* 的表达, 增加叶黄素的积累, 而叶黄素也是植物光保护和人体健康的重要营养素 (Huang et al., 2024)。同时, *MdMYB44* 在苹果和番茄中过表达可以降低苹果酸含量, 有助于改善果实风味 (Jia et al., 2021)。在黄肉苹果种质中, 成熟期 *MdCCD4b* 基因的显著下调与类胡萝卜素的富集呈负相关, 表明通过抑制该裂解酶基因的表达是提高苹果果实类胡萝卜素含量的有效策略 (宋成秀 等, 2017)。此外, 芽变品种 ‘Mishima’ 和 ‘Beni Shogun’ 中 *MdZISO* 的上调表达是类胡萝卜素积累增强的关键分子基础 (Ampomah-Dwamena et al., 2012; Cho et al., 2020, 2021)。

5 研究展望与未来方向

5.1 现有研究的局限性

尽管近年来苹果类胡萝卜素代谢调控研究已取得显著进展, 但仍存在诸多局限, 从而制约了对这一复杂性状的深入解析与高效利用。现有研究多集中于单个或少数关键结构基因与转录因子, 缺乏对整体调控网络的系统解析。苹果类胡萝卜素代谢酶基因家族成员众多, 各成员的功能分化与冗余机制仍不明确 (Dang et al., 2021; Ampomah-Dwamena et al., 2022; Jia et al., 2024)。对于已发现的转录因子模块其上游信号整合、互作及对下游通路的精准调控机制仍有待深入探索。类胡萝卜素代谢途径既是果实品质形成的过程, 同时参与苹果抗逆过程。然而, 现有研究多将品质形成与抗逆性作为两个独立方向分别开展, 缺乏对二者之间的内在联系和协同调控的系统性研究 (姜志昂 等, 2014; Xia et al., 2014; 张玮玮, 2015; Jia et al., 2024; 魏佳琦 等, 2024)。光、温度等环境因子影响果实品质并参与植物抗逆, 其信号通路协同调控类胡萝卜素代谢和抗逆反应的分子机制尚不明确。研究手段与材料存在明显局限。苹果作为木本果树, 稳定遗传转化周期长、效率低, 目前多依

赖于拟南芥、烟草、番茄等异源体系验证，其真实性仍需在苹果自身体系中评估，CRISPR/Cas9 等基因编辑技术虽提供新路径，但在苹果中的应用仍有限；现有研究多集中于市面常见栽培品种及少量野生近缘种，对种质资源自然变异及遗传、表观遗传基础挖掘不足，转录后调控与非编码 RNA 的作用机制仍处于初步探索阶段。

5.2 未来研究重点

一方面，应突破单一基因或通路的研究模式，构建涵盖基因组、转录组、代谢组、蛋白组及表观组的多组学调控网络。通过单细胞测序、空间转录组等前沿技术，在细胞与组织水平上解析关键代谢基因时空表达模式，系统阐明苹果基因家族成员的功能分化与冗余机制，为代谢的精准调控奠定理论基础 (Martínez-Rivas & Fernie, 2024; Dong et al., 2025; Li et al., 2025b; Xu et al., 2025; Xue et al., 2025)。同时，深入解析光、温度等环境因子在品质形成与抗逆响应中的双重角色，聚焦多信号通路交汇的关键调控因子，揭示品质相关转录调控模块整合逆境信号的机制。并进一步阐明类胡萝卜素代谢作为枢纽如何通过下游产物反馈调控植物的抗逆响应。由此构建“信号感知—转录调控—代谢输出生理响应”的完整级联，实现对品质与抗逆协同调控机制的深度解析。

另一方面，需要优化基于 CRISPR/Cas9 的基因编辑系统，开发无需组织培养的快速功能验证体系，并结合苹果愈伤组织及苹果各组织瞬时转化系统，以降低对异源体系的依赖，提升功能验证的准确性与效率 (Gujjar et al., 2026)。在此基础上，研究范畴应从少数栽培品种拓展至多样的苹果种质资源，借助群体遗传学与全基因组关联分析，系统挖掘调控类胡萝卜素代谢及抗逆性状的自然变异位点，解析其进化特征与环境适应性之间的内在关联，从而为分子标记辅助育种提供坚实的资源支撑 (Li et al., 2024b, 2025b)。此外，研究视角需从转录水平延伸至转录后调控与表观遗传层面，系统解析非编码 RNA、组蛋白修饰及 DNA 甲基化、磷酸化修饰等机制在类胡萝卜素代谢中的作用，尤其关注环境胁迫条件下表观修饰的动态调控规律 (Wu et al., 2023; Martínez-Rivas & Fernie, 2024)。最终，立足实际应用，构建面向品质与抗逆协同提升的分子设计育种策略，通过关键调控因子的精准编辑，创制能够在果实中特异调控品质代谢并同时增强逆境适应性的遗传材料，在维持或提升果实品质的前提下实现优质与高抗的协同改良 (Xue et al., 2025; Yuan et al., 2025)，为苹果产业的可持续发展提供关键技术支撑。

References

- Abuauf H, Haider I, Jia K P, Ablazov A, Mi J, Blilou I, Al-Babili S. 2018. The *Arabidopsis* DWARF27 gene encodes an all-*trans*-/*9-cis*- β -carotene isomerase and is induced by auxin, abscisic acid and phosphate deficiency. *Plant Science*, 277: 33 - 42.
- Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al-Babili S. 2012. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*, 335 (6074): 1348 - 1351.
- Ampomah-Dwamena C, Dejnopratt S, Lewis D, Sutherland P, Volz R K, Allan A C. 2012. Metabolic and gene expression analysis of apple (*Malus $\times$ domestica*) carotenogenesis. *Journal of Experimental Botany*, 63 (12): 4497 - 4511.
- Ampomah-Dwamena C, Driedonks N, Lewis D, Shumskaya M, Chen X, Wurtzel E T, Espley R V, Allan A C. 2015. The Phytoene synthase gene family of apple (*Malus $\times$ domestica*) and its role in controlling fruit carotenoid content. *BMC Plant Biology*, 15: 185.
- Ampomah-Dwamena C, Tomes S, Thrimawithana A H, Elborough C, Bhargava N, Rebstock R, Sutherland P, Ireland H, Allan A C, Espley R V. 2022. Overexpression of *PSY1* increases fruit skin and flesh carotenoid content and reveals associated transcription factors in apple (*Malus $\times$ domestica*). *Frontiers in Plant Science*, 13: 967143.
- Aneesh P A, Ajeeshkumar K K, Lekshmi R G K, Anandan R, Ravishankar C N, Mathew S. 2022. Bioactivities of astaxanthin from natural sources,

- p>augmenting its biomedical potential: a review. Trends in Food Science & Technology, 125: 81 – 90.
- Beltrán J, Wurtzel E T. 2025. Carotenoids: resources, knowledge, and emerging tools to advance apocarotenoid research. Plant Science, 350: 112298.
- Cai D, Xu H, Liu Z, Chen N, Zhu L, Lin Z, Wu C, Shan W, Chen J, Lu W, Chen L, Kuang J. 2023. Banana *MaERF124* negatively modulates carotenoid accumulation during fruit ripening through repression of carotenogenesis genes. Postharvest Biology and Technology, 195: 112151.
- Cerda A, Moreno J C, Acosta D, Godoy F, Cáceres J C, Cabrera R, Stange C. 2020. Functional characterisation and in silico modelling of MdPSY2 variants and MdPSY5 phytoene synthases from *Malus domestica*. Journal of Plant Physiology, 249: 153166.
- Charrier A, Vergne E, Dousset N, Richer A, Petiteau A, Chevreau E. 2019a. Efficient targeted mutagenesis in apple and first time edition of pear using the CRISPR-Cas9 system. Frontiers in Plant Science, 10: 40.
- Charrier A, Vergne E, Joffrion C, Richer A, Dousset N, Chevreau E. 2019b. An artificial miRNA as a new tool to silence and explore gene functions in apple. Transgenic Research, 28 (5): 611 – 626.
- Chen H, Ji H, Huang W, Zhang Z, Zhu K, Zhu S, Chai L, Ye J, Deng X. 2024. Transcription factor CrWRKY42 coregulates chlorophyll degradation and carotenoid biosynthesis in citrus. Plant Physiology, 195 (1): 728 – 744.
- Chen L S, Li P, Cheng L. 2008. Effects of high temperature coupled with high light on the balance between photooxidation and photoprotection in the sun-exposed peel of apple. Planta, 228 (5): 745 – 756.
- Cho H J, Han A R, Choi C. 2021. Comparative analysis of pigment biosynthesis gene expression related to enhanced skin color in ‘Mishima’ apples during fruit development. Horticultural Science and Technology, 39 (3): 379 – 386.
- Cho H J, Kim G H, Choi C. 2020. Differential gene expression and epigenetic analyses between striped and blushed skinned sports of ‘Fuji’ apple. Scientia Horticulturae, 261: 108944.
- Cunningham F X, Gantt E. 2011. Elucidation of the pathway to astaxanthin in the flowers of *Adonis aestivalis*. The Plant Cell, 23 (8): 3055 – 3069.
- Dang Q, Sha H, Nie J, Wang Y, Yuan Y, Jia D. 2021. An apple (*Malus domestica*) AP2/ERF transcription factor modulates carotenoid accumulation. Horticulture Research, 8 (1): 223.
- Delgado-Pelayo R, Gallardo-Guerrero L, Hornero-Méndez D. 2014. Chlorophyll and carotenoid pigments in the peel and flesh of commercial apple fruit varieties. Food Research International, 65: 272 – 281.
- Dong Y, Du L, Zhang Z, Cheng J, Gao Y, Wang X, Wu Y, Wang Y. 2024. Molecular cloning and functional characterization in response to saline-alkali stress of the *MhZEP* gene in *Arabidopsis thaliana*. Physiology and Molecular Biology of Plants, 30 (9): 1551 – 1564.
- Dong Z, Liu X, Guo X, Liu X, Wang B, Shao W, Tian C, Zheng Y, Yu Q, Zhong L, Sun J, Li S, Xin T, Zhang B, Yang T, Lu H, Rose J K C, Lucas W J, Xu X, Huang S, Liu H, Yang X. 2025. Developmental innovation of inferior ovaries and flower sex orchestrated by KNOX1 in cucurbits. Nature Plants, 11 (4): 861 – 877.
- Fan Y, Niu Z, Xu C, Yang L, Chen F, Zhang H. 2019. Biocompatible protic ionic liquids-based microwave-assisted liquid-solid extraction of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis*. Industrial Crops and Products, 141: 111809.
- Feng Chen, Tang Haoru, Jiang Leiyu, Wang Xiaorong, Chen Qing, Sun Bo. 2017. Advances in studies on carotenoids in *Malus pumila*. Plant Science Journal, 35 (6): 932 – 939. (in Chinese)
- 冯 琛, 汤浩茹, 江雷雨, 王小蓉, 陈 清, 孙 勃. 2017. 苹果类胡萝卜素研究进展. 植物科学学报, 35 (6): 932 – 939.
- Fernández-Cancelo P, Giné-Bordonaba J, Teixidó N, Alamar M C. 2025. An insight into the hormonal interplay regulating pigment changes and colour development in the peel of ‘Granny Smith’, ‘OPAL®’ and ‘Royal Gala’ apples. Journal of Plant Growth Regulation, 44 (3): 1116 – 1132.
- Fernández-Cancelo P, Iglesias-Sanchez A, Torres-Montilla S, Ribas-Agustí A, Teixidó N, Rodríguez-Concepcion M, Giné-Bordonaba J. 2022. Environmentally driven transcriptomic and metabolic changes leading to color differences in “Golden Reinders” apples. Frontiers in Plant Science, 13: 913433.
- Foster T M, Ledger S E, Janssen B J, Luo Z, Drummond R S M, Tomes S, Karunairetnam S, Waite C N, Funnell K A, van Hooijdonk B M, Saei A, Seleznyova A N, Snowden K C. 2018. Expression of *MdCCD7* in the scion determines the extent of sylleptic branching and the primary shoot growth rate of apple trees. Journal of Experimental Botany, 69 (9): 2379 – 2390.

- Fu Xiumin, Tang Jinchi, Yang Ziyin. 2021. Research progress in biosynthesis and metabolism regulation of carotenoids in tea plants. Guangdong Agricultural Sciences, 48 (5): 18 – 27. (in Chinese)
- 傅秀敏, 唐劲驰, 杨子银. 2021. 茶叶类胡萝卜素合成、代谢调控研究进展. 广东农业科学, 48 (5): 18 – 27.
- Gujjar R S, Sherin S, Batra S, Mahto A, Goswami S K, Kumar R, Tiwari R K, Singh A, Kumari M. 2026. Emerging trends in the development of efficient CAS nucleases for meticulous gene editing in plants. Plant Science, 362: 112820.
- Gu Qin. 2017. The effect of different debagging time on the coloration of Golden Delicious apple [M. D. Dissertation]. Yinchuan: Ningxia University. (in Chinese)
- 顾 琴. 2017. 套袋金冠不同除袋期对果实着色的影响 [硕士论文]. 银川: 宁夏大学.
- Harrison E H, Quadro L. 2018. Apocarotenoids: emerging roles in mammals. Annual Review of Nutrition, 38: 153 – 172.
- Henry-Kirk R A, Plunkett B, Hall M, McGhie T, Allan A C, Wargent J J, Espley R V. 2018. Solar UV light regulates flavonoid metabolism in apple (*Malus × domestica*). Plant, Cell & Environment, 41 (3): 675 – 688.
- Hernandez O, Torres C A, Moya-León M A, Opazo M C, Razmilic I. 2014. Roles of the ascorbate – glutathione cycle, pigments and phenolics in postharvest ‘Suncald’ development on ‘Granny Smith’ apples (*Malus domestica* Borkh.). Postharvest Biology and Technology, 87: 79 – 87.
- Higuera-Ciapara I, Félix-Valenzuela L, Goycoolea F M. 2006. Astaxanthin: a review of its chemistry and applications. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 46 (2): 185 – 196.
- Hou X, Rivers J, León P, McQuinn R P, Pogson B J. 2016. Synthesis and function of apocarotenoid signals in plants. Trends in Plant Science, 21 (9): 792 – 803.
- Huang B, Li Y, Jia K, Wang X, Wang H, Li C, Sui X, Zhang Y, Nie J, Yuan Y, Jia D. 2024. The MdMYB44-MdTPR1 repressive complex inhibits *MdCCD4* and *MdCYP97A3* expression through histone deacetylation to regulate carotenoid biosynthesis in apple. The Plant Journal, 119 (1): 540 – 556.
- Huang D, Wang Q, Jing G, Ma M, Li C, Ma F. 2021. Overexpression of *MdIAA24* improves apple drought resistance by positively regulating strigolactone biosynthesis and mycorrhization. Tree Physiology, 41 (1): 134 – 146.
- Huang F C, Molnár P, Schwab W. 2009. Cloning and functional characterization of carotenoid cleavage dioxygenase 4 genes. Journal of Experimental Botany, 60 (11): 3011 – 3022.
- Jia Dongjie, Fan Lianmei, Shen Junling, Qin Song, Li Fuchao, Liu Chenglian, Yuan Yongbing. 2013. Genetic transformation and expression of *bkt* gene encoding a key enzyme for astaxanthin biosynthesis in ‘Brookfield Gala’ apple. Acta Horticulturae Sinica, 40 (1): 21 – 31. (in Chinese)
- 贾东杰, 樊连梅, 沈俊岭, 秦 松, 李富超, 刘成连, 原永兵. 2013. 虾青素合成关键酶基因 *bkt* 在 ‘Brookfield Gala’ 苹果中的遗传转化及表达. 园艺学报, 40 (1): 21 – 31.
- Jia D, Fan L, Chen L, Dang Q, Han D, Jia K, Nie J, Liu G, Yuan Y. 2025. Metabolic engineering of apple callus and tobacco leaf for astaxanthin production. Industrial Crops and Products, 229: 120951.
- Jia D, Fan L, Shen J, Qin S, Li F, Yuan Y. 2019. Genetic transformation of the astaxanthin biosynthetic genes *bkt* and *crtR-B* into apple tree to increase photooxidation resistance. Scientia Horticulturae, 243: 428 – 433.
- Jia D, Li Y, Jia K, Huang B, Dang Q, Wang H, Wang X, Li C, Zhang Y, Nie J, Yuan Y. 2024. Abscissic acid activates transcription factor module MdABI5-MdMYBS1 during carotenoid-derived apple fruit coloration. Plant Physiology, 195 (3): 2053 – 2072.
- Jia D, Wu P, Shen F, Li W, Zheng X, Wang Y, Yuan Y, Zhang X, Han Z. 2021. Genetic variation in the promoter of an R2R3-MYB transcription factor determines fruit malate content in apple (*Malus domestica* Borkh.). Plant Physiology, 186 (1): 549 – 568.
- Jiang Zhiang, Sun Jianshe, Peng Jianying, Shao Jianzhu. 2014. Isolation and expression of *MdNCED1* gene from apple rootstock SH40. Journal of Plant Genetic Resources, 15 (1): 153 – 159. (in Chinese)
- 姜志昂, 孙建设, 彭建营, 邵建柱. 2014. 苹果砧木 SH40 *MdNCED1* 基因克隆与表达分析. 植物遗传资源学报, 15 (1): 153 – 159.
- Jiang F, Zhang J, Wang S, Yang L, Luo Y, Gao S, Zhang M, Wu S, Hu S, Sun H, Wang Y. 2019. The apricot (*Prunus armeniaca* L.) genome elucidates Rosaceae evolution and beta-carotenoid synthesis. Horticulture Research, 6: 128.

- Küster L, Lücke R, Brabender C, Bethmann S, Jahns P. 2023. The amount of zeaxanthin epoxidase but not the amount of violaxanthin de-epoxidase is a critical determinant of zeaxanthin accumulation in *Arabidopsis thaliana* and *Nicotiana tabacum*. *Plant & Cell Physiology*, 64 (10): 1220 – 1230.
- Lee J M, Joung J G, McQuinn R, Chung M Y, Fei Z, Tieman D, Klee H, Giovannoni J. 2012. Combined transcriptome, genetic diversity and metabolite profiling in tomato fruit reveals that the ethylene response factor SlERF6 plays an important role in ripening and carotenoid accumulation. *The Plant Journal*, 70 (2): 191 – 204.
- Li C, Wang C, Cheng Z, Li Y, Li W. 2024a. Carotenoid biosynthesis genes *LcLCYB*, *LcLCYE*, and *LcBCH* from wolfberry confer increased carotenoid content and improved salt tolerance in tobacco. *Scientific Reports*, 14 (1): 10586.
- Li Jiawei, Xu Jiacan, Cui Jianhua, Wang Xin, Liu Zhuo, Zhang Xuzhu, Wu Ruigang. 2025. Identification and expression analysis of apple *NCED* gene family. *Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition)*, 56 (2): 285 – 292. (in Chinese)
- 李嘉伟, 徐佳灿, 崔建华, 王 欣, 刘 卓, 张旭珠, 吴瑞刚. 2025. 苹果 *NCED* 基因家族鉴定及表达分析. *山东农业大学学报 (自然科学版)*, 56 (2): 285 – 292.
- Li L, Rodríguez-Concepción M, Al-Babili S. 2025a. Advances in carotenoid and apocarotenoid metabolisms and functions in plants. *Plant Physiology*, 198 (4): 1304.
- Li Q, Wang T, Xu C, Li M, Tian J, Wang Y, Zhang X, Xu X, Han Z, Wu T. 2022. *MdMADS6* recruits histone deacetylase *MdHDA19* to repress the expression of the carotenoid synthesis-related gene *MdCCD1* during fruit ripening. *Plants*, 11 (5): 668.
- Li W, Chu C, Li H, Zhang H, Sun H, Wang S, Wang Z, Li Yuqi, Foster T M, López-Girona E, Yu J, Li Yi, Ma Y, Zhang K, Han Y, Zhou B, Fan X, Xiong Y, Deng C, Wang Y, Xu X, Han Z. 2024b. Near-gapless and haplotype-resolved apple genomes provide insights into the genetic basis of rootstock-induced dwarfing. *Nature Genetics*, 56 (3): 505 – 516.
- Li W, Chu C, Zhang T, Sun H, Wang S, Liu Z, Wang Z, Li H, Li Y, Zhang X, Geng Z, Wang Y, Li Y, Zhang H, Fan W, Wang Y, Xu X, Cheng L, Zhang D, Xiong Y, Li H, Zhou B, Guan Q, Deng C, Han Y, Ma H, Han Z. 2025b. Pan-genome analysis reveals the evolution and diversity of *Malus*. *Nature Genetics*, 57 (5): 1274 – 1286.
- Li X, Chen P, Xie Y, Yan Y, Wang L, Dang H, Zhang J, Xu L, Ma F, Guan Q. 2020. Apple *SERRATE* negatively mediates drought resistance by regulating *MdMYB88* and *MdMYB124* and microRNA biogenesis. *Horticulture Research*, 7 (1): 98.
- Li X, Zhang B, Du J, Chen S, Wang Y, Li Q, Zhuge S, Li X, Nie Y, Li G, Xu F, Yang A, Zhang Z, Ding H. 2025c. Maize leaf yellowing gene *ZmCAAX* modulates growth and drought resistance by regulating abscisic acid contents through interaction with the ABA biosynthetic enzyme ZmNCED3. *Plant Biotechnology Journal*, 23 (8): 3431 – 3450.
- Li Y, Meng F, You H, Shao Z, Xu C, Li Y, Li S, Liu L, Wang Q. 2025d. SlWRKY14 integrates carotenoid and flavonoid biosynthetic pathways to regulate coloration and quality of tomato fruits. *Cell Reports*, 44 (10): 116369.
- Liu X, Xie J, Zhou L, Zhang J, Chen Z, Xiao J, Cao Y, Xiao H. 2023. Recent advances in health benefits and bioavailability of dietary astaxanthin and its isomers. *Food Chemistry*, 404: 134605.
- Liu Y, Chen N, Zuo C, Wu Y, Che F, Chen B. 2018. The mechanism of color fading in sunburned apple peel. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41 (1): 2.
- Liu Yuan, Zhao Ran, Lu Zhenfang, Li Ruili. 2025. Research progress in the biological metabolic pathway and functions of plant carotenoids. *Biotechnology Bulletin*, 41 (5): 23 – 31. (in Chinese)
- 刘 源, 赵 冉, 卢振芳, 李瑞丽. 2025. 植物类胡萝卜素生物代谢途径及其功能研究进展. *生物技术通报*, 41 (5): 23 – 31.
- Lu W, Mao L, Chen J, Han X, Ren X, Ying T, Luo Z. 2018. Interaction of abscisic acid and auxin on gene expression involved in banana ripening. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40 (3): 46.
- Lu Y, Shen X, Li Y, Xu Y, Chen Y, Chen Y, Hu X, Li X, Sun X, Gong J. 2025. Regulation of chlorophyll and carotenoid metabolism in citrus fruit. *Horticultural Plant Journal*, 11 (3): 951 – 962.
- Ma F, Cheng L. 2003. The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the

- ascorbate-glutathione pathway than the shaded peel. *Plant Science*, 165 (4): 819 – 827.
- Martínez-Rivas F J, Fernie A R. 2024. Metabolomics to understand metabolic regulation underpinning fruit ripening, development, and quality. *Journal of Experimental Botany*, 75 (6): 1726 – 1740.
- Merzlyak M N, Solovchenko A E. 2002. Photostability of pigments in ripening apple fruit: a possible photoprotective role of carotenoids during plant senescence. *Plant Science*, 163 (4): 881 – 888.
- Merzlyak M N, Solovchenko A E, Chivkunova O B. 2002. Patterns of pigment changes in apple fruits during adaptation to high sunlight and sunscald development. *Plant Physiology and Biochemistry*, 40 (6): 679 – 684.
- Mogollón R, Mendoza M, León L, Rudell D, Torres C. 2024a. Excluding sunscald from long-term storage of ‘Granny Smith’ apples. *Postharvest Biology and Technology*, 216: 113044.
- Mogollón R, Rudell D, Torres C A. 2024b. SUNIndx: visual identification of sun stressed-areas of the fruit using a reflectance index (Sun Index) from hyperspectral images to predict sunscald-risk postharvest on ‘Granny Smith’ apples. *SoftwareX*, 27: 101828.
- Nishitani C, Hirai N, Komori S, Wada M, Okada K, Osakabe K, Yamamoto T, Osakabe Y. 2016. Efficient genome editing in apple using a CRISPR/Cas9 system. *Scientific Reports*, 6: 31481.
- Rao S, Cao H, O’Hanna F J, Zhou X, Lui A, Wrightstone E, Fish T, Yang Y, Thannhauser T, Cheng L, Dudareva N, Li L. 2024. Nudix hydrolase 23 post-translationally regulates carotenoid biosynthesis in plants. *The Plant Cell*, 36 (5): 1868 – 1891.
- Ravi Gopal B, Wang Z Q. 2025. Beyond pigments and perfumes: engineering in the carotenoid and apocarotenoid spectrum, novel enzymes, and synthetic biology strategies. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 13: 1716709.
- Rodríguez-Concepción M, Avalos J, Bonet M L, Boronat A, Gomez-Gomez L, Hornero-Mendez D, Limon M C, Meléndez-Martínez A J, Olmedilla-Alonso B, Palou A, Ribot J, Rodrigo M J, Zacarias L, Zhu C. 2018. A global perspective on carotenoids: metabolism, biotechnology, and benefits for nutrition and health. *Progress in Lipid Research*, 70: 62 – 93.
- Rodríguez-Concepción M, Boronat A. 2015. Breaking new ground in the regulation of the early steps of plant isoprenoid biosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 25: 17 – 22.
- Ruiz-Sola M Á, Arbona V, Gómez-Cadenas A, Rodríguez-Concepción M, Rodríguez-Villalón A. 2014. A root specific induction of carotenoid biosynthesis contributes to ABA production upon salt stress in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 9 (3): e90765.
- Sandmann G. 2021. Diversity and origin of carotenoid biosynthesis: its history of coevolution towards plant photosynthesis. *New Phytologist*, 232 (2): 479 – 493.
- Shricharan S, Kumar P. 2025. Cytokinin-based bioregulators improved heat stress tolerance by violaxanthin cycle activation and enhanced photoprotection in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental Science and Pollution Research International*, 32 (33): 19704 – 19711.
- Song Chengxiu, Zhang Liyi, Zhang Caixia, Tian Yi, Cong Peihua. 2017. Differential expression analysis of the fruits of yellow-fleshed apple and exploits genes involved in carotenoid pigmentation. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (2): 205 – 214. (in Chinese)
- 宋成秀, 张利义, 张彩霞, 田 义, 丛佩华. 2017. 黄肉苹果转色期前后类胡萝卜素合成相关差异表达基因鉴定. *园艺学报*, 44 (2): 205 – 214.
- Song Chengxiu, Zhang Xiude, Song Chengxiang, Zong Zeran, Zhang Liyi, Zhang Caixia, Cong Peihua. 2016. Analysis on changes of peel color and pigments during apple fruit development and their correlation. *South China Fruits*, 45 (4): 106 – 110. (in Chinese)
- 宋成秀, 张修德, 宋成香, 宗泽冉, 张利义, 张彩霞, 丛佩华. 2016. 苹果果实发育期果皮色泽与色素变化及其相关性分析. *中国南方果树*, 45 (4): 106 – 110.
- Song Y, Li X, Gao Y, Wang Y, Cheng Q, Shen H, Sun L. 2025. CaNAC2 orchestrates *Capsicum annuum* fruit ripening by coordinated carotenoid and ABA metabolism under epigenetic control. *Plant Physiology*, 199 (3): kiaz524.
- Su L, Diretto G, Purgatto E, Danoun S, Zouine M, Li Z, Roustan J P, Bouzayen M, Giuliano G, Chervin C. 2015. Carotenoid accumulation during tomato fruit ripening is modulated by the auxin-ethylene balance. *BMC Plant Biology*, 15: 114.
- Sun Q, He Z, Wei R, Zhang Y, Ye J, Chai L, Xie Z, Guo W, Xu J, Cheng Y, Xu Q, Deng X. 2024. The transcriptional regulatory module

- CsHB5-CsbZIP44 positively regulates abscisic acid-mediated carotenoid biosynthesis in citrus (*Citrus* spp.). *Plant Biotechnology Journal*, 22 (3): 722 – 737.
- Sun T, Rao S, Zhou X, Li L. 2022. Plant carotenoids: recent advances and future perspectives. *Molecular Horticulture*, 2 (1): 3.
- Sun T, Tadmor Y, Li L. 2020. Pathways for carotenoid biosynthesis, degradation, and storage. *Methods in Molecular Biology*, 2083: 3 – 23.
- Tartachnyk I, Kuckenber J, Yuri J A, Noga G. 2012. Identifying fruit characteristics for non-invasive detection of sunburn in apple. *Scientia Horticulturae*, 134: 108 – 113.
- Tian Yuchen. 2025. The alleviating effect of zeaxanthin on drought stress in apple and its mechanism[M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 田雨晨. 2025. 玉米黄质对苹果干旱胁迫的缓解作用及其机理研究[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Torres C A, Andrews P K, Davies N M. 2006. Physiological and biochemical responses of fruit exocarp of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) mutants to natural photo-oxidative conditions. *Journal of Experimental Botany*, 57 (9): 1933 – 1947.
- Wang H, Tian Y, Li Y, Wei J, Ma F, Liang W, Li C. 2023. Analysis of carotenoids and gene expression in apple germplasm resources reveals the role of *MdCRTISO* and *MdLCYE* in the accumulation of carotenoids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71 (41): 15121 – 15131.
- Wang J, Wu Y, Yu J. 2026a. The carotenoids metabolism during tomato fruit ripening: insights into multi-level regulatory network. *BMC Plant Biology*, 26 (1): 456.
- Wang W, Fang Y, Ju Y. 2026b. Strigolactone as a potential target for improving abiotic stress tolerance in horticultural crops. *Horticultural Plant Journal*, 12 (2): 257 – 265.
- Wang X, Du L, Wang W, Zhang Z, Wu Y, Wang Y. 2023. Functional identification of *ZDS* gene in apple (*Malus halliana*) and demonstration of its role in improving saline-alkali stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 29 (6): 799 – 813.
- Wang X, Zeng W, Ding Y, Wang Y, Niu L, Yao J L, Pan L, Lu Z, Cui G, Li G, Wang Z. 2019. *PpERF3* positively regulates ABA biosynthesis by activating *PpNCED2/3* transcription during fruit ripening in peach. *Horticulture Research*, 6: 19.
- Wei Jiaqi, Wang Hongtao, Tian Yuchen, Song Yu, Ma Fengwang, Li Cuiying. 2024. Identification and expression analysis of *MdCRTISO* gene in apple. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 46 (12): 60 – 70. (in Chinese)
- 魏佳琦, 王洪涛, 田雨晨, 宋煜, 马锋旺, 李翠英. 2024. 苹果 *MdCRTISO* 基因的鉴定与表达模式分析. *西南大学学报 (自然科学版)*, 46 (12): 60 – 70.
- Welsch R, Li L. 2022. Golden rice-lessons learned for inspiring future metabolic engineering strategies and synthetic biology solutions. *Methods in Enzymology*, 671: 1 – 29.
- Welsch R, Wüst F, Bär C, Al-Babili S, Beyer P. 2008. A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress-induced abscisic acid formation in rice and defines functional diversification of phytoene synthase genes. *Plant Physiology*, 147 (1): 367 – 380.
- Wu C J, Yuan D Y, Liu Z Z, Xu X, Wei L, Cai X W, Su Y N, Li L, Chen S, He X J. 2023. Conserved and plant-specific histone acetyltransferase complexes cooperate to regulate gene transcription and plant development. *Nat Plants*, 9: 442 – 459.
- Xia H, Wu S, Ma F. 2014. Cloning and expression of two 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase genes during fruit development and under stress conditions from *Malus*. *Molecular Biology Reports*, 41 (10): 6795 – 6802.
- Xu X, Passalacqua M, Rice B, Demesa-Arevalo E, Kojima M, Takebayashi Y, Yu X, Harris B, Liu Y, Gallavotti A, Sakakibara H, Gillis J, Jackson D. 2025. Large-scale single-cell profiling of stem cells identifies redundant regulators of shoot development and yield trait variation. *Developmental Cell*, 60 (24): 3514 – 3526.
- Xue H, Liu Z, Liu W, Huang G, Wang X, Du M, Li C, Xu X, Li J, Yang X, Xiao H, Peng Y, Zhou Y. 2025. The genomic design of fruit metabolomes. *Plant Communications*, 6 (10): 101484.
- Yang X, Zhang X, Yang Y, Zhang H, Zhu W, Nie W F. 2021. The histone variant *Sl_H2A.Z* regulates carotenoid biosynthesis and gene expression during tomato fruit ripening. *Horticulture Research*, 8 (1): 85.
- Yuan H, Zhang J, Nageswaran D, Li L. 2015. Carotenoid metabolism and regulation in horticultural crops. *Horticulture Research*, 2 (1): 15036.

- Yuan L, Gai W, Xuan X, Ahiakpa J K, Li F, Ge P, Zhang X, Tao J, Yang Y, Zhang Y. 2025. Advances in improving tomato fruit quality by gene editing. *Horticultural Plant Journal*, 11 (6): 1985 – 2008.
- Zhang M, Yuan B, Leng P. 2009. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*, 60 (6): 1579 – 1588.
- Zhang W, Yang H, You S, Xu Y, Ran K, Fan S. 2014. Cloning, characterization and functional analysis of the role *MhNCED3*, a gene encoding 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase in *Malus hupehensis* Rehd., plays in plant tolerance to osmotic and Cd²⁺ stresses. *Plant and Soil*, 381 (1): 143 – 160.
- Zhang Weiwei. 2015. Identification of key genes encoding carotenoids cleavage dioxygenase in *Malus hupehensis* [Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 张玮玮. 2015. 平邑甜茶类胡萝卜素裂解关键酶基因的功能鉴定[博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Zhang X, Lin Z, Liu X, Jiang W, Xu D, Yan X, Tang F, Li M, Xie Y, Lin L, Wang J, Liang D, Xia H. 2025. The AcMADS45-AcMADS64 module modulates carotenoid accumulation by directly regulating carotenogenic genes in kiwifruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 73 (42): 26750 – 26762.
- Zhang Xiaojun. 2014. Cloning and expression analysis of genes related to fruit coloration of ‘Granny Smith’ apple after bagging treatment [Ph. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 张小军. 2014. ‘澳洲青苹’苹果套袋处理后果实着色相关基因的克隆及表达分析[博士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Zhou J, Zhao X, Yang S, Wu C E, Xue Z, Kou X. 2023. Differential roles of SNAC4 and SNAC9 in ABA-mediated softening during tomato fruit ripening. *Scientia Horticulturae*, 310: 111685.
- Zhu F, Luo T, Liu C, Wang Y, Yang H, Yang W, Zheng L, Xiao X, Zhang M, Xu R, Xu J, Zeng Y, Xu J, Xu Q, Guo W, Larkin R M, Deng X, Cheng Y. 2017. An R2R3-MYB transcription factor represses the transformation of α - and β -branch carotenoids by negatively regulating expression of *CrBCH2* and *CrNCED5* in flavedo of *Citrus reticulata*. *New Phytologist*, 216 (1): 178 – 192.
- Zhuge Y, Sheng H, Zhang M, Fang J, Lu S. 2023. Grape phytochrome-interacting factor VvPIF1 negatively regulates carotenoid biosynthesis by repressing *VvPSY* expression. *Plant Science*, 331: 111693.