

西葫芦嫩瓜皮叶绿素合成代谢与其皮色形成的关联性研究

李可悦, 王丹丹, 刘江涛, 申琼, 盖少杰, 武峻新
(山西农业大学园艺学院, 太原 030031)

摘要: 为了挖掘优异西葫芦 (*Cucurbita pepo* L.) 种质资源, 提高外观品质优的嫩瓜选择效率, 本研究利用色差仪对本单位创制的 54 份西葫芦自交系进行不同嫩瓜皮色分类, 并以其中 7 份 (重点 4 份) 代表性材料为研究对象, 对西葫芦嫩瓜皮叶绿素合成代谢与其皮色形成的关联性进行分析。结果表明, 叶绿素是决定偏白色、浅绿色、翠(青)绿色、绿色和深绿色西葫芦嫩瓜皮色的主要色素。其中, 叶绿素 a 含量占总含量的 49.20%~60.58%, 是决定嫩瓜皮色深浅的主要因素。颜色最鲜艳且更加偏绿色的翠(青)绿色嫩瓜皮材料, 其色度值 (C) 显著大于其他皮色, 而叶绿素 a/叶绿素 b 和红绿值 (a^*) 分别显著大于和小于偏白色、浅绿色和深绿色皮色。深绿色、翠(青)绿色和偏白色嫩瓜皮叶绿素合成存在胆色素原转化为尿卟啉原 III 和粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 两个受阻点, 且后一转换阶段是导致偏白色和翠(青)绿色嫩瓜皮叶绿素合成受阻、叶绿素含量骤降的主要原因。叶绿素合成减弱与叶绿素代谢中的叶绿素酶降解活性增强以及抗氧化酶中的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性减弱之间呈显著相关, 这也证明了嫩瓜皮偏白色的成因。超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性与嫩瓜皮叶绿素含量呈显著相关, 这两种酶延缓了翠(青)绿色和深绿色嫩瓜皮叶绿素含量降低速率。本研究结果为深入解析不同嫩瓜皮色, 特别是翠(青)绿色嫩瓜皮呈色机理以及挖掘、利用相关优异特异资源提供了理论依据和技术支撑。

关键词: 西葫芦; 嫩瓜皮色; 翠(青)绿色; 叶绿素; 合成代谢

Study on the Correlation between Chlorophyll Synthesis Metabolism and Skin Color Formation in Skin of Tender Fruit of Zucchini (*Cucurbita pepo* L.)

LI Keyue, WANG Dandan, LIU Jiangtao, SHEN Qiong, GAI Shaojie, WU Junxin
(College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031)

Abstract: In order to explore the excellent germplasm resources of *Cucurbita pepo* L. and improve the selection efficiency of tender fruit appearance quality, this study classified the skin color of tender fruit using colorimeter in 54 self-bred lines of zucchini developed by our unit. Based on seven representative lines (including four key lines), the correlation between chlorophyll synthesis metabolism and its skin color formation was analyzed. The results showed that chlorophyll was the main pigment that determined the skin color such as partial white, light green, emerald (vivid) green, green and dark green. The chlorophyll a accounted for 49.20% to 60.58% of the total chlorophyll content, as the main determinant for the deep and light skin color. The emerald (vivid) green skin with the most vibrant and greenish color had significantly higher chromaticity value (C) than other skin color, while chlorophyll a/chlorophyll b and the red green value (a^*) were significantly higher and lower respectively than those of partial white, light green, and dark green. The synthesis of chlorophyll in lines

收稿日期: 2023-10-19 网络出版日期: 2023-12-29

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231019002>

第一作者研究方向为园艺植物生物技术及遗传改良, E-mail: 798274389@qq.com

通信作者: 武峻新, 研究方向为南瓜属分子遗传育种, E-mail: wujunxinn@126.com

基金项目: 山西农业大学生物育种工程 (YZGC118); 山西省现代农业产业技术体系建设专项 (2023CYJSTX08-02)

Foundation projects: Shanxi Agricultural University Bio-breeding Project (YZGC118); Earmarked Fund for Modern Agro-industry Technology Research System of Shanxi Province (2023CYJSTX08-02)

with dark green, emerald (vivid) green, and partial white maintained two bottlenecks: PBG to Urogen III, and Coprogen III to Proto-IX. However, the latter transition stage was the main reason in the chlorophyll synthesis blocked, and sudden decrease of chlorophyll content of partial white and emerald (vivid) green. There was a significant correlation between chlorophyll synthesis weaken and chlase in chlorophyll metabolism enzyme activity enhance degradation, superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) activities weaken, those also the reason of partial white skin color. SOD and CAT activities in antioxidant enzymes were significantly correlated with the chlorophyll content of the skin of tender fruit, thereby SOD and CAT delaying the rate of chlorophyll reduction in emerald (vivid) green and dark green. This study provided theoretical basis and technical support for in-depth analysis of different skin color of tender fruit especially the color formation mechanism of emerald (vivid) green, and for the exploration and utilization of relevant excellent and specific resource materials.

Key words: zucchini (*Cucurbita pepo* L.); the skin color of tender fruit; emerald (vivid) green; chlorophyll; synthesis metabolism

西葫芦 (*Cucurbita pepo* L.), 别名美洲南瓜 ($2n = 2x = 40$), 是南瓜属 (*Cucurbita*) 的 3 个主要栽培种之一, 也是重要的瓜类蔬菜之一。自 20 世纪 90 年代以来, 西葫芦产业在我国快速发展, 其中以食用嫩瓜为目的的西葫芦生产已在山东省、山西省、陕西省、甘肃省、河南省、河北省、云南省等地形成了各具特色的基地, 产品可周年供应^[1-4]。

嫩瓜皮色是西葫芦果实重要的外观品质之一。截至 2014 年, 研究发现影响西葫芦瓜皮颜色的基因共有 14 个, 其中涉及浅色、绿色基因的有代表浅色瓜-1 的 *l-1*、代表浅色瓜-2 的 *l-2*、代表静止增色的 *qi*、代表抑制熟瓜颜色因子的 *I-mc*、代表纯浅色果实的 *pl* 等, 且深绿色主蔓色影响瓜皮色^[5-8]。此外, 在绿色、白色、黄色西葫芦中, 参与类胡萝卜素生物合成途径的 9 个基因的转录调控作用在 3 种瓜色中有明显差异^[9]。在橙色、黄色和浅绿色西葫芦中, 橙色和黄色的类胡萝卜素水平均显著高于浅绿色, 而浅绿色的叶绿素含量最高^[10]。

不同国家与地区对西葫芦商品嫩瓜的外观品质的要求有差异, 在美国、欧洲等地, 深绿色的品种受到市场欢迎^[11], 而我国, 自 20 世纪 70 年代中期山西省农业科学院蔬菜研究所 (现山西农业大学园艺学院) 选育出第一个杂种一代早青一代以来 (浅绿色嫩瓜), 随着消费习惯的变化, Zucchini 类型中的偏白色和浅绿色嫩瓜品种逐渐失去市场, 而与以上嫩瓜颜色不同的翠 (青) 绿色嫩瓜品种受到市场欢迎^[12]。《南瓜种质资源描述规范和数据标准》^[13] 参照英国皇家园艺学会 (RHS, Royal Horticultural Society) 标准比色卡, 将南瓜属中 3 个主要栽培种的嫩瓜皮色分为 14 种, 包括浅绿、绿、深绿、墨绿等颜

色。本课题组以《南瓜种质资源描述规范和数据标准》为参考, 发现受市场欢迎的西葫芦嫩瓜皮色在 RHS 比色卡的 FAN3 中的绿色组和黄绿色组内, 主要为绿色组的 137D、138B、140A、140B 等颜色。瓜类中色素含量与嫩瓜皮色间有直接关系, 叶绿素含量是决定嫩瓜皮颜色的重要因素之一, 而叶绿素代谢一直是研究的重点^[14-16]。翠 (青) 绿色 (137D、138B、140A、140B 等颜色) 西葫芦嫩瓜色影响了西葫芦的商品价值和消费者的选择, 也是重要的西葫芦育种目标。选择瓜皮色近绿色或翠 (青) 绿色的西葫芦作为父母本, 可组配符合市场需要的组合, 选育出翠 (青) 绿色杂种, 但目前对其研究极其有限^[17]。进一步针对翠 (青) 绿色嫩瓜皮相关材料分析影响其嫩瓜皮呈色机理的研究目前尚无相关报道。

本研究以不同嫩瓜皮色的西葫芦代表性材料为研究对象, 重点针对翠 (青) 绿嫩瓜皮西葫芦相关材料进行嫩瓜皮呈色机理研究, 明确其色差值和叶绿素主要色素的范围及作用, 确定叶绿素合成途径受到影响的关键步骤, 解析叶绿素代谢中的叶绿素酶、植物脱镁螯合酶及抗氧化酶活性的作用, 助力翠 (青) 绿嫩瓜皮相关优异特异资源的挖掘和更好利用。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为 54 份由山西农业大学园艺学院 (原山西省农业科学院蔬菜研究所) 创制的具有代表性的西葫芦自交系, Zucchini 类型, 为本单位所有 (表 1)。

表1 供试材料信息

Table 1 Information of test materials

自交系 Inbred lines	主蔓色 Main stem color	来源 Source	自交系 Inbred lines	主蔓色 Main stem color	来源 Source	自交系 Inbred lines	主蔓色 Main stem color	来源 Source
AL-1	深绿	3065	20KH1	深绿	SQ249	Q-19	深绿	科瑞
AL-2	深绿	3065	20KH2	深绿	SQ249	Q-20	深绿	科瑞
AL-3	深绿	3065	20KH6	深绿	SQ249	Q-21	深绿	科瑞
AL-6	深绿	3065	20KH12	深绿	SQ249	Q-22	深绿	科瑞
AL-8	深绿	3065	20KH16	深绿	SQ249	Q-23	深绿	科瑞
AL-11	深绿	3065	20KH15	深绿	SQ249	Q-24	深绿	科瑞
AL-17	深绿	3065	20KH19	深绿	SQ249	11S-1	深绿	盛润806
AL-43	深绿	3065	20KH21	浅绿	SQ249	11S-3	深绿	盛润806
2QC-1	深绿	3065	CC11	深绿	KM-3	GQ-1	深绿	NR3
2QC-5	深绿	3065	102C-52	深绿	KM-2	GQ-2	深绿	NR3
2QC-6	深绿	3065	102C-78	深绿	KM-2	GQ-5	深绿	NR3
2QC-8	深绿	3065	20A-636	浅绿	寒绿 7042	XG-5	浅绿	超级帝王
2QC-13	深绿	3065	20A-642	深绿	寒绿 7042	XG-810	浅绿	超级帝王
2QC-32	深绿	3065	89D-2	深绿	冬玉	21X1	深绿	青选
A-40	深绿	3065	YDC-1	深绿	冬玉	11B-99	深绿	珍玉 369
A-41	深绿	3065	YDC-2	深绿	冬玉	CX-80	浅绿	亲本(科越105)
123H-6	深绿	珍玉 35	166B1	浅绿	碧玉	小白皮 Xiaobaipi	浅绿	亲本(早青一代)
QY-8	浅绿	美国四号	QS-6	深绿	S16	阿尔及利亚 Aerjiliya	深绿	亲本(早青一代)

其中51份自交系选育过程:分别以来源于美国、法国、荷兰、澳大利亚及我国河南省、山西省、山东省、甘肃省和广东省的16份西葫芦品种(一代杂种)经5~7代自交纯化定向选择获得稳定优良自交系。另3份自交系为本单位育成品种(一代杂种)早青一代和科越105的亲本。

1.2 试验方法

1.2.1 大棚种植 54份材料:2022年种植于山西农业大学东阳试验基地秋延迟大棚,50孔穴盘育苗,每份平畦定植5株,株距0.6 m,行距0.6 m,常规栽培管理。

7份代表性材料(4份重点材料):2023年种植于山西农业大学东阳试验基地春大棚,50孔穴盘育苗,随机区组设计,3次重复,小区长3.6 m,宽1.2 m,平畦定植12株,株距0.6 m,行距0.6 m。常规栽培管理。

1.2.2 目测观察嫩瓜皮色 参照李锡香等^[13]方法,在结果盛期观察西葫芦材料在正常一致光照条件下的嫩瓜皮色。

1.2.3 色差仪测量嫩瓜皮色 2022年10月上中旬

秋延迟大棚西葫芦材料结果盛期,授粉后8 d测量54份材料嫩瓜皮色;2023年6月初至中旬春大棚西葫芦材料结果盛期,授粉后7 d测量7份代表性材料嫩瓜皮色。每小区每份材料随机取3个正常大小西葫芦嫩瓜,于每日下午3:30-4:30,采用柯尼卡美能达CR-10Plus色差仪在每个瓜向光面距顶花1/3颜色均匀处,将皮外表面紧贴测试孔处,完全覆盖测试孔,测量 L^* 、 a^* 、 b^* 值。重复3次,取平均值。利用公式计算出色度值(C , chroma value)、色调角(H , hue angle)。

L^* 为明度值; a^* 为红绿值,正值表示偏红,负值表示偏绿; b^* 为黄蓝值,正值表示偏黄,负值表示偏蓝;色度值(C)与 a^* 、 b^* 值关系为 $C^2=a^{*2}+b^{*2}$;色调角(H),用角度来表示不同的颜色,当 $a^*>0, b^*>0$ 时, $H=\text{Degrees}[\arctan(b^*/a^*)]$;当 $a^*<0, b^*>0$ 时, $H=180^\circ+\text{Degrees}[\arctan(b^*/a^*)]$ ^[18]。

1.2.4 主要色素含量测定 在春大棚西葫芦材料结果盛期,授粉后7 d取样测定7份代表性材料的主要色素含量,每小区每份材料取3个嫩瓜;分别在授

粉后 6 d、7 d、8 d、9 d 与授粉后 7 d, 4℃ 贮藏 0 d、2 d、4 d、6 d, 取样测定 4 份重点代表性材料的主要色素含量, 每小区每份材料取 3 个嫩瓜。参照并改进申琼等^[17]方法, 用刮皮刀削 0.2 cm 左右厚度的表皮, 称取 0.1 g, 剪碎, 放入 5 mL 离心管中, 加入 95% 乙醇定容至 5 mL, 混匀后, 遮光条件下浸提 24 h。吸取 0.2 mL 上层浸提液于 96 孔板中, 以 95% 乙醇为空白对照, 用酶标仪检测 665 nm、649 nm、470 nm 3 个波长的吸光度, 重复 3 次, 分别计算叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量。

1.2.5 叶绿素合成前体物质测定 在春大棚西葫芦材料结果盛期, 授粉后 7 d 测定 4 份重点代表性材料的叶绿素合成前体物质, 每小区每份材料取 3 个嫩瓜。用刮皮刀削 0.2 cm 左右厚度的表皮, 称取 1 g, 加入 9 mL 1×PBS 研磨成匀浆, 离心后收集上清。按照植物 δ-氨基酮戊酸(ALA, δ-aminolevulinic acid)、植物胆色素原(PBG, prothobilinogen)、植物尿卟啉原 III(Urogen III, uroporphyrinogen III)、植物粪卟啉原 III(Coprogen III, coproporphyrinogen III) 酶联免疫分析试剂盒(安迪基因生物科技有限公司)产品说明书测定。用酶标仪在 450 nm 波长下测定吸光度(OD 值), 重复 3 次。以标准物的浓度为横坐标, OD 值为纵坐标, 绘制标准曲线, 根据材料的 OD 值由标准曲线计算出各指标浓度, 单位为 ng/g。其中, 植物 δ-氨基酮戊酸酶联免疫分析标准物的浓度分别为 120 ng/L、80 ng/L、40 ng/L、20 ng/L、10 ng/L, 标准曲线公式为 $y = 0.0168x - 0.1859$ 。植物胆色素原酶联免疫分析标准物的浓度分别为 150 ng/L、100 ng/L、50 ng/L、25 ng/L、12.5 ng/L, 标准曲线公式为 $y = 0.0061x - 0.0907$ 。植物尿卟啉原 III 酶联免疫分析标准物的浓度分别为 60 ng/L、40 ng/L、20 ng/L、10 ng/L、5 ng/L, 标准曲线公式为 $y = 0.023x - 0.1649$ 。植物粪卟啉原 III 酶联免疫分析标准物的浓度分别为 90 ng/L、60 ng/L、30 ng/L、15 ng/L、7.5 ng/L, 标准曲线公式为 $y = 0.0193x - 0.1757$ 。

原卟啉 IX(Proto IX)、镁原卟啉 IX(Mg-Proto IX)和原叶绿素酸酯(Pchlide)测量方法参考 Hodgins 等^[19]。用刮皮刀削 0.2 cm 左右厚度表皮, 称取 0.3 g 样品液氮研磨, 加入 80% 碱性丙酮定量至 10 mL, 在 10000×g、4℃ 下离心 15 min, 取上清液, 分别在波长 575 nm、590 nm 和 628 nm 处测得吸光值 A_{575} 、 A_{590} 、 A_{628} , 重复 3 次。按以下公式计算含量, 单位 ng/g, 其中 V 为抽提液体积(mL), W 为表皮的重量(g)。

ProtoIX 含量 = $562 \times (0.18016A_{575} - 0.04036A_{628} -$

$0.04515A_{590}) \times V / (1000 \times W)$

Mg-ProtoIX 含量 = $584 \times (0.06077A_{590} - 0.01937A_{575} - 0.003423A_{628}) \times V / (1000 \times W)$

Pchlide 含量 = $611 \times (0.03563A_{628} + 0.007225A_{590} - 0.02955A_{575}) \times V / (1000 \times W)$

1.2.6 叶绿素降解途径关键酶测定 在春大棚西葫芦材料结果盛期, 授粉后 7 d 测定 4 份重点代表性材料的叶绿素降解途径关键酶, 每小区每份材料取 3 个嫩瓜。用刮皮刀削 0.2 cm 左右厚度材料表皮, 称取 1 g, 加入 9 mL 1×PBS 研磨成匀浆, 离心后收集上清。按照植物叶绿素酶(Chlorophyllase)、植物脱镁螯合酶(MDCase, Mg-dechelataase)酶联免疫分析试剂盒(安迪基因生物科技有限公司)产品说明书测定, 使用酶标仪在 450 nm 波长下测定吸光度(OD 值), 重复 3 次。以标准物的浓度为横坐标, OD 值为纵坐标, 绘制标准曲线, 根据材料的 OD 值由标准曲线计算出材料中各指标活性浓度, 酶活性单位为 U/g。其中, 植物叶绿素酶酶联免疫分析标准物的浓度分别为 120 U/L、80 U/L、40 U/L、20 U/L、10 U/L, 标准曲线公式为 $y = 0.012x - 0.0582$ 。植物脱镁螯合酶酶联免疫分析标准物的浓度分别为 1500 U/L、1000 U/L、500 U/L、250 U/L、125 U/L, 标准曲线公式为 $y = 0.001x - 0.1315$ 。

1.2.7 叶绿素代谢特性指标测定 在春大棚西葫芦材料结果盛期, 授粉后 7 d 测定 4 份重点代表性材料的叶绿素代谢特性指标, 每小区每份材料取 3 个嫩瓜。用刮皮刀削 0.2 cm 左右厚度材料表皮, 称取 0.1 g。按照超氧化物歧化酶(SOD, superoxide dismutase)、过氧化物酶(POD, peroxidase)、过氧化氢酶(CAT, catalase)活性检测试剂盒(比色法)(上海生工生物工程股份有限公司)产品说明书测定, 重复 3 次。酶活性单位为 U/g。

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 22.0 对数据进行整理和分析, Origin 2018 做图。

2 结果与分析

2.1 不同嫩瓜皮色材料鉴定和分类

为了快速便捷地筛选出不同嫩瓜皮色的代表性材料, 综合秋延迟大棚西葫芦生长条件, 在西葫芦授粉后 8 d, 利用色差仪对 54 份材料嫩瓜皮进行 L^* 、 a^* 、 b^* 值测定, 并计算 C 值、H 值。54 份材料嫩瓜皮色被聚类为 5 个色系, 偏白色系、浅绿色系、翠(青)绿色系、绿色系和深绿色系(图 1)。

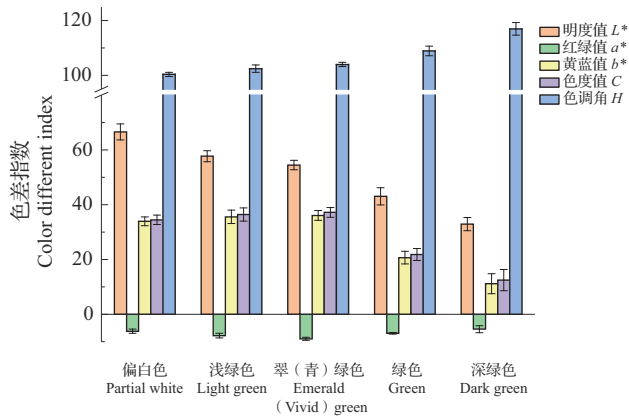


图1 不同嫩瓜皮色系色差分析
Fig. 1 Analysis of color differences in different skin of tender fruit color systems

根据分析结果,偏白色系只包含1份材料,为小白皮,是1975年左右育成的材料;浅绿色系包含27份材料,如AL-3、102C-52、11B-99、XG-5、XG-810、11S-1、GQ-2、QY-8、20KH16、20A-636、CX-80、YDC-1和166B1等;翠(青)绿色系包含8份材料,如AL-11、Q-22、Q-23、Q-24、CC11和89D-2等;绿色系包含8份材料,如AL-43、2QC-1、2QC-8、2QC-32、GQ-5和123H-6等;深绿色系包含10份材料,如A-41、Q-19、20KH6、20KH12、20KH15、21X1、YDC-2等。其中浅绿色系材料来源广泛,占总材料的50%;绿色系和深绿色系可归于深色,是深色的两个分支;而偏白色和浅绿色系中含有浅绿色主蔓材料。

与其他瓜类果实颜色评价一致^[20-21],色差仪能快速进行嫩瓜皮色分类。偏白色系的L*值最大,深

绿色系最小;而翠(青)绿色系的L*值小于偏白色系、浅绿色系,大于绿色系和深绿色系。C值代表着果实颜色饱和度,反映色素浓度。翠(青)绿色系的C值最高且a*值最低,结合L*值,表明翠(青)绿色嫩瓜的颜色偏绿色且最鲜艳。

因此以翠(青)绿色嫩瓜皮色材料为主要研究对象,综合目测观察、不同色系色差值均值附近的材料[翠(青)绿色系和深绿色系小于2;浅绿色系和绿色系小于4]、供试材料育成时间等因素,筛选出偏白色系的小白皮,浅绿色系的XG-5,翠(青)绿色系的89D-2、AL-11、Q-23,绿色系的123H-6,深绿色系的20KH6作为后续相关研究的7份代表性材料。又以翠(青)绿色的C值和a*值平均值为标准,将AL-11、Q-23、20KH6、小白皮作为4份重点代表性材料进行进一步研究。

2.2 春大棚代表性材料色差值和主要色素含量分析

综合春大棚西葫芦生长条件,在授粉后7 d测定小白皮、XG-5、89D-2、AL-11、Q-23、123H-6、20KH6共7份代表性材料嫩瓜皮的色差值和主要色素含量。

与秋延迟大棚L*、a*、b*、C、H值趋势一致,翠(青)绿色嫩瓜皮材料区别于偏白色、浅绿色、绿色、深绿色嫩瓜皮材料。翠(青)绿色嫩瓜皮材料的a*值显著小于偏白色、浅绿色、深绿色嫩瓜皮材料,小于绿色嫩瓜皮材料,嫩瓜表现偏绿;C值显著大于偏白色、浅绿色、绿色、深绿色嫩瓜皮材料,嫩瓜颜色表现最鲜艳(表2)。

表2 7份代表性材料嫩瓜皮色差分析

Table 2 Analysis of color differences in skin of tender fruit of 7 representative materials

自交系 Inbred lines	嫩瓜皮色 Skin color of tender fruit	明度值 L*	红绿值 a*	黄蓝值 b*	色度值 C	色调角 H
小白皮 Xiaobaipi	偏白色	77.65±0.21a	-4.62±0.58a	24.32±0.75d	24.76±0.84d	100.70±1.02f
XG-5	浅绿色	69.89±0.75b	-7.15±0.25b	30.53±0.21c	31.36±0.26c	103.19±0.38e
89D-2	翠(青)绿色	62.43±0.31c	-10.35±0.32c	36.26±0.28b	37.71±0.31b	105.93±0.44d
AL-11	翠(青)绿色	57.92±1.16d	-11.54±0.37d	39.29±0.98a	40.96±0.93a	106.39±0.68d
Q-23	翠(青)绿色	52.14±0.41e	-12.48±0.12d	34.48±0.76b	36.67±0.75b	109.90±0.26c
123H-6	绿色	46.03±0.34f	-9.57±0.15c	22.80±0.67d	24.73±0.67d	112.78±0.32b
20KH6	深绿色	33.93±0.38g	-4.92±0.34a	9.76±0.38e	10.94±0.46e	116.68±0.12a

同一列中字母不相同表示差异显著(P<0.05),下同

The different letters in the same column indicate the difference is significant(P<0.05), the same as below

由表3可知,除偏白色与浅绿色材料之间外,授粉后7 d不同色系嫩瓜皮的叶绿素等主要色素含量具有显著性差异。嫩瓜色素的总含量随绿色加深

而增加,偏白色嫩瓜皮材料最低,为72.18 μg/g,深色系(深绿色)嫩瓜皮材料最高,为2187.11 μg/g,两者相差30.3倍,而翠(青)绿色嫩瓜皮材料显著大于偏

白色和浅绿色嫩瓜皮材料,显著小于绿色和深绿色嫩瓜皮材料。叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量也与嫩瓜皮色深浅变化趋势一致,其中偏白色的含量最低、深绿色的含量最高。叶绿素 a 含量占总含量的 49.20%~60.58%,是影响瓜色差异的主要因素。

翠(青)绿色嫩瓜皮材料叶绿素 a/叶绿素 b 在 2.36~2.50 之间,显著大于偏白色、浅绿色、深绿色嫩瓜皮材料,大于绿色嫩瓜皮材料,表明翠(青)绿色嫩瓜皮材料叶绿素 a 作用更大,更加偏绿色。

表 3 7 份代表性材料嫩瓜皮主要色素含量测定

Table 3 Measurement of main pigment content in the skin of tender fruit of 7 representative materials

自交系 Inbred lines	叶绿素含量(μg/g)Chlorophyll content			类胡萝卜素含量 (μg/g) Carotenoid content	叶绿素 a/ 叶绿素 b Chlorophyll a / Chlorophyll b	总含量(μg/g) Total content
	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	叶绿素 a + 叶绿素 b Chlorophyll a + Chlorophyll b			
小白皮 Xiaobaipi	35.51±1.11e	21.59±1.12f	57.11±0.11e	15.07±1.61e	1.66±0.13cd	72.18±1.56e
XG-5	69.60±4.30e	45.71±3.19e	115.31±7.24e	22.08±1.50e	1.53±0.05d	137.39±8.19e
89D-2	156.82±6.49d	66.53±4.01de	223.34±10.42d	46.02±1.45d	2.36±0.05ab	269.36±11.58d
AL-11	191.31±16.47d	76.68±7.09d	267.98±23.56d	54.85±4.22d	2.50±0.02a	322.83±27.78d
Q-23	338.53±11.31c	137.08±2.49c	475.61±13.55c	83.18±4.47c	2.47±0.05a	558.80±17.61c
123H-6	463.94±20.97b	212.37±8.69b	676.31±29.65b	123.39±5.21b	2.18±0.10b	799.70±34.84b
20KH6	1185.77±15.39a	643.54±13.07a	1829.32±28.46a	357.79±7.97a	1.84±0.01c	2187.11±35.62a

相关性分析结果表明,色差值与叶绿素主要色素有相关性, L^* 、 b^* 、 C 值与叶绿素 a 相关系数分别为 -0.896、-0.777、-0.750,均呈极显著负相关。 H 值与叶绿素 a 相关系数为 0.894,呈极显著正相关。结果表明,色差值与叶绿素含量均能鉴定出西葫芦嫩瓜皮色深浅。

2.3 重点代表性材料不同发育及贮藏时期嫩瓜皮色变化分析

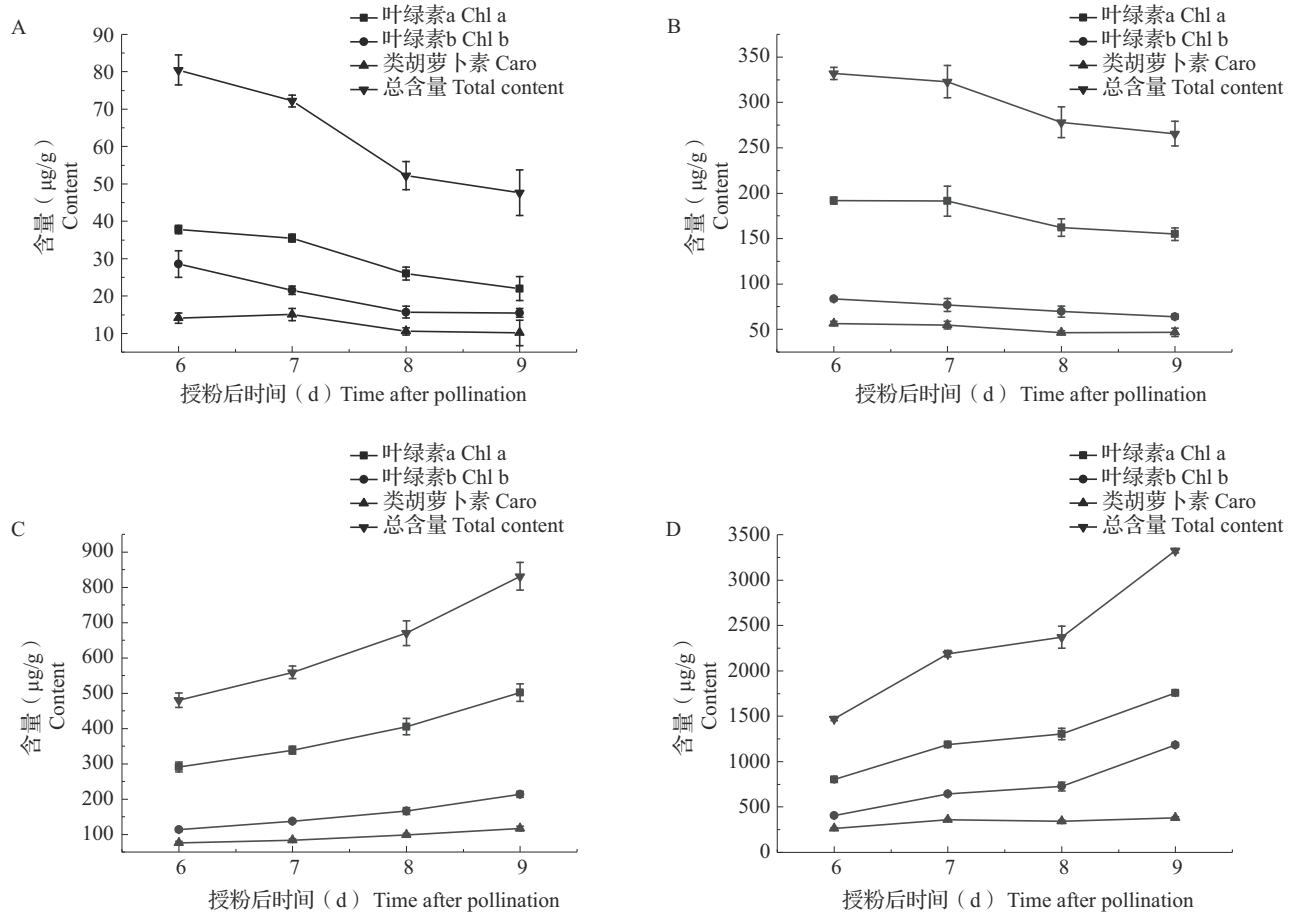
以偏白色小白皮和深绿色 20KH6 嫩瓜皮材料作为对照,2 份翠(青)绿色嫩瓜皮材料 AL-11、Q-23 为主要研究对象,分别在授粉后 6 d、7 d、8 d、9 d 不同嫩瓜皮发育时期测定嫩瓜皮色以及主要色素含量。由图 2 可知,授粉后同一发育时期,不同材料嫩瓜皮色有差异。由图 3 可知,与授粉后 6 d 相比,授

粉后 9 d 小白皮材料嫩瓜皮色素的总含量降低 40.80%,叶绿素 a 含量降低 41.89%,其皮色变浅变白;授粉后 9 d 20KH6 嫩瓜皮材料色素的总含量增长 125.97%,叶绿素 a 含量增长 119.01%,其皮色渐黑;授粉后 9 d AL-11 嫩瓜皮材料色素的总含量降低 19.98%,叶绿素 a 含量降低 19.31%,其皮色略微变浅;授粉后 9 d Q-23 嫩瓜皮材料色素的总含量增长 73.12%,叶绿素 a 含量增长 72.40%,其皮色有向深绿转变趋势。表明即使同为翠(青)绿色系,随着授粉后发育时期增长,两者嫩瓜皮色变化有所差异。4 份材料嫩瓜皮类胡萝卜素含量测定结果表明,授粉后不同发育时期对嫩瓜皮类胡萝卜素含量的变化影响较小。



图 2 4 份重点代表性材料不同发育时期嫩瓜皮色变化

Fig. 2 Changes of skin color of tender fruit of 4 key representative materials in different development stages



A: 小白皮; B: AL-11; C: Q-23; D: 20KH6; 误差线代表标准误差, 下同
 A: Xiaobaipi; The error bar represents the standard error, the same as below; Chl: Chlorophyll; Caro: Carotenoid

图3 4份重点代表性材料不同发育时期嫩瓜皮主要色素含量变化

Fig. 3 Changes in the main pigment content of the skin of tender fruit of 4 key representative materials in different development stages

授粉后7 d, 采后4 °C贮藏, 于采后0 d(当天)、2 d、4 d、6 d取样进行4种材料嫩瓜皮色素的总含量测定(图4)。随着贮藏时间的增加, 嫩瓜皮色素的总含量逐渐减少。与0 d相比, 在贮藏4 d时, AL-11、Q-23和20KH6的嫩瓜皮色素的总含量分别下降29.44%、26.31%、28.02%; 在贮藏6 d时, 小白皮材料嫩瓜皮色素的总含量降低率最小, 为18.53%, AL-11、Q-23、20KH6材料嫩瓜皮色素的总含量降低率分别为52.69%、32.4%和36.92%。AL-11材料嫩瓜皮的褪绿进程最快, 但作为翠(青)绿色嫩瓜皮材料, 其嫩瓜皮色素的总含量依然大于小白皮嫩瓜皮材料。

2.4 叶绿素合成前体含量和叶绿素代谢相关酶活性分析

2.4.1 叶绿素合成前体含量分析 为了探索西葫芦嫩瓜皮叶绿素合成与代谢途径中不同调控代谢流引起的叶绿素含量阶段变化, 对授粉后7 d的4

份重点代表性材料嫩瓜皮进行叶绿素前体中的 δ -氨基酮戊酸、胆色素原、尿卟啉原III、粪卟啉原III、

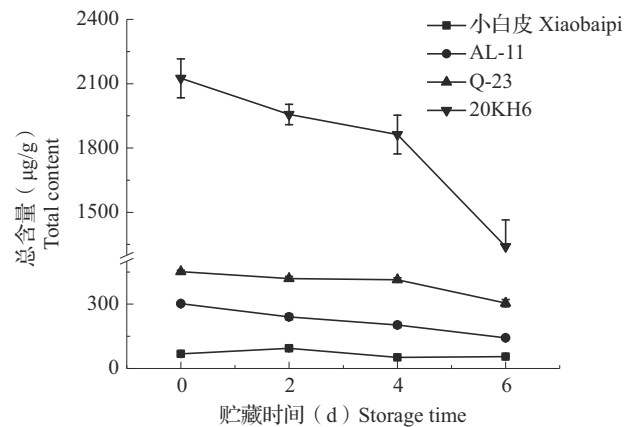


图4 4份重点代表性材料不同贮藏时期嫩瓜皮色素总含量变化

Fig.4 Changes of total pigment content of the skin of tender fruit of 4 key representative materials during different storage periods

原卟啉 IX、镁原卟啉 IX 和原叶绿素酸酯物质含量测定(图 5)。

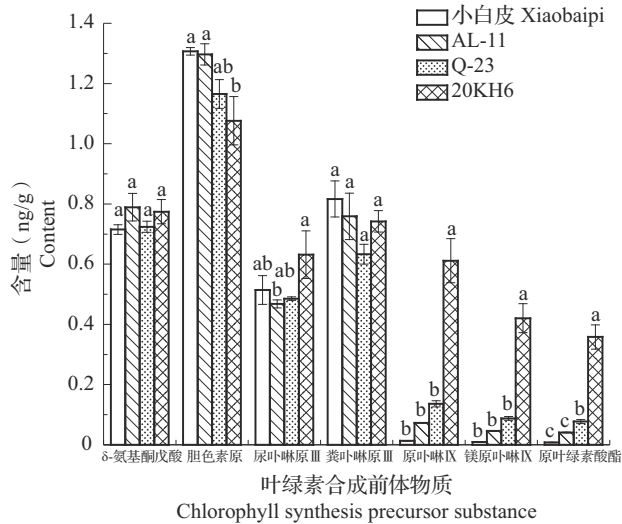


图 5 4 份重点代表性材料嫩瓜皮叶绿素合成前体物质含量比较

Fig. 5 Comparison of chlorophyll synthesis precursor content in the skin of tender fruit of 4 key representative materials

叶绿素合成前体含量总体趋势为 2 个阶段上升(δ -氨基酮戊酸转化为胆色素原、尿卟啉原 III 转化为粪卟啉原 III), 4 个阶段下降(胆色素原转化为尿卟啉原 III、粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX、原卟啉 IX 转化为镁原卟啉 IX、镁原卟啉 IX 转化为原叶绿素酸酯)。其中从原卟啉 IX 到镁原卟啉 IX 再到原叶绿素酸酯阶段, 合成产物含量的趋势为逐渐缓慢降低。20KH6 嫩瓜皮的合成产物含量总体趋势变化相对平缓, 而小白皮、AL-11 和 Q-23 的嫩瓜皮在胆色素原转化为尿卟啉原 III 阶段以及粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段含量骤降明显。在胆色素原转化为尿卟啉原 III 阶段, AL-11 和 Q-23 嫩瓜皮的胆色素原含量低于小白皮而高于 20KH6, 尿卟啉原 III 含量低于小白皮和 20KH6; 该阶段小白皮、AL-11、Q-23、20KH6 嫩瓜皮的合成产物含量下降率分别为 60.68%、63.91%、58.30% 和 41.37%。在粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段, 小白皮、AL-11、Q-23 嫩瓜皮的合成产物含量下降率分别为 98.41%、90.38% 和 78.52%, 骤降明显, 而 20KH6 的下降率仅为 17.66%。两个翠(青)绿色嫩瓜皮材料和偏白色嫩瓜皮材料, 其原卟啉 IX 含量显著低于深绿色嫩瓜皮材料; 但两个翠(青)绿色嫩瓜皮材料的原卟啉 IX 含量比偏白色嫩瓜皮材料高, 说明偏白色嫩瓜皮此时合成产物受阻最大。同时对嫩瓜皮叶绿素前体物质与叶绿素主要色素含量进

行相关性分析, 相比之前 4 个步骤的产物含量, 原卟啉 IX 到原叶绿素酸酯阶段合成产物与叶绿素的相关关系更加密切($r=0.999$), 与叶绿素各指标(除 Chl a/Chl b 外)均极显著相关。

由以上结果推测西葫芦嫩瓜皮叶绿素代谢关键步骤是在胆色素原转化为尿卟啉原 III、粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段。与深绿色嫩瓜皮材料合成产物含量比较分析, 翠(青)绿色和偏白色嫩瓜皮叶绿素前体物质合成关键受阻位点在粪卟啉原 III 至原卟啉 IX 阶段, 偏白色嫩瓜皮材料叶绿素含量下降最大。

2.4.2 叶绿素代谢中叶绿素酶、脱镁螯合酶和抗氧化酶活性分析 叶绿素代谢中的叶绿素酶和脱镁螯合酶为叶绿素代谢中叶绿素降解环节的关键酶。由图 6 可知, 授粉后 7 d, 嫩瓜皮叶绿素酶活性大小依次为小白皮>AL-11>Q-23>20KH6, 其中, 小白皮、AL-11 与 Q-23、20KH6 存在显著性差异。嫩瓜皮脱镁螯合酶活性大小依次为小白皮>AL-11>Q-23>20KH6, 但差异均不显著。叶绿素酶活性变化与嫩瓜皮色变化有一定关联, 随着叶绿素含量增加, 叶绿素酶活性整体呈下降趋势。

叶绿素代谢中的超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶都是植物体内清除活性氧的关键酶。由图 7 可知, 授粉后 7 d, 4 种嫩瓜皮材料的过氧化氢酶活性增加与嫩瓜皮皮色加深一致。小白皮、AL-11 和 Q-23 的过氧化氢酶活性显著低于 20KH6。深绿色到偏白色材料的超氧化物歧化酶与过氧化氢酶活性均为从大到小的变化趋势, AL-11 与 20KH6 嫩瓜皮材料的超氧化物歧化酶活性存在显著差异, Q-23 与小白皮嫩瓜皮材料的超氧化物歧化酶活性存在显著差异。4 种嫩瓜皮材料的过氧化物酶活性差异不显著。进一步研究表明, 过氧化氢酶活性与嫩瓜皮叶绿素含量极显著相关($r=0.958$), 超氧化物歧化酶活性与嫩瓜皮叶绿素含量显著相关($r=0.742$)。推测过氧化氢酶和超氧化物歧化酶参与缓解西葫芦翠(青)绿色与深绿色嫩瓜皮叶绿素降解。

在叶绿素合成途径的粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段, 叶绿素合成前体原卟啉 IX 含量与叶绿素酶活性呈显著负相关($r=-0.657$), 与过氧化氢酶活性呈极显著正相关($r=0.970$), 与超氧化物歧化酶活性呈显著正相关($r=0.683$)。当原卟啉 IX 合成产物下降, 叶绿素含量下降, 叶绿素酶降解活性增强, 超氧化物歧化酶与过氧化氢酶活性减弱, 偏白色皮嫩瓜皮形成。

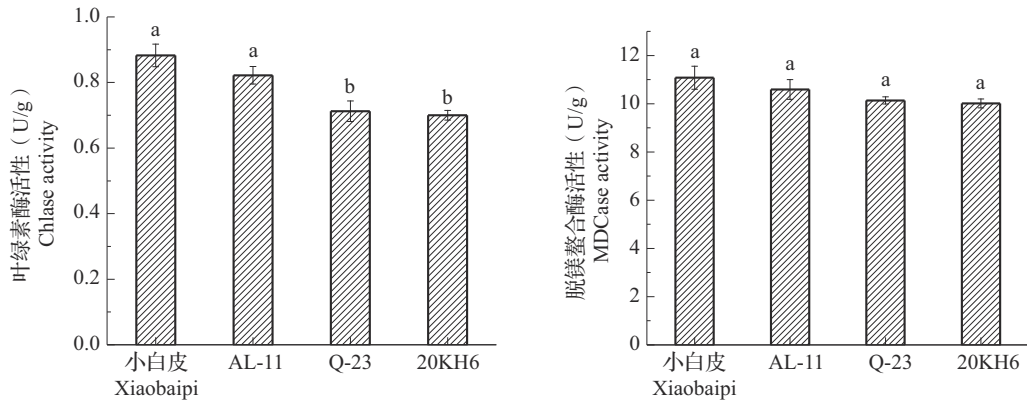


图6 4份重点代表性材料嫩瓜皮叶绿素酶和脱镁螯合酶活性

Fig. 6 Chlase and MDCase enzyme activities in skin of tender fruit of 4 key representative materials

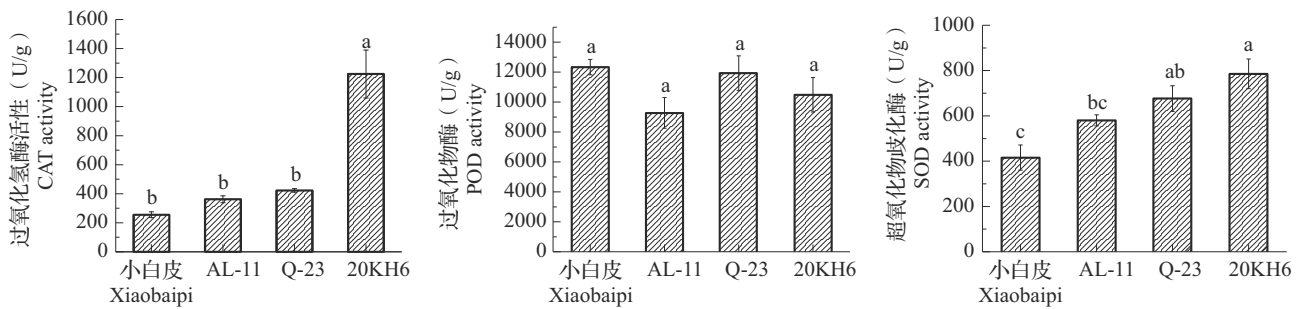


图7 4份重点代表性材料嫩瓜皮过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性

Fig. 7 CAT, POD, and SOD enzyme activities in the skin of tender fruit of 4 key representative materials

3 讨论

西葫芦作为一种重要瓜类蔬菜,是南瓜属中种植广泛、果实最具多样性的一个种。嫩瓜皮色是影响西葫芦商品价值的重要外观品质之一,其中翠(青)绿嫩瓜皮材料具有优良特异性。本研究对54份西葫芦自交系进行不同嫩瓜皮色分类,并以不同嫩瓜皮色代表性材料为研究对象,对西葫芦嫩瓜皮叶绿素合成代谢及其与皮色形成的关联性进行了分析。这些结果对深入解析不同嫩瓜皮呈色,特别是翠(青)绿嫩瓜皮相关特异资源的深入研究具有重要意义。

在西葫芦研究中,利用色差仪和叶绿素含量测定相结合进行嫩瓜皮色研究极少^[10]。本研究将54份不同嫩瓜皮色西葫芦自交系分为偏白色系、浅绿色系、翠(青)绿色系、绿色系和深绿色系,明确了不同色系的 L^* 、 a^* 、 b^* 、 C 、 H 值的变化范围和趋势,其中 C 值的变化趋势与黄瓜嫩果色分级标准中的 C 值有所不同^[22]。8份翠(青)绿色材料与其他色系不同,表现出颜色鲜艳偏绿的特性, C 值和 a^* 值在其分类中体现出重要作用。叶绿素色素含量与偏白色、浅绿色、翠(青)绿色和深色嫩瓜皮有直接关系,而叶绿素 a 含量是决定嫩瓜皮深浅的主要因素,并与色

差值有相关性。叶绿素 a 和叶绿素 b 比例影响叶绿素 a 对不同波长光的吸收速率,影响颜色的表现^[23]。翠(青)绿色嫩瓜皮材料的叶绿素 a /叶绿素 b 在2.36~2.50之间,显著大于偏白色和浅绿色嫩瓜皮材料(1.53~1.66)及深绿色嫩瓜皮材料(1.84),说明叶绿素 a 对翠(青)绿色嫩瓜皮材料的作用更大,与 a^* 值一致,使嫩瓜皮色呈现更加偏绿的颜色。

偏白色、翠(青)绿色和深绿色嫩瓜皮材料在授粉后不同发育时期的嫩瓜皮色叶绿素有差异,偏白色嫩瓜皮材料变浅变白,深绿色嫩瓜皮材料变深渐黑,而2个翠(青)绿色嫩瓜皮材料之间表现有所不同,略微变浅或有向深绿转变趋势,瓜皮的加深或变浅主要取决于叶绿素 a 的积累量。采后4℃储藏,偏白色嫩瓜皮材料可贮藏到6d,而翠(青)绿色和深绿色嫩瓜皮材料贮藏到4d比6d受影响小,说明相对绿色的嫩瓜皮材料受低温影响较大,影响了瓜皮的外观。加强光泽亮度研究^[16],进一步缩小翠(青)绿色嫩瓜皮材料范围,加强相对稳定的嫩瓜皮色资源筛选和评价显得尤为重要。

西葫芦嫩瓜皮叶绿素合成代谢影响西葫芦嫩瓜的皮色形成,其中偏白色嫩瓜皮主要是因为粪卟啉原III转化为原卟啉IX阶段叶绿素合成受阻导致叶绿素含量下降,不同于金心吊兰金心部分的

δ -氨基酮戊酸、原卟啉 IX 和原叶绿素酸酯共 3 个受阻位点^[24], 也不同于西葫芦银叶病在尿卟啉原 III 到原卟啉 IX 阶段的 1 个受阻点^[25]。偏白色、翠(青)绿色和深绿色嫩瓜皮叶绿素合成途径受阻主要发生在两个阶段, 但不同嫩瓜皮色关键受阻点不同。前一个阶段胆色素原转化为尿卟啉原 III 含量的降幅相对后一阶段小, 翠(青)绿色嫩瓜皮叶绿素前体物质含量下降率为 58.30%~63.91%, 偏白色为 60.68%, 深绿色最低, 为 41.37%; 而在后一阶段, 粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段, 偏白色嫩瓜皮下下降率为 98.41%, 翠(青)绿色在 78.52%~90.38%, 深绿色为 17.66%。说明前一阶段 4 种嫩瓜皮材料的叶绿素合成受阻相对一致, 而在第二阶段, 偏白色的叶绿素合成受阻影响最大, 翠(青)绿色次之, 但翠(青)绿色嫩瓜皮材料的原卟啉 IX 含量高于偏白色材料。以上两阶段能明显区分出深绿色与其他皮色合成阶段受阻阶段不同。深绿色叶绿素合成途径中, 胆色素原转化为尿卟啉原 III 合成受阻起到关键作用, 影响了环状的尿卟啉原 III 形成, 粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段相对影响要小; 而偏白色和翠(青)绿色合成受阻起到关键作用阶段是在粪卟啉原 III 转化为原卟啉 IX 阶段, 影响了叶绿素和血红素生物合成的最后一个共同中间产物的形成, 但在之前由胆色素原向尿卟啉原 III 转化阶段, 已开始明显阻碍转化。可见第二阶段更严重阻碍了偏白色嫩瓜皮叶绿素合成, 该过程中存在某个调控叶绿素合成的关键因子尚待发现。

叶绿素代谢中叶绿素酶和抗氧化酶(过氧化物酶和超氧化物歧化酶)影响偏白色、翠(青)绿色和深绿色嫩瓜皮叶绿素降解。与翠云草不同^[26], 而与猕猴桃一致^[27], 叶绿素酶对西葫芦嫩瓜皮叶绿素降解起更大作用, 随着其活性增加, 嫩瓜皮色逐渐向白转变。不同色系材料中, 叶绿素酶活性不同, 是叶绿素降解途径中应更加关注的关键酶。超氧化物歧化酶活性升高可以抑制活性氧物质的含量, 降低叶绿素的分解速率^[28-29]; 过氧化物酶可清除细胞内的 H_2O_2 , 进而缓解叶绿素降解^[30]。本研究结果表明超氧化物歧化酶与过氧化物酶活性高与西葫芦嫩瓜皮色变深趋势一致, 超氧化物歧化酶、过氧化物酶缓解叶绿素降解, 延缓了翠(青)绿色和深绿色叶绿素降低速率。

已有研究表明春见叶片黄化是由于尿卟啉原 III 向粪卟啉原 III 转化受阻造成, 叶绿素合成减弱和降解增强以及抗氧化酶系统减弱之间显著相关^[31]。

本研究中, 偏白色嫩瓜皮是因为粪卟啉原 III 向原卟啉 IV 转化受阻造成, 此时叶绿素合成减弱与叶绿素酶降解活性增强以及超氧化物歧化酶与过氧化物酶活性减弱之间显著相关。超氧化物歧化酶与过氧化物酶活性与嫩瓜皮叶绿素合成有关。

综上所述, 本研究为深入解析不同嫩瓜瓜色, 尤其是翠(青)绿色嫩瓜皮呈色机理, 挖掘和利用翠(青)绿皮相关优异特异资源材料提供了理论依据和技术支撑。

参考文献

- [1] 李海真, 张帆, 张国裕, 田佳星, 贾长才, 谢水. 西葫芦新品种京葫 42 的选育. 中国蔬菜, 2024 (3): 125-127
Li H Z, Zhang F, Zhang G Y, Tian J X, Jia C C, Xie S. A new squash *F₁* hybrid — ‘Jinghu 42’. China Vegetables, 2024 (3): 125-127
- [2] 武峻新, 申琼, 董晓飞, 侯岗. 山西省西葫芦产业发展存在的问题及对策. 山西农业科学, 2018, 46 (7): 1222-1225
Wu J X, Shen Q, Dong X F, Hou G. Problems and countermeasures in the development of *Cucurbita pepo* industrialization in Shanxi. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2018, 46 (7): 1222-1225
- [3] 武峻新, 申琼. 西葫芦实用栽培技术. 北京: 中国科学技术出版社, 2017
Wu J X, Shen Q. Practical cultivation techniques for zucchini. Beijing: China Science and Technology Press, 2017
- [4] 武峻新. 提高西葫芦商品性栽培技术问答. 北京: 金盾出版社, 2009
Wu J X. Q and A on improving the commercial cultivation techniques of zucchini. Beijing: Jindun Press, 2009
- [5] Paris H S, Padley L. Gene list for *Cucurbita* species, 2014. Cucurbit Genetics Cooperative Report, 2014, 37: 1-13
- [6] Clayberg C D. Reinterpretation of fruit color inheritance in *Cucurbita pepo* L. . Cucurbit Genetics Cooperative Report, 1992, 15: 90-92
- [7] Paris H S, Nerson H. Genes for intense fruit pigmentation of squash. Journal of Heredity, 1986 (77): 403-409
- [8] Paris H S, Hanan A, Baumkoler F. Another gene affecting fruit and stem color in squash, *Cucurbita pepo*. Euphytica, 2013, 191 (1): 99-107
- [9] Obrero Á, González-Verdejo C I, Die J V, Gómez P, Río-Celestino M D, Román B. Carotenogenic gene expression and carotenoid accumulation in three varieties of *Cucurbita pepo* during fruit development. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61 (26): 6393-6403
- [10] Xu X Y, Lu X N, Tang Z L, Zhang X N, Lei F J, Hou L P, Li M L. Combined analysis of carotenoid metabolites and the transcriptome to reveal the molecular mechanism underlying fruit colouration in zucchini (*Cucurbita pepo* L.). Food Chemistry: Molecular Sciences, 2021, 2: 100021

- [11] Paris H S, Gur A. The multiple-flowering trait conferred by gene *mf* increases yield of field-grown cocozelle and zucchini squash. *Euphytica*, 2022, 218 (2): 19
- [12] 申琼, 武峻新, 侯岗. 西葫芦新品种绚丽的选育及栽培技术. *山西农业科学*, 2019, 47 (9): 1544-1545, 1568
Shen Q, Wu J X, Hou G. Breeding of new summer squash variety Xiuli and cultivation techniques. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2019, 47 (9): 1544-1545, 1568
- [13] 李锡香, 朱德蔚. 南瓜种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2007
Li X X, Zhu D W. Descriptors and data standard for pumpkin (*Cucurbita pepo* L., *C. moschata* D., *C. maxima* D., *C. ficifolia* B., *C. mixta* P.). Beijing: China Agriculture Press, 2007
- [14] 孙小镭, 王冰, 顾三军, 王志峰. 黄瓜嫩果皮色与色素含量的关系. *园艺学报*, 2003, 30 (6): 721
Sun X L, Wang B, Gu S J, Wang Z F. Correlations of immature skin color and pigments in cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30 (6): 72
- [15] 罗玉松. 印度南瓜果皮颜色性状的基因定位及色素积累机理研究. 哈尔滨: 东北农业大学, 2022
Luo Y S. Fine mapping and color formation mechanism of skin color trait in *Cucurbita maxima*. Harbin: Northeast Agricultural University, 2022
- [16] Cui Y Y, Li S, Dong Y M, Wu H Y, Gao Y M, Feng Z X, Zhao X, Shan L, Zhang Z R, Liu Z Y, Song L Y, Liu X W, Ren H Z. Genetic regulation and molecular mechanism of immature cucumber peel color: A review. *Vegetable Research*, 2023, 3: 9
- [17] 申琼, 武峻新. 西葫芦嫩瓜皮的主要色素含量分析. *山西农业科学*, 2020, 48 (7): 1022-1025
Shen Q, Wu J X. Analysis of the main pigment content of pericarp of tender summer squash. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2020, 48 (7): 1022-1025
- [18] 刘德春, 曾琼, 刘勇, 吴启, 王玥辰, 刘山蓓. '纽荷尔'脐橙及其光泽型突变体果皮色差指数变化规律的研究. *果树学报*, 2013, 30 (6): 914-917
Liu D C, Zeng Q, Liu Y, Wu Q, Wang Y C, Liu S B. Study on the chromatism index variation of fruit peel from the 'Newhall' navel orange and its glossy mutant during the fruit development. *Journal of Fruit Science*, 2013, 30 (6): 914-917
- [19] Hodgins R R, Van Huystee R B. Rapid simultaneous estimation of protoporphyrin and Mg-Porphyrins in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 1986, 125 (3-4): 311-323
- [20] 段颖, 向成钢, 刘新艳, 马玮, 孙廷珍, 王长林. 印度南瓜果皮结构与色素组成对果皮颜色的影响. *中国蔬菜*, 2017, 43 (11): 33-39
Duan Y, Xiang C G, Liu X Y, Ma W, Sun T Z, Wang C L. Effect of rind structure and pigment composition on rind color in *Cucurbita maxima*. *China Vegetables*, 2017, 43 (11): 33-39
- [21] 沈镡, 方智远, 李锡香, 李全辉, 程嘉琪, 宋江萍, 王海平, 邱杨. 黄瓜果肉色的遗传分析. *植物遗传资源学报*, 2011, 12 (2): 216-222
Shen D, Fang Z Y, Li X X, Li Q H, Chen J Q, Song J P, Wang H P, Qiu Y. Inheritance of fruit flesh color in *Cucumis sativus* L.. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12 (2): 216-222
- [22] 王建科, 方小红, 李雪红, 陈瑶, 万正杰, 徐跃进. 黄瓜嫩果皮颜色的遗传研究. *园艺学报*, 2013, 40 (3): 479-486
Wang J K, Fang X H, Li X H, Chen Y, Wan Z J, Xu Y J. Genetic study on immature fruit color of cucumber. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40 (3): 479-486
- [23] 李丽菁, 张智韦, 薛云, 张嘉航, 韩烈保, 许立新. 低温胁迫对日本结缕草叶绿素代谢的影响. *北京林业大学学报*, 2022, 44 (2): 91-99
Li L J, Zhang Z W, Xue Y, Zhang J H, Han L B, Xu L X. Effects of low temperature stress on chlorophyll metabolism of *Zoysia japonica*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44 (2): 91-99
- [24] 董立花. 金心吊兰的叶绿素生物合成以及光胁迫的耐受性. 雅安: 四川农业大学, 2015
Dong L H. The chlorophyll biosynthesis of *Chlorophytum capense* var. *medio-pictum* and its responses to high light stress. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2015
- [25] 郝树芹, 刘世琦, 张自坤, 崔慧茹, 段吉峰, 陈强. 西葫芦银叶病发病叶片叶绿素代谢及其荧光特性. *园艺学报*, 2009, 36 (6): 879-884
Hao S Q, Liu S Q, Zhang Z K, Cui H R, Duan J F, Chen Q. Characteristics of chlorophyll metabolism and chlorophyll fluorescence in the silvered leaf of summer squash. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36 (6): 879-884
- [26] 陈露露. 观赏蕨翠云草叶绿素代谢途径研究. 广西: 广西大学, 2019
Chen L L. Study on chlorophyll metabolism pathway of *Selaginella Uncinata*. Guangxi: Guangxi University, 2019
- [27] 任亚梅. 猕猴桃果实叶绿素代谢及生理特性研究. 陕西: 西北农林科技大学, 2009
Ren Y M. Study on chlorophyll metabolism and physiology characteristics of kiwifruit. Shaanxi: Northwest A&F University, 2009
- [28] Tatsuru M, Yuichi F. Regulation and evolution of chlorophyll metabolism. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2008, 7 (10): 1131-1149
- [29] Stand A. Plastid-to-nucleus signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7 (6): 621-625
- [30] Sakaki T, Kondo N, Sugahara K. Browndown of photosynthetic pigments in lipids in spinach leaves with ozone fumigation: Role of active oxygens. *Physiologia Plantarum*, 1983, 59: 28
- [31] Xiong B, Li L, Li Q, Mao H Q, Wang L X, Bie Y H, Zeng X, Liao L, Wang X, Deng H H, Zhang M F, Sun G C, Wang Z H. Identification of photosynthesis characteristics and chlorophyll metabolism in leaves of *Citrus* cultivar (*Harumi*) with varying degrees of chlorosis. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24: 8394