

郑绿珠, 李晓阳, 蔡志全. 植物激素调控色素合成的分子机制研究进展[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(6): 1270-1282.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.06.019

植物激素调控色素合成的分子机制研究进展

郑绿珠, 李晓阳, 蔡志全

(佛山大学农业与生物工程学院, 广东 佛山 528231)

摘要: 植物色素(花青素、类胡萝卜素和叶绿素)是评价园艺作物观赏价值和经济价值的重要指标, 园艺作物生长发育过程中主要色素物质合成与积累的变化受到自身遗传背景、发育阶段以及环境的调控。此外, 植物激素在园艺作物色素代谢中发挥重要作用, 色素的合成和降解均受到内源激素变化和外源激素处理的影响而发生变化。本文通过综述植物激素(脱落酸、生长素、乙烯、茉莉酸、褪黑素、油菜素内酯)在园艺作物色素合成与积累中的作用、激素互作以及植物激素通过转录因子的调控影响园艺作物的色素合成与积累等多方面的研究进展, 以为园艺作物分子育种提供参考。

关键词: 色素代谢; 植物激素; 转录调控; 园艺植物; 分子育种

中图分类号: S946.885 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2026)06-1270-13

Research progress on the molecular mechanisms of plant hormones in pigment synthesis

ZHENG Lüzhu, LI Xiaoyang, CAI Zhiquan

(School of Agricultural and Biological Engineering, Foshan University, Foshan 528231, China)

Abstract: Plant pigments (anthocyanins, carotenoids, and chlorophyll) are important indicators of the ornamental and economic value of horticultural crops. The changes in the synthesis and accumulation of these primary pigments during the growth and development of horticultural crops are regulated by their genetic background, developmental stages, and environmental conditions. Additionally, plant hormones play a crucial role in the metabolism of pigments in horticultural crops, as both the synthesis and degradation of pigments are influenced by changes in endogenous hormones and treatments with exogenous hormones. This paper reviewed the roles of plant hormones such as abscisic acid, auxins, ethylene, jasmonic acid, melatonin, and brassinosteroids in the synthesis and accumulation of pigments in horticultural crops, the interactions between hormones, and how plant hormones regulate pigment synthesis and accumulation in horticultural crops through transcription factors. The aim is to provide reference directions for molecular breeding of horticultural crops.

Key words: pigment metabolism; plant hormone; transcriptional regulation; horticultural plants; molecular breeding

园艺作物的观赏价值、经济价值与其色泽表现

密不可分。花青素、类胡萝卜素和叶绿素等色素共同决定了花卉、果实及叶片的丰富色彩, 不仅影响视觉美感, 还与植物的光合效率、抗逆性及发育进程紧密关联, 尤其是花青素, 它在红色、紫色和蓝色花的形成中起关键作用。花青素的合成途径已被深入研究, 其代谢产物如天竺葵色素苷、矢车菊色素苷和飞燕草色素苷是形成有色花花色的主要物质, 其中飞

收稿日期: 2025-09-24

基金项目: 广东省林业创新项目(2021KJCX002); 广东省基础与应用基础研究基金项目(2023A1515140021)

作者简介: 郑绿珠(1999-), 女, 广东普宁人, 硕士研究生, 研究方向为植物生理与分子生物学。(E-mail)lvzhuzheng@163.com

通讯作者: 蔡志全, (E-mail)zhiquan.cai@126.com

燕草色素苷是蓝色花的重要成分。在紫蓝色蝴蝶兰中增强飞燕草素的积累能培育出真正的蓝色蝴蝶兰 (*Phalaenopsis aphrodite* Rchb. f.)。类黄酮作为花青素的上游化合物,同样是决定花卉颜色的关键色素。在类黄酮代谢途径中,黄酮醇合成酶 (*FLS*) 与二氢黄酮醇还原酶 (*DFR*) 对共同底物二氢黄酮醇的竞争是决定代谢流向花青素或黄酮醇的关键。*FLS* 基因的功能缺失可导致中国白菜 (*Brassica rapa* var. *glabra* Rege) 中花青素积累量增加^[1];类似地,*McDFR* 的过表达或 *McFLS* 的沉默会增加苹果 (*Malus domestica* Suckow Borkh.) 果皮花青素的积累量^[2],而类胡萝卜素通常在花和果实中积累,形成黄色、橙色和红色,并吸引传粉者以促进植物繁殖。这些色素的种类和含量直接影响最终颜色表现。

植物色素的合成同时受多种因素的影响,除去自身的遗传背景、发育阶段与组织结构等内在因素外,还包括温度、光照等环境因素。*FtsH5* 基因在低温下通过调控叶绿素合成与类囊体发育,影响拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.) 叶色恢复;而观赏甘蓝 (*Brassica oleracea* L.) *BoPQL2* 基因突变则增强其低温敏感性,抑制叶绿素积累。研究表明,上述温度响应过程不仅涉及叶绿体发育相关基因的直接调控,亦与植物激素信号存在交互作用,如脱落酸与细胞分裂素等激素被证实可介导低温信号,并调控叶绿体的发育,从而形成环境温度与内源激素协同调控植物低温适应的分子网络^[3]。光照度和周期变化通过调节桂花 (*Osmanthus fragrans* ‘Houban Yingui’) 中 β -胡萝卜素等特征性色素的积累改变花色^[4]。蓝光和紫外光 A 处理下,与花青素合成相关的基因 (如 *MYB* 类、*CHS* 类、*DFR* 类、*ANS* 类和 *UFGT* 类基因) 表达量显著上调,促使红花檵木 (*Loropetalum chinense* var. *rubrum* Yieh) 叶片变红^[5]。

此外,植物激素在叶片着色中发挥着重要的调节作用。但不同类型的植物激素对叶片色素代谢过程具有不同的影响,乙烯 (ET) 通过激活过氧化物酶 (*POD*) 降解飞燕草素类花青素,而在花蕾期则通过抑制查尔酮合酶 (*CHS*)、二氢黄酮醇 4-还原酶 (*DFR*) 等合成基因的转录降低花青素的积累量,但茉莉酸 (JA) 在叶片中可通过激活 *MYB75* 基因的表达促进花青素合成与叶绿素的降解。而脱落酸 (ABA) 在蓝莓 (*Vaccinium uliginosum* L.) 果实成熟过程中会抑制类胡萝卜素的合成^[6]。此外,在花卉、

果实着色的不同阶段,不同种类植物激素之间,通过协同或拮抗等方式在叶片着色过程中发挥重要作用。本综述通过查阅国内外相关研究,总结了近年来植物激素调控色素合成的研究概况,以期提升园艺产品品质与抗性提供关键靶点^[7]。

1 植物激素对色素合成的调控

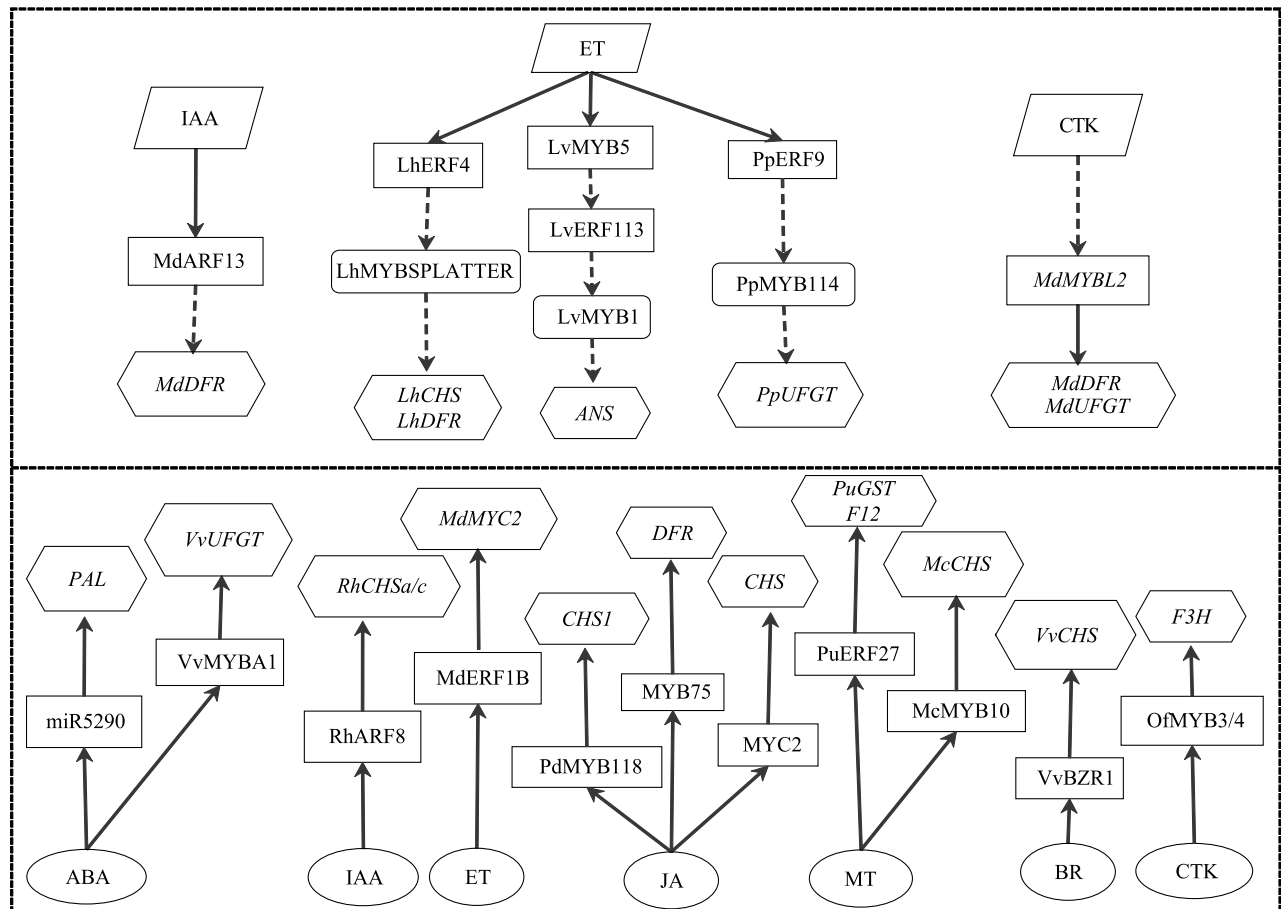
1.1 脱落酸与色素的合成

脱落酸 (ABA) 是植物体内重要的逆境响应激素,同时,其生物合成与类胡萝卜素代谢密切相关。ABA 的生物合成以类胡萝卜素为前体,经由 *NCED* (9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶) 催化裂解环氧类胡萝卜素生成黄质醛,最终合成 ABA^[8]。前人的研究表明,外源或者内源 ABA 通常能够促进植物体内花青素和类胡萝卜素的积累,但其效应存在物种和组织特异性,ABA 处理上调桂花 (*Osmanthus fragrans* Thunb. Lour.) 花瓣类胡萝卜素合成途径相关基因 (如 *PDS1*、*ZDS1* 和 *CRTISO*) 的表达,以促进类胡萝卜素积累并加速花瓣着色^[9]。同样地,通过对木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 叶片进行 20 mg/L ABA 含量处理的研究发现,ABA 可上调 β -胡萝卜素合成基因 *LCYB* 的表达,并通过下调 *CCD1* 等降解基因的表达使 β -胡萝卜素大量积累^[10]。

色素与激素在植物中还存在着关联效应,类胡萝卜素降解与 ABA 的含量呈现负相关,其中类胡萝卜素降解酶 *VcCCD1* 介导的色素裂解导致蓝莓果实底色消退,而 *VcNCED1/3* 则协同驱动 ABA 的合成^[6]。通过抑制 *PSY/NCED1* 关键合成基因和 *PP2C*、*SnRK2* 信号组分的表达,阻断了 MYB10.1 对花青素结构基因的激活作用^[11]。ABA 对色素代谢的调控,常通过与其他激素互作实现。研究表明,ABA 与赤霉素 (GA) 在花青素合成中常存在拮抗。例如在葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 中,ABA 能激活 VvMYBA1 转录因子以促进花青素积累,而 GA 信号则抑制该因子活性,延缓着色^[12]。此外,ABA 也可与其他激素协同,如在葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 果实中,乙烯诱导的 VvERF045 与 ABA 和油菜素内酯 (BR) 共同提升 VvUFGT 等花青素合成基因的表达量,协同促进花青素合成^[13]。这表明 ABA 是色素调控网络中的一个核心节点。然而,*abi1* 则表现出异常的花青素积累^[14]。ABA 通过激活转录因子 CIERF3 诱导叶绿素分解基因 *CIPPH* 表达,加速柠檬 (*Citrus × limon* L Osbeck) 果皮叶绿素

降解^[15]以及诱导 *miR5290* 表达,并沉默 *MADS-box* 家族的 *FaMADS1* 与 *PAL*、*DFR* 等苯丙烷代谢途径相关基因,促进草莓 (*Fragaria × ananassa* Weston Duch. ex Rozier) 果实中花青素合成^[16]。在菜心 (*Brassica rapa* var. *chinensis* L. Kitam.) 叶片衰老过程中,ABA 通过 *BrNAC055* 激活降解基因 *BrNYC1* 并加速叶绿素分解^[17]。有一项研究发现,柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco) ABA 响应的 ERF 转录复合体 (*CsERF110-CsERF53*) 受 ABA 诱导形成后直接激活类胡萝卜素合成基因 (如 *CsPSY*、*CsLCYB2*)^[18]。ABA 通过激活 ABI、ERF、bZIP 等转录因子与 *CHS*、*PSY*、*LCYB* 和 *NYC* 等结构基因结合,促进花青素、类胡萝卜素的积累或叶绿素的降解。图 1 展示了多种植物激素通过

调控特定转录因子及下游基因,影响花青素合成与降解的分子机制。核心调控路径:花青素生物合成的核心步骤从苯丙氨酸解氨酶 (*PAL*) 至类黄酮糖基转移酶 (*UFGT*) 受到 MYB、ERF、MYC、BZR 和 ARF 等多个转录因子家族的共同调控。这些转录因子作为不同激素信号的整合点,对结构基因的表达进行激活或抑制;脱落酸 (ABA)、茉莉酸 (JA)、乙烯 (ET)、细胞分裂素 (CTK)、褪黑素 (MT) 等信号主要通过调控 MYB、MYC、BRZ、ERF 等转录因子,激活下游多个结构基因 (如 *CHS*、*DFR*、*ANS*、*F3H*、*UFGT* 等) 以促进花青素合成;生长素 (IAA) 则主要通过 ARF 转录因子发挥作用,对花青素合成途径的不同环节产生调控作用。



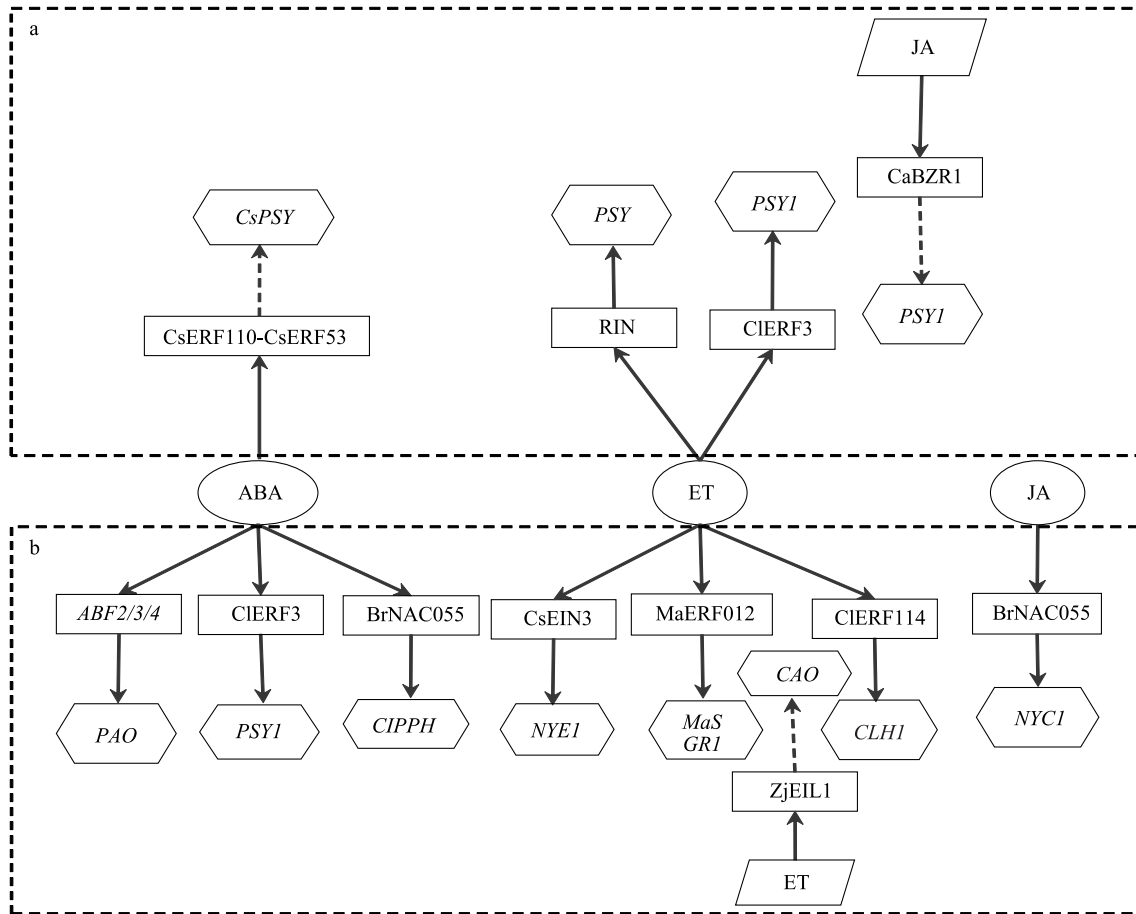
图中长方形为关键转录因子 (如 MYB、ERF、ARF 等);六边形中为花青素代谢途径的结构基因与转运基因;实线箭头代表正调控 (激活或促进),虚线箭头代表负调控 (抑制)。ABA:脱落酸;IAA:生长素;CTK:细胞分裂素;JA:茉莉酸;ET:乙烯;MT:褪黑素。*PAL*:苯丙氨酸解氨酶;*CHS*:查尔酮合成酶;*F3H*:黄烷酮 3-羟化酶;*DFR*:二氢黄酮醇 4-还原酶;*ANS*:花青素合成酶。

图 1 花青素合成与降解的调控机制

Fig.1 Regulation mechanism of anthocyanin synthesis and degradation

图2展示了多种植物激素通过调控特定转录因子及下游基因影响类胡萝卜素和叶绿素合成与降解的分子机制。核心调控路径:叶绿素和类胡萝卜素合成的核心步骤均受到多个转录因子家族的共同调控。这些转录因子作为不同激素信号的整合点,对

结构基因的表达进行激活或抑制;脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、乙烯(ET)等信号主要通过调控 NAC、ERF、BZR 和 RIN 等转录因子,激活下游多个结构基因(如 *PSY*、*PAO*、*PPH*、*CAO* 等)以促进叶绿素和类胡萝卜素的合成。



图中长方形中为关键转录因子(如 ERF、NAC、EIN3/EIL、BZR1 等),六边形中为代谢途径的结构基因。实线箭头代表正调控(激活或促进),虚线箭头代表负调控(抑制)。ABA:脱落酸;JA:茉莉酸;ET:乙烯。*PSY*:八氢番茄红素合成酶(关键限速酶);*SGR*:STAY-GREEN 蛋白酶;*NYCI*:叶绿素 b 还原酶;*PAO*:脱镁叶绿素 a 加氧酶;*PPH*:脱植基叶绿素酶;*CAO*:叶绿素 a 加氧酶。

图2 类胡萝卜素(a)和叶绿素(b)合成与降解的调控机制

Fig.2 Carotenoid (a) and chlorophyll (b) synthesis and degradation regulatory mechanisms

1.2 生长素与色素合成

生长素(Auxin)是最先发现的一类植物激素,近年来被发现也参与色素代谢调控。其天然形式主要包括吲哚-3-乙酸、吲哚-3-丙酸(IPA)等,其合成形式有萘乙酸(NAA)、2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)等。生长素(Auxin)可以调节一系列植株分生、伸长及光形态建成的发育行为。例如在高等植物苹果的研究中发现,高浓度 Auxin 通过生长素/吲哚-3-乙酸响应蛋白(Aux/IAA)-生长素响应因子(ARF)信

号级联通路显著抑制花青素合成^[19],而在苹果果皮的研究中发现,转录因子 MdARF13 通过结合 *Md-DFR* 启动子阻断该基因的转录活性,同时通过与关键调控因子 *MdMYB10* 竞争结合启动子上的顺式作用元件,从而干扰 MYB-bHLH-WD40 复合体的形成^[19]。另外有研究发现 *MdIAA26* 可促进花青素积累,但 Auxin 处理会诱导 *MdIAA26* 蛋白的降解^[20]。然而,Auxin 调控或基因工程手段也可以改良观赏花卉颜色的持久性,例如在切花玫瑰(*Rosa*×*hybrida*

‘Pink Floyd’) 中,生长素通过激活 *RhARF8*,进而直接促进花青素合成关键基因 *RhCHSa/c* 的表达,从而维持玫瑰花瓣颜色、延缓花瓣褪色与衰老^[21]。乙烯与 Auxin 的互作亦可间接影响色素积累,在成熟中期施加 1-萘乙酸可有效提升甜樱桃 (*Prunus avium* L.) 的花青素含量^[22]。这说明生长素对色素的调控并非独立,而且是激素网络动态平衡的结果。Auxin 通过 Aux/IAA-ARF 等信号调控花青素合成,从而维持植物体内色素平衡。此外,由于 Auxin 具有延缓叶片衰老的特性,通常有助于延缓叶绿素的降解,但目前关于 Auxin 调控叶绿素代谢的研究仍然有限^[23]。

1.3 乙烯(ET)与色素合成

乙烯是典型的调节生长、发育和衰老的植物激素,在植物色素代谢中扮演着复杂且多样的角色,既参与色素合成也调控色素降解,但其在不同植物中的具体作用机制尚未完全明确。在叶绿素代谢方面,乙烯往往促进叶绿素降解。在黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 遭受病原侵染并诱导乙烯信号后,转录因子 CsEIN3 可上调叶绿素降解基因的表达量以增强抵抗力^[24]。类似地,在香蕉 (*Musa* ‘Hybrids’) 果实中,乙烯响应因子家族成员 *MaERF012* 可激活叶绿素降解关键基因 *MaSGR1* 的表达,促进果实变黄和老化^[25]。ABA 和乙烯协同作用可维持叶绿素含量,延缓月季 (*Rosa chinensis* Jacq.) 的衰老过程^[26]。离体装饰花中通过抑制乙烯生物合成的关键酶[1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 氧化酶] 的活性来延缓花瓣衰老^[27-28]。乙烯诱导叶绿素降解的分子途径相当多样,包括诱导苹果中的 E3 泛素连接酶 *MdPUB24* 介导转录因子 *MdBEL7* 降解^[29];乙烯被发现是豌豆 (*Pisum sativum* L.) 光敏色素信号传导的关键因子,使用乙烯合成抑制剂氨基乙氧基乙烯甘氨酸 (AVG) 能有效增强叶绿素 a/b 结合蛋白基因 (*CAB*) 的表达^[30]。

在花青素调控方面,乙烯对花青素合成的调控也存在物种特异性,在百合 (*Lilium brownii* var. *viridulum* Baker) 的研究中发现乙烯信号通过诱导转录因子 *LhERF4* 高表达,特异性结合花青素调控核心因子 *LhMYBSPLATTER* 的启动子区域进而抑制其转录活性,导致 *LhCHS*、*LhDFR* 等关键基因的表达量下调;然而, *LvERF113* 却通过抑制花青素合成的负调控因子 *LvMYB1* 有效促进了花瓣花青素色素合

成^[31],乙烯亦可通过 *MdMYB17*、*MdMYB1* 和 *MdEIL1* 等转录因子形成的调控模块控制苹果花青素的合成^[32]。上述差异表明,乙烯对色素代谢的调控具有组织、发育阶段特异性,但相关机制研究仍不充分。例如,番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 中的半乳糖醇合酶 (*Gols2*) 被证实通过调控乙烯的生物合成基因 (如 *ACS2*、*ACS4*) 及关键成熟转录因子 (如 *RIN*、*NOR*) 的表达,进而影响叶绿素与类胡萝卜素的代谢进程,最终调控果实成熟^[33]。然而, *MdIAA26* 在其他组织或发育阶段中是否同样通过乙烯通路发挥作用,目前尚不清楚。值得注意的是,研究发现,在兰花切花 (*Cymbidium goeringii* Rehb. f. Rehb. F.) 中,乙烯处理可加速花青素分解,而在拟南芥等模式植物中,乙烯通过下调蔗糖转运体 *SUC1* 表达,阻断光信号和糖信号诱导的花青素合成途径^[34-35]。乙烯受体 *ETR1* 的表达导致 *OjMYB3/4* 磷酸化并降低其 DNA 结合活性^[36]。同样,在梨 (*Pyrus*) 果实的研究中发现乙烯诱导的 *PpERF9* 可通过组蛋白去乙酰化酶抑制 *PpMYB114* 表达,阻断花青素合成^[37]。乙烯还与其他激素协同调控色素,如 *MdERF1B* 作为乙烯和茉莉酸的共同响应因子,通过激活 *MdMYC2* 表达促进花青素合成^[38]。乙烯通过 ERF、EIN3/EIL 等转录途径激活花青素合成基因的表达,也可借助磷酸化或泛素化机制抑制色素合成,其具体作用具有显著的物种和发育阶段差异性。

1.4 色素合成中的茉莉酸(JA)

茉莉酸及其衍生物如茉莉酸甲酯 (MeJA) 和茉莉酸-异亮氨酸复合物 (JA-Ile) 与植物抗逆、次生代谢调控、植物色素代谢密切相关。前人研究结果表明,在胁迫条件下,JA 可有效促进花青素积累。例如在南极苔藓中,紫外线照射可显著诱导 JA 信号相关基因表达,并提升花青素含量^[39]。JA 和苯丙烷途径协同增强花青素的积累和抗病性^[40]。茉莉酸浓度对色素代谢具有双向效应,在柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco) 叶片研究中发现低浓度 (≤ 2.2 mmol/L) 的茉莉酸甲酯能有效促进柑橘叶片叶绿素合成,通过上调叶绿素 a/b 含量及关键合成酶基因如 *ChlM*、*POR* 的表达来提升光合效率;而高浓度 (4.4 mmol/L) MeJA 则抑制光合效率,并导致 12-氧代-植物二烯酸 (OPDA) 异常累积^[41]。

在花青素合成方面,对桂花品种紫燕公珠 (*Osmanthus fragrans* ‘Ziyan Gongzhu’) 紫色叶片的研究结

果表明,JA 生物合成基因 *CAO* 以及 *ANS*、*AOC* 的表达上调,进而诱导花青素合成关键酶基因 *F3H*、*DFR* 表达增强。该紫色叶片的花青素含量是绿色叶片的 4.7 倍^[36]。在杨树(*Populus* L.)叶片的研究中发现 JA 促进 JAZ 蛋白(如 *PtrJAZ1*)降解,解除 JAZ 蛋白对 *Pd-MYB118-PdTT8* 复合体的抑制^[42]以及通过转录因子 *MYB75* 激活 *DFR*、*UF3GT*、*LDOX* 等基因,促进花青素在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.)叶片中的积累^[43]。然而,与花青素相反的是,MeJA 处理诱导 *WRKY57*、*MYB2/3/4* 等转录因子表达,进而促进叶绿素降解酶(如 *PAO*、叶绿素 b 还原酶)的表达,并导致叶绿体功能障碍^[43-44]。此外,JA 还与其他激素信号间存在复杂的互作。最新研究表明,JA 与 GA 信号在 *MdZFP7* 及 *MdNAC72-MdABI5* 模块处形成交汇;*MdZFP7* 通过与 JA 抑制子 *MdJAZ2* 和 GA 抑制子 *MdRGL3a* 的互作实现信号整合,*MdJAZ2* 削弱 *MdZFP7* 的转录活性,而 *MdRGL3a* 则拮抗该抑制作用,从而协调和促进花青素合成相关基因的表达^[45-46]。此外,JA 与水杨酸(SA)在抗病与色素合成中也有交互。例如在辣椒(*Capsicum annuum* L.)中,JA 诱导的 *CaBZR1* 会抑制类胡萝卜素合成,而 SA 信号能部分缓解此效应。JA 信号还可以通过提升植物抗氧化能力和渗透调节物质含量来间接保持色素稳定^[47-48]。这些互作揭示了 JA 在协调发育与抗逆中的多重角色。JA 信号还可以通过提升植物抗氧化能力和渗透调节物质含量来间接保持色素稳定。外源 MeJA 通过提高脯氨酸和可溶性糖等渗透物质含量以及超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化物酶(*POD*)等抗氧化酶活性,有效延缓了叶绿素降解,保护了光合系统^[49]。研究进一步发现,MeJA 诱导八氢番茄红素合成酶(*PSY*)等类胡萝卜素合成途径基因表达,促进玉米黄质与叶黄素积累^[50]。茉莉酸(JA)在植物色素调控中发挥多种作用,该激素能增强植物抗氧化防御能力和增加渗透调节物质含量,间接保持光合色素及花青素的稳定性。JA 与 GA、乙烯等其他激素信号的互作共同促进了色素合成与积累。

1.5 色素合成中的褪黑素

褪黑素(Melatonin)在植物中是一种功能多样的信号分子,研究结果表明它在各种组织中普遍存在,并作为有效的抗氧化剂参与植物生长发育及抗逆^[51-52]。褪黑素可激活抗氧化酶如 *SOD*、*POD*、过氧化氢酶(*CAT*)系统,提升植物抵御干旱、盐碱和极

端温度的能力,这种抗氧化作用有助于维持色素分子的稳定性并促进色素积累^[51,53-54]。褪黑素作为一种外源调节物质,能够显著增强植物叶绿素、花青素和类胡萝卜素的合成能力^[55-56]。前人研究结果表明,对梨(*Pyrus*)果实进行褪黑素处理可诱导 *PuERF27* 表达并促进 *PuGSTF12* 的转录,同时通过活化 *PuMYB10* 间接上调花青素结构基因的表达,推动花青素生物合成和转运^[57]。在海棠(*Malus spectabilis* Aiton Borkh.)叶片上外源喷施褪黑素可激活转录因子 *McMYB10*、*McbHLH3* 和 *McbHLH33* 的表达,诱导 *McCHS*、*McF3H*、*McF3'5'H*、*McDFR*、*McANS*、*McUGT* 等花青素合成途径基因表达上调,使叶片花青素积累并出现着色^[58]。在番茄(*Solanum lycopersicum* L.)果实中,喷施褪黑素促进乙烯生物合成和信号传导,间接促进 α/β -胡萝卜素和番茄红素的积累^[28]。褪黑素作为外源调节物质可重塑内源激素网络,在应对干旱、盐碱、极端温度及冷害等胁迫时,其通过激活抗氧化防御系统、增强渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖)的含量和减轻膜脂过氧化损伤,维持叶绿体功能稳定^[55,59-60]。褪黑素通过调控激素平衡和碳氮代谢等途径间接影响色素合成。有研究发现褪黑素通过诱导花青素生物合成基因的表达,可提高多种植物如茶树(*Camellia sinensis* L. Kuntze)、猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)等的叶片花青素含量^[61-62]。褪黑素通过其强大的抗氧化功能清除活性氧,保持色素分子的稳定性,并激活 *MYB10*、*bHLH* 等花青素合成途径的关键转录因子,促进叶绿素、花青素和类胡萝卜素的积累。

1.6 色素合成中的油菜素内酯

油菜素内酯(BR)是一类甾醇类植物激素,在植物生长发育和抗逆过程中起到多方面的作用^[63-64],BR 通过调节激素平衡、抗氧化防御和光合作用等机制,提高植物对逆境的耐受性^[65-66]。在色素代谢方面,BR 能通过促进叶绿素和类胡萝卜素的合成来增强光合能力。研究结果表明,在盐胁迫下外源喷施 24-表油菜素内酯(24-EBL)可显著提高油菜(*Brassica rapa* var. *oleifera* DC.)幼苗的叶绿素和类胡萝卜素含量,缓解盐胁迫对光合作用的抑制^[67]。BR 还可增强光系统 II 效率,提高 PS II 最大光化学效率(F/F_m)和光合产量,提高光能利用率^[68]。研究结果表明,在匍茎剪股颖(*Agrostis stolonifera* L.)中过表达细胞分裂素生物合成基因 *MtIPT* 可提升 BR 含

量,从而显著延缓叶片衰老和维持叶绿素含量^[69]。BR 下游调控因子 *BPG1* (叶绿素合成相关酶) 发生突变,或使用 BR 合成抑制剂芸薹素唑 (BRZ) 处理时,叶绿素合成基因 *HEMA1*、*CHL1* 表达量均上调,说明 BR 信号对叶绿素代谢存在反馈调节^[70]。

BR 可与光信号和转录因子协同调控花青素合成,最新研究发现 BR 信号核心调控因子 *BZR1* 在花青素调控中作用显著,在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.) 叶片中,*BZR1* 可与光信号下游因子 *HY5* 及 *MBW* 复合体成员 *PAP1* 等共同作用,激活花青素合成基因^[71]。在苹果的研究中发现,*BZR1* 与光响应因子 *MdCOL6* 共同形成调控模块,介导光和 BR 信号协同调控花青素合成^[72];在番茄果实的研究中发现 *APETALA2a* (*AP2a*) 与 BR 信号元件共同作用促进类胡萝卜素生物合成^[73]。这些发现确立了 BR 在整合内外信号中的枢纽地位。值得注意的是,在葡萄果实中,油菜素内酯 (BR) 与赤霉素 (GA_3) 通过其信号通路关键因子 *VvBZR1* 与 *VvGAI* 的互作进行交叉对话,协同上调花青素生物合成基因 (如 *VvCHS*, *VvUFGT*) 的表达,从而共同促进果实的着色^[74]。油菜素内酯通过促进叶绿素与类胡萝卜素的生物合成增强植物光合能力,并在非生物胁迫对光合机构的抑制中发挥积极作用。BR 通过与光信号协同,经 BR 核心转录因子 *BZR1/BES1*、光响应因子 (如 *HY5*、*COL6*) 以及花青素调控复合体 (如 *MBW*、*PAP1*) 实现对色素合成的调控。

1.7 色素合成中的细胞分裂素

细胞分裂素 (CK) 是一类嘌呤衍生植物激素,它具有促进细胞分裂与延缓衰老的作用^[75]。前人研究表明,CK 对花青素合成具有物种特异性作用:在桉树等多年生木本植物中,CK 通过促进糖积累与激活关键转录因子 *MYB113* 有效诱导花青素合成;而在拟南芥中,CK 抑制花青素途径起始基因 *PAL* 的表达,因而对花青素积累无明显促进作用^[76]。在甘蓝型油菜 (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) 和山茱萸 (*Cornus officinalis* Siebold & Zucc.) 中发现 CK 通过影响 *CHS*、*F3H*、*F3'H* 等结构基因调控色素代谢^[77-78]。在转录调控层面,CK 可与 *MYB*、*bHLH* 等转录因子协同作用于色素的合成。在红肉苹果中,CK 抑制了转录因子 *MdMYBL2* 的表达,从而解除了转录因子 *MdMYBL2* 对花青素合成基因 *MdDFR* 和 *MdUFGT* 的抑制,促进花青素积累^[79]。

CK 与花青素相关的转录因子 *MYB* (*OiMYB3/4*) 可形成复合调控网络,促进花青素基因表达导致桂花紫嫣公主叶片呈红色^[36]。在对拟南芥的研究中,发现 CK 可增强其糖诱导的花青素合成,而在某些木本植物叶片中发现 CK 处理可能导致叶绿素含量下降^[76]。然而,细胞分裂素与其他激素的互作效应与衰老激素密切相关。例如在童子面茶花 (*Camellia japonica* L. Tongzimidian) 中,细胞分裂素与脱落酸 (ABA) 通过拮抗作用调控色素代谢:CK 促进花青素等色素的合成与积累,而 ABA 则通过启动衰老程序负向调控色素含量,这些激素的作用共同决定了花瓣从粉红到白色的颜色转变^[80]。这些研究结果表明,不同物种对 CK 的响应不同,CK 通过调控糖代谢和营养物质运输等促进花青素合成,并通过延缓衰老作用影响叶绿素稳态。

1.8 色素合成中的赤霉素

赤霉素 (GA) 作为植物五大经典激素之一,通过调控植物生长发育及色素合成代谢发挥重要作用。研究发现,在外源 GA_3 处理下,木薯水培苗各个组织中类胡萝卜素含量显著上升,特别是叶片中 *MeGA-MYB* 转录因子的表达显著上调,同时,与类胡萝卜素合成相关基因如 *MeLCYB*、*MePDS* 等的表达也出现了显著上调^[81]。类似的,在苹果的研究中发现 GA 可通过 *MdbHLH3* 激活 *MdDFR* 和 *MdUFGT* 基因的表达以加快花青素的积累^[82]。*DELLA* 蛋白是核定位转录因子,可通过与多种转录因子 (TF) 相互作用于基因的表达,是 GA 信号通路中调控色素合成的核心调控元件,*DELLA* 蛋白与 *GID1-GA* 复合物被降解,从而释放转录因子 (如 *MYB*、*bHLH*),激活下游基因表达,调控色素合成相关基因 (如 *CHS*、*DFR*、*ANS* 等)^[83]。在水稻 (*Oryza sativa* L.) 的研究中发现,*DELLA* 蛋白可直接与 *MYB12/111* 相互作用,正向调控类黄酮生物合成基因 *CHS* 和 *F3H* 的表达^[84]。此外, GA 还可与光信号通路中的 *CRY1a*、*HY5* 等组分协同,直接结合 *CHS1*、*DFR* 等基因启动子的 G-box 和 ACE 元件;同时, GA 通过促进 *DELLA* 蛋白降解以释放 *HY5* 活性,从而形成光- GA -色素的三元调控模块^[85]。在 *DELLA* 蛋白未被降解时,*DELLA* 蛋白能与 *HY5* (或通过 *ABI4*、*PIF*) 形成复合物,阻碍 *HY5* 与目标基因启动子结合,从而抑制光色素基因的表达。上述结果表明, GA 信号可通过 *DELLA*、*ABI4*、*HY5* 等组分与光信号发生互作,参与

暗形态建成向光形态建成转换过程中的下胚轴伸长和色素相关基因表达调控^[86]。

2 总结与展望

植物色素主要包括叶绿素、花青素和类胡萝卜素三大类,它们的含量与分布共同控制植物的着色。然而,色素在植物中的积累是一个复杂的过程,它们受自身遗传控制的同时也受环境的调控。越来越多的研究表明,植物激素在植物着色过程中发挥着重要作用。植物激素对色素合成的调节有积极或消极的作用。利用植物激素调节色素的合成和积累,既可提高植物的多样性与抗逆性,也可增强其对非生物胁迫的耐受性。尽管有研究结果表明植物激素可以诱

导色素合成与积累,但相关的分子调控途径仍有待进一步研究。激素通过调控色素代谢途径的结构基因的表达,如叶绿素相关基因(*HEMA1*、*CHLI*、*POR* 和 *NYC1* 等)、花青素相关基因(*CHS*、*F3H*、*F3'H*、*DFR*、*ANS* 和 *UFGT* 等)、类胡萝卜素相关基因(*NCED*、*CCD1* 和 *LYCB* 等),进而影响色素的合成与降解。同时,MYB、bHLH、WRKY、NAC 等转录因子也参与色素的合成调控,并且与植物激素共同参与色素合成的转录调控,从而影响植物的着色过程。本文从结构基因调控(表 1)、转录因子介导调控(表 2)及植物激素互作关系(表 3)3 个层面,系统总结了主要植物激素调控色素代谢的关键机制与代表性物种效应。

表 1 主要植物激素调控色素代谢的关键靶基因与代表性物种效应

Table 1 Key target genes and representative species effects of major plant hormones regulating pigment metabolism

激素	色素	物种	作用机制	参考文献
脱落酸	类胡萝卜素	桂花(<i>Osmanthus fragrans</i> Thunb.Lour)	促进了 <i>PSY1</i> 、 <i>PDS1</i> 、 <i>ZDS1</i> 、 <i>CRTISO</i> 、 <i>LCYB1</i> 、 <i>NCED3</i> 、 <i>CCD4</i> 基因的表达	[9]
		木薯(<i>Manihot esculenta</i> Crantz)	促进了 <i>LYCB</i> 基因的表达,抑制了 <i>CCD1</i> 基因的表达	[10]
		蓝莓(<i>Vaccinium uliginosum</i> L.)	抑制了 <i>PSY</i> 、 <i>PDS</i> 、 <i>Z-ISO</i> 、 <i>CHYB/LUT5</i> 的表达,促进了 <i>CCD1</i> 基因的表达	[6]
细胞分裂素	花青素	桂花紫嫣公主(<i>Osmanthus fragrans</i> ‘Ziyan Gongzhu’)	促进了 <i>F3H</i> 、 <i>F3'H</i> 、 <i>DFR</i> 、 <i>ANS</i> 花青素结构基因的表达	[36]
乙烯	类胡萝卜素	蓝莓(<i>Vaccinium uliginosum</i> L.)	抑制了 <i>CCD1</i> 、 <i>NCED</i> 、 <i>PSY</i> 、 <i>PDS</i> 基因的表达	[6]
茉莉酸	花青素	美洲黑杨及其杂交种(<i>Populus nigra</i> L.)	促进了 <i>CHS1</i> 、 <i>F3'H</i> 、 <i>DFR2</i> 、 <i>ANS1</i> 基因的表达	[42]
		拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L. Heynh)	促进了 <i>DFR</i> 、 <i>UF3GT</i> 、 <i>LDOX</i> 基因的表达	[43]
	叶绿素	柑橘杂交种(<i>Citrus reticulata</i> Blanco)	促进了 <i>ChlM</i> 、 <i>POR</i> 基因的表达	[41]
油菜素内酯	花青素	葡萄(<i>Vitis vinifera</i> L.)	抑制了 <i>HMGR</i> 活性	[87]
	叶绿素	芹菜宁芹一号(<i>Apium graveolens</i> L. dulce ‘Ningqin No.1’)	促进了 <i>HEML</i> 、 <i>CHLG</i> 、 <i>CAO</i> 基因的表达,抑制了 <i>AgNYC</i> 、 <i>AgH-CAR</i> 、 <i>AgPPH</i> 基因的表达	[88]

表 2 植物激素通过转录因子调控色素代谢的关键实例

Table 2 Key examples of plant hormones regulating pigment metabolism through transcription factors

激素	色素	物种	转录因子	作用机制	参考文献
脱落酸	花青素	葡萄(<i>Vitis vinifera</i> L.)	VvMybA1	激活 <i>UFGT</i> 基因的表达	[4]
		拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	ABI5	激活 <i>CHS</i> 、 <i>CHI</i> 基因的表达	[89]
		甜樱桃(<i>Prunus pseudocerasus</i> Lindl.)	PavMYB10.1	激活 <i>PSY</i> 、 <i>ZEP</i> 、 <i>NCED1</i> 基因的表达	[11]
	叶绿素	中国菜心(<i>Brassica rapa</i> var. <i>chinensis</i> L. Kitam.)	BrNAC055	激活 <i>NYC1</i> 和 <i>NYE1</i> 基因的表达	[17]
		桂花 紫嫣公主(<i>Osmanthus fragrans</i> ‘Ziyan Gongzhu’)	ABF2/3/4	激活 <i>PAO</i> 、 <i>RCCR</i> 和 <i>SGR</i> 基因的表达	[36]
细胞分裂素	花青素	桉树(<i>Eucalyptus robusta</i> Sm.)	EgrMYB113	激活 <i>PAL</i> 、 <i>CHS</i> 、 <i>DFR</i> 基因的表达	[76]
		麻风树(<i>Jatropha curcas</i> L.)			
		乌柏(<i>Triadica sebifera</i> L. Small)			

续表2 Continued2

激素	色素	物种	转录因子	作用机制	参考文献
赤霉素	花青素	海棠(<i>Malus spectabilis</i> Aiton Borkh.)	MsMYB62-like	激活 <i>DFR</i> 、 <i>ANS</i> 、 <i>CHS</i> 基因的表达	[79]
		桂花 四季桂(<i>Osmanthus fragrans</i> ‘Semperflorens’)	MYB12/57	抑制 <i>CHI</i> 基因的表达	[90]
	褪黑素	类胡萝卜素	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	激活 <i>PSY1</i> 、 <i>PDS</i> 基因的表达	[28]
乙烯	花青素	海棠(<i>Malus spectabilis</i> Aiton Borkh.)	McMYB10	激活 <i>CHS</i> 、 <i>UFGT</i> 、 <i>F3H</i> 、 <i>F3'H</i> 、 <i>DFR</i> 基因的表达	[58]
	类胡萝卜素	柠檬(<i>Citrus×limon</i> L. Osbeck)	McHLH3	激活 <i>PSY1</i> 、 <i>LCYb2a</i> 、 <i>CHYb1</i> 基因的表达	[15]
			McHLH33		
			CIERF3		
	花青素	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	RIN/NOR	激活 <i>PSY1</i> / <i>CRTISO</i> 基因的表达	[33]
		亚洲杂交百合(<i>Lilium</i> ‘Asiatica Hybrida’)	LhERF4	激活 <i>CHI</i> 、 <i>CHS</i> 、 <i>F3H</i> 、 <i>F3'H</i> 、 <i>DFR</i> 基因的表达	[31]
	叶绿素	柠檬(<i>Citrus×limon</i> L. Osbeck)	CIERF114	激活 <i>CLH1</i> 、 <i>CIPPH</i> 基因的表达	[15]
		黄瓜(<i>Cucumis sativus</i> L.)	CsEIN3	激活 <i>NYE1</i> 、 <i>PPH</i> 、 <i>RCCR</i> 基因的表达	[24]
		香蕉 粉蕉(<i>Musa</i> ‘Hybrids’. ‘Fenjiao’)	MaERF012	激活 <i>SGR1</i> 基因的表达	[25]
		日本结缕草(<i>Zoysia japonica</i> Steud.)	ZjEIL1	抑制 <i>CAO</i> 基因的表达	[91]
茉莉酸	黄酮类色素	南极苔藓(<i>Moss</i>)	MYC2	激活 <i>CHS</i> 、 <i>ANS</i> 基因的表达	[39]
	叶绿素	中国菜心(<i>Brassica rapa</i> var. <i>chinensis</i> L. Kitam.)	BrNAC055	激活 <i>NYC1</i> / <i>NYE1</i> 基因的表达	[92]
	类胡萝卜素	辣椒(<i>Capsicum annum</i> L.)	CaBZR1	抑制 <i>PSY1</i> 、 <i>PDS</i> 、 <i>LCYB</i> 、 <i>ZEP</i> 基因的表达; 激活 <i>ZDS</i> 、 <i>VDE</i> 基因的表达	[93]

表 3 植物激素互作关系

Table 3 Summary of plant hormone interactions

激素	色素	物种	作用机制	参考文献
脱落酸与赤霉素	花青素	葡萄(<i>Vitis vinifera</i> L.)	共同作用于 <i>MYBA1</i> 基因	[12]
脱落酸与乙烯			共同作用于 <i>ERF045</i> 基因	[13]
脱落酸与油菜素内酯		童子面茶花(<i>Camellia japonica</i> L. ‘Tongzimian’)	共同作用于 <i>UFGT</i> 基因	[13]
脱落酸与细胞分裂素			共同作用于 <i>UFGT</i> 基因表达	[80]
油菜素内酯与赤霉素	花青素	葡萄(<i>Vitis vinifera</i> L.)	共同作用于 <i>CHS</i> 、 <i>UFGT</i> 基因表达	[74]
茉莉酸与水杨酸	类胡萝卜素	辣椒(<i>Capsicum annum</i> L.)	共同作用于 <i>BZR1</i> 基因表达	[47]

园艺作物色素代谢调控网络研究虽已取得重要进展,但仍需进一步整合多维研究手段。未来可通过转录组、代谢组及蛋白质组等多组学联合分析,系统筛选激素响应型色素合成相关基因及其调控模块。例如,在苹果、葡萄等园艺作物中,多组学联合解析已揭示花青素合成过程中 MYB、bHLH 及 WRKY 等转录因子的激素响应模式,为分子验证提供了精确靶点。同时,结合 CRISPR/Cas9 等基因编辑技术,对关键基因 *BZR*、*MYB*、*UFGT* 等进行功能验证,可明确油菜素内酯、脱落酸等激素在色素积累中的作用机制。多组学联合分析

结果表明,乙烯和脱落酸能够共同上调 *MdERF38* 基因的表达,进而通过激活关键的花青素合成基因 (*MdUFGT*、*MdDFR*、*MdCHI*、*MdCHS* 等) 来促进花青素的积累。进一步采用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *MdERF38*,结果显示,突变植株的 *MdUFGT* 等结构基因表达量显著下降,花青素含量随之大幅降低,证实 *MdERF38* 在花青素积累中的核心调控作用^[94]。类似地,在番茄的研究中发现,BR 信号通路中的 *BZR1* 与 *AP2a* 基因也能显著提高果实中番茄红素的积累。“多组学筛选—基因编辑验证”策略将为解析激素信号调控色素代谢的关键节点

提供有力工具,并为园艺作物的色泽改良与抗逆性提升提供分子育种新思路^[95]。

参考文献:

- [1] ZOU J Q, HUANG S N, GAO Y, et al. Mutation in BrFLS encoding flavonol synthase induced anthocyanin accumulation in Chinese cabbage[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137 (2):44.
- [2] TIAN J, HAN Z Y, ZHANG J, et al. The balance of expression of dihydroflavonol 4-reductase and flavonol synthase regulates flavonoid biosynthesis and red foliage coloration in crabapples[J]. Scientific Reports, 2015, 5:12228.
- [3] LI J Y, SUN J L, TIAN Y Y, et al. The FtsH-inactive protein FtsH5 is required for chloroplast development and protein accumulation in chloroplasts at low ambient temperature in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12:830390.
- [4] CAI X, YANG J, ZENG X L, et al. Light and temperature effects on the color and scent of *Osmanthus fragrans* 'houban Yingui' [J]. Horticultural Science and Technology, 2022, 40 (6):595-604.
- [5] ZHANG Y F, LIU Y, LING L, et al. Phenotypic, physiological, and molecular response of *Loropetalum chinense* var. *rubrum* under different light quality treatments based on leaf color changes[J]. Plants, 2023, 12(11):2169.
- [6] LI X B, ZHANG D D, PAN X H, et al. Regulation of carotenoid metabolism and ABA biosynthesis during blueberry fruit ripening [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 206:108232.
- [7] FENG S Y, LIU Z, CHEN H L, et al. *PHGD* an integrative and user-friendly database for plant hormone-related genes[J]. iMeta, 2024, 3(1):e164.
- [8] YOSHIDA T, FERNIE A R. Hormonal regulation of plant primary metabolism under drought[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(6):1714-1725.
- [9] LIU Y C, DONG B, ZHANG C, et al. Effects of exogenous abscisic acid (ABA) on carotenoids and petal color in *Osmanthus fragrans* 'yanhonggui' [J]. Plants, 2020, 9(4):454.
- [10] 邓昌哲, 秦于玲, 李开绵, 等. 外源 ABA 对木薯叶片 β -胡萝卜素合成通路相关基因表达的影响[J]. 热带作物学报, 2017, 38 (4):667-672.
- [11] ACEVEDO O, PONCE C, ARELLANO M, et al. ABA biosynthesis- and signaling-related gene expression differences between sweet cherry fruits suggest attenuation of ABA pathway in bicolored cultivars[J]. Plants, 2023, 12(13):2493.
- [12] GUO S H, ZHANG M, FENG M X, et al. miR156b-targeted VvSBP8/13 functions downstream of the abscisic acid signal to regulate anthocyanins biosynthesis in grapevine fruit under drought [J]. Horticulture Research, 2024, 11(2):uhad293.
- [13] LI J J, GAO Q F, QUAN Y, et al. VvERF045 integrates ethylene, brassinosteroid and abscisic acid pathways to orchestrate anthocyanin biosynthesis in grapevine[J]. Plant Biotechnology Journal, 2026, 24(2):787-809.
- [14] LEI K J, ZHOU H, GU D L, et al. The involvement of abscisic acid-insensitive mutants in low phosphate stress responses during rhizosphere acidification, anthocyanin accumulation and Pi homeostasis in *Arabidopsis*[J]. Plant Science, 2022, 322:111358.
- [15] MITALO O W, OTSUKI T, OKADA R, et al. Low temperature modulates natural peel degreening in lemon fruit independently of endogenous ethylene[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71 (16):4778-4796.
- [16] CHEN R C, MAO L C, GUAN W L, et al. ABA-mediated miR5290 promotes anthocyanin biosynthesis by inhibiting the expression of FaMADS1 in postharvest strawberry fruit[J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 189:111934.
- [17] 李钰卓. 菜心 *BrNAP* 基因的克隆及其在采后叶片衰老中的功能研究[D]. 杭州:浙江大学, 2020.
- [18] SUN Q, HE Z C, FENG D, et al. The abscisic acid-responsive transcriptional regulatory module CsERF110-CsERF53 orchestrates *Citrus* fruit coloration[J]. Plant Communications, 2024, 5 (11):101065.
- [19] WANG Y C, WANG N, XU H F, et al. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the Aux/IAA-ARF signaling pathway in apple[J]. Horticulture Research, 2018, 5:59.
- [20] WANG C K, HAN P L, ZHAO Y W, et al. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the auxin repressor protein MdIAA26[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2020, 533(4):717-722.
- [21] MA X, LI D, CAI J, et al. Auxin response factor, RhARF8 contributes to rose flower color fading via regulating anthocyanin biosynthesis by directly activating RhCHS/c promoter activity[J]. Ornamental Plant Research, 2025, 5(1):1-12.
- [22] CLAYTON-CUCH D, YU L, SHIRLEY N, et al. Auxin treatment enhances anthocyanin production in the non-climacteric sweet cherry (*Prunus avium* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19):10760.
- [23] FENG S Y, LI N, CHEN H L, et al. Large-scale analysis of the ARF and Aux/IAA gene families in 406 horticultural and other plants[J]. Molecular Horticulture, 2024, 4(1):13.
- [24] ZHANG D Y, WU S D, LI N, et al. Chemical induction of leaf senescence and powdery mildew resistance involves ethylene-mediated chlorophyll degradation and ROS metabolism in cucumber[J]. Horticulture Research, 2022, 9:uhac101.
- [25] CHEN H C, LAI X H, WANG L H, et al. Ethylene response factor MaERF012 modulates fruit ripening by regulating chlorophyll degradation and softening in banana[J]. Foods, 2022, 11 (23):3882.
- [26] 曹声海. 响应乙烯的转录因子在月季花朵衰老过程中的功能分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2016.
- [27] DARVISH M, SHIRZAD H, ASGHARI M, et al. 24-epibrasinolide modulates the vase life of *Lisianthus* cut flowers by modulating

- ACC oxidase enzyme activity and physiological responses [J]. *Plants*, 2021, 10(5):1024.
- [28] SUN Q Q, LIU L, ZHANG L, et al. Melatonin promotes carotenoid biosynthesis in an ethylene-dependent manner in tomato fruits [J]. *Plant Science*, 2020, 298:110580.
- [29] WEI Y, JIN J T, XU Y X, et al. Ethylene-activated MdPUB24 mediates ubiquitination of MdBEL7 to promote chlorophyll degradation in apple fruit [J]. *The Plant Journal*, 2021, 108(1):169-182.
- [30] FOO E, ROSS J J, DAVIES N W, et al. A role for ethylene in the phytochrome-mediated control of vegetative development [J]. *The Plant Journal*, 2006, 46(6):911-921.
- [31] CAO Y W, SONG M, BI M M, et al. Lily (*Lilium* spp.) LhERF4 negatively affects anthocyanin biosynthesis by suppressing LhMYB-SPLATTER transcription [J]. *Plant Science*, 2024, 342:112026.
- [32] ZHANG Y B, SUN Y B, DU W F, et al. Ethylene promotes anthocyanin synthesis in 'Viviana' lily via the LvMYB5-LvERF113-LvMYB1 module [J]. *Horticulture Research*, 2025, 12(6):uhaf059.
- [33] ZHANG H D, ZHANG K P, ZHAO X Y, et al. Galactinol synthase 2 influences the metabolism of chlorophyll, carotenoids, and ethylene in tomato fruits [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(11):3337-3350.
- [34] KHUNMUANG S, KANLAYANARAT S, WONGS-AREE C, et al. Ethylene induces a rapid degradation of petal anthocyanins in cut *Vanda* 'Sansai blue' orchid flowers [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:1004.
- [35] JEONG S W, DAS P K, JEOUNG S C, et al. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 154(3):1514-1531.
- [36] GUO P, HUANG Z Q, ZHAO W, et al. Mechanisms for leaf color changes in *Osmanthus fragrans* 'Ziyan Gongzhu' using physiology, transcriptomics and metabolomics [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):453.
- [37] NI J B, WANG S M, YU W J, et al. The ethylene-responsive transcription factor PpERF9 represses PpRAP2.4 and PpMYB114 via histone deacetylation to inhibit anthocyanin biosynthesis in pear [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6):2271-2292.
- [38] WANG S, LI L X, FANG Y, et al. MdERF1B-MdMYC₂ module integrates ethylene and jasmonic acid to regulate the biosynthesis of anthocyanin in apple [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9:uhac142.
- [39] LIU S H, FANG S, LIU C L, et al. Transcriptomics integrated with metabolomics reveal the effects of ultraviolet-B radiation on flavonoid biosynthesis in Antarctic moss [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:788377.
- [40] LUO X Y, LI Z H, XIAO S H, et al. Phosphate deficiency enhances cotton resistance to *Verticillium dahliae* through activating jasmonic acid biosynthesis and phenylpropanoid pathway [J]. *Plant Science*, 2021, 302:110724.
- [41] QIU X, XU Y H, XIONG B, et al. Effects of exogenous methyl jasmonate on the synthesis of endogenous jasmonates and the regulation of photosynthesis in *Citrus* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2020, 170(3):398-414.
- [42] WANG H H, WANG X Q, YU C Y, et al. MYB transcription factor PdMYB118 directly interacts with bHLH transcription factor PdTT8 to regulate wound-induced anthocyanin biosynthesis in poplar [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1):173.
- [43] LI T, JIA K P, LIAN H L, et al. Jasmonic acid enhancement of anthocyanin accumulation is dependent on phytochrome A signaling pathway under far-red light in *Arabidopsis* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2014, 454(1):78-83.
- [44] ULLAH A, AKBAR A, YANG X Y. Jasmonic acid (JA)-mediated signaling in leaf senescence [M]// *Senescence Signalling and Control in Plants*. Amsterdam: Elsevier, 2019:111-123.
- [45] JI X L, ZHAO L L, LIU B Y, et al. MdZFP7 integrates JA and GA signals via interaction with MdJAZ2 and MdRGL3a in regulating anthocyanin biosynthesis and undergoes degradation by the E3 ubiquitin ligase MdBRG3 [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(5):1339-1363.
- [46] LI H L, XU R R, GUO X L, et al. The MdNAC72-MdABI5 module acts as an interface integrating jasmonic acid and gibberellin signals and undergoes ubiquitination-dependent degradation regulated by MdSINA2 in apple [J]. *New Phytologist*, 2024, 243(3):997-1016.
- [47] LI X B, NIU G Q, FAN Y H, et al. Synthetic dual hormone-responsive promoters enable engineering of plants with broad-spectrum resistance [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(4):100596.
- [48] WANG Y, WANG H, XIN Y, et al. Genome-wide identification of *SmJAZ* gene family in eggplant and functional mechanism analysis of *SmJAZ9* modulating high temperature and darkness stress-regulated anthocyanin biosynthesis [J]. *Vegetable Research*, 2025, 5(1):1-14.
- [49] SU Y N, HUANG Y Z, DONG X T, et al. Exogenous methyl jasmonate improves heat tolerance of perennial ryegrass through alteration of osmotic adjustment, antioxidant defense, and expression of jasmonic acid-responsive genes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:664519.
- [50] 罗 浩. 外源茉莉酸甲酯调控发芽玉米籽粒合成类胡萝卜素的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
- [51] ZENG W, MOSTAFA S, LU Z G, et al. Melatonin-mediated abiotic stress tolerance in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:847175.
- [52] PAN Y, XU X S, LI L, et al. Melatonin-mediated development and abiotic stress tolerance in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1100827.
- [53] COLOMBAGE R, SINGH M B, BHALLA P L. Melatonin and abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(8):7447.
- [54] AGHDAM M S, LUO Z S, LI L, et al. Melatonin treatment maintains nutraceutical properties of pomegranate fruits during cold stor-

- age[J]. Food Chemistry, 2020, 303: 125385.
- [55] 周光怡, 刘晓娟, 王 睿, 等. 外源褪黑素对高粱苗期冷害的缓解作用研究[J]. 山东农业科学, 2025, 57(2): 55-63.
- [56] 梁 佳, 胡朝阳, 谢志明, 等. 外源褪黑素缓解甜高粱幼苗干旱胁迫的生理效应[J]. 草业学报, 2023, 32(7): 206-215.
- [57] SUN H L, WANG X Y, GU G F, et al. The PuERF27-PuMYB10-PuGSTF12 module regulates melatonin-induced anthocyanin biosynthesis in pear fruits[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2025, 73(19): 11780-11792.
- [58] CHEN L, TIAN J, WANG S F, et al. Application of melatonin promotes anthocyanin accumulation in crabapple leaves[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 142: 332-341.
- [59] 杨 艳, 肖 斌. 干旱胁迫下外源褪黑素对王族海棠光合作用、ASA-GSH 循环以及激素变化的影响[J]. 河南农业科学, 2024, 53(6): 100-110.
- [60] 蒋朝维, 吴俊杰, 姜 浩, 等. 低温胁迫下烤烟幼苗对喷施外源褪黑素的生理响应[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(21): 62-66.
- [61] LI J W, YANG J, LIANG X, et al. Melatonin-mediated regulation of antioxidant defense enhances the resistance of tea plants (*Camellia sinensis* L.) to lead-induced stress[J]. Plants, 2025, 14(10): 1520.
- [62] LIANG D, SHEN Y Q, NI Z Y, et al. Exogenous melatonin application delays senescence of kiwifruit leaves by regulating the antioxidant capacity and biosynthesis of flavonoids[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 426.
- [63] 张玉萍, 刘威生, 孙绍春, 等. 油菜素内酯在果树上的应用研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(12): 6153-6154, 6157.
- [64] MU D W, FENG N J, ZHENG D F, et al. Physiological mechanism of exogenous brassinolide alleviating salt stress injury in rice seedlings[J]. Scientific Reports, 2022, 12: 20439.
- [65] 靳开川, 何金环. 油菜素内酯在植物抗逆中的作用及信号传导机制综述[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(14): 4-7.
- [66] 陈 晨, 程大伟, 李 兰, 等. 油菜素内酯调控植物耐盐机理研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2024, 26(2): 1-12.
- [67] 刘金隆, 高会玲, 洪立洲, 等. 植物色素在 24-表油菜素内酯调节油菜耐盐性中的作用[J]. 西北植物学报, 2013, 33(1): 90-100.
- [68] 辛正琦, 何会流. 外源 EBR 对 NaCl 胁迫下颠茄幼苗光合色素含量及荧光特性的调节[J]. 内江师范学院学报, 2021, 36(12): 55-60, 75.
- [69] AI Y, CHEN Y L, WANG N, et al. Overexpression of *MtIPT* gene enhanced drought tolerance and delayed leaf senescence of creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.)[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 734.
- [70] TACHIBANA R, YAMAGAMI A, MIYAGI S, et al. BRZ-INSENSITIVE-PALE GREEN 1 is encoded by chlorophyll biosynthesis enzyme gene that functions in the downstream of brassinosteroid signaling[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2022, 86(8): 1041-1048.
- [71] LEE S H, KIM S H, PARK T K, et al. Transcription factors BZR1 and PAP1 cooperate to promote anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* shoots[J]. The Plant Cell, 2024, 36(9): 3654-3673.
- [72] WANG Y C, ZHU Y S, JIANG H Y, et al. The regulatory module MdBZR1-MdCOL6 mediates brassinosteroid- and light-regulated anthocyanin synthesis in apple[J]. New Phytologist, 2023, 238(4): 1516-1533.
- [73] SANG K Q, LI J J, QIAN X J, et al. The APETALA2a/DWARF/BRASSINAZOLE-RESISTANT 1 module contributes to carotenoid synthesis in tomato fruits[J]. The Plant Journal, 2022, 112(5): 1238-1251.
- [74] ZHOU Y Z, CHENG Y X, ZHONG R, et al. Brassinolide and gibberellin promote grape fruit development and quality[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 338: 113619.
- [75] 高金山, 边庆华, 张永忠, 等. 细胞分裂素 CPPU 的研究进展[J]. 农药, 2006, 45(3): 151-154.
- [76] ZHU L H, LIAO Y W, LIN K, et al. Cytokinin promotes anthocyanin biosynthesis via regulating sugar accumulation and MYB113 expression in *Eucalyptus*[J]. Tree Physiology, 2024, 44(1): tpad154.
- [77] 万华方, 卢 东, 梁 颖, 等. 细胞分裂素对甘蓝型油菜种皮色泽形成的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(10): 1900-1907.
- [78] DUAN L J, ZENG Z Y, TANG Y D, et al. New insights into the role of cytokinin in regulating anthocyanin biosynthesis and leaf expansion: an integrated transcriptomic, metabolomic, and physiological analysis of *Hypericum monogynum*[J]. Forests, 2025, 16(3): 521.
- [79] TAN C X, YANG J Y, XUE X Y, et al. MsMYB₆-like as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in *Malus spectabilis*[J]. Plant Signaling & Behavior, 2024, 19(1): 2318509.
- [80] XIAO H, NIE R, ZENG Y, et al. The physiological mechanism of the flower color formation of *Camellia reticulata* 'Tongzhimian'[J]. Ornamental Plant Research, 2025, 5(1): 1-12.
- [81] 罗秀芹, 薛晶晶, 蔡 杰, 等. GA₃ 处理对木薯类胡萝卜素生物合成的影响[J]. 热带作物学报, 2022, 43(2): 346-352.
- [82] CHEN K Q, ZHAO X Y, AN X H, et al. MdHIR proteins repress anthocyanin accumulation by interacting with the MdJAZ2 protein to inhibit its degradation in apples[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 44484.
- [83] MARÍN-DE LA ROSA N, PFEIFFER A, HILL K, et al. Genome wide binding site analysis reveals transcriptional coactivation of cytokinin-responsive genes by DELLA proteins[J]. PLoS Genetics, 2015, 11(7): e1005337.
- [84] UM T, CHOI J, PARK T, et al. Rice microRNA171f/*SCL6* module enhances drought tolerance by regulation of flavonoid biosynthesis genes[J]. Plant Direct, 2022, 6(1): e374.
- [85] 北京大学发现光与赤霉素协同调控植物发育新机制[J]. 食品工业, 2016, 37(9): 57.
- [86] XIONG H B, LU D D, LI Z Y, et al. The DELLA-ABI4-HY5 module integrates light and gibberellin signals to regulate hypocotyl elongation[J]. Plant Communications, 2023, 4(5): 100597.
- [87] ZHENG T, DONG T Y, HAIDER M S, et al. Brassinosteroid

- regulates 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase to promote grape fruit development [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(43):11987-11996.
- [88] CHEN C, WANG L X, LI M Y, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide leaves spraying application on chlorophyll accumulation and gene expression profiles of chlorophyll metabolism in celery[J]. *Horticulturae*, 2023, 9(12):1285.
- [89] SONG R F, HU X Y, LIU W C, et al. ABA functions in low phosphate-induced anthocyanin accumulation through the transcription factor ABI5 in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(2):55.
- [90] WAN Q Q, LU M, JIANG G G, et al. The characterization of OfRGA in regulation of flower size through tuning cell expansion genes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15:1502347.
- [91] ZHANG J H, LI L J, ZHANG Z W, et al. The effect of ethephon on ethylene and chlorophyll in *Zoysia japonica* leaves[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(3):1663.
- [92] FAN Z Q, TAN X L, CHEN J W, et al. BrNAC055, a novel transcriptional activator, regulates leaf senescence in Chinese flowering cabbage by modulating reactive oxygen species production and chlorophyll degradation [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(36):9399-9408.
- [93] LI J, LI J, LUO J H, et al. Brassinosteroid-mediated carotenoid regulation enhances chilling tolerance in pepper[J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1):601.
- [94] AN J P, ZHANG X W, BI S Q, et al. The ERF transcription factor MdERF38 promotes drought stress-induced anthocyanin biosynthesis in apple[J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(3):573-589.
- [95] HAN T Y, WU W L, LI W L. Transcriptome analysis revealed the mechanism by which exogenous ABA increases anthocyanins in blueberry fruit during veraison [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:758215.

(责任编辑:陈海霞)