

# 柑橘果皮的生物活性物质和重要园艺性状

余 歆, 张晓楠, 赵晓春\*

(中国农业科学院/西南大学柑桔研究所, 国家柑桔工程技术中心, 重庆 400712)

**摘 要:** 从柑橘果皮的生物活性物质和果皮相关重要园艺性状两方面综述了近年来的研究进展, 并提出了未来的发展趋势。柑橘果皮富含果胶、精油、类黄酮、类柠檬苦素、类胡萝卜素和香豆素等多种生物活性物质, 具有独特的营养价值, 有维护健康和防治疾病之功效, 是生产和开发功能性食品、保健品及药物的重要原料。柑橘果皮相关的园艺性状决定了果实的外观, 对果实的商品性有重要影响。随着对柑橘 *CCD4b* 和 *Ruby* 等调控果皮颜色的关键基因作用机理的深入研究, 逐步明确了柑橘果皮红色和紫红色的遗传调控机制。柑橘果皮的光滑度、厚度、硬度与剥皮性亦是不可忽视的园艺性状, 这直接影响果实的外观、耐贮运性和食用方便性, 且与粗皮大果和浮皮等生理性病害密切相关, 目前这些性状的分子生理和遗传调控机制研究报道较少。随着人们对柑橘营养以及品质要求的全方面提升, 需要加强对柑橘果皮生物活性物质代谢以及果皮相关园艺性状的分子调控机制的研究。

**关键词:** 柑橘; 果皮; 生物活性物质; 颜色; 光滑度; 厚度; 硬度; 剥皮性

**中图分类号:** S 666

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2021) 04-0825-12

## Bioactive Compounds in Citrus Peel and Peel-related Important Horticultural Traits

YU Xin, ZHANG Xiaonan, and ZHAO Xiaochun\*

(Citrus Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Southwest University, National Citrus Engineering Research Center, Chongqing 400712, China)

**Abstract:** From the bioactive compounds in citrus peel and peel-related important horticultural traits, this article reviewed the recent study advances and proposed the future perspective. Various bioactive compounds are abundant in citrus peel, including pectin, essential oil, flavonoids, limonoids, carotenoids and coumarins, which confer the characteristic nutrient trait of citrus. Due to pleiotropic functions of these bioactive compounds in the health maintenance and disease prevention/treatment, citrus peel is the promising material ideally for the production and development of functional food, natural health products and drugs. The peel-related horticultural traits are critical to the commercial value of citrus fruits. As some key genes such as *CCD4b* and *Ruby* were recently unraveled in the regulation of peel colour, great knowledge has been achieved about the molecular mechanism of the development of the red and purplish-red citrus peel. Peel roughness, thickness, firmness and peelability are also important traits, which

**收稿日期:** 2020 - 11 - 16; **修回日期:** 2021 - 01 - 25

**基金项目:** 西南大学博士/引进人才计划基金项目 (SWU117038); 重庆市基础研究与前沿探索项目 (cstc2018jcyjAX0400); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-26); 西南大学双一流学科建设项目

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhaoxiaochun@cric.cn)

directly affect the external quality, tolerance to storage/transportation and convenience of raw eating, and closely related to some physiological disorders such as rough fruits and puffing. However, only modest progress has so far been made in the physiological and molecular mechanism underlying these traits. With the higher demand for the overall nutrient and quality of citrus fruit, more efforts should be invested in the genetic regulation for the metabolism of the bioactive compounds in citrus peel and peel-related horticultural traits.

**Keywords:** citrus; peel; bioactive compound; colour; roughness; thickness; firmness; peelability

柑橘是中国和世界第一大水果。根据国家统计局的数据显示, 2018 年中国柑橘总产量为 4 138.14 万 t; 据联合国粮农组织的统计公告, 2017 年全球柑橘总产量为 1.47 亿 t。果皮是柑橘果实的重要组成部分, 占果实总质量的 25%~40%。柑橘果皮富含多种生物活性物质, 如果胶(pectin)、精油(essential oil)、类黄酮(flavonoids)、类柠檬苦素(limonoids)、类胡萝卜素(carotenoids)和香豆素(coumarins)等, 形成独特的营养品质特征, 具有维护健康、防治疾病的功能, 被广泛应用于食品、医药、环境、日化、能源等领域。柑橘果皮相关的性状(颜色、厚度、光滑度、硬度和剥皮性等)在很大程度上决定着果实的外观和耐贮运性。本文概述柑橘果皮中的重要生物活性物质, 阐述近年来果皮相关的园艺性状研究现状, 并提出未来的研究发展方向。

## 1 柑橘果皮中的重要生物活性物质

### 1.1 果胶

果胶是具有复杂结构的多糖。在植物中, 由半乳糖醛酸单体构成的线性同型半乳糖醛酸聚糖(homogalacturonan, HG)是主要的果胶成分, 具有侧链结构的鼠李半乳糖醛酸聚糖 I (RG I) 和鼠李半乳糖醛酸聚糖 II (RG II) 也是重要的果胶组成。果胶具有抗氧化、抗炎、抗肿瘤、降血脂、降血糖、增加免疫力和吸附重金属等多重功能(陈凯莉 等, 2017; Naqash et al., 2017; Lara-Espinoza et al., 2018)。柑橘果皮中含有极为丰富的果胶, 以现有的提取方法通常能达到 20%以上的产出率, 全球 85.5%的工业果胶都是从柑橘果皮中提取到的(Ciriminna et al., 2015)。柑橘白皮层中的果胶含量高于黄皮层, 例如, 以 3 种泰国柚子为材料的测试分析表明, 水溶性果胶在白皮层和黄皮层中的含量分别为 8.30%~14.44%和 5.18%~9.55%; 草酸溶解性果胶在白皮层和黄皮层中含量分别为 5.66%~10.77%和 2.87%~7.86%(Chaidedgumjorn et al., 2009)。不同种类柑橘果皮的果胶含量有所不同。柚子皮中的果胶含量较高, 约是柠檬、四季橘和默科特橘的 1.5 倍, 柳橙、椪柑和蕉柑的 2 倍(Wang et al., 2008)。

### 1.2 精油

柑橘黄皮层的油胞组织中含有精油, 主要是低沸点的挥发性物质。精油形成柑橘特有的芬芳气味, 并有抗氧化、杀虫、抑菌、抗肿瘤、降血压等多种功效(Navarra et al., 2015; Dosoky & Setzer, 2018)。柑橘精油产量约占世界植物精油产量的 1/3, 是日化、食品以及制药等产业的重要原料。其果皮中的精油含量丰富, 通常提取率能达到 1%~4%, 因品种和提取方法不同, 有提取率低至 0.11%的大翼橙(Manuranjan et al., 2019)和高达 8.08%的粗柠檬(Jalgaonkar et al., 2013)。目前已发现柑橘果皮精油中有 763 种挥发性和半挥发性物质, 其中 49 种物质在橘、橙、柚、柠檬、酸橙、香橙

等 10 类常见柑橘的果皮中普遍存在 (Gonzalez-Mas et al., 2019)。柑橘精油 90% 的主要成分是单萜, 剩余为倍半萜以及各种氧化化合物 (醇类、醛类、酯类、酮类和酚类)。单萜又以柠檬烯 (limonene) 为主, 其含量一般占总精油的 60% 以上, 有的甚至可高达 90% (Jing et al., 2015), 但柠檬果皮中的柠檬烯含量较低, 仅占 38.9% (Fouad & da Camara, 2017)。不同种类柑橘果皮中的精油成分和含量有其自身特点, Gonzalez-Mas 等 (2019) 对 10 类常见柑橘果皮的精油成分和化学组成特征有较详细的综述。

### 1.3 类黄酮

类黄酮是以黄酮 (flavone) 为母核的多酚化合物 (解林峰 等, 2019)。根据其结构特点, 类黄酮可进一步分为黄酮、黄酮醇 (flavonol)、黄烷酮 (flavanone)、异黄酮 (isoflavone)、花青素 (anthocyanin)、查耳酮 (chalcone) 等。其中花青素主要存在于血橙中, 是血橙类果实显暗红色或紫色的主要原因。柑橘类黄酮有抗氧化、抗炎、抑菌、抗病毒、抗过敏、保护神经系统、预防动脉粥样硬化、抗肿瘤等多种功效 (宣以巍 等, 2008; 陈嘉景 等, 2016; Sharma et al., 2019; Barreca et al., 2020; Zhao et al., 2020)。值得注意的是, 最近有医药研究者通过计算机模拟筛选到柑橘果皮中富含的橙皮苷 (hesperidin) 和新橙皮苷 (neohesperidin) 为冠状病毒 SARS-CoV-2 的蛋白酶 3Clpro 和 PLpro 的抑制剂, 它们还能靶向到病毒 spike 蛋白与人体 ACE2 受体蛋白的结合界面 (Wu et al., 2020), 这一研究成果说明柑橘果皮具有预防或治疗新型冠状病毒肺炎的潜力。柑橘果皮中类黄酮含量丰富, 其含量可高达几十至上百毫克 (每克干质量) (Wang et al., 2008; Zhang et al., 2014)。柑橘果皮中的类黄酮种类繁多, Wang 等 (2019) 以大红袍红橘、不知火、甜橙、宜昌橙及柚子的果皮为试材, 总共检测到 254 种类黄酮, 包括 147 种黄酮、39 种黄酮醇、21 种黄烷酮、24 种花青素和 8 种异黄酮。黄皮层中的类黄酮种类比白皮层多, 例如在瓯柑中, 橙皮苷、川皮素 (nobiletin)、橘皮素 (tangeretin)、5-脱甲基川皮素 (5-demethylnobiletin) 仅在黄皮层中存在 (Zhang et al., 2014)。

### 1.4 类柠檬苦素

类柠檬苦素是一类高度氧化的含有呋喃环的三萜类化合物, 主要存在于芸香科和楝科植物中。类柠檬苦素具有抗炎、镇痛、抗氧化、抑菌、抗癌、降胆固醇、抗疟疾、抑制人类免疫缺陷病毒复制、控制肥胖等多种功能 (夏菠 等, 2012; 朱春华 等, 2015; 张贝 等, 2017; Arora et al., 2018)。在植物中类柠檬苦素以苷元和糖苷两种形式存在。柑橘中主要的类柠檬苦素有柠檬苦素 (limonin)、诺米林 (nomilin)、脱乙酰诺米林 (deacetylnomilin)、黄柏酮 (obacunone)、柠檬苦素酸 (limonexic acid)、异柠檬苦素酸 (isolimonexic acid)、枸橼苦素 (citrusin)、宜昌素 (ichangensin) 等 (Gualdani et al., 2016)。近年来, Baba 等 (2016) 在温州蜜柑果皮中分离鉴定到一种名为 kihadanin B 的类柠檬苦素, 具有抑制动物脂肪生成的作用。Kikuchi 等 (2017) 在温州蜜柑果皮中又鉴定出 5 种新型类柠檬苦素, 其中 21,23-dihydro-23-methoxy-21-oxonomilin 是一种有潜力的抗炎物质。在柑橘中, 果皮中类柠檬苦素的含量高于汁胞, 但低于种子 (曾凡坤 等, 2003; Wang et al., 2016)。类柠檬苦素在黄皮层中的含量可能高于白皮层。在对 12 个柚品种的调查中, 除金兰柚和红河柚外, 缅甸柚、广西沙田柚、坪山柚等 10 个品种的黄皮层中诺米林含量明显高于白皮层 (Wang et al., 2016)。

### 1.5 类胡萝卜素

类胡萝卜素属于四萜类化合物, 由 8 个异戊二烯基本单位首尾相连而成 (张印 等, 2020)。类胡萝卜素是维生素 A 的主要前体, 具有抗氧化、抗肿瘤、预防心血管疾病、降血脂、预防骨质疏松

症及增强机体免疫力等多种功能(田明 等, 2015; Milani et al., 2017; Eggersdorfer & Wyss, 2018)。柑橘的果皮比果肉含有更多的类胡萝卜素, 为果肉的 2.5 ~ 15.0 倍(陶俊 等, 2003a), 在宫内伊予柑果皮中可占整果实含量的 83.62% (王伟杰 等, 2006)。柑橘果皮中的主要类胡萝卜素有叶黄素(lutein)、 $\beta$ -隐黄质( $\beta$ -cryptoxanthin)、玉米黄质(zeaxanthin)、9Z-紫黄质(9Z-violaxanthin)和 $\beta$ -柠乌素( $\beta$ -citraurin)等, 而 $\beta$ -胡萝卜素( $\beta$ -carotene)和 $\alpha$ -胡萝卜素( $\alpha$ -carotene)含量极低(陶俊 等, 2003a, 2003b; 王伟杰 等, 2006; Agocs et al., 2007; Zhu et al., 2020), 但也有报道认为橘和甜橙果皮中含有较高含量的 $\beta$ -胡萝卜素(Wang et al., 2008)。不同类型柑橘的果皮总类胡萝卜素的含量存在差异, 宽皮柑橘果皮中的总类胡萝卜素含量最高, 其次为金柑、杂柑、酸橙、甜橙等, 柠檬较低、柚类最低(陶俊 等, 2003a; Wang et al., 2008)。同一类型不同品种的柑橘果皮类胡萝卜素组成和含量也有差异, 例如蟹橙果皮中的 $\beta$ -隐黄质含量较高, 约为同属酸橙类的代表的 8 倍(陶俊 等, 2003a)。

## 1.6 香豆素

香豆素是一类具有苯并- $\alpha$ -吡喃酮(benzo- $\alpha$ -pyrone)母核的肉桂酸(cinnamate)衍生物, 其母核上的异戊烯基可与相邻的酚羟基环化形成呋喃或吡喃环, 这类香豆素称为呋喃香豆素(furocoumarin)或吡喃香豆素类(pyrancoumarin)。香豆素具有芳香气味, 广泛存在于多种植物中。香豆素有抗癌、降脂、抗病毒、抗氧化和抗炎的功能, 具有良好的保健和医药开发前景(Kaur et al., 2015; Detsi et al., 2017; Tejada et al., 2017)。近年来, 人们从多种柑橘中至少分离到 57 种香豆素, 主要是简单香豆素和呋喃香豆素(苕美燕 等, 2018)。不同柑橘果皮的香豆素类物质的种类和含量各异。Dugrand 等(2013)对多品种柑橘进行了比较分析, 克里曼丁和甜橙的果皮中香豆素类物质含量极低; 柠檬果皮中含量相对较高的为柠美内酯(limettin)、白当归脑(byakangelicol)、氧化前胡内酯(oxypeucedanin)、8-香叶草氧基补骨脂素(8-geranyloxypsoralen)和佛手柑素(bergamottin); 葡萄柚皮中以环氧橙皮油素(epoxyaurapten)和葡萄内酯(aurapten)为主; 柚子果皮中的环氧橙皮油素、葡萄内酯、6',7'-二羟基佛手柑素(6',7'-dihydroxybergamottin)和环氧佛手柑素(epoxybergamottin)含量较高; 巴柑椪果皮中的伞形酮(umbelliferone)、佛手内酯(bergapten)和佛手柑素含量很高。

## 2 柑橘果皮相关的园艺性状

### 2.1 颜色

果皮颜色是重要的外观品质性状, 决定着消费者视觉和美学感受, 直接影响果实的商品性。柑橘果皮有多种颜色, 多数为黄色、橙色、橙红色或红色; 莱檬和一些早熟橘类品种为绿色; 着色充分的血橙为暗红色或紫红色; 一些葡萄柚品种为粉红色; 在澳大利亚市场上最近还出现了少见的棕色甜橙。在其他品质相同情况下, 中国消费者一般更偏好较艳丽的橙红色、红色或紫红色柑橘。

果皮颜色是由叶绿素、类胡萝卜素和花青素 3 类色素的含量和比例决定的。除了少数绿色果皮品种之外, 当柑橘果实进入转色期时, 果皮中的叶绿素含量下降引发褪绿, 并随着一些类胡萝卜素的积累而逐渐形成品种固有果皮颜色。对于血橙, 其特有的暗红或紫红色是在果实成熟后期由花青素的积累引起的(Lo Piero, 2015)。植物叶绿素、类胡萝卜素和花青素的合成和代谢途径都已经比较清楚, 园艺学家对柑橘果皮颜色形成的生理和分子机理以及激素、光照、温度、营养等因素的复

杂调控网络也有较深入的认识 (Rodrigo et al., 2013a)。由于市场对艳丽的红色或紫红色柑橘的偏好, 使得红色或紫红色果皮的形成和调控机制成为了研究热点,  $\beta$ -柠乌素和  $\beta$ -citraurinene 是引起柑橘 (除血橙) 呈红色的主要色素。 $\beta$ -柠乌素是由类胡萝卜素裂解双氧酶 (carotenoid cleavage dioxygenase 4, CCD4) 将  $\beta$ -隐黄质或玉米黄质裂解而成的 (Ma et al., 2013; Rodrigo et al., 2013b),  $\beta$ -citraurinene 则是  $\beta$ -柠乌素非酶促还原反应的产物。在以红橘 (红色果皮) 和枳 (黄色果皮) 为亲本的杂交后代群体中, 具有红色果皮的个体都含有较高水平的  $\beta$ -柠乌素和  $\beta$ -citraurinene, 这与位于启动子区的 MITE 转座子中的两个 A/G 单核苷酸多态性引起 *CCD4b* 的转录水平变化有关, 这一机制很可能是柑橘在驯化和人工选择过程中形成红色果皮性状的重要原因 (Zheng et al., 2019)。最近, Luan 等 (2020) 报道了 1 种红色果皮的胡柚突变体, 其表型正是由高水平的 *CCD4b1* 表达促进  $\beta$ -柠乌素积累而引起的。

花青素是一种使血橙果皮和果肉呈现红色和紫红色的类黄酮。在对柑橘血橙花青素的调节机制研究中, 当前人们关注一类被称为 Ruby 的 MYB 转录因子。MYB 是植物类黄酮生物合成的关键调节因子 MYB-bHLH-WD40 (MBW) 复合体的组分 (Xu et al., 2015)。*Ruby1* 在血橙的果皮和果肉中高水平表达, 但在普通甜橙中不表达。在 1 个以克里曼丁和血橙为亲本的杂交后代群体中, *Ruby1* 的表达量与果实花青素含量呈高度正相关; 过表达 *Ruby1* 的转基因烟草含有高水平的花青素并呈现红紫色, 这些结果表明 *Ruby1* 是血橙花青素积累并显紫红色的关键基因 (Butelli et al., 2012)。血橙 *Ruby1* 的高水平表达是由位于该基因启动子区的反转座子 *Tcs1* 介导的转录激活引起的, 且低温和光照能促进该转录激活能力 (Butelli et al., 2012; Huang et al., 2019)。这一发现揭示了血橙着色受低温和光照正向调节的分子机制。Huang 等 (2018) 又分离到 *Ruby2*, 在基因组中位于 *Ruby1* 的旁邻, 也编码 1 个 MYB 转录因子。野生紫皮柚子的 *Ruby2* 缺少第 1 个 R2 和第 3 个 R3 螺旋区域而呈截断形式的 *CgRuby2*<sup>Short</sup>, 其可与 bHLH 转录因子结合, 但无转录激活作用, 从而竞争性抑制了 *Ruby1* 与 bHLH 的结合, 进而抑制花青素的生物合成。紫皮柚子果实在转色前, *CgRuby2*<sup>Short</sup> 表达量较高而 *Ruby1* 表达量较低, 花青素含量低; 进入转色期后, *Ruby1* 表达升高而 *CgRuby2*<sup>Short</sup> 表达降低, 花青素含量增加。*Ruby1*-*Ruby2* 协同调控花青素合成的机制可能是柑橘类植物特有的调控方式, 因为在柑橘近缘属植物酒饼簕的果皮中, *Ruby2* 只以全长形式存在, *Ruby1* 和 *Ruby2* 都可与 bHLH 结合形成 MBW 复合物而激活花青素的生物合成 (Huang et al., 2018)。

## 2.2 光滑度和厚度

消费者偏好皮薄光滑的果实, 但这样的果实通常不耐贮运。此外, 果皮光滑度和厚度还与柑橘的粗皮大果、皱皮和裂果等生理性病害关系密切。粗皮大果的主要症状是果皮粗糙和肥厚, 果肉不化渣, 风味偏淡, 商品性下降甚至丧失。施肥和生长调节剂使用不当易造成粗皮大果, 外围果和直立果较易形成粗皮大果, 高叶/果比时发生粗皮大果的可能性也较大 (Kubo et al., 1996; Kubo & Hiratsuka, 1998, 2000; 刘芳, 2012)。生态环境也是产生粗皮大果的因素, 例如在干热的云南地区比在温润的川渝地区更易产生粗皮大果。皱皮和裂果也是常见的生理性病害, 严重影响柑橘果实的商品价值。皱皮主要发生于果实成熟期, 表现为果面形成随机凹陷沟槽而不平整。皱皮的发生可能与果皮中的果胶 (陈杰忠 等, 2005)、多胺 (Hussain & Singh, 2015) 以及生长素和赤霉素的水平有关 (Li et al., 2016)。裂果则与果皮厚度有关, 有报道认为果皮薄、粗糙的柠檬更易裂果 (Kaur et al., 2019)。在果实膨大后期, 柑橘果皮厚度会略有下降, 多数裂果就发生在这一发育时期 (马小焕 等, 2011; 赖呈纯 等, 2019)。

解剖学结构和相关生理变化是当前果皮光滑度研究的主要内容, 相关研究多以粗皮大果为材料。

粗皮大果的果皮呈现细胞体积大、密度小、层数多、排列杂乱稀疏、细胞间隙大、维管数量多等特点 (Lu et al., 2017)。较早的解剖学观察表明粗皮大果果皮的油胞密度和体积平均值与正常果差别并不大, 但前者油胞体积大小的差异度大 (Kubo & Hiratsuka, 1999); 后有学者观察到两者仅在幼果期无明显区别, 但对于成熟果, 粗皮大果果皮的油胞要显著大于正常果 (刘芳, 2012)。Lu 等 (2017) 通过扫描电子显微镜进一步观察到粗皮大果中的油胞体积变大, 形状不规则, 且具有更粗糙的内壁。除此之外, 粗皮大果的果皮中代谢物质也发生了明显的变化, 包括镁元素积累显著增多——这可能与叶绿素降解的延缓有关; 氨基酸及其衍生物增多, 其中以瓜氨酸、 $\beta$ -高丝氨酸和谷氨酰胺最为显著; 可溶性糖含量降低; 淀粉含量早期增加但后期急剧下降 (Lu et al., 2017)。光滑度与果皮蜡质也有关。Liu 等 (2012) 报道了 1 个纽荷尔脐橙的芽变品种, 其果皮比普通纽荷尔脐橙光滑, 同时发现果皮上的蜡质晶体覆盖变少, 蜡质含量明显降低, 尤其醛类和烷类分别下降了 96.4% 和 81.9%。因此, 果面蜡质中的醛类和烷类很可能参与了果皮蜡质晶体的形成, 进而决定果面光滑度。

尽管很多与柑橘品种资源和果实品质相关的报道都会涉及到果皮厚度, 但较少有对果皮厚度性状的系统研究。Goldenberg 等 (2014) 的报道涉及 46 种宽皮柑橘在以色列地区的品质性状, 其中包括这些品种的黄皮层、白皮层和总果皮厚度数据, 并发现总果皮厚度与白皮层和黄皮层厚度均呈显著正相关。

目前, 对柑橘果皮光滑度和厚度的分子调控机制尚不完全清楚。Lu 等 (2017) 通过对粗皮大果的转录组学分析, 发现在果实发育早期 (花后 30 d) 果皮中有 243 个与激素信号相关的差异表达基因, 其中 49 个差异表达基因与赤霉素信号途径有关, 包括 19 个 *GID*、14 个 *DELLA* 和 16 个转录因子; 且外源赤霉素、生长素、细胞分裂素单独或混合处理果实都能不同程度地增加果皮厚度, 其中赤霉素的效果强于生长素和细胞分裂素, 但弱于 3 种激素混合处理。这些结果说明以赤霉素信号为主的多种激素信号途径参与了粗皮大果的发生。鉴于果皮光滑度和厚度变化是粗皮大果的主要症状, 这些激素信号可能调控了果皮光滑度和厚度性状形成。

### 2.3 硬度和剥皮性

果皮的硬度和剥皮性是力学相关的两个重要柑橘果实性状。一方面, 它们直接决定着柑橘食用的方便性, 果皮松软、容易剥皮的柑橘品种越来越受到消费者的青睐; 但另一方面, 果皮过于松软, 其耐贮运性较差, 从而影响商品性。在这一问题上, 消费者和生产经营者的要求往往有较大差别。在其他品质性状相同的情况下, 果皮紧实且易剥皮的柑橘品种具有更大的市场优势。近年来, 沃柑在中国市场上表现出色, 与适当的果皮硬度和剥皮性不无关系。此外, 果皮剥皮性还与浮皮现象密切相关。浮皮常发生于宽皮柑橘果实成熟后期和贮藏期, 表现为白皮层与囊瓣膜之间产生空隙, 两者分离, 果皮浮起, 并往往伴随着果实枯水和粒化, 轻者降低果实的耐贮运性, 重者则完全失去商品性 (张世怡 等, 2016)。

关于柑橘果皮硬度的评价, 目前通常是通过对整果或果皮进行穿透测试, 以果皮在特定探针穿透过程中产生的最大抵抗力计为果皮硬度, 有时也称为果实硬度。果皮硬度是果实的品种特征, 同时也和果实成熟度有关; 在采后, 果皮硬度常被认为是一种能反映果实生理状态的指标, 并被用于评估采后处理和贮藏方式的效果。关于柑橘剥皮性的评价, 当前主要依赖于人工主观判断。利用这样的方法, Goldenberg 等 (2014) 对以色列地区的 46 种宽皮柑橘的剥皮性做了评价和分级, 其中 5 种温州蜜柑非常容易剥皮, 2 种地中海橘和王柑比较容易剥皮, 2 种克里曼丁剥皮性中等, 5 种橘橙和 2 种橘柚相对难剥皮, 其他 30 种橘类的剥皮性差异度比较大, 从非常容易到非常难剥皮都有分布。这些调查数据表明柑橘的剥皮性具有遗传多样性。然而, 这种评价方式的主观性较强, 也具有模糊

性和相对性。测定白皮层与囊壁分离时产生的粘力值可以客观精确地评估剥皮性。质构仪能够测量物体的粘合力, 但目前仅有少数应用于食品领域的研究报道。陈红等 (2017) 利用质构仪测定温州蜜柑果皮与囊壁的粘合力, 发现从顶端往中部的轴向剥皮方式比其他剥皮方式更省力。

当前, 有关柑橘果皮硬度的生理研究主要针对细胞壁多糖。在番茄等模式植物的果实中, 细胞壁多糖对果实软化作用的生理基础已较为清楚, 即细胞壁多糖的解聚、主链和侧链裂解、甲酯化、水溶性增加等复杂变化导致细胞壁结构的瓦解、细胞分离、软化和溶胀 (Brummell, 2006; 张鹏龙等, 2010; Pose et al., 2019)。在柑橘中, 成熟的八朔柑果皮比温州蜜柑更硬, 黄皮层中的果胶和纤维素含量也更高 (Muramatsu et al., 1999)。Shi 等 (2019) 报道了水杨酸和壳聚糖共聚物处理对采后葡萄柚的影响, 与对照相比, 共聚物处理使果实表现出更低的硬度, 同时伴随着较低的果胶甲酯酶 (pectinesterase)、多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase)、 $\alpha$ -L-阿拉伯呋喃糖苷酶 ( $\alpha$ -L-arabinofuranosidase) 和  $\beta$ -半乳糖苷酶 ( $\beta$ -galactosidase) 的活性; 该研究还发现葡萄柚的果实硬度与可溶性果胶的含量显著负相关, 与细胞壁多糖中溶于碳酸钠的组分以及溶于高浓度氢氧化钾的组分的含量显著正相关。除此之外, 也有研究关注到植物激素调控柑橘果皮硬度, 已知外源赤霉素、水杨酸和茉莉酸等处理均能有效提高果皮硬度 (Valero et al., 1998; Ahmad et al., 2013; Sato & Ikoma, 2017), 但没有相关激素信号转导和基因表达变化的报道。目前尚缺乏柑橘果皮硬度的分子水平上的调控机制研究。

目前也没有关于柑橘剥皮性的分子生理和遗传调控的研究报道, 但有一些与浮皮相关的分子生理变化的报道。脱落酸和乙烯可促进浮皮的发生 (Maotani et al., 1983; Kawase et al., 1985), 而赤霉素和茉莉酸处理可减少浮皮发生 (Kuraoka et al., 1977; Garcialuis et al., 1985; Sato et al., 2015); 浮皮的形成也与多聚半乳糖醛酸酶、果胶甲酯酶和羧甲基纤维素酶 (carboxymethyl cellulase) 等细胞壁多糖代谢相关酶活力增加有关 (张秋明 等, 2001)。转录组学分析进一步揭示了浮皮与赤霉素和细胞分裂素信号、能量 (糖酵解、三羧酸循环、线粒体电子传递、磷酸戊糖途径)、脂肪酸和甘油酯等基础代谢相关的基因表达发生变化有关 (Ibanez et al., 2014; Martinelli et al., 2015)。代谢组学分析发现了浮皮果黄皮层中的代谢物与正常果无明显差别, 而在白皮层中, 成熟浮皮果有肌醇半乳糖苷 (galactinol)、棉子糖 (raffinose) 和葡萄糖-1-磷酸 (glucose-1-phosphate) 等 28 种代谢物含量高于正常果, 有柠檬酸 (citric acid)、丙氨酸 (alanine)、 $\gamma$ -氨基丁酸 ( $\gamma$ -aminobutyric acid) 等 10 种代谢物含量低于正常果, 其中柠檬酸在浮皮果未成熟时就开始下降, 可作为浮皮果早期鉴定的指标 (Ibanez et al., 2014)。这些组学数据描述了浮皮发生过程中基因表达和代谢物的总体变化情况, 有助于今后揭示柑橘剥皮性的遗传调节机制。此外, Minamikawa 等 (2017) 利用全基因组关联分析发现了胼胝质合成酶基因 (*Ciclev10018456m.g*) 与柑橘的剥皮性有关, 但未做后续验证和功能分析, 胼胝质合成酶以及胼胝质与剥皮性的关系仍不清楚。

### 3 前景展望

柑橘果皮富含的多种生物活性物质, 对维护人体健康、预防和治疗疾病有着重要作用; 果皮相关的园艺性状直接决定果实的外观和贮运品质。颜色体现了果实的外观美感; 光滑度和厚度直接影响果实的感观, 影响贮运, 并与粗皮大果、皱皮和裂果等生理性病害有关, 硬度和剥皮性则与果实贮运品质和食用方便性紧密相关, 也与浮皮症状有关。柑橘果皮对果实品质和商品性有多方面的重要影响。

营养与健康是人类的永恒主题。柑橘产量很高,大量用于榨汁等加工,其果皮富含各种生物活性物质,是开发功能性食品和药物的理想原材料。未来有关果皮生物活性物质的研究重点应包括以下几个方面:(1)对中国丰富的柑橘种质资源(尤其是特有资源)进行系统性评价,建立柑橘类果实的果皮生物活性物质的完整指纹图谱和数据库,这将为品种选育、功能性产品加工利用提供基础数据和材料。(2)进一步开展遗传调控机制研究,重点挖掘与生物活性物质相关的特异关键基因和调控因子,尤其关注具有柑橘特殊性的生物活性物质(如精油、类柠檬苦素)的生物代谢和调节途径。(3)对柑橘果皮生物活性物质分离、提取、测定和加工技术的改良与创新。(4)相关的健康与疾病防治的临床试验和机理研究。

随着社会经济的发展、柑橘生产规模的扩大和商品化程度的提高,生产者和消费者对柑橘的品质要求都将会不断提升,和果皮相关园艺性状的研究会越来越重要。近年来人们对红色和紫红色果皮的调控机制研究取得了令人瞩目的进展,今后可从发育生物学和环境生物学的角度进一步完善果实转色的调控网络,利用已知的关键基因选育果皮艳丽的优良新品种(尤其是早熟品种)。目前人们对柑橘果皮的光滑度、厚度、硬度和剥皮性的遗传调控机制认识仍比较初浅。未来需在充分认识其解剖学和生理学基础上,利用现有的或人工创新的柑橘种质资源为材料,以基因组、转录组、蛋白组、代谢组、全基因关联分析等为手段,揭示光滑度、厚度、硬度和剥皮性的遗传调控机制,挖掘关键基因、逐步阐明生物途径和调控网络,为克服粗皮大果、浮皮等生理性病害,选育外观品质优良、食用方便、耐贮运的柑橘品种奠定理论基础。

## References

- Agocs A, Nagy V, Szabo Z, Mark L, Ohmacht R, Deli J. 2007. Comparative study on the carotenoid composition of the peel and the pulp of different citrus species. *Innovative Food Science and Emerging Technologies*, 8 (3): 390 – 394.
- Ahmad S, Singh Z, Khan AS, Iqbal Z. 2013. Pre-harvest application of salicylic acid maintain the rind textural properties and reduce fruit rot and chilling injury of sweet orange during cold storage. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 50 (4): 559 – 569.
- Arora S, Mohanpuria P, Sidhu G S. 2018. Citrus limonoids: mechanism, function and its metabolic engineering for human health. *Fruits*, 73 (3): 158 – 173.
- Baba S, Ueno Y, Kikuchi T, Tanaka R, Fujimori K. 2016. A limonoid Kihadanin B from immature *Citrus unshiu* peels suppresses adipogenesis through repression of the Akt-FOXO1-PPAR gamma axis in adipocytes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64 (51): 9607 – 9615.
- Barreca D, Mandalari G, Calderaro A, Smeriglio A, Trombetta D, Felice M R, Gattuso G. 2020. Citrus flavones: an update on sources, biological functions, and health promoting properties. *Plants (Basel)*, 9 (3): 288.
- Brummell D A. 2006. Cell wall disassembly in ripening fruit. *Functional Plant Biology*, 33 (2): 103 – 119.
- Butelli E, Licciardello C, Zhang Y, Liu J, Mackay S, Bailey P, Reforgiato-Recupero G, Martin C. 2012. Retrotransposons control fruit-specific, cold-dependent accumulation of anthocyanins in blood oranges. *Plant Cell*, 24 (3): 1242 – 1255.
- Chaidedgumjorn A, Sotanaphun U, Kitcharoen N, Asavapichayont P, Satiraphan M, Sriamornsak P. 2009. Pectins from *Citrus maxima*. *Pharmaceutical Biology*, 47 (6): 521 – 526.
- Chang Mei-yan, Feng Shan, Wang Ting-ting, Yang Qing-yue, Li Tao. 2018. Progresses on chemical constituents of coumarins in medicinal citrus. *Chemical Industry Management*, (11): 9 – 10. (in Chinese)
- 茆美燕, 冯 杉, 王婷婷, 杨青月, 李 涛. 2018. 柑橘属药用植物香豆素类化学成分研究进展. *化工管理*, (11): 9 – 10.
- Chen Hong, Xu Xiang-zhou, Yin Yi-jun, Pan Hai-bing, Bao Xiu-lan, Li Shan-jun, Xu Qin-chao. 2017. Experimental study on mechanical properties and peel separation characteristics of *Citrus reticulata* blanco with peel clamped moving. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 33 (14): 25 – 31. (in Chinese)
- 陈 红, 徐翔宙, 尹伊君, 潘海兵, 鲍秀兰, 李善军, 徐勤超. 2017. 宽皮柑橘移动夹持剥皮力学特性与果皮分离特性试验研究. *农业工程学报*, 33 (14): 25 – 31.
- Chen Jia-jing, Peng Zhao-xin, Shi Mei-yan, Xu Juan. 2016. Advances in on flavonoid composition and metabolism in citrus. *Acta Horticulturae*



- Sinica, 43 (2): 384 – 400. (in Chinese)
- 陈嘉景, 彭昭欣, 石梅艳, 徐 娟. 2016. 柑橘中类黄酮的组成与代谢研究进展. 园艺学报, 43 (2): 384 – 400.
- Chen Jie-zhong, Ye Zi-xing, Zhou Bi-yan, Xu Chun-xiang, Li Juan. 2005. Effects of pectins and pectinesterase activity on creasing fruit formation in orange (*Citrus sinensis* Osbeck). Acta Horticulturae Sinica, 32 (2): 202 – 206. (in Chinese)
- 陈杰忠, 叶自行, 周碧燕, 徐春香, 李 娟. 2005. 柑橘果皮果胶及其酶活性对皱皮果形成的影响. 园艺学报, 32 (2): 202 – 206.
- Chen Kaili, Xu Ke, Zhang Xiancong, Wang Yanan, Wang Zhihui, Wang Xun. 2017. Advances in genes information involved in pectin metabolism in fruit. Acta Horticulturae Sinica, 44 (10): 2008 – 2014. (in Chinese)
- 陈凯莉, 许 轲, 张贤聪, 王亚楠, 汪志辉, 王 迅. 2017. 果实中果胶代谢相关酶基因的研究进展. 园艺学报, 44 (10): 2008 – 2014.
- Ciriminna R, Chavarria-Hernandez N, Hernandez AIR, Pagliaro M. 2015. Pectin: a new perspective from the biorefinery standpoint. Biofuels, Bioproducts and Biorefining, 9 (4): 368 – 377.
- Detsi A, Kontogiorgis C, Hadjipavlou-Litina D. 2017. Coumarin derivatives: an updated patent review (2015 – 2016). Expert Opinion on Therapeutic Patents, 27 (11): 1201 – 1226.
- Dosoky N S, Setzer W N. 2018. Biological activities and safety of *Citrus* spp. essential oils. International Journal of Molecular Sciences, 19 (7): 1966.
- Dugrand A, Olry A, Duval T, Hehn A, Froelicher Y, Bourgaud F. 2013. Coumarin and furanocoumarin quantitation in citrus peel via ultraperformance liquid chromatography coupled with mass spectrometry (UPLC – MS). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 61 (45): 10677 – 10684.
- Eggersdorfer M, Wyss A. 2018. Carotenoids in human nutrition and health. Archives of Biochemistry and Biophysics, 652: 18 – 26.
- Fouad H A, da Camara C A G. 2017. Chemical composition and bioactivity of peel oils from *Citrus aurantiifolia* and *Citrus reticulata* and enantiomers of their major constituent against *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae). Journal of Stored Products Research, 73: 30 – 36.
- Garcialuis A, Agusti M, Almela V, Romero E, Guardiola J L. 1985. Effect of gibberellic-acid on ripening and peel puffing in Satsuma mandarin. Scientia Horticulturae, 27: 75 – 86.
- Goldenberg L, Yaniv Y, Kaplunov T, Doron-Faigenboim A, Porat R, Carmi N. 2014. Genetic diversity among mandarins in fruit-quality traits. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 62 (21): 4938 – 4946.
- Gonzalez-Mas M C, Rambla J L, Lopez-Gresa M P, Blazquez M A, Granell A. 2019. Volatile compounds in citrus essential oils: a comprehensive review. Frontiers in Plant Science, 10: 12.
- Gualdani R, Cavalluzzi M M, Lentini G, Habtemariam S. 2016. The chemistry and pharmacology of citrus limonoids. Molecules, 21 (11): 1530.
- Huang D, Wang X, Tang Z, Yuan Y, Xu Y, He J, Jiang X, Peng SA, Li L, Butelli E, Deng X, Xu Q. 2018. Subfunctionalization of the Ruby2-Ruby1 gene cluster during the domestication of citrus. Nature Plants, 4 (11): 930 – 941.
- Huang D, Yuan Y, Tang Z, Huang Y, Kang C, Deng X, Xu Q. 2019. Retrotransposon promoter of Ruby1 controls both light- and cold-induced accumulation of anthocyanins in blood orange. Plant Cell and Environment, 42 (11): 3092 – 3104.
- Hussain Z, Singh Z. 2015. Involvement of polyamines in creasing of sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] fruit. Scientia Horticulturae, 190: 203 – 210.
- Ibanez A M, Martinelli F, Reagan R L, Uratsu S L, Vo A, Tinoco M A, Phu M L, Chen Y, Rocke D M, Dandekara A M. 2014. Transcriptome and metabolome analysis of citrus fruit to elucidate puffing disorder. Plant Science, 217: 87 – 98.
- Jalgaonkar K R, Jha S K, Pal R K, Jha G K, Samuel D V K. 2013. Effect of species and particle size on essential oil yield of citrus peel (*Citrus* spp.). Indian Journal of Agricultural Sciences, 83 (12): 1285 – 1288.
- Jing L, Lei Z T, Zhang G W, Pilon A C, Huhman D V, Xie R J, Xi W P, Zhou Z Q, Sumner L W. 2015. Metabolite profiles of essential oils in citrus peels and their taxonomic implications. Metabolomics, 11 (4): 952 – 963.
- Kaur M, Kohli S, Sandhu S, Bansal Y, Bansal G. 2015. Coumarin: a promising scaffold for anticancer agents. Anti-cancer Agents in Medicinal Chemistry, 15 (8): 1032 – 1048.
- Kaur R, Kaur N, Singh H. 2019. Pericarp and pedicel anatomy in relation to fruit cracking in lemon (*Citrus limon* L. Burm.). Scientia Horticulturae, 246: 462 – 468.
- Kawase K, Hirai K, Kamuro Y, Maotani T. 1985. Effects of ethychlozate on suppressing the rind puffing of satsuma mandarin. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 54 (2): 171 – 177.
- Kikuchi T, Ueno Y, Hamada Y, Furukawa C, Fujimoto T, Yamada T, Tanaka R. 2017. Five new limonoids from peels of satsuma orange (*Citrus reticulata*). Molecules, 22 (6): 907.

- Kubo T, Hiratsuka S. 1998. Effect of bearing angle of satsuma mandarin fruit on rind roughness, pigmentation, and sugar and organic acid concentrations in the juice. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 67 (1): 51 – 58.
- Kubo T, Hiratsuka S. 1999. Histological study on rind roughness of satsuma mandarin fruit. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 68 (1): 101 – 107.
- Kubo T, Hiratsuka S. 2000. Relationship between rind roughness and gibberellins in satsuma mandarin fruit. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 69 (6): 718 – 723.
- Kubo T, Maekawa M, Hiratsuka S. 1996. Relationship between rind surface morphology and sugar concentration in the juice of satsuma mandarin fruit. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 65 (3): 447 – 453.
- Kuraoka T, Iwasaki K, Ishii T. 1977. Effects of GA<sub>3</sub> on puffing and levels of GA-like substances and ABA in peel of satsuma mandarin (*Citrus unshu* Marc). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 102 (5): 651 – 654.
- Lara-Espinoza C, Carvajal-Millan E, Balandran-Quintana R, Lopez-Franco Y, Rascon-Chu A. 2018. Pectin and pectin-based composite materials: beyond food texture. *Molecules*, 23 (4): 942.
- Lai Cheng-chun, Huang Xian-gui, Wang Qi, Chen Yuan, Gao Hui-ying, Xie Hong-gen. 2019. Effect of fruit growth and soil moisture content on fruit cracking for ‘Murcott’ tangerine. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 48 (4): 434 – 439. (in Chinese)
- 赖呈纯, 黄贤贵, 王琦, 陈源, 高慧颖, 谢鸿根. 2019. 果实生长与果园土壤含水量的变化对‘茂谷柑’裂果的影响. *福建农林大学学报 (自然科学版)*, 48 (4): 434 – 439.
- Li J, Liang C H, Liu X Y, Huai B, Chen J Z, Yao Q, Qin Y, Liu Z, Luo X Y. 2016. Effect of Zn and NAA co-treatment on the occurrence of creasing fruit and the peel development of ‘Shatangju’ mandarin. *Scientia Horticulturae*, 201: 230 – 237.
- Liu D C, Zeng Q, Ji Q X, Liu C F, Liu S B, Liu Y. 2012. A comparison of the ultrastructure and composition of fruits’ cuticular wax from the wild-type ‘Newhall’ navel orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck cv. Newhall) and its glossy mutant. *Plant Cell Reports*, 31 (12): 2239 – 2246.
- Liu Fang. 2012. Study on the anatomical morphology and quality changes of rough fruit of satsuma [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 刘芳. 2012. 温州蜜柑粗皮大果的解剖形态和品质变化研究 [硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Lo Piero A R. 2015. The state of the art in biosynthesis of anthocyanins and its regulation in pigmented sweet oranges [(*Citrus sinensis*) L. Osbeck]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63 (16): 4031 – 4041.
- Lu X P, Li F F, Xiong J, Cao X J, Ma X C, Zhang Z M, Cao S Y, Xie S X. 2017. Transcriptome and metabolome analyses provide insights into the occurrence of peel roughing disorder on satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) fruit. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1907.
- Luan Y, Wang S, Wang R, Xu C. 2020. Accumulation of red apocarotenoid beta-citraurin in peel of a spontaneous mutant of Huyou (*Citrus changshanensis*) and the effects of storage temperature and ethylene application. *Food Chemistry*, 309: 125705.
- Ma G, Zhang L C, Matsuta A, Matsutani K, Yamawaki K, Yahata M, Wahyudi A, Motohashi R, Kato M. 2013. Enzymatic formation of beta-citraurin from beta-cryptoxanthin and zeaxanthin by carotenoid cleavage dioxygenase4 in the flavedo of citrus fruit. *Plant Physiology*, 163 (2): 682 – 695.
- Ma Xiao-huan, Peng Liang-zhi, Chun Chang-pin, Ling Li-li, Cao Li, Jiang Cai-lun, Xie Fa, Zhang Wen-wen, Gu Zu-liang, Tang Huan-qing. 2011. Changes in albedo microstructures and macroelement content in peels of peel pitting ‘Navel’ oranges. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (10): 1857 – 1864. (in Chinese)
- 马小焕, 彭良志, 淳长品, 凌丽俐, 曹立, 江才伦, 解发, 张雯雯, 古祖亮, 唐焕庆. 2011. 脐橙果皮内裂发生的解剖结构和矿质营养元素变化. *园艺学报*, 38 (10): 1857 – 1864.
- Maotani T, Kawase K, Kamuro Y, Hirai K. 1983. Effects of ethylene on peel puffing of satsuma mandarin. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 52 (3): 238 – 242.
- Manuranjan G, Laldusanga P, Lalhlenmawia H, Bibhuti K, Thanzami K. 2019. Physicochemical, antibacterial and antioxidant properties of fixed and essential oils extracted from the peels of *Citrus macroptera* fruit. *Indian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 81 (1): 82 – 88.
- Martinelli F, Ibanez A M, Reagan R L, Davino S, Dandekar A M. 2015. Stress responses in citrus peel: comparative analysis of host responses to Huanglongbing disease and puffing disorder. *Scientia Horticulturae*, 192: 409 – 420.
- Milani A, Basirnejad M, Shahbazi S, Bolhassani A. 2017. Carotenoids: biochemistry, pharmacology and treatment. *British Journal of Pharmacology*, 174 (11): 1290 – 1324.
- Minamikawa M F, Nonaka K, Kaminuma E, Kajiya-Kanegae H, Onogi A, Goto S, Yoshioka T, Imai A, Hamada H, Hayashi T, Matsumoto S, Katayose Y, Toyoda A, Fujiyama A, Nakamura Y, Shimizu T, Iwata H. 2017. Genome-wide association study and genomic prediction in

- citrus: potential of genomics-assisted breeding for fruit quality traits. *Scientific Reports*, 7: 4721.
- Muramatsu N, Takahara T, Ogata T, Kojima K. 1999. Changes in rind firmness and cell wall polysaccharides during citrus fruit development and maturation. *HortScience*, 34 (1): 79 – 81.
- Naqash F, Masoodi F A, Rather S A, Wani S M, Gani A. 2017. Emerging concepts in the nutraceutical and functional properties of pectin – a review. *Carbohydrate Polymers*, 168: 227 – 239.
- Navarra M, Mannucci C, Delbò M, Calapai G. 2015. *Citrus bergamia* essential oil: from basic research to clinical application. *Frontiers in Pharmacology*, 6: 36.
- Pose S, Paniagua C, Matas A J, Gunning A P, Morris V J, Quesada M A, Mercado J A. 2019. A nanostructural view of the cell wall disassembly process during fruit ripening and postharvest storage by atomic force microscopy. *Trends in Food Science and Technology*, 87: 47 – 58.
- Rodrigo M J, Alquezar B, Alos E, Lado J, Zacarias L. 2013a. Biochemical bases and molecular regulation of pigmentation in the peel of citrus fruit. *Scientia Horticulturae*, 163: 46 – 62.
- Rodrigo M J, Alquezar B, Alos E, Medina V, Carmona L, Bruno M, Al-Babili S, Zacarias L. 2013b. A novel carotenoid cleavage activity involved in the biosynthesis of citrus fruit-specific apocarotenoid pigments. *Journal of Experimental Botany*, 64 (14): 4461 – 4478.
- Sato K, Ikoma Y. 2017. Improvement in handpicking efficiency of satsuma mandarin fruit with combination treatments of gibberellin, prohydrojasmon and ethephon. *Horticulture Journal*, 86 (3): 283 – 290.
- Sato K, Ikoma Y, Matsumoto H, Nakajima N. 2015. Effects of spray concentrations and spray times of gibberellin and prohydrojasmon on peel puffing and peel color in Satsuma mandarin fruit. *Horticultural Research (Japan)*, 14 (4): 419 – 426.
- Sharma K, Mahato N, Lee Y R. 2019. Extraction, characterization and biological activity of citrus flavonoids. *Reviews in Chemical Engineering*, 35 (2): 265 – 284.
- Shi Z, Yang H, Jiao J, Wang F, Lu Y, Deng J. 2019. Effects of graft copolymer of chitosan and salicylic acid on reducing rot of postharvest fruit and retarding cell wall degradation in grapefruit during storage. *Food Chemistry*, 283: 92 – 100.
- Tao Jun, Zhang Shang-long, Xu Jian-guo, Liu Chun-rong. 2003a. Analysis of major carotenoid composition and its content in citrus fruit. *Scientia Agricultura Sinica*, 36 (10): 1202 – 1208. (in Chinese)
- 陶 俊, 张上隆, 徐建国, 刘春荣. 2003a. 柑橘果实主要类胡萝卜素成分及含量分析. *中国农业科学* 36 (10): 1202 – 1208.
- Tao Jun, Zhang Shang-long, Zhang Liang-cheng, An Xin-min, Liu Chun-rong. 2003b. Relationship between color formation and change in composition of carotenoids in peel of citrus fruit. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 29 (2): 121 – 126. (in Chinese)
- 陶 俊, 张上隆, 张良诚, 安新民, 刘春荣. 2003b. 柑橘果皮颜色的形成与类胡萝卜素组分变化的关系. *植物生理与分子生物学学报*, 29 (2): 121 – 126.
- Tejada S, Martorell M, Capo X, Tur J A, Pons A, Sureda A. 2017. Coumarin and derivatives as lipid lowering agents. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 17 (4): 391 – 398.
- Tian Ming, Xu Xiao-yun, Fan Xin, Pan Si-yi. 2015. Progress of main categories and biological activity of carotene in citrus. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 34 (5): 138 – 144. (in Chinese)
- 田 明, 徐晓云, 范 鑫, 潘思轶. 2015. 柑橘中主要类胡萝卜素及其生物活性研究进展. *华中农业大学学报*, 34 (5): 138 – 144.
- Valero D, Martinez-Romero D, Serrano M, Riquelme F. 1998. Postharvest gibberellin and heat treatment effects on polyamines, abscisic acid and firmness in lemons. *Journal of Food Science*, 63 (4): 611 – 615.
- Wang F, Chen L, Chen H P, Chen S W, Liu Y P. 2019. Analysis of flavonoid metabolites in citrus peels (*Citrus reticulata* ‘Dahongpao’) using UPLC-ESI-MS/MS. *Molecules*, 24 (15): 2680.
- Wang F, Yu X, Liu X, Shen W, Zhu S, Zhao X. 2016. Temporal and spatial variations on accumulation of nomilin and limonin in the pummelos. *Plant Physiology and Biochemistry*, 106: 23 – 29.
- Wang Wei-jie, Xu Jiang-guo, Xu Chang-jie. 2006. Developmental changes in external color, pigment content and composition in *Citrus iyo* fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (3): 461 – 465. (in Chinese)
- 王伟杰, 徐建国, 徐昌杰. 2006. 宫内伊予柑果实发育期间色泽和色素的变化. *园艺学报*, 33 (3): 461 – 465.
- Wang Y C, Chuang Y C, Hsu H W. 2008. The flavonoid, carotenoid and pectin content in peels of citrus cultivated in Taiwan. *Food Chem*, 106 (1): 277 – 284.
- Wu C, Liu Y, Yang Y, Zhang P, Zhong W, Wang Y, Wang Q, Xu Y, Li M, Li X, Zheng M, Chen L, Li H. 2020. Analysis of therapeutic targets for SARS-CoV-2 and discovery of potential drugs by computational methods. *Acta Pharmaceutica Sinica B*, 10 (5): 766 – 788.

- Xia Bo, Pang Li, Yang Meng-ling, Liu Yi, Xia Yan-bin. 2012. Research progress of biological activities of limonoids. *Academic Periodical of Farm Products Processing*, (2): 44 – 47. (in Chinese)
- 夏 菠, 庞 立, 杨梦玲, 刘 毅, 夏延斌. 2012. 类柠檬苦素的生物活性研究进展. *农产品加工 (学刊)*, (2): 44 – 47.
- Xie Linfeng, Ren Chuanhong, Zhang Bo, Xu Changjie, Li Xian. 2019. Plant UDP-glycosyltransferases in flavonoids biosynthesis. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (9): 1655 – 1669. (in Chinese)
- 解林峰, 任传宏, 张 波, 徐昌杰, 李 鲜. 2019. 植物类黄酮生物合成相关 UDP – 糖基转移酶研究进展. *园艺学报*, 46 (9): 1655 – 1669.
- Xu W J, Dubos C, Lepiniec L. 2015. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes. *Trends in Plant Science*, 20 (3): 176 – 185.
- Xuan Yi-wei, Liu Ying, Jiang Ping, Dan Jun-feng, Chen Jian-chu. 2008. Literature review of biological activity and research prospects of citrus flavonoid. *Bulletin of Science and Technology*, (4): 54 – 57, 81. (in Chinese)
- 宣以巍, 刘 英, 江 萍, 但俊峰, 陈健初. 2008. 柑橘类黄酮的生理活性及其研究现状. *科技通报*, (4): 54 – 57, 81.
- Zeng Fan-kun, Zou Liang-sheng, Jiao Bi-lin. 2003. Study on the content and distribution of limonoides in citrus fruits. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 3 (4): 79 – 81. (in Chinese)
- 曾凡坤, 邹连生, 焦必林. 2003. 柑桔中类柠檬苦素含量及分布研究. *中国食品学报*, 3 (4): 79 – 81.
- Zhang Bei, Feng Wei-hua, Zeng Xiao-fang, Bai Wei-dong, Yu Li-mei. 2017. Advances on properties and biological activities of limonoids. *Farm Products Processing*, 18 (9): 69 – 71. (in Chinese)
- 张 贝, 冯卫华, 曾晓芳, 白卫东, 于立梅. 2017. 柠檬苦素的性质及其生物活性研究进展. *农产品加工*, 18 (9): 69 – 71.
- Zhang J K, Wu Y P, Zhao X Y, Luo F L, Li X, Zhu H, Sun C D, Chen K S. 2014. Chemopreventive effect of flavonoids from Ougan (*Citrus reticulata* cv. Suavissima) fruit against cancer cell proliferation and migration. *Journal of Functional Foods*, 10: 511 – 519.
- Zhang Peng-long, Chen Fu-sheng, Yang Hong-shun, Li Li-te, Gong Bao-wen, Wang Liu-liu. 2010. Research advances on cell wall disassembly in fruit ripening and softening. *Food Science and Technology*, 35 (11): 62 – 66. (in Chinese)
- 张鹏龙, 陈复生, 杨宏顺, 李里特, 宫保文, 王留留. 2010. 果实成熟软化过程中细胞壁降解研究进展. *食品科技*, 35 (11): 62 – 66.
- Zhang Qiu-ming, Wei Yue-rong, Zheng Yu-sheng. 2001. Mechanism of puffiness and the methods of control in citrus fruit II. Relation between puffiness and senescence of the early-maturing satsuma mandarin. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 27 (1): 32 – 34. (in Chinese)
- 张秋明, 魏岳荣, 郑玉生. 2001. 柑桔果实浮皮发生机理及控制途径研究 II. 特早熟温州蜜果实浮皮与衰老的关系. *湖南农业大学学报 (自然科学版)*, 27 (1): 2 – 34.
- Zhang Shi-yi, Ke Fu-zhi, Zhao Di, Xu Kai, Qin Qiao-ping, Xu Jian-guo, Xiao Jin-ping, Zhang Lan-lan. 2016. Progress in studies on mechanism of puffing disorder and its regulation in citrus fruits. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (9): 1719 – 1725. (in Chinese)
- 张世怡, 柯甫志, 赵 迪, 徐 凯, 秦巧平, 徐建国, 肖金平, 张岚岚. 2016. 柑橘果实浮皮发生机理的研究进展. *园艺学报* 43 (9): 1719 – 1725.
- Zhang Yin, Wan Yong, Zhang Ting, Ye Junli, Deng Xiuxin. 2020. RNAi-mediated suppression of *CCD1* gene impacts carotenoid accumulation in citrus calli. *Acta Horticulturae Sinica*, 47 (10): 1982 – 1990. (in Chinese)
- 张 印, 万 勇, 张 婷, 叶俊丽, 邓秀新. 2020. 柑橘愈伤组织 RNAi 沉默 *CCD1* 基因对其类胡萝卜素积累的影响. *园艺学报*, 47 (10): 1982 – 1990.
- Zhao C, Wang F, Lian Y, Xiao H, Zheng J. 2020. Biosynthesis of citrus flavonoids and their health effects. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 60 (4): 566 – 583.
- Zheng X J, Zhu K J, Sun Q, Zhang W Y, Wang X, Cao H B, Tan M L, Xie Z Z, Zeng Y L, Ye J L, Chai L J, Xu Q, Pan Z Y, Xiao S Y, Fraser P D, Deng X X. 2019. Natural variation in *CCD4* promoter underpins species-specific evolution of red coloration in citrus peel. *Molecular Plant*, 12 (9): 1294 – 1307.
- Zhu Chun-hua, Li Ju-xiang, Zhou Xian-yan, Shen Zheng-song, Yue Jian-qiang. 2015. Research on activity of limonin and limonoids in citrus fruit. *Storage and Process*, 15 (6): 78 – 82. (in Chinese)
- 朱春华, 李菊湘, 周先艳, 沈正松, 岳建强. 2015. 柑橘果实中柠檬苦素及类似物功能活性研究进展. *保鲜与加工*, 15 (6): 78 – 82.
- Zhu K J, Wu Q J, Huang Y, Ye J L, Xu Q, Deng X X. 2020. Genome-wide characterization of cis-acting elements in the promoters of key carotenoid pathway genes from the main species of genus *Citrus*. *Horticultural Plant Journal*, 6 (6): 385 – 395.