

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.40622

黄文俊, 钟彩虹. 猕猴桃果实采后生理研究进展[J]. 植物科学学报, 2017, 35(4): 622~630

Huang WJ, Zhong CH. Research advances in the postharvest physiology of kiwifruit [J]. Plant Science Journal, 2017, 35(4): 622~630

猕猴桃果实采后生理研究进展

黄文俊, 钟彩虹*

(中国科学院武汉植物园, 中国科学院植物种质创新与特色农业重点实验室, 武汉 430074)

摘要: 猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)属于呼吸跃变型果实, 采后易软化腐烂, 不耐贮藏, 如何延长猕猴桃果实贮藏期限已成为猕猴桃产业发展壮大亟待解决的问题。猕猴桃果实采后生理变化强烈影响果实的贮藏期限和果实品质, 特别是呼吸作用、乙烯合成及其信号转导系统和果实软化等, 并且它们与猕猴桃贮藏保鲜技术的研发与应用密切相关。本文重点从这3个方面就国内外相关研究进展进行综述, 并讨论它们对猕猴桃耐贮性的影响, 以期为猕猴桃耐贮新品种的培育和贮藏保鲜技术的研发提供理论依据。

关键词: 猕猴桃; 采后生理; 呼吸作用; 乙烯代谢; 果实软化; 贮藏保鲜

中图分类号: Q945; S663.4

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)04-0622-09

Research advances in the postharvest physiology of kiwifruit

Huang Wen-Jun, Zhong Cai-Hong*

(Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Wuhan 430074, China)

Abstract: The kiwifruit has long been called ‘the king of fruits’ because of its remarkably high vitamin C content and balanced nutritional composition of minerals, dietary fiber, and other health-beneficial metabolites. Kiwifruit is a climacteric fruit and easily decays after harvest. Hence, how to extend the storage life of kiwifruit is a current challenge for the rapid development of the kiwifruit industry. Postharvest physiological changes in kiwifruit have a strong impact on storage life and fruit quality, in particular, changes in respiration, ethylene biosynthesis, signal transduction, and fruit softening. These physiologies are also closely related to the development and application of preservation technology in kiwifruit. Therefore, in this review, studies on postharvest respiration, ethylene biosynthesis, signal transduction, and fruit softening of the kiwifruit were reviewed, and their effects on fruit storability and preservation technology were discussed. This study aims to provide theoretical guidelines for the breeding of new kiwifruit cultivars with high storability and for the development of kiwifruit preservation technology.

Key words: Kiwifruit; Postharvest physiology; Respiration; Ethylene metabolism; Fruit softening; Preservation technology

猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)隶属猕猴桃科(*Actinidiaceae*)猕猴桃属(*Actinidia*)多年生

落叶藤本。猕猴桃以其独特的风味, 富含维生素C、膳食纤维和多种矿物营养, 以及具有清肠健胃

收稿日期: 2017-05-02, 退修日期: 2017-05-12。

基金项目: 中国科学院重点部署项目(KFZD-SW-102-4)。

This work was supported by a grant from the Key Program of the Chinese Academy of Sciences (KFZD-SW-102-4).

作者简介: 黄文俊(1981-), 男, 副研究员, 博士, 研究方向为猕猴桃果实采后生理及贮藏保鲜技术(E-mail: wjhuang@wbgcas.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhongch@wbgcas.cn)。

等功效而受到人们的广泛关注和喜爱, 现已成为重要的水果种类之一^[1]。近年来, 我国猕猴桃产业发展迅猛, 2004–2013年全国猕猴桃种植面积和产量年均增幅分别高达12.18%和18.39%; 其中, 2013年全国猕猴桃种植面积为161 500 hm², 产量高达 1.8×10^9 kg, 两者均已跃居世界第一^[2,3]。但是, 猕猴桃属于呼吸跃变型果实, 有明显的生理后熟过程, 采后极易变软腐烂, 不耐贮藏。民间有“七天软、十天烂、半月坏一半”的说法^[4]。因此, 如何延长猕猴桃贮藏保鲜期限并保持果实贮藏品质已成为猕猴桃产业发展壮大亟待解决的问题。

目前, 猕猴桃贮藏保鲜技术形式多样, 主要以机械冷库低温贮藏和气调贮藏为主, 以各种采前、采后化学处理为辅^[4,5]。除了优化猕猴桃果实的贮藏保鲜技术外, 培育耐贮品种也是延长猕猴桃贮藏期限的有效途径之一。我国拥有极其丰富的猕猴桃种质资源, 并且是猕猴桃属植物的遗传多样性中心和分布中心^[6], 可为选育优良耐贮品种提供众多基因型资源。猕猴桃果实采后成熟、衰老是一个复杂的生理生化过程, 涉及到乙烯合成、细胞壁降解与果实软化、淀粉水解与糖分积累、果肉颜色改变、芳香物质形成等, 对此已有多篇综述报道^[7-9]。研究表明猕猴桃不同品种(或品系)、采收期和采后生理变化与果实耐贮性及贮藏品质密切相关^[10-13], 特别是采后果实的呼吸作用、乙烯代谢及果实软化等生理变化。这是因为呼吸作用可为果实采后正常生理代谢提供能量和中间产物; 乙烯促进果实成熟衰老, 并参与果实众多生理变化的调控; 果实软化则是果实成熟、衰老的主要特征之一, 软化过快易导致果实腐烂变质, 失去食用价值和商品价值。如何降低果实呼吸强度、抑制乙烯合成及其作用、延缓果实软化成熟也正是猕猴桃果实贮藏保鲜技术的核心所在。故本文将重点从猕猴桃果实采后的呼吸作用、乙烯代谢及果实软化3个方面就国内外相关研究进展进行综述, 并讨论它们对猕猴桃果实耐贮性的影响以及与贮藏保鲜技术的关系, 以期为猕猴桃耐贮品种的选育和贮藏保鲜技术的研发奠定理论基础。

1 呼吸作用

果蔬一旦采收脱离母体, 就失去了来自母体和土壤的水分和养分供给, 其同化作用基本结束, 故

呼吸作用就成为新陈代谢的主体和其生命活动的重要标志^[14]。呼吸作用提供的ATP能量和代谢中间产物保证了采后果蔬体内各种生理代谢过程有条不紊地进行。因此, 呼吸作用是果蔬采后生命活动的中心, 与果蔬采后成熟衰老、品质变化、贮藏期限和贮藏保鲜方法等都有着密切的联系^[8]。不同果蔬采后具有不同的呼吸模式, 基于果蔬成熟、衰老过程中是否出现呼吸高峰, 通常将果蔬划分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型。猕猴桃被公认为呼吸跃变型果实, 采后具有明显的呼吸跃变现象, 但它又有不同于典型呼吸跃变型果实(如番茄(*Solanum lycopersicum* L.)、香蕉(*Musa acuminata* Colla)和鳄梨(*Persea americana* Mill.)等)的生理变化特征^[15]。因为大部分与猕猴桃果实成熟相关的生理变化(如淀粉水解、果肉颜色改变、果实软化等)发生在果实成熟早期, 此时没有乙烯和二氧化碳的明显上升跃变, 而其跃变却是发生在果实成熟末期^[15,16]。研究表明, 在20℃贮藏温度下, 猕猴桃果实采后呼吸跃变通常发生在采后1~2周内^[10]。例如‘秦美’猕猴桃的呼吸高峰于采后14.5 d出现^[17], 而中华猕猴桃61-36株系在成熟度较早时采收后于第8 d出现呼吸高峰^[18]。

猕猴桃不同品种或品系、采收期(果实成熟度)等均影响果实采后呼吸强度及呼吸高峰的出现时间, 从而影响果实贮藏品质和贮藏期限^[10,11,13]。通常, 美味猕猴桃的耐贮性优于中华猕猴桃, 原因可能与采后果实呼吸作用及乙烯代谢有关。谢鸣等^[11]研究发现, 中华猕猴桃品种‘翠丰’在20℃的贮藏条件下果实的呼吸强度较高, 而且其呼吸高峰和乙烯高峰均出现较早, 致使其耐贮性差于美味猕猴桃品种‘Bruno’和‘Hayward’。即使同属美味猕猴桃的不同品种, 也有着显著不同的果实呼吸强度及生理变化。例如, 在0℃低温贮藏条件下, ‘Hayward’比其它美味猕猴桃品种‘Allison’、‘Bruno’和‘Monty’等有着更低的呼吸速率和乙烯释放率, 使其耐贮性更优^[12]。王仁才等^[10]研究也发现, 耐贮性具有明显差异的美味猕猴桃不同品系果实, 其呼吸强度也存在差异, 耐贮品种采后果实呼吸强度较低, 果实软化速度较慢。另外, 采收期(即果实成熟度)可显著影响猕猴桃果实采后贮藏品质和耐贮性, 采收过早或过晚均易导致果实呼吸高峰出现早、失重快、果实硬度下降快^[19]。

果实采收后，随着呼吸作用的进行而伴随着果实颜色、质地、香味和营养成分等果实成熟生理的变化，干物质不断被呼吸作用所消耗，因此在贮运过程中的每个环节都需设法控制果实的呼吸作用^[14]。影响猕猴桃果实采后贮藏过程中呼吸作用的环境因素主要是贮藏温度和贮藏环境中的气体成分。首先，降低贮藏温度可显著降低猕猴桃果实的呼吸强度，并推迟呼吸高峰的到来^[20]。在不发生冷害的前提下，温度越低，呼吸作用越弱，代谢速率也越低，越有利于延长果实贮藏期限，这是低温冷藏方法的作用机制之一。其次，降低贮藏环境中的氧气浓度或和提高二氧化碳浓度均可抑制猕猴桃果实的呼吸作用，同时也可抑制乙烯合成及其作用^[21]，这正是气调贮藏的基本原理。

2 乙烯合成及其信号转导系统

乙烯是结构最简单的植物激素，具有促进植物组织器官成熟、衰老和脱落的作用，并作为信号物质参与植物防御反应，诱导植物抗逆抗病性，因而在果蔬发育、成熟到衰老，及采收、贮藏到销售过程中都发挥了重要的作用^[14]。在高等植物中，乙烯生物合成途径非常简单，即从蛋氨酸底物起始，依次经过 S-腺苷蛋氨酸合成酶(S-Adenosyl methionine synthetase, SAMS)、1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) synthase, ACS) 和 ACC 氧化酶(ACC oxidase, ACO)催化形成，其中 ACS 酶被证实是控制猕猴桃果实内源乙烯合成的限速酶^[22-24]。乙烯一旦合成后，经过乙烯受体(Ethylene receptor, ETR)感知和信号转导途径(Signal transduction pathway)诱导乙烯反应相关基因的表达，从而产生乙烯的生物学效应^[24]。自 1993 年第 1 个猕猴桃乙烯合成基因 ACO 被分离以来^[25]，目前已有大量关于猕猴桃果实成熟过程中乙烯合成及其调控的报道出现^[23,26-28]。研究表明，丙烯作为外源乙烯类似物可诱导猕猴桃果实中乙烯的合成，而 1-甲基环丙烯(1-Methylcyclopropene, 1-MCP)处理则可抑制乙烯合成，两者对乙烯合成的调控与乙烯合成基因的表达水平有关，特别是 AC-ACS1 基因^[26]。不同贮藏条件也可影响猕猴桃果实的乙烯合成及果实贮藏效果，例如高二氧化碳、超低氧、或兼有高二氧化碳及低氧的气调贮藏等条件均可抑制乙烯合

成，延缓果实成熟、软化从而延长贮藏期限^[27,28]。随后，陈昆松课题组^[29-31]相继分离了猕猴桃乙烯信号转导相关的关键基因，包括 ETR、CTR1 等负调控基因和 *EIN3-like*(EIL) 与 *ERF*(Ethylene response factor) 等正调控转录因子。Yin 等^[31]从‘Hayward’猕猴桃果实中分离了 5 个乙烯受体基因和 2 个 CTR1 基因，并且乙烯受体基因对外源和内源乙烯处理有着不同的响应；其中 *AdETR1* 基因受乙烯诱导下调表达，可能在感知乙烯和激活信号转导中发挥重要作用。研究表明，只有 *AdERF3* 基因的表达量随果实成熟而增加，而其它绝大部分 *AdERFs* 仅在果实发育早期大量表达；而 *AdEIL2* 和 *AdEIL3* 转录因子在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) 中的超量表达可激活 *AdACO1* 和 *AdXET5* 基因的表达，从而刺激乙烯产生，因此在乙烯合成基因及果实成熟相关基因的转录调控中发挥着作用^[29]。最近一项研究表明，‘红阳’猕猴桃基因组中乙烯合成及信号相关基因的数量众多^[15]，从侧面反映了猕猴桃果实中乙烯合成及其调控的复杂性。

基于果实发育过程中乙烯合产量的多少，Barry 等^[32]提出了系统 I 乙烯和系统 II 乙烯，前者受自抑制调控，后者受自催化调控。研究表明系统 II 乙烯是猕猴桃等呼吸跃变型果实成熟所必需的，但其发生在猕猴桃果实成熟末期，不同于番茄等呼吸跃变型果实，因为绝大部分与猕猴桃果实成熟相关的变化(如淀粉水解、颜色改变、果实软化等)均在无明显乙烯产生的情况下发生^[16,33,34]。系统 II 乙烯合成产生的跃变通常出现在呼吸跃变高峰之前或同时发生，并且这 2 个跃变高峰的到来时间及其强度的差异与猕猴桃不同种或品种的耐贮性有关；乙烯跃变高峰出现时间早或者峰值高，则果实成熟软化快，耐贮性较差^[11,12]。系统 I 和系统 II 乙烯合成与不同的 ACS 和 ACO 家族成员的差异表达有关，并且 2 个系统之间的转变可能受到发育基因的调控，如 MADS-box 基因 *RIN*^[35]。相似的研究结果在其它呼吸跃变型果实中相继报道，如 McAtee 等^[15]研究发现 MADS-box 转录因子 *RIN* 也参与了猕猴桃果实成熟过程中乙烯合成的调控，并且其调控方式表现出为呼吸跃变型果实番茄和非呼吸跃变型果实葡萄(*Vitis vinifera* L.) 的混合模式。随着果实进入成熟感受态时 *RIN* 表达量下降，

抑制乙烯合成, 然后随着果实成熟度增加, *RIN* 表达量又上升, 促进乙烯合成。因此, 猕猴桃果实成熟模式属于非呼吸跃变型-呼吸跃变型连续体 (Non-climacteric-Climacteric continuum), 果实成熟前期生理变化不依赖于乙烯, 而成熟后期又依赖于乙烯。

猕猴桃果实采后生理变化, 如淀粉水解及糖分积累、叶绿素降解或和花青素与类胡萝卜素合成、果胶降解及果实软化、芳香物质合成等都受到乙烯的调控^[7]。重要的是, 猕猴桃果实对乙烯非常敏感, 极低浓度的外源乙烯 (0.1 μL/L) 都会促进猕猴桃果实软化成熟^[36]。因此, 为了最大限度延长猕猴桃的贮藏寿命, 必须抑制内源乙烯的生成及其作用, 并清除贮藏环境中的乙烯。首先, 可抑制乙烯生物合成的因素众多, 如乙烯合成抑制剂、低温或高温、低氧或高二氧化碳、以及水杨酸 (Salicylic acid, SA)、一氧化氮 (NO) 等信号分子。其中, 氨基乙酸 (Amino-oxyacetic acid, AOA) 和 2-氨基乙氧基乙烯甘氨酸 (2-Aminoethoxyvinyl glycine, AVG) 为常用的乙烯合成抑制剂, 可强烈抑制 ACS 的活性, 从而阻断 SAM 向 ACC 的转化, 减少乙烯的生物合成^[37]。但据报道, AOA 抑制剂在降低猕猴桃果实的乙烯合成及抑制果实软化方面的作用效果不明显^[38]; 而 AVG 抑制剂的作用持续性不强^[39]。其次, 降低贮藏环境中的乙烯浓度的方法主要有物理型乙烯吸附法, 及高锰酸钾、二氧化氯、臭氧处理等; 其中, 高锰酸钾作为乙烯吸收剂广泛应用于猕猴桃气调贮藏及自发气调包装, 可有效清除贮藏环境中的乙烯, 延缓果实成熟衰老^[40,41]。再次, 乙烯作用抑制剂通过阻止乙烯与乙烯受体的结合, 切断乙烯信号转导途径, 从而抑制乙烯作用的正常发挥, 其中最著名的莫过于 1-MCP^[42]。

通过基因工程手段, 对乙烯生物合成途径进行调控以减少果蔬中乙烯的合成从而延缓果蔬成熟、衰老, 已在少数园艺作物(如番茄)中报道^[43]。目前, 在中华猕猴桃中, Atkinson 等^[44]利用 RNAi 技术获得了 *ACO* 基因敲除的转基因株系, 其果实经短暂外源乙烯处理 24 h 后可保持可食硬度状态 25 d, 且不产生可检测水平的内源乙烯; 而对照果实处理后 6 d 便进入过度成熟状态, 并产生乙烯跃变高峰。所以, *ACO* 基因的抑制表达可有效降低

猕猴桃果实中乙烯合成, 延缓果实衰老从而延长猕猴桃贮藏期限。另外, 调控乙烯受体基因的表达亦可有效调节果实对乙烯的敏感性, 从而影响果实成熟衰老和贮藏期限^[14]。例如利用反义技术降低番茄 *LeETR4* 乙烯受体基因的表达水平可加速果实成熟进程^[45]。因此, 通过基因工程手段调节乙烯信号转导途径中相关基因的表达以降低猕猴桃果实对乙烯感知的能力从而改变果实采后生理及耐贮性, 为猕猴桃贮藏保鲜研究提供了新的思路。

3 果实软化

果实软化是果实成熟衰老的主要特征之一, 其外在表现是果实硬度下降、质地变软, 硬度和质地是果实成熟标准和果实品质的重要指标, 影响到果实采前、采后处理方法, 贮藏期限及风味口感等^[46]。目前, 关于猕猴桃果实成熟软化属性的研究已有大量报道, 例如 White 等^[47]系统分析了 14 个猕猴桃物种, 包含 25 个不同基因型的果实在常温下的软化属性, 结果表明不同种或品种(系)有着相似的果实软化进程, 果实硬度曲线大致遵循 S 型曲线, 即缓慢的软化启动阶段、快速下降阶段和更加缓慢趋于渐近线水平的结束阶段, 但是不同基因型有显著不同的果实软化速率。钟彩虹等^[48]的研究也发现中华猕猴桃 44 个栽培品种的果实在常温下有显著不同的后熟天数, 约 5 ~ 49 d。这些研究结果表明不同猕猴桃种或品种(系)有不同的果实软化速率, 其果实耐贮性也显著不同。

细胞壁组分及结构的变化是导致猕猴桃果实软化的关键因素, 如果胶溶解及可溶性果胶解聚、半乳糖损失、细胞壁膨大及中层降解等^[34,44,49]。细胞壁主要是由纤维素、半纤维素和果胶等多糖和少量结构蛋白组成的具有一定机械强度的结构层。多种细胞壁水解酶(或降解酶)参与细胞壁组分及结构的改变, 从而影响果实软化进程^[50~52]。在猕猴桃果实软化成熟过程中, 细胞壁组分的主要变化包括果胶溶解及降解、半乳糖损失和木葡聚糖分子量降低等^[34,53,54]。目前, 关于细胞壁代谢酶在猕猴桃果实软化中的作用已有大量研究报道, 主要涉及到多聚半乳糖醛酸酶 (Polygalacturonase, PG)、果胶酯酶 (Pectinesterase, PE), 又称果胶甲酯酶 (Pectin methylesterase, PME))、β-半乳糖苷酶 (β-Galactosidase, β-GAL)、内切-1,4-β-葡聚糖

酶(Endo-1,4- β -Glucanase, EG)和木葡聚糖内切转糖苷酶/水解酶等(Xyloglucan endo-Transglycosylase/Hydrolase, XTH)，但其研究对象主要局限于美味猕猴桃的‘Hayward’品种^[49]。研究表明不同细胞壁代谢酶在不同猕猴桃品种或不同果实软化阶段有不同的作用^[55-58]。例如 PG 酶是猕猴桃果实软化后期(缓慢软化阶段)的主要酶^[56,59]，而 β -GAL 酶活性则随果实成熟而逐渐增加或者保持不变^[55,56]。另外，PME 酶可促进果胶去甲酯，为 PG 酶提供作用底物，从而使水溶性果胶降解^[60]。XTH 酶在猕猴桃果实中兼具转糖苷酶(XET)和水解酶活性(XEH)，其中 XET 酶占主要地位，其活性随果实成熟而逐渐增加^[57,58]。研究表明，XEH 酶的活性与 3 种猕猴桃基因型果实的软化速率有关，在果实软化较快的基因型中，XEH 酶活性较高，使得细胞壁结构松散，更容易遭受其它细胞壁降解酶的攻击^[61]。另外，扩展蛋白(Expansin)可能也参与了猕猴桃果实软化过程^[61]。最后，猕猴桃果实成熟软化过程不仅涉及到细胞壁组分的变化，还涉及到细胞壁结构的变化^[62,63]。猕猴桃果实采后初期细胞壁中层仍较明显，但致密度下降，开始松散；随之中层逐渐降解消失，继而细胞壁纤维松散，细胞壁膨大，但质膜和细胞器仍完好，此时果实开始软熟；最后纤维素分解，胶质液化，细胞壁溶解，引起整个细胞液化解体，果实彻底软化^[63,64]。

淀粉酶催化的淀粉降解在猕猴桃果实质地软化中也起重要作用。淀粉作为内含物对细胞起着支撑作用，并维持着细胞膨压。当淀粉被水解转化为可溶性糖后，进而被代谢，从而引起细胞张力的下降，导致果实软化^[51]。王贵禧等^[59,65]研究表明，由淀粉酶活性上升引起的淀粉快速降解是猕猴桃果实采后快速软化阶段的主要原因。随后，周国忠等^[66]研究发现猕猴桃果实采收时的淀粉含量及淀粉酶活性与不同猕猴桃品种的耐贮性密切相关，耐贮性强的果实淀粉含量下降比不耐贮品种慢得多，并且其淀粉酶活性在低温下果实贮藏初期几乎无变化。另外，猕猴桃果实软化还与脂氧合酶(Lipoxygenase, LOX)的活性有关。LOX 一方面参与果实成熟过程中乙烯的生物合成，另一面它催化的膜脂过氧化反应破坏细胞膜结构，加速果实衰老，因而影响果实后熟软化进程^[67]。陈昆松等^[68]的研究发

现低温强烈抑制猕猴桃贮藏果实中 LOX 活性，果实后熟软化进程被明显延缓；外源乙烯处理显著促进 LOX 活性，加速果实软化进程；20℃贮藏温度下，LOX 活性随果实后熟进程持续上升，且与果实硬度呈现显著负相关。随后，6 个 LOX 基因从‘Hayward’猕猴桃中被分离出来，其中 *AdLox1* 和 *AdLox5* 基因响应乙烯处理并在果实成熟中发挥作用^[69]。

果实软化是一个极其复杂的生理过程，单纯从某一种酶来阐述果实软化现象是远远不够的，果实细胞壁、内含物等成分复杂，伴随果实软化成熟的细胞壁降解、内含物含量的变化必然是众多代谢酶协同参与的结果^[51]。不少学者利用转基因技术研究细胞壁代谢酶在果实软化中的功能，并试图得到果实软化进程被延缓的转基因果实。然而，大量转基因研究报道表明，细胞壁的改变是个复杂的生理过程，涉及到大量细胞壁代谢酶的协同作用^[70]。据报道，通过转基因技术抑制番茄中 PG 或 PME 酶的活性并不能显著延缓果实软化进程^[71,72]；然而，PG 酶基因在草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch.) 和苹果 (*Malus × domestica* Borkh.) 中的抑制表达却使果实硬度显著提高，并延长果实的货架期^[73,74]。另外，通过反义技术抑制草莓 β -GAL 酶基因 *Fa βGal4* 或番茄 β -GAL 酶基因 *TBG4* 的表达可增加果实细胞壁半乳糖的水平，并产生较高硬度的果实从而减缓果实软化进程^[75,76]。这些研究说明不同细胞壁代谢酶在不同物种的果实软化过程中表现出不同的作用。目前，尚未发现细胞壁代谢酶在猕猴桃中过量表达或抑制表达的报道，有待我们进一步研究。

4 结束语

猕猴桃属植物种质资源极为丰富，其不同基因型果实的采后生理变化亦千差万别，充分了解猕猴桃不同基因型果实的采后特性，围绕果实采后呼吸生理、乙烯代谢、果实软化等方面对种质资源开展系统研究，旨在对我国丰富猕猴桃属植物资源加以充分挖掘，找到果实后熟期长或食用期长的优异种质。从生理层次上来说，选择具有果实采后呼吸强度弱，且呼吸高峰出现晚；乙烯释放率低，且乙烯高峰出现晚；果实软化速率慢；或 3 者均有的猕猴桃基因型可作为培育耐贮品种的研究材料。从分子

层面上来说,开展不同猕猴桃基因型之间的基因组学或转录组学比较分析,找到与呼吸生理、乙烯代谢或者和果实软化相关的差异基因,可用于分子标记辅助育种以培育耐贮品种。随着猕猴桃基因组草图的完成,调控猕猴桃果实成熟、衰老及耐贮性相关基因的挖掘研究将迈上新的台阶。同时根据猕猴桃果实的采后生理的研究结果,研发贮藏保鲜技术,凡是能降低果实呼吸作用、抑制乙烯合成及其作用、延缓果实软化的处理措施均可用于贮藏保鲜猕猴桃果实。

参考文献:

- [1] 黄宏文. 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基本发掘[J]. 植物学报, 2009, 44(2): 127-142.
Huang HW. History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed population in the wild [J]. *Bulletin of Botany*, 2009, 44(2): 127-142.
- [2] 张放. 2013年我国主要水果生产统计分析[J]. 中国果业信息, 2014, 31(12): 30-42.
- [3] Ferguson AR. World economic importance [M]//Testolin R, Huang HW, Ferguson AR, eds. *The Kiwifruit Genome*. Cham: Springer International Publishing, 2016: 37-42.
- [4] 李东, 谭书明, 邓毅, 张程榕, 蒋想. 猕猴桃采前处理保鲜技术研究进展[J]. 食品工业, 2015, 36(8): 251-255.
Li D, Tan SM, Deng Y, Zhang CR, Jiang X. Advances in preharvest preservation methods for kiwifruit [J]. *The Food Industry*, 2015, 36(8): 251-255.
- [5] 张美芳, 何玲, 张美丽, 郭宇欢. 猕猴桃鲜果贮藏保鲜研究进展[J]. 食品科学, 2014, 35(11): 343-347.
Zhang MF, He L, Zhang ML, Guo YH. Advances in preservation methods for kiwifruit [J]. *Food Science*, 2014, 35(11): 343-347.
- [6] Huang H, Wang Y, Zhang Z, Jiang Z, Wang S. *Actinidia* germplasm resources and kiwifruit industry in China [J]. *HortScience*, 2004, 39(6): 1165-1172.
- [7] 王绍华, 杨建东, 段春芳, 高俊燕, 杨世品, 等. 猕猴桃果实采后成熟生理与保鲜技术研究进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(10): 102-107.
Wang SH, Yang JD, Duan CF, Gao JY, Yang SP, et al. Advance of research on mature physiological and preservation technology of kiwifruit [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29(10): 102-107.
- [8] 陈金印, 曾荣, 李平. 猕猴桃采后生理及贮藏技术研究进展[J]. 江西农业大学学报: 自然科学版, 2002, 24(4): 477-483.
Chen JY, Zeng R, Li P. Advance of research on postharvest physiology of kiwifruit and its storage technology [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis: Natural Science Edition*, 2002, 24(4): 477-483.
- [9] 王静, 冯梅凤, 杨碧敏, 林丽莎, 林河通. 猕猴桃果实采后生理、采后病害与保鲜技术研究进展[J]. 包装与食品机械, 2014, 32(4): 53-57.
Wang J, Feng MF, Yang BM, Lin LS, Lin HT. Studies on postharvest physiology, postharvest disease and freshness-keeping methods of kiwifruit [J]. *Packaging and Food Machinery*, 2014, 32(4): 53-57.
- [10] 王仁才, 谭兴和, 吕长平, 熊兴耀. 猕猴桃不同品系耐贮性与采后生理生化变化[J]. 湖南农业大学学报, 2000, 26(1): 46-49.
Wang RC, Tan XH, Lu CP, Xiong XY. Fruit storability and physio-biochemical changes during postharvest ripening in different clones of *Actinidia* [J]. *Journal of Hunan Agricultural University*, 2000, 26(1): 46-49.
- [11] 谢鸣, 蒋桂华, 赵安祥, 陈学选, 高秀珍. 猕猴桃采后生理变化及其与耐贮性的关系[J]. 浙江农业学报, 1992, 4(3): 124-127.
Xie M, Jiang GH, Zhao AX, Chen XX, Gao XZ. Relationship of the physiological changes during postharvest ripening to the storage quality of kiwifruit [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 1992, 4(3): 124-127.
- [12] Manolopoulou H, Papadopoulou P. A study of respiratory and physico-chemical changes of four kiwifruit cultivars during cool-storage [J]. *Food Chem*, 1998, 63(4): 529-534.
- [13] 吴彬彬, 刘景萍, 李百云, 赖勤毅, 张海燕. 采收期对猕猴桃果实品质及其耐贮性的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(4): 4788-4792.
Wu BB, Rao JP, Li BY, Lai QY, Zhang HY. Effect of harvest date on fruit quality and storage duration of kiwifruit [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2008, 28(4): 4788-4792.
- [14] 田世平, 罗云波, 王贵禧. 园艺产品采后生物学基础[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [15] McAtee PA, Richardson AC, Nieuwenhuizen NJ, Gunaseelan K, Hoong L, et al. The hybrid non-ethylene and ethylene ripening response in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) is associated with differential regulation of MADS-box transcription factors [J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15(1): 304.
- [16] Richardson AC, Boldinh HL, McAtee PA, Gunaseelan K, Luo Z, Atkinson RG. Fruit development of the diploid kiwifruit, *Actinidia chinensis* 'Hort16A' [J]. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 182.
- [17] 程青敏, 于梁, 曹慧. "秦美"猕猴桃采后乙烯与呼吸强度的变化规律[J]. 山西农业大学学报, 1995, 15(4): 342-344, 419-420.
Cheng QM, Yu L, Cao H. Study on the variation of ethylene and respiration of 'QinMei' kiwifruit after harvest [J]. *Cheng QM, Yu L, Cao H. Study on the variation of ethylene and respiration of 'QinMei' kiwifruit after harvest [J].*

- Journal of Shanxi Agricultural University*, 1995, 15(4): 342–344, 419–420.
- [18] 张素梅, 蒙盛华, 李钰, 张洁, 安和祥, 等. 中华猕猴桃贮藏期间呼吸与乙烯释放规律的研究[J]. 园艺学报, 1985, 12(2): 95–100.
Zhang SM, Meng SH, Li Y, Zhang J, An HX, et al. Studies on respiratory climacteric and ethylene release during storage of Chinese gooseberries (*Actinidia chinensis* Planch.) [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1985, 12(2): 95–100.
- [19] 钱政江, 刘亭, 王慧, 屈红霞, 钟彩虹, 等. 采收期和贮藏温度对金艳猕猴桃品质的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, 19(2): 127–134.
Qian ZJ, Liu T, Wang H, Qu HX, Zhong CH, et al. Effects of harvest stage and storage temperature on quality of ‘Jin Yan’ kiwifruit (*Actinidia chinensis* × *Actinidia eriantha*) [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2011, 19(2): 127–134.
- [20] 杨丹, 王琪凯, 张晓琴. 贮藏温度对采后“金艳”猕猴桃品质和后熟的影响[J]. 北方园艺, 2016(2): 126–129.
Yang D, Wang QK, Zhang XQ. Effect of different storage temperatures on the quality and postharvest ripening of ‘Jin Yan’ kiwifruit [J]. *Northern Horticulture*, 2016 (2): 126–129.
- [21] 王贵禧, 于梁. 秦美猕猴桃在5% O₂和不同CO₂浓度下气调贮藏的研究[J]. 园艺学报, 1993, 20(4): 401–402.
Wang GX, Yu L. Studies on controlled atmosphere storage of Qinmei kiwifruit at 5% O₂ with various CO₂ concentrations [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1993, 20(4): 401–402.
- [22] Xu ZC, Ikoma Y, Yano M, Ogawa K, Hyodo H. Varietal differences in the potential to produce ethylene and gene expression of ACC synthase and ACC oxidase between ‘Kui mi’ and ‘Hong xin’ of Chinese kiwifruit [J]. *J Jpn Soc Hortic Sci*, 1998, 67(2): 204–209.
- [23] Whittaker DJ, Smith GS, Gardner RC. Expression of ethylene biosynthetic genes in *Actinidia chinensis* fruit [J]. *Plant Mol Biol*, 1997, 34(1): 45–55.
- [24] Wang KL, Li H, Ecker JR. Ethylene biosynthesis and signaling networks [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(S): 131–151.
- [25] MacDiarmid C, Gardner RC. A cDNA sequence from kiwifruit homologous to 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101(2): 691.
- [26] Mworia EG, Yoshikawa T, Yokotani N, Fukuda T, Suezawa K, et al. Characterization of ethylene biosynthesis and its regulation during fruit ripening in kiwifruit, *Actinidia chinensis* ‘Sanuki Gold’ [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2010, 55(2): 108–113.
- [27] Antunes MDC, Sfakiotakis EM. Ethylene biosynthesis and ripening behaviour of ‘Hayward’ kiwifruit subjected to some controlled atmospheres [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2002, 26(2): 167–179.
- [28] Rothan C, Nicolas J. High CO₂ levels reduce ethylene production in kiwifruit [J]. *Physiol Plantarum*, 1994, 92(1): 1–8.
- [29] Yin X, Allan AC, Chen K, Ferguson IB. Kiwifruit *EIL* and *ERF* genes involved in regulating fruit ripening [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153: 1280–1292.
- [30] Yin X, Allan AC, Zhang B, Wu R, Burdon J, et al. Ethylene-related genes show a differential response to low temperature during ‘Hayward’ kiwifruit ripening [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2009, 52(1): 9–15.
- [31] Yin X, Chen K, Allan AC, Wu R, Zhang B, Lallu N. Ethylene-induced modulation of genes associated with the ethylene signalling pathway in ripening kiwifruit [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(8): 2097–2108.
- [32] Barry CS, Giovannoni JJ. Ethylene and fruit ripening [J]. *J Plant Growth Regu*, 2007, 26(2): 143–159.
- [33] 陈昆松, 郑金土, 张上隆, Gavin S. 乙烯与猕猴桃果实的后熟软化[J]. 浙江农业大学学报, 1999, 25(3): 251–254.
Chen KS, Zheng JT, Zhang SL, Gavin SR. The role of ethylene in kiwifruit ripening and softening [J]. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1999, 25(3): 251–254.
- [34] Schroder R, Atkinson RG. Kiwifruit cell walls: towards an understanding of softening? [J]. *NZ J Forestry Sci*, 2006, 36(1): 112–129.
- [35] Barry CS, Llop-Tous MI, Grierson D. The regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene expression during the transition from system-1 to system-2 ethylene synthesis in tomato [J]. *Plant Physiol*, 2000, 123(3): 979–986.
- [36] McDonald B, Harman JE. Controlled-atmosphere storage of kiwifruit. I. Effect on fruit firmness and storage life [J]. *Sci Hortic*, 1982, 17(2): 113–123.
- [37] 彭丽桃, 蒋跃明, 姜微波, 苏小军. 园艺作物乙烯控制研究进展 [J]. 食品科学, 2002, 23(7): 132–136.
- [38] Retamales J, Pérez-Villarreal A, Callejas R. Ethylene biosynthesis inhibitor improves firmness of kiwifruit [J]. *Acta Hortic*, 1995, 394: 159–164.
- [39] Manriquez D, Defilippi B, Retamales J. AVG, an ethylene biosynthesis inhibitor: its effects on ripening and softening in kiwifruit [J]. *Acta Hortic*, 1999, 498: 263–268.
- [40] Scott KJ, Giugni J, Bailey WM. The use of polyethylene bags and ethylene absorbent to extend the life of kiwifruit (*Actinidia chinensis* planch) during cool storage [J]. *J Hortic Sci*, 1984, 59(4): 563–566.
- [41] Ben-Arie R, Sonego L. Modified-atmosphere storage of kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch) with ethylene removal [J]. *Sci Hortic*, 1985, 27(3): 263–273.
- [42] 孙炳新, 徐方旭, 冯叙桥, 孙海娟, 王月华, 等. 环丙烯类乙

- 烯效应抑制剂在果实保鲜应用的研究进展 [J]. 食品科学, 2014, 35(11): 303–313.
- Sun BX, Xu FX, Feng XQ, Sun HJ, Wang YH, et al. Advances in application of cyclopropenes as inhibitors of ethylene action in postharvest storage of fruits [J]. *Food Science*, 2014, 35(11): 303–313.
- [43] Stearns JC, Glick BR. Transgenic plants with altered ethylene biosynthesis or perception [J]. *Biotechnol Adv*, 2003, 21(3): 193–210.
- [44] Atkinson RG, Gunaseelan K, Wang MY, Luo L, Wang T, et al. Dissecting the role of climacteric ethylene in kiwifruit (*Actinidia chinensis*) ripening using a 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase knockdown line [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(11): 3821–3835.
- [45] Tieman DM, Taylor MG, Ciardi JA, Klee HJ. The tomato ethylene receptors *NR* and *LeETR4* are negative regulators of ethylene response and exhibit functional compensation within a multigene family [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(10): 5663–5668.
- [46] 程杰山, 沈火林, 孙秀波, 杨学妍, 张梅, 等. 果实成熟软化过程中主要相关酶作用的研究进展 [J]. 北方园艺, 2008(1): 49–52.
Cheng JS, Shen HL, Sun XB, Yang XY, Zhang M, et al. Research process in enzymes related to ripening and softening of fruit [J]. *Northern Horticulture*, 2008 (1): 49–52.
- [47] White A, de Silva HN, Requejo-Tapia C, Harker FR. Evaluation of softening characteristics of fruit from 14 species of *Actinidia* [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2005, 35(2): 143–151.
- [48] 钟彩虹, 李大卫, 韩飞, 刘小莉, 张鹏, 黄宏文. 猕猴桃品种果实性状特征和主成分分析研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(1): 92–99.
Zhong CH, Li DW, Han F, Liu XL, Zhang P, Huang HW. Fruit characters and principal component analysis of different ploidy of kiwifruit cultivars (*Actinidia chinensis* Planch) [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2016, 17(1): 92–99.
- [49] Atkinson RG, Schröder R. Genetics of fruit softening [M]// Testolin R, Huang HW, Ferguson AR, eds. *The Kiwifruit Genome*. Cham: Springer International Publishing, 2016: 205–217.
- [50] 王中凤. 细胞壁分解酶与果实软化的关系研究进展 [J]. 中国农学通报, 2009, 25(18): 126–130.
Wang ZF. Research advancement in relation of enzymes for cell wall metabolism with fruit softening [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(18): 126–130.
- [51] 朱明月, 沈文涛, 周鹏. 果实成熟软化机理研究进展 [J]. 分子植物育种, 2005, 3(3): 421–426.
Zhu MY, Shen WT, Zhou P. Research advance on mechanism of fruit ripening and softening [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2005, 3(3): 421–426.
- [52] Goulao LF, Oliveira CM. Cell wall modifications during fruit ripening: when a fruit is not the fruit [J]. *Trends Food Sci Tech*, 2008, 19(1): 4–25.
- [53] Redgwell RJ, Melton LD, Brasch DJ. Cell wall dissolution in ripening kiwifruit (*Actinidia deliciosa*): solubilization of the pectic polymers [J]. *Plant Physiol*, 1992, 98(1): 71–81.
- [54] Redgwell RJ, Melton LD, Brasch DJ. Cell-wall polysaccharides of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*): effect of ripening on the structural features of cell-wall materials [J]. *Carbohydr Res*, 1991, 209: 191–202.
- [55] Bonghi C, Pagni S, Vidrih R, Ramina A, Tonutti P. Cell wall hydrolases and amylase in kiwifruit softening [J]. *Postharvest Biol Technol*, 1996, 9(1): 19–29.
- [56] Wegrzyn TF, MacRae EA. Pectinesterase, polygalacturonase, and β-galactosidase during softening of ethylene-treated kiwifruit [J]. *HortScience*, 1992, 27(8): 900–902.
- [57] Schröder R, Atkinson RG, Langenkämper G, Redgwell RJ. Biochemical and molecular characterisation of xyloglucan endotransglycosylase from ripe kiwifruit [J]. *Planta*, 1998, 204(2): 242–251.
- [58] Redgwell RJ, Fry SC. Xyloglucan endotransglycosylase activity increases during kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) ripening (implications for fruit softening) [J]. *Plant Physiol*, 1993, 103(4): 1399–1406.
- [59] 王贵禧, 韩雅珊, 于梁. 猕猴桃软化过程中阶段性专一酶活性变化的研究 [J]. 植物学报, 1995, 37(3): 198–203.
Wang GX, Han YS, Yu L. Study on the activities of stage specific enzyme during softening of kiwifruit [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(3): 198–203.
- [60] 王贵禧, 韩雅珊. 猕猴桃果实中 PME, PG 及其抑制因子的研究(综述) [J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(01): 88–94.
Wang GX, Han YS. A review of pectinmethyl esterase, polygalacturonases and their inhibitors in *Actinidia* [J]. *Journal of China Agricultural University*, 1998, 3(1): 88–94.
- [61] Fullerton CG. Kiwifruit softening: a cell wall study [D]. New Zealand: University of Auckland, 2015.
- [62] Hallett IC, Macrae EA, Wegrzyn TF. Changes in kiwifruit cell wall ultrastructure and cell packing during postharvest ripening [J]. *Int J Plant Sci*, 1992, 153(1): 49–60.
- [63] 王仁才, 熊兴耀, 谭兴和, 吕长平. 美味猕猴桃果实采后硬度与细胞壁超微结构变化 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2000, 26(6): 457–460.
Wang RC, Xiong XY, Tan XH, Lv CP. Changes of fruit and ultrastructure of cell wall in *Actinidia deliciosa* lines during postharvest ripening [J]. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences Edition*, 2000, 26 (6):

- 457–460.
- [64] 赵云峰, 林瑜, 林河通. 细胞壁组分变化与果实成熟软化的关系研究进展[J]. 食品科技, 2012, (12): 29–33.
Zhao YF, Lin Y, Lin HT. Change of cell wall component in fruit ripening and softening[J]. *Food Science and Technology*, 2012, 37(12): 29–33.
- [65] 王贵禧, 韩雅珊, 于梁. 猕猴桃总淀粉酶活性与果实软化的关系[J]. 园艺学报, 1994, 21(4): 329–333.
Wang GX, Han YS, Yu L. The relationship between amylase activity and softening of kiwifruit after harvest[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1994, 21(4): 329–333.
- [66] 周国忠, 刁太清. 猕猴桃果实淀粉含量和淀粉酶活性变化与耐贮性的关系[J]. 果树科学, 1997, 14(1): 21–23.
Zhou GZ, Diao TQ. The relationship between starch content, changes of amylase activity and fruit storability on kiwifruit[J]. *Journal of Fruit Science*, 1997, 14(1): 21–23.
- [67] 张波, 李鲜, 陈昆松. 脂氧合酶基因家族成员与果实成熟衰老研究进展[J]. 园艺学报, 2007, 34(1): 245–250.
Zhang B, Li X, Chen KS. Physiological and molecular features of lipoxygenase gene family members in ripening fruit[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(1): 245–250.
- [68] 陈昆松, 徐昌杰, 楼健, 张上隆, Gavin SR. 脂氧合酶与猕猴桃果实后熟软化的关系[J]. 植物生理学报, 1999, 25(2): 138–144.
Chen KS, Xu CJ, Lou J, Zhang SL, Gavin SR. Lipoxygenase in relation to the ripening and softening of *Actinidia* fruit[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1999, 25(2): 138–144.
- [69] Zhang B, Chen K, Bowen J, Allan A, Espley R, et al. Differential expression within the *LOX* gene family in ripening kiwifruit[J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(14): 3825–3836.
- [70] Brummell DA, Harpster MH. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants[J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 47(1): 311–339.
- [71] Kramer M, Sanders R, Bolkan H, Waters C, Sheeny RE, Hiatt WR. Postharvest evaluation of transgenic tomatoes with reduced levels of polygalacturonase: processing, firmness and disease resistance [J]. *Postharvest Biol Technol*, 1992, 1(3): 241–255.
- [72] Tieman DM, Handa AK. Reduction in pectin methylesterase activity modifies tissue integrity and cation levels in ripening tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruits [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106(2): 429–436.
- [73] Quesada MA, Blanco-Portales R, Posé S, García-Gago JA, Jiménez-Bermúdez S, et al. Antisense down-regulation of the *FaPG1* gene reveals an unexpected central role for polygalacturonase in strawberry fruit softening [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150: 1022–1032.
- [74] Atkinson RG, Sutherland PW, Johnston SL, Gunaseelan K, Hallett IC, et al. Down-regulation of POLYGALACTURONASE1 alters firmness, tensile strength and water loss in apple (*Malus x domestica*) fruit[J]. *BMC Plant Biol*, 2012, 12(1): 129.
- [75] Smith DL, Abbott JA, Gross KC. Down-regulation of tomato β -galactosidase 4 results in decreased fruit softening [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129(4): 1755–1762.
- [76] Paniagua C, Blanco-Portales R, Barceló-Muñoz M, García-Gago JA, Waldron KW, et al. Antisense down-regulation of the strawberry β -galactosidase gene *Fa β Gal4* increases cell wall galactose levels and reduces fruit softening[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(3): 619–631.

(责任编辑: 周媛)