

陈瑶, 艾佳音, 何明莉, 等. 甜樱桃果实软化研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2024, 55(2): 240-246.

CHEN Yao, AI Jiayin, HE Mingli, et al. Research progress of sweet cherry fruit softening[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2024, 55(2): 240-246.

甜樱桃果实软化研究进展

陈瑶, 艾佳音, 何明莉, 才丰, 张琪静

(辽宁省果树科学研究所, 辽宁 熊岳 115009)

摘要: 软化是果实充分成熟的标志, 软化成熟的果实具有理想的色泽、风味, 并积累大量的风味物质和营养物质。甜樱桃果实软化主要发生在转色期, 果肉细胞迅速膨大, 细胞壁开始溶解, 胞间层消失, 成熟期果实中细胞壁退化更为突出, 细胞质的规则结构几乎完全消失。然而过度软化降低了果实对机械损伤和病原菌侵染的抵抗能力, 严重缩短货架期, 增加采后损失, 甜樱桃果实成熟后软化已经逐渐成为产业问题。为解析甜樱桃果实软化的机制, 提高果实品质, 对甜樱桃果实成熟软化过程中细胞壁结构和组分变化、细胞壁降解相关酶[果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME)、纤维素酶(cellulase, CL)、多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)、果胶裂解酶(pectate lyases, PL)、 β -半乳糖苷酶(β -galactosidase, β -Gal)和 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶(α -L-Arabinofuranosidase, α -L-Af)]、细胞内碳水化合物代谢及激素[脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)、生长素(IAA)和赤霉素(GAs)]和栽培环境(温度、矿质元素和栽培管理)对甜樱桃果实软化的影响等方面进行综述, 并对甜樱桃果实软化在育种和分子方向的深入研究进行展望, 为提高甜樱桃果实品质和贮藏性提供理论依据。

关键词: 甜樱桃; 果实软化; 细胞壁; 研究进展

中图分类号: S662.5

文章编号: 1000-1700(2024)02-0240-07

文献标识码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress of Sweet Cherry Fruit Softening

CHEN Yao, AI Jiayin, HE Mingli, CAI Feng, ZHANG Qijing

(Liaoning Institute of Pomology, Xiongyue Liaoning 115009, China)

Abstract: Softening is a sign that the fruit is fully ripe. The softened and ripe fruits have ideal color and flavor, and accumulate a lot of flavor substances and nutrients. Sweet cherry fruit softening mainly occur in the color transformation stage, accompanied by rapid expansion of flesh cells, initial dissolution of cell wall, and disappearance of intermediate lamella. In the ripening stage, cell wall degradation is more prominent, and the regular structure of cytoplasm almost disappears. However, excessive softening reduces the resistance of fruit to mechanical damage and pathogen infection, seriously shortens shelf life, and increases postharvest loss. Softening of sweet cherry fruit after ripening has become an industry problem. In order to analyze the mechanism of sweet cherry fruit softening and improve the quality of sweet cherry fruit, we reviewed the effects of cell wall structure and component changes, cell contents and turgor pressure, enzymes [pectin methylesterase (PME), cellulase (CL), polygalacturonase (PG), pectate lyases (PL), β -galactosidase (β -Gal) and α -L-Arabinofuranosidase (α -L-Af)] and hormones (ABA, ETH, IAA, GAs) related to cell wall degradation, and cultivation environment (temperature, mineral elements, cultivation and management) on sweet cherry fruit softening. Subsequently, we prospected the further research on breeding and molecular aspects of sweet cherry fruit softening. This study can provide

收稿日期: 2024-01-10

基金项目: 国家桃产业技术体系樱桃熊岳综合试验站项目(CARS-30-ZY-25); 设施樱桃栽培技术集成与示范项目(2021210807000083)

第一作者: 陈瑶(1990-), 女, 硕士, 研究实习员, 从事设施樱桃栽培生理研究, E-mail: chen9020@163.com

通信作者: 张琪静(1969-), 女, 博士, 研究员, 从事设施樱桃栽培生理研究, E-mail: qijingzhang@hotmail.com

theoretical basis for improving the quality and storability of sweet cherry fruit.

Key words: sweet cherry; fruit softening; cell wall; research progress

甜樱桃是核果类果树,其果实软化主要发生在转色期,果肉细胞迅速膨大,细胞壁开始溶解,胞间片层消失,成熟期果实中细胞壁退化更为突出,细胞质的规则结构几乎完全消失。同时甜樱桃果实软化涉及到淀粉向糖的转化、色素生物合成和积累的变化、风味和芳香性挥发物的生物合成、细胞壁超微结构的变化以及细胞壁多糖修饰酶和蛋白质分解的协调作用。果实成熟过程中细胞组分的变化,影响细胞壁厚度和强度,进而改变果实的质地。参与软化的酶前期主要是通过改变纤维素微纤丝、细胞间黏合力、木聚糖、淀粉等因素引起果实软化,后期主要与果胶的降解,细胞壁的解体相关。甜樱桃果实半纤维素和果胶的降解速率决定了硬肉和软肉品种之间的硬度差异,此外,甜樱桃是非呼吸跃变型果实,其成熟过程主要受脱落酸调控,软化过程更多地与脱落酸和生长素等其他植物激素有关^[1]。软化是果实充分成熟的标志,此时果实具有理想的色泽、风味,并积累大量的风味物质和营养物质^[2],然而过度软化降低了果实对机械损伤和病原菌侵染的抵抗能力,严重缩短货架期,增加采后损失。因此,阐明甜樱桃果实软化的生理生化机制,找出关键的影响因子,利于在实践中改进栽培管理措施,进而获得品质优良、贮藏性好的果实,也为甜樱桃抗软化品种选育提供理论依据。

1 果实软化相关的代谢

1.1 细胞壁结构变化

甜樱桃果实的软化程度取决于细胞壁的降解程度,细胞壁包括初生壁、胞间层和次生壁,初生壁主要由纤维素、半纤维素、果胶、糖蛋白等组成,以增厚和木质化为特征的次生壁含有纤维素、半纤维素、果胶和木质素,负责将相邻细胞黏合在一起的胞间层是由初生壁之间的果胶组成,纤维素和半纤维素通过糖苷键和氢键相互交织,形成多糖骨架作为细胞的支撑结构。果实的细胞壁结构主要由薄壁组织层组成,特别是在成熟期的肉质果实中,仅有初生壁和胞间层,很少形成次生壁。细胞壁结构的变化与胞间层的溶解和初生细胞壁的破裂有关。胞间层的溶解和整个细胞壁的纤维基质逐渐解体,导致细胞黏附性降低,细胞间隙增加,细胞壁厚度和密度降低。在甜樱桃绿果期,细胞小且排列完整,细胞壁结构完整,微丝排列密集,细胞膜紧邻细胞壁,随着果实的成熟,转色期细胞壁和胞间层降解,细胞体积增大,细胞间隙增大。在果实成熟后期,果实的细胞壁完整性被破坏,表现为浅色和松散排列的微丝,同时伴随着胞间层的降解和质壁分离。早熟品种细胞壁降解比中晚熟品种严重,细胞间的连接已经完全消失^[3]。酸樱桃绿果期的细胞壁结构也是完整的,硬核期细胞壁失去了完整性,由于果胶聚合物的溶解,比绿果期的纤维性更高,成熟期酸樱桃果实细胞壁退化更为突出,壁的不均匀溶解和胞间层的完全分解,细胞壁像拉链一样裂开,细胞壁内细胞质的规则结构几乎完全消失^[4]。

1.2 细胞壁组分变化

细胞壁组分的90%左右是多糖(包括纤维素、半纤维素、果胶物质),10%左右是蛋白质、酶类和脂肪酸等^[5]。果实成熟过程中硬度的变化不仅包括多糖的溶解和解聚,而且还包括它们之间结合的重排^[6]。一些甜樱桃品种果实的坚硬程度也可能与细胞壁基质聚糖的数量和结构有部分关系,特别是木聚糖^[7],木葡聚糖有稳定微纤丝的功能。纤维素是稳定细胞壁结构的骨架物质,它的降解意味着细胞壁的解体和果实软化^[8]。半纤维素在细胞壁的“经纬模型”中发挥着“门闩”的作用,它的降解会引起细胞壁结构的松散,半纤维的主要成分有木聚糖和木葡聚糖,半纤维素-纤维素糖是甜樱桃幼果细胞壁的主要成分,半纤维素结构在甜樱桃栽培品种之间存在很大的品种差异,其含量从幼果期就不断下降,且一直很低^[9]。CHEN等^[10]研究中国樱桃的半纤维素分子纳米结构特征认为,半纤维素分子的链宽和链高与樱桃的质地密切相关。细胞壁基质主要由共价结合的果胶构成,相对于刚性的纤维素,果胶是细胞壁中结构最多变、最易被降解、最具动态性的多糖,随着果实成熟果胶失去了内聚的果胶基质,侧链损失,导致富含果胶的胞间层区域明显溶解,细胞壁解聚,它影响细胞壁的通透性、持水性、机械特性和离子结合性,进而影响成熟果实的最终质地^[6]。不溶性原果胶分解成可溶性的果胶、果胶酸和半乳糖醛酸,果肉组织彼此分离,果实的软化伴随着水溶性果胶含量的上升和碳酸钠可溶性果胶含量

的下降^[11]。甜樱桃硬核期和转色期的果胶含量最高,果胶的自溶在硬核期和转色期之间增加,然后慢慢减少。同型半乳糖醛酸聚糖(homogalacturonan, HG)是含量最丰富的果胶多糖,可以被甲酯化和乙酰化修饰,其酯化状态受果胶酯酶和果胶酯酶抑制蛋白的调节,同时HG分子可以与钙离子交联,使其在细胞壁组装和重塑过程中与其他细胞壁多糖动态结合,实现不同的细胞学功能^[12]。甜樱桃细胞壁中HG在幼果期就达到峰值,并在成熟前保持不变,而鼠李半乳糖醛酸聚糖 I (rhamngalacturonan I, RG I) 的含量则持续增加, HGs 和富含阿拉伯糖的 RG-I 果胶可以显著有助于细胞壁硬化^[13], RGI/HG 比例在整个果实发育过程中稳步上升^[9]。在果胶大分子中还发现了半乳葡甘露聚糖和木糖半乳糖醛酸,后者在成熟时会减少^[13]。与软果(半乳糖醛酸 28.5%, 蛋白质 14.5%)相比,脆果含有更多的半乳糖醛酸(31.4%)和更少的蛋白质(12.9%)。脆果有更多的半乳糖和鼠李糖,软果有更多的葡萄糖、甘露糖和木糖^[14]。

1.3 细胞壁降解相关酶

细胞壁代谢中多个多糖网络的解体由多个细胞壁降解酶家族完成,细胞壁基质聚合物、果胶和聚糖的解聚或增溶溶解是通过多种酶按顺序协调作用发生的。果胶降解的起始步骤是果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME)催化HG脱去一个甲基,多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)和果胶裂解酶(pectate lyases, PL)分别为HG中去酯化半乳糖醛酸之间的解聚酶—断裂 α -1,4连接,随机或 β -消除,侧链修饰由 β -半乳糖苷酶(β -galactosidase, β -Gal)进行, β -Gal释放RG-I侧链中的半乳糖残基,打开聚合物进一步解聚^[15]。PME是水解果胶分子链上半乳糖醛酸羧基上的酯化基团,脱酯化形成PG的底物果胶酸。在甜樱桃果实成熟和贮藏过程中检测到PME活性以相当恒定的速率增加,并在收获时达到最大值。像在番茄中一样,甜樱桃中PME先于PG活性增强作用于果实软化^[16]。PME活性不但在不同树种间有着较大的不同,而且在同一树种不同品种间也存在着显著差异^[17]。纤维素酶(cellulase, CL)对羧甲基纤维素、木葡聚糖和具有葡聚糖结构的物质表现活性,又称葡聚糖酶,能分解1,4- β -葡萄糖基链的半纤维素基质多糖,使果实软化。CL在甜樱桃果实发育初期几乎不存在,但随着果实的成熟,活性随之升高,主要参与成熟后期的果实软化^[18]。PG的功能只是降解果胶酸,将可溶性果胶酸水解为半乳糖醛酸,可以催化果胶分子中1,4-2D-半乳糖苷键的裂解,导致细胞壁解体,使果实软化,分为内切PG(endo-PG)和外切PG(exo-PG),endo-PG通过果胶的增溶和解聚形成大的质外体空间填充溶质,导致果实硬度的损失^[15],对底物的特异性较强,exo-PG则较弱。单独的PG不足以对组织产生明显的影响,它可能是与其他因素协同发挥作用^[17]。与其他水果相比,樱桃中的PG活性水平相对较低,其活性与成熟度无关^[16]。PL通过 β -转移和消除机制作用于果胶,随机裂解胞间层和初生细胞壁的 β -1,4-半乳糖醛酸残基,因而又称为果胶酸反式消除酶^[17]。PL和PG酶活性先升高后逐渐降低,在樱桃果实膨大期活性达到最高值,而后在转色期活性显著降低^[19]。PL家族基因PaPL5基因表达量与甜樱桃果实硬度高度相关,推测该基因可能是调控果实成熟的关键基因^[20]。 β -Gal主要通过降解果胶多聚醛酸,切除半乳糖苷键,从而促使果胶物质降解,松动果胶-纤维素网络,最终导致果实软化。在樱桃成熟的早期阶段也检测到 β -Gal的活性,晚熟品种的 β -Gal活性明显高于早熟樱桃。 β -Gal的活性在绿果阶段最大,在果实硬核期突然下降,然后缓慢增加,在果实浅红色阶段 β -Gal的活性再次迅速增加到最大值,之后下降。GERARDI等^[21]发现,在甜樱桃果实中, β -Gal有4种同工酶, β -Gal在甜樱桃硬核期不发挥作用,在果实发育中后期活性升高,利于多种水解酶与底物的接触,促进多糖降解,降低果实硬度^[22]。 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶(α -L-Arabinofuranosidase, α -L-Af)能够水解细胞壁中的非还原呋喃阿拉伯糖残基,促进细胞壁多糖降解,导致细胞壁结构松弛,引起樱桃果实软化^[23]。

1.4 细胞内碳水化合物代谢

叶片运输到发育中果实的蔗糖或山梨醇,在有关酶的作用下最终以原形式(蔗糖/山梨醇)或更多地以其他形式(淀粉、果糖和葡萄糖)积累在果实中产生不同的风味^[24]。此外,果实在成熟期间有大量淀粉累积,而这些淀粉会被淀粉酶降解为葡萄糖,生成的葡萄糖又会在异构酶的作用下变成果糖,果糖与葡萄糖在蔗糖磷酸酶的作用下合成蔗糖,蔗糖被转化酶分解为葡萄糖和果糖,最终淀粉与糖之间形成一种动态平衡,以达到维持果实硬度的目的。淀粉降解和黄酮类化合物含量过高也会导致质地改变^[25]。淀粉作为细胞的内容物,对细胞起支撑作用,水解后转化成可溶性糖,不仅与果实的风味

变化有关,而且导致膨压下降、果实软化,这也与果实质地相关^[26]。甜樱桃果实内可溶性糖含量在转色期开始显著增加,尤其是葡萄糖的水平在果实黄白和全红阶段迅速增加^[27],落别樱桃果实中蔗糖含量在硬核期和膨大期含量变化不显著,在转色期含量显著下降,相比硬核期降低57.77%^[19]。可溶性糖含量与硬度呈负相关,从花后10 d的6.8%持续增加到花后40 d的18.2%^[28],果实硬度从花后10 d的11.6 N迅速下降到花后33 d的1.2 N,并在花后40 d的暗红色成熟期达到0.7 N。转录因子NAC71、WRKY57和WRKY3主要通过作用于负责蔗糖降解代谢的关键酶INV、SPS和SUS来调节樱桃果实糖的积累^[29]。

2 激素对甜樱桃果实软化的影响

2.1 脱落酸(ABA)

ABA是一种来源于类胡萝卜素的倍半萜类激素,是非呼吸跃变型甜樱桃果实成熟过程的关键激素,促进甜樱桃果实成熟,对采前果实品质有积极影响^[30]。ABA在乙烯上游信号通路中调控果实软化,ABA水平升高导致乙烯生成量降低,细胞密度增加,果实角质层的增厚^[1]。外源施加ABA促进了ABA的生物合成,并与其他激素如SA、JA、ACC、细胞分裂素、赤霉素和IAA存在交互作用。ABA处理特异性上调激素、细胞壁和角质层代谢相关基因,显著增加了细胞壁总量。在坐果期对甜樱桃外源施用ABA,成熟期果实中结合态的果胶和半纤维素含量较高,同时水溶性聚合物减少,细胞壁强度增加,延缓果实软化^[31]。

2.2 乙烯(ETH)

乙烯是启动跃变型果实成熟软化的激素,而甜樱桃等非跃变型果实成熟时没有或很少有乙烯生成。非跃变型果实诸多与成熟相关的品质如香味、色泽和质地等都可能受到内源或外源乙烯调控^[17]。外源乙烯处理对樱桃果实的呼吸速率或果实软化没有显著影响,尽管乙烯可能会影响花青素的积累^[32]。甜樱桃中研究发现,在果实始熟前,乙烯受体基因(*PacEIN2*、*PacEIL2*、*PacEIL3*和*PacEBF1*)的表达量很高,而在完熟果实及成熟叶片中,这些基因的表达量很低,推测乙烯在甜樱桃成熟后期可能不起关键性的调控作用^[11]。乙烯与果实的软化密切相关,但不是使果实软化的动力^[33]。

2.3 生长素(IAA)

IAA处理诱导了ABA的积累,但延迟了果实成熟的启动。IAA通过阻止ABA信号的过度放大,抵消ABA的作用,延迟甜樱桃软化^[8]。IAA可以促进RNA和蛋白质的合成,为原生质体和细胞壁的合成提供原料,保持持久性生长,从而促进细胞体积的增大。生长素(1-萘乙酸,NAA)处理甜樱桃果实已被证实能够显著上调花青素的关键调控、生物合成和运输基因的转录水平。NAA处理可以改变乙烯的生成,诱导成熟,并提高花青素的生成,可能是通过ABA代谢^[33]。

2.4 赤霉素(GAs)

GAs处理可以降低樱桃果实的呼吸速率、抑制乙烯释放量,延缓果实软化、色素变化,使果实保持较高硬度和有机酸的含量,改善果实质地及品质^[34]。GAs存在于甜樱桃果实成熟初期,在第Ⅲ阶段开始时,种子中的GA活性有一个峰值,而果皮中的GA活性最大值出现在几天后。在第Ⅱ阶段外源施用GA₃延缓了ABA在甜樱桃成熟初期的积累,进而延迟果实成熟软化,但这种作用具有品种依赖性,中熟品种纤维素酶和多聚半乳糖醛酸酶活性延迟,而早熟品种纤维素酶和多聚半乳糖醛酸酶活性增加但不延迟^[35]。

3 栽培环境对甜樱桃果实软化的影响

3.1 温度

与暗呼吸相比,光合作用对高温更敏感,光合作用先于呼吸被抑制。当光合产物积累受到抑制时,植物次生代谢受直接影响,降低其调节细胞渗透压能力^[36]。因此长期昼间亚高温条件下,树木光合作用下降,呼吸作用增强,同化物供应不足,从而导致生长速率减慢,果实提前成熟软化^[37]。果实对温度的敏感性与其发育阶段有交互作用,果实在发育中期对温度的敏感性较低。酸樱桃在转色期前提高夜间温度可以缩短成熟期,加速果实软化;转色期夜温升高则果实延迟成熟软化^[39]。在(20.4±

25.9)°C的温度范围内,温度每升高1°C,樱桃果实硬度降低 $0.07\text{ N}\cdot\text{mm}^{-1}$ [38]。温度波动影响樱桃果实PG、PME和 β -Gal活性以及 $paPG$ 、 $paPME$ 和 $paPME$ 基因的表达[40]。在温度变化的作用下, $paPME$ 基因的表达水平显著上调,PME活性开始急剧增加,果胶的甲基化程度降低,更多的果胶链从聚集体中解离出来,随机分布在短链和长链中[41]。高温诱导甜樱桃ABA分解代谢和失活,降低ABA水平[42]。

3.2 矿质元素

矿物质是构成酶和维生素的活性因子,构成某些激素并影响核酸代谢。在甜樱桃中,钙对果实品质和成熟属性(如硬度和抗裂性)有积极影响,钙在整个甜樱桃果实成熟过程中的代谢影响取决于养分状态、果实蒸腾和果实钙输入、基因表达变化、信号事件和激素活动的复杂相互作用[43]。钙处理能减缓果实硬度的下降,这可能是由于钙离子在贮藏期间向果皮转移,与游离果胶酸形成果胶酸钙,果胶酸钙黏附于细胞壁胶层,增加非水溶性物质含量,提升了果实强度;且钙处理可以更好地抑制细胞壁物质的解聚,减少营养物质消耗,增强果实抗性。钙离子使细胞壁加厚,从而形成了巩固和支撑细胞的机械组织,抑制内源物质的代谢活动和呼吸作用,进而延缓果实的成熟衰老,钙离子能够维持细胞膜的稳定性,降低细胞膜的透性,防止结合态PPO转变为游离态PPO[44]。

3.3 栽培管理

适宜的挂树时间能够提高贮藏品质。延长挂树时间的果实虽然着色好且营养物质含量高,但果实过软,抗病能力下降,贮藏过程中腐烂率高;挂树时间短,则营养物质尚未积累完全,呼吸代谢强度往往较高;适当的挂树时间可以使果实保持高品质的风味,降低病害的发生,延长贮藏时间。挂树至八成成熟的樱桃果实呼吸强度最低,在贮藏期间可溶性固形物质量分数下降幅度最低,这与不同挂树时间果实的果皮组织中角质层和蜡质层差异有关[44]。樱桃果实具有中等的呼吸活性,早熟品种的呼吸活性高于晚熟品种。果实呼吸在绿色期较高,然后下降,在白粉期出现短暂的呼吸高峰。果实呼吸作用的降低可能与果皮液泡与细胞质的比例增加有关[45]。果实硬度不受灌溉管理的影响[46]。低叶果比影响拉宾斯甜樱桃果实成熟进程,延迟果实成熟[47]。在果实生长发育过程中定期喷钙,随着果实发育膨大,果实钙含量和其他矿质元素的含量会显著提高[44]。

4 展望

在果实发育过程中,各种生物和非生物胁迫会改变组织的发育,从而影响果实成熟后的品质,使得在育种计划中识别稳定的遗传标记以提高质量尤其是质地变得尤为困难。迄今为止,全面了解和控制这些变异仍是一项挑战。决定果实品质所涉及的组织机械特性的核心问题是了解果实发育过程中细胞壁的构造和演化,从而利用基因编辑等技术探索表观遗传修饰的表观遗传等位变异,以获得不影响采后果实品质但延长果实货架期的优良品种。

果实成熟软化是受细胞生理代谢、相关基因的表达和激素共同作用的过程。关于果实成熟的分子基础研究多以番茄作为跃变型果实的植物模型,以草莓作为非跃变型果实的植物模型,关于甜樱桃软化相关的研究只是对果实成熟软化期间发生的细胞壁变化及细胞壁降解酶活性进行研究,但对于期间这些变化发生的先后顺序以及这些降解酶之间的相互作用等都没有深入研究。细胞壁降解相关酶的基因(如PG、PE等基因)已经在许多植物的果实中克隆得到[11],但是当前的研究主要围绕着PG、PE以及 β -Gal等,而对于樱桃果实成熟软化中有重要作用的酶的编码基因研究很少。细胞壁修饰对果实软化的贡献还不完全清楚,细胞壁结构变化在樱桃果实软化中的确切作用还需要进一步阐明。转录因子、植物激素和表观遗传调节因子共同调节果实软化过程中的细胞壁代谢。许多与果实软化相关的转录因子以及植物激素合成基因已被鉴定并用于调控果实软化,因此探讨转录因子在甜樱桃果实软化过程中对相关代谢途径中的基因的表达调控作用也很重要。在果实成熟过程中,TFs与成熟相关蛋白之间的相互作用证据并不完整,尤其是与果实软化相关的效应因子,也需进一步明确。

参考文献:

- [1] PENG Z,LIU G,LI H,et al.Molecular and genetic events determining the softening of fleshy fruits: A comprehensive review

- [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022,23(20):12482.
- [2] 张素敏,杨 巍,王柏松,等.12个甜樱桃品种果实品质特征评价[J].食品研究与开发,2022,43(20):73-82.
- [3] ZHAI Z,XIAO Y,WANG Y,et al.Abscisic acid-responsive transcription factors PavDof2/6/15 mediate fruit softening in sweet cherry[J].Plant Physiology,2022,190(4):2501-2518.
- [4] SCHUMANN C,SITZENSTOCK S,ERZ L,et al.Decreased deposition and increased swelling of cell walls contribute to increased cracking susceptibility of developing sweet cherry fruit[J].Planta,2020,252(6):96.
- [5] 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,2012,37(12):29-33.
- [6] GOULAO L F,OLIVEIRA C M.Cell wall modifications during fruit ripening: when a fruit is not the fruit[J].Trends in Food Science & Technology,2008,19(1):4-25.
- [7] CHOI C,TOIVONEN P,WIERSMA P A,et al.Differences in levels of pectic substances and firmness in fruit from six sweet cherry genotypes[J].Journal of American Pomological Society,2002,56(4):197-201.
- [8] WANG Y,MA L,MA Y,et al.Comparative physiological and transcriptomic analyses provide insights into fruit softening in Chinese cherry [*Cerasus pseudocerasus* (Lindl.) G. Don][J].Frontiers in Plant Science,2023,14:1190061.
- [9] LAHAYE M,TABI W,LE BOT L,et al.Comparison of cell wall chemical evolution during the development of fruits of two contrasting quality from two members of the Rosaceae family:Apple and sweet cherry[J].Plant Physiology and Biochemistry,2021,168:93-104.
- [10] CHEN F,ZHANG L,AN H,et al.The nanostructure of hemicellulose of crisp and soft Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* L.) cultivars at different stages of ripeness[J].LWT-Food Science and Technology,2009,42(1):125-130.
- [11] 宣继萍,王 刚,贾展慧,等.李属植物果实成熟软化研究进展[J].中国农学通报,2015,31(31):104-118.
- [12] DU J,ANDERSON C T,XIAO C.Dynamics of pectic homogalacturonan in cellular morphogenesis and adhesion, wall integrity sensing and plant development[J].Nature Plants,2022,8(4):332-340.
- [13] BASANTA M F,DE ESCALADA PLÁ M F,STORTZ C A,et al.Chemical and functional properties of cell wall polymers from two cherry varieties at two developmental stages[J].Carbohydrate Polymers,2013,92(1):830-841.
- [14] BATISSE C,BURET M,COULOMB P J.Biochemical differences in cell wall of cherry fruit between soft and crisp fruit[J].Journal of Agricultural and Food Chemistry,1996,44(2):453-457.
- [15] VEERAPPAN K,NATARAJAN S,CHUNG H,et al.Molecular insights of fruit quality traits in peaches, *Prunus persica*[J].Plants,2021,10(10):2191.
- [16] BARRELT D M,GONZALEZ C.Activity of softening enzymes during cherry maturation[J].Journal of Food Science,1994,59(3):574-577.
- [17] 张云婷,汤浩茹,陈 清,等.草莓果实成熟软化机理的研究进展[J].植物生理学报,2015,51(6):813-820.
- [18] ANDREWS P K,LI S.Cell wall hydrolytic enzyme activity during development of nonclimacteric sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit[J].Journal of Horticultural Science,1995,70(4):561-567.
- [19] 齐 勇,韩秀梅,宋 莎,等.“落别”樱桃果实不同发育期糖酸组分积累及软化相关成分研究[J].食品工业科技,2021,42(21):344-352.
- [20] 刘 琦,李芳东,李延菊,等.甜樱桃果胶裂解酶 PaPL5 的基因克隆与表达模式分析[J/OL].分子植物育种,2024:1-9. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220802.0933.002.html>.
- [21] GERARDI C,BLANDO F,SANTINO A.Purification and chemical characterisation of a cell wall-associated β -galactosidase from mature sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit[J].Plant Physiology and Biochemistry,2012,61:123-130.
- [22] 沈 颖,李芳东,王玉霞,等.甜樱桃果实发育过程中细胞壁组分及其降解酶活性的变化[J].果树学报,2020,37(5):677-686.
- [23] 沈 颖.不同质地甜樱桃果实发育特性研究[D].烟台:烟台大学,2020.
- [24] 吕英民,张大鹏.果实发育过程中糖的积累[J].植物生理学通讯,2000(3):258-265.
- [25] SHI Y,LI B J,SU G,et al.Transcriptional regulation of fleshy fruit texture[J].Journal of Integrative Plant Biology,2022,64(9):1649-1672.
- [26] 阚 娟,谢海艳,金昌海.桃果实成熟软化过程中生理特性及细胞壁超微结构的变化[J].江苏农业学报,2012,28(5):1125-1129.
- [27] SHEN X,ZHAO K,LIU L,et al.A role for PacMYBA in ABA-regulated anthocyanin biosynthesis in red-colored sweet cherry cv. Hong Deng (*Prunus avium* L.)[J].Plant & Cell Physiology,2014,55(5):862-880.
- [28] YANG H,TIAN C,JI S,et al.Integrative analyses of metabolome and transcriptome reveals metabolomic variations and can-

- didate genes involved in sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit quality during development and ripening[J].*PLoS One*,2021,16(11):e0260004.
- [29] CHEN C,CHEN H,YANG W,et al.Transcriptomic and metabolomic analysis of quality changes during sweet cherry fruit development and mining of related genes[J].*International Journal of Molecular Sciences*,2022,23(13):7402.
- [30] TIJERO V,TERIBIA N,MUÑOZ P,et al.Implication of abscisic acid on ripening and quality in sweet cherries: Differential effects during pre- and post-harvest[J].*Frontiers in Plant Science*,2016,7:602.
- [31] GUTIÉRREZ C,FIGUEROA C R,TURNER A,et al.Abscisic acid applied to sweet cherry at fruit set increases amounts of cell wall and cuticular wax components at the ripe stage[J].*Scientia Horticulturae*,2021,283:110097.
- [32] 钱丽丽,杨斯琪,李 跃,等.果实采后软化机制研究进展[J].*食品工业科技*,2024,45(4):371-378.
- [33] 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.
- [34] 邹 金.赤霉素处理下甜樱桃果实转录组分析及成熟软化相关基因表达分析[D].成都:四川农业大学,2019.
- [35] KUHN N,PONCE C,ARELLANO M,et al.Gibberellic acid modifies the transcript abundance of aba pathway orthologs and modulates sweet cherry (*Prunus avium*) fruit ripening in early- and mid-season varieties[J].*Plants*,2020,9(12):1796.
- [36] 蒋欣梅,张 雪,程 瑶,等.光强对蒲公英生长、活性成分积累及抗氧化活性的影响[J].*东北农业大学学报*,2023,54(3):26-34.
- [37] 谷大军,周朝辉,艾佳音,等.大连樱桃避雨栽培模式生产现状及发展建议[J].*中国南方果树*,2022,51(6):252-256.
- [38] MULHOLLAND B J,EDMONDSON R N,FUSSELL M,et al.Effects of high temperature on tomato summer fruit quality[J].*The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*,2003,78(3):365-374.
- [39] TUKEY L D.Effect of night temperature on growth of the fruit of the sour cherry[J].*Botanical Gazette*,1952,114(2):155-165.
- [40] XIN Y,LIU Z,ZHANG Y,et al.Effect of temperature fluctuation on colour change and softening of postharvest sweet cherry [J].*RSC Advances*,2021,11(37):22969-22982.
- [41] XIN Y,JIN Z,CHEN F,et al.Effect of chitosan coatings on the evolution of sodium carbonate-soluble pectin during sweet cherry softening under non-isothermal conditions[J].*International Journal of Biological Macromolecules*,2020,154:267-275.
- [42] TAN Y,WEN B,XU L,et al.High temperature inhibited the accumulation of anthocyanin by promoting ABA catabolism in sweet cherry fruits[J].*Frontiers in Plant Science*,2023,14:1079292.
- [43] MICHAILIDIS M,TITELI V S,KARAGIANNIS E,et al.Tissue-specific transcriptional analysis outlines calcium-induced core metabolic changes in sweet cherry fruit[J].*Plant Physiology and Biochemistry*,2022,189:139-152.
- [44] 张聪聪,刘静珂,吉 茹,等.挂树和钙处理对樱桃果实贮藏品质的影响[J].*食品科学*,2020,41(5):230-236.
- [45] GINÉ-BORDONABA J,ECHEVERRIA G,UBACH D,et al.Biochemical and physiological changes during fruit development and ripening of two sweet cherry varieties with different levels of cracking tolerance[J].*Plant Physiology and Biochemistry*,2017,111:216-225.
- [46] BLANCO V,MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ G B,ARTÉS-HERNÁNDEZ F,et al. Water relations and quality changes throughout fruit development and shelf life of sweet cherry grown under regulated deficit irrigation[J].*Agricultural Water Management*,2019,217:243-254.
- [47] USENIK V,ORAZEM P,STAMPAR F.Low leaf to fruit ratio delays fruit maturity of ‘Lapins’ sweet cherry on Gisela 5[J].*Scientia Horticulturae*,2010,126(1):33-36.

[责任编辑 马迎杰]