

# 组学技术与果蔬采后质量和安全控制

崔波, 冉冉, 许义, 石建新\*

(上海交通大学生命科学技术学院 国家转基因生物分子特征验证测试中心, 上海 200240)

**摘要:** 果蔬可以提供营养, 有利于人类健康, 而果蔬的后熟及其与环境的相互作用会影响果蔬采后的质量和安全。对果蔬生物学过程的了解和掌握是减少果蔬采后损失和保障果蔬采后质量和安全的关键。在过去的10多年, 基于组学技术的系统生物学在了解果蔬后熟及其与环境相互作用的分子机制方面得到了越来越多的应用。本文对此做了细致的总结, 指出了存在的不足, 并提出了未来的发展方向。

**关键词:** 系统生物学; 采后生物学; 后熟衰老; 逆境反应

## Omics technologies and postharvest quality and safety of fruits and vegetables

CUI Bo, RAN Ran, XU Yi, SHI Jian-Xin\*

(National Center for Molecular Characterization of Genetically Modified Organisms, School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China)

**ABSTRACT:** The postharvest fruits and vegetables can provide human being not only nutritional but also healthy components. During the process of ripening and interaction with environments, there are dramatic changes in the chemical composition of fruits and vegetables, which could significantly affect their postharvest quality and safety. To reduce the postharvest losses and guard the quality and safety, it is significantly important to understand the underlying biochemical processes at different levels. The last decade witnessed the increasing applications of omics-based system biology in understanding of the molecular mechanisms which were essential for the ripening and interaction with environments. This review summarized in details the achievements and deficiencies of the omics-based system biology, and prospected the direction for its future study, with the hope to provide guidance for postharvest quality and safety control of fruits and vegetables.

**KEY WORDS:** system biology; postharvest biology; ripening and senescence; stress response

### 1 果蔬采后的质量与安全

果蔬采后质量包括外观、质地、风味、营养和安全多个方面。果蔬采后外观品质最重要的特点是新鲜, 色泽自然, 没有明显的缺陷和腐烂。自然外观质量优良的果蔬才具备优良的采后质量和安全<sup>[1]</sup>。色泽是采

后果蔬外观质量最重要的一个指标, 可以直接评估和衡量果蔬的内在质量。采后果蔬的质地与采后果蔬组织的腐烂变质密切相关, 是采后果蔬新鲜度和品质下降的一个重要指标。新鲜采后果蔬组织致密、结实鲜脆或柔软多汁、易于入口。采后果蔬的风味是指采后果蔬的口味(如酸、甜、苦和咸)、口感(涩、

基金项目: 国家转基因重大专项(2013ZX08012-002)

**Fund:** Supported by the National Transgenic Plant Special Fund (2013ZX08012-002)

\*通讯作者: 石建新, 博士, 副研究员, 主要研究方向为生物化学与分子生物学。E-mail: sjianxin@gmail.com

\*Corresponding author: SHI Jian-Xin, Associate Researcher, School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, No.800, Dongchuan Road, Shanghai 200240, China. E-mail: sjianxin@gmail.com

滑腻程度等)和香气的综合质量。可溶性固形物和可滴定酸度的比率通常可以用来描述采后果蔬的风味,并可标示采后果蔬的成熟度<sup>[2]</sup>。新鲜采后果蔬具有各自特定的风味,异常风味则昭告新鲜度的降低。一般而言,果蔬的风味对果蔬总体质量的贡献度高于外观和质地,但消费者通常更关心的是果蔬的色泽和质地。

果蔬采后的安全主要是指来自微生物的污染、各种采前和采后的化学药品残留(包括杀虫剂、保鲜剂、消毒剂)及自然存在的有毒物质(如马铃薯中的藜皮素和生物碱类,芹菜中的补骨脂素)等<sup>[3]</sup>。采后果蔬最大的质量安全隐患来自病原微生物,这些病原微生物主要来自采前(如粪便、污泥和径流水等)和采后不同处理过程中的微生物污染。这些微生物除了导致采后果蔬的腐烂变质外,有些霉菌还产生毒素直接影响人体的健康<sup>[4]</sup>,有些细菌(如李斯特氏菌、沙门氏菌和大肠杆菌 O157:H7)也会致病<sup>[3]</sup>。

## 2 果蔬采后质量与安全的生物学基础

采后的果蔬脱离了母体,形成了一个独立的生物体系。在这个独特的体系里,没有了光合作用提供的能量补充,但呼吸作用仍在进行,消耗着体系内贮存的能量,同时还要应对所处环境的各种生物和非生物因子的挑战,尽可能地维持生命的继续和质量的保持。从这个意义上讲,采后果蔬质量完全取决于采前,尽管果蔬的某些品质(主要指食用品质)可以在采后得到进一步的加强。

果蔬的外观颜色取决于其所含的色素,包括叶绿体和色质体中的叶绿素和类胡萝卜素以及液胞里的多酚色素如花青素、黄酮醇和原花青素等<sup>[1,2]</sup>。如红色品种西红柿含有高含量的番茄红素,而黄色品种中番茄红素含量极低。此外,酶促反应造成的褐变也是影响采后果蔬外观色泽的一个重要因素。这些酶促反应的参与酶有苯丙氨酸氨裂解酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)和多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)等<sup>[5]</sup>。果实的软化主要与细胞壁的降解有关<sup>[6]</sup>,但细胞膜结构<sup>[7,8]</sup>和果实内含物的变化也与果实软化相关<sup>[9,10]</sup>。目前研究认为<sup>[11]</sup>,果实软化过程中细胞壁的降解是由木葡聚糖内糖基转移酶(xyloglucan endotransglycosylase, XET)、扩展蛋白(expansins)、聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)和果胶甲酯酶(pectinesterase, PEM)共同作用的结果,

而果实内含物由不溶态变为可溶态(如淀粉转变为可溶性糖)等也会导致果实软化<sup>[10]</sup>。糖和有机酸的组成及含量是影响采后果蔬口味的重要化合物,而果蔬的香味是由独特的挥发性化合物的组合决定的<sup>[1,2]</sup>。果实的香气含较高的挥发油和脂肪族酯类,蔬菜香气的主要成分是含氮和含硫的化合物。单萜是果蔬中最重要的一类香气化合物,其他芳香化合物包括倍半萜烯和酚、脂及氨基酸的衍生物等。类胡萝卜素与果蔬色泽、营养和芳香等质量性状密切相关,它的生成和降解都影响果蔬的色泽、营养和芳香品质的形成<sup>[1,2,5]</sup>。果蔬细胞壁及其果蔬产生的挥发性物质可能与果蔬抗病性和抗虫性密切相关<sup>[12]</sup>,而果蔬中的氨基酸<sup>[13]</sup>和碳水化合物<sup>[14]</sup>等也可能与其抗逆性密切相关。了解控制果蔬这些代谢物生成的关键代谢物、酶及调控分子机制,有助于采取不同措施维持或提高采后果蔬质量,延缓果蔬采后质量的劣变,同时也有助于了解采后果蔬和微生物的相互作用,减少果蔬的微生物污染和化学药物残留提高安全质量。

## 3 组学技术与果蔬采后质量和安全

### 3.1 组学技术

“组学”技术是系统生物学研究的一个重要手段,它整合了基因组学、转录组学、蛋白质组学及代谢组学等不同的研究思路和方法,目的就是尽可能地获得生物系统每个层次的信息并将它们进行整合。它不但要揭示系统的结构和功能,还要揭示系统内部各组成成分的相互作用和运行规律。自诞生以来,系统生物学包括组学技术正逐渐成为解决生命科学领域中诸多问题的有力工具,在不同的生物系统方面得到了广泛的应用,比如人类疾病及职业和环境健康<sup>[15]</sup>、药理学<sup>[16]</sup>、营养学<sup>[17]</sup>、植物科学<sup>[18]</sup>、动物科学<sup>[19]</sup>、微生物学<sup>[20]</sup>和病毒学<sup>[21]</sup>等。在过去的10多年中,各种不同的组学技术在食品科学领域也得到了迅猛发展<sup>[22]</sup>,特别是代谢组学技术<sup>[23]</sup>。尽管如此,目前组学技术在果蔬采后质量和安全领域中的应用还很少<sup>[24]</sup>。

### 3.2 组学技术和果蔬采后的质量

影响果蔬采后质量的因素概括起来有采前和采后两个方面。因此,了解采前果蔬的质量形成和采后果蔬质量的保持对于保障采后果蔬的质量同等重要<sup>[25,26]</sup>。本文重点讨论的是组学技术在揭示采后因素

对果蔬后熟和衰老的作用机制, 目的是明确采后果蔬的分子反应机制, 特别是关于果蔬的后熟和衰老分子机制, 以便采取更好更有效的策略和技术来控制后熟和衰老相关的过程, 从而延缓采后果蔬的后熟和衰老, 提高和改进采后果蔬的营养品质。

### 3.2.1 基因组学

基因组学是研究生物基因组的组成, 组内各基因的精确结构、相互关系及表达调控的科学。在很长的一段时间内, 采后果蔬的功能基因组学研究所依托的是表达序列标签(expressed sequence tag, EST)数据库。特别是对于一个 DNA 序列缺乏的目标果蔬物种。基于 Sanger 技术, 特别是二代测序技术, 越来越多果蔬的全基因组序列已经被公开。到目前为止, 全基因组序列已知的果实有: 苹果(2012 年), 梨(2013 年), 葡萄(2007 年), 番木瓜(2008 年), 野生草莓(2011 年)和草莓(2011 年), 西红柿(2012 年), 桃(2013 年), 椰枣(2012 年), 香蕉(2012 年)和梅(2012 年)。全基因组序列已知的蔬菜有: 马铃薯(2012 年), 木豆(2012 年), 黄瓜(2009 年), 甜瓜(2012 年), 西瓜(2012 年), 木薯(2012 年), 大豆(2010 年)和鹰嘴豆(2012 年)。此外, 四季豆、甜橙和柚子, 欧洲梨、欧洲甜樱桃, 欧洲双单倍体梨和苹果的全基因组序列也会在近期公布(详情请参见网站 :[http://en.wikipedia.org/wiki/List\\_of\\_sequenced\\_plant\\_genomes](http://en.wikipedia.org/wiki/List_of_sequenced_plant_genomes))。

尽管如此, 基因组学技术在采后果蔬中的应用仍然有限, 仅在桃和油桃、苹果、葡萄、黑白斑豆和杏等果蔬的采后后熟和衰老研究中得到一定的应用。研究发现 leucoanthocyanidin 双加氧酶基因内含子中的 SSRP 和 SNP 在所测试的 27 个桃和油桃品种中共分离并与它们的果肉褐变密切相关<sup>[27]</sup>。利用 GoldenGate® 对两个遗传作图群体的 1536 个 SNP 的表型进行了分析<sup>[28]</sup>, 并对果实质量性状和冷害症状的 QTL 进行了分析, 初步找到了控制桃和油桃果肉绵化、发红和发褐的 QTL 位点。对两个后熟特性完全不同的苹果的聚半乳糖醛酸酶基因的序列比较后, 发现了一个 SNP。通过遗传作图, 该基因被定位在 10 号染色体上, 包含有多个控制果实硬度和质地软化的数量性状位点<sup>[29]</sup>。对苹果的 3 个乙烯合成酶基因 3 的序列比较分析<sup>[30]</sup>, 发现 MdACS3a 编码区序列中有一个 SNP, 导致其酶活中心的一个氨基酸的置换, 从而使酶失活, 突变体果实中后熟相关基因的表达很低或根本不表达, 果实硬度得以维持。对 96 个

葡萄品种的果胶裂解酶基因(*VvPel*)的序列进行测序和关联分析<sup>[31]</sup>, 分析两个与果肉质地紧密关联的 SNP。通过 SNP 分析和全基因组测序技术, Felicetti 等<sup>[32]</sup>发现一个简单重复序列与黑白斑豆果皮的缓慢褐变特征密切相关。在杏里也分离了一个多聚半乳糖醛酸内切酶(PaPG), 通过 SNP 分析和遗传作图, 发现 PaPG 和桃里的 PRF5 基因同源, 与果实的组织软化密切相关<sup>[33]</sup>。通过比较苹果、西红柿、拟南芥和猕猴桃的基因组序列, Ireland 等在苹果中发现了 3 个新的乙烯受体<sup>[34]</sup>。这些 QTL, SNP 或后熟衰老相关新基因的发现为分子育种改善果实采后生理特性, 延缓衰老和后熟, 减缓果实硬度下降, 提高品质等提供了很有价值的分子手段和材料。

全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)是一种对全基因组范围内的常见遗传变异(如单核苷酸多态性)基因总体关联分析的方法, 是基因组学中最新的一种高通量分析技术<sup>[35]</sup>。通过对耐贮和不耐贮的两组不同表型的同一果蔬的大量样品进行扫描分析, 可以全面揭示果蔬后熟和衰老的发生、发展与防控相关的遗传基因。但由于检测的费用还很高, GWAS 目前多用于复杂人类疾病的研究<sup>[35]</sup>, 在果蔬采后的质量和安全方面还没有得到应用。

此外, 尽管与果蔬后熟和衰老相关的基因不断地被发现和克隆, 但对于果蔬后熟和衰老基因及其调控网络的认识还处于起步阶段, 缺乏系统的研究。随着越来越多果蔬基因组数据的公开, 进化树分析<sup>[36]</sup>、基因结构分析和基因功能分析<sup>[37]</sup>等技术将在果蔬采后质量研究方面发挥重要的作用, 它们不但有利于揭示不同果蔬之间保守存在的与后熟和衰老相关的基因网络和调控网络, 也有助于了解同一基因或基因网络在不同物种之间的功能多样性, 为阐明不同类型果蔬耐贮性差异的分子机制、找到不同类型果蔬后熟和衰老的调控策略和方法提供理论基础。

### 3.2.2 转录组学

转录组学是一门在整体水平上研究生物体在某一特定生理状态下基因转录及转录调控规律的学科。目前, 用于转录组数据获得和分析的方法主要有三类<sup>[38]</sup>: 一是基于杂交技术的芯片技术, 包括 cDNA 芯片和寡聚核苷酸芯片; 二是基于序列分析的测序技术, 包括 RNA-seq 和数字表达谱(digital gene expression, DGE); 还有基于 PCR 的定量技术, 包括实时定量反转录 PCR(real time quantitative RT PCR,

qRT-PCR)和数字 PCR 技术(Digital PCR)。

和其他组学技术相比,转录组学技术特别是芯片技术已经在采后果蔬中得到了广泛应用<sup>[24]</sup>,主要用于研究不同果蔬的后熟变化<sup>[39]</sup>及其应对不同贮藏条件和病原微生物的分子机制<sup>[40-42]</sup>。Janssen 等比较了苹果 8 个不同发育时期的转录组<sup>[39]</sup>,指出苹果果实发育的每一个特定阶段都伴随有特定的基因表达。他们同时还报道在苹果中有一组乙烯调控基因,它们的表达同时也受果实发育过程的调控,另外有 16 个与后熟关联的基因的表达模式和西红柿中的相似。这个研究为了解苹果果实发育和后熟的分子调控网络特供了极有价值的转录组信息。在研究柑桔果皮的转录组时发现,次生代谢产物,特别是苯丙素类代谢产物以及乙烯在诱导柑桔果实对青霉菌的抗性方面起着重要的作用<sup>[40]</sup>。Lauxmann 等<sup>[41]</sup>热处理采后桃果实,诱导了一批参与果实冷处理反应基因的表达变化,这些热处理反应基因可能就是热处理对低温贮藏冷害的减轻作用的分子靶标。以野生型和不同激素合成和信号传导突变体的西红柿为材料,分析灰霉菌侵染过果皮和表皮组织的转录组,阐明了不同激素在果实和灰霉菌相互作用方面的分子机制,为有效控制果实后熟进程及其灰霉病发展提供了理论基础<sup>[42]</sup>。近年来,随着测序成本的降低, RNA-seq 技术也正在采后果蔬后熟及其和病原微生物的相互作用分子机制研究方面得到越来越多的应用<sup>[43,44]</sup>。采用 RNA-Seq 结合生物信息分析的方法研究发育过程中的杨梅果实的转录组及其基因表达情况,为杨梅这个特殊果实的功能基因组学研究奠定了基础<sup>[43]</sup>。通过对核果梅奇酵母与柚皮和绿霉菌相互作用的转录组分析,获得了 250 多个有特异反应的基因,为揭示柑桔果实青霉病酵母生物防治的分子机制提供了靶标基因<sup>[44]</sup>。上述研究结果充分显示了转录组学技术在果蔬采后生物学研究方面的巨大优势和潜力。

### 3.2.3 蛋白质组学

遗传信息从 DNA 到 mRNA 再到蛋白质,存在至少两个层次的调控,即转录水平调控和转录后调控。实验证明,组织中 mRNA 丰度与蛋白质丰度并没有好的相关性。比如随着西红柿果实的后熟,一些乙烯受体基因的表达上升,但同时乙烯受体蛋白的表达却下降<sup>[45]</sup>;乙烯处理后,苹果乙烯受体基因和蛋白的表达情况也出现相反的变化<sup>[46]</sup>。更重要的是,蛋白质组学研究成功与否,很大程度上取决于其技术方

法水平的高低。因为氨基酸残基种类远多于核苷酸残基,而且蛋白质有着复杂的翻译后修饰(磷酸化和糖基化等),所以蛋白质组学研究技术远比基因组学和转录组学技术复杂和困难。早期的蛋白质组学技术以双向凝胶电泳-质谱技术为主,用来分析蛋白的表达。由于步骤繁琐、分离不稳定和检测灵敏度低,目前,该技术正逐渐被新型的以质谱技术为核心的质谱鸟枪法(Shot-gun)等取代<sup>[47]</sup>。蛋白质组学目前的研究重点不再是蛋白的表达特性,而是蛋白的翻译后修饰特性和蛋白质-蛋白质相互作用特性。

对于采后果蔬来说,过去的大多数组学研究集中在基因组和转录组方面。近年来,越来越多的蛋白质组学技术被应用来揭示果蔬的采后后熟<sup>[48-53]</sup>及其逆境生理,以找到用于育种、筛选和采收策略优化的采后生理失调或病害的分子标识物,进而指导果蔬的贮运销,减少采后果蔬的损失。对不同发育阶段的葡萄果皮的蛋白质组进行比较,研究揭示出在葡萄果实不同的发育阶段,其果皮的代谢变化有着显著的差异<sup>[48]</sup>。对两个不同基因型的番茄果实在不同发育阶段的蛋白质组谱图进行比较分析,其结果不但加深了我们对番茄果实发育生物学分子机制的了解,也为番茄的育种提供了分子标志物<sup>[49]</sup>。Abdi 等为了建立一个不受环境影响的核果类果实采收成熟度指数,对李、桃和油桃等果实的蛋白质组进行了研究,发现一些过敏原蛋白的表达和核果类果实的成熟指数密切相关<sup>[50]</sup>。Shi 等比较了对低氧逆境敏感和不敏感两种柑桔果实的果皮和果肉两个不同组织在低氧条件下的蛋白质组变化,发现了其蛋白质组反应具有品种和组织特异性,为培育耐低氧逆境柑桔品种提供了有价值的蛋白质组数据<sup>[51]</sup>。蛋白质组技术在果蔬采后生物学方面的最新研究进展还有不少相关综述<sup>[52,53]</sup>。

### 3.2.4 代谢组学

基因组学、转录组学和蛋白质组学分别从基因、RNA 和蛋白质水平研究生命活动,但事实上,生物体内或细胞内的许多生命活动是发生在代谢物水平的,如细胞信号传导和能量传递等都是受代谢物调控<sup>[54]</sup>。代谢组学正是研究代谢组(在某一时刻细胞内所有代谢物的集合)的一门学科,是系统生物学的重要组成部分。采后果蔬的化学物质组成及其浓度的变化与果蔬的感官品质和营养价值密切相关<sup>[1,2]</sup>。比如,碳水化合物和酸平衡的改变将直接影响果蔬的味道,与细胞结构有关的化合物的改变将影响果蔬

的质地, 各种氨基酸的改变将影响芳香物质的形成从而导致果蔬的风味, 而维生素的变化则显著影响果蔬的营养价值, 进而影响人类的健康。因此, 果蔬的贮藏、处理和流通的各个环节或正面或负面影响采后果蔬的化学组成, 从而影响果蔬的耐藏性和品质。代谢组学技术是检测果蔬化学物质组成变化的有效技术手段<sup>[55]</sup>。尽管如此, 非靶标代谢组学技术在采后果蔬上的应用还不多。

采用气相色谱-质谱串联技术(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)对西红柿果实发育和后熟密切相关的极性和挥发性两类代谢物进行鉴定, 发现不同发育阶段的西红柿果实的特征代谢物不同, 如甘露糖、葡糖和酮-L-古龙酸等是果实采收期的特征代谢物<sup>[53]</sup>。应用 GC-MS 对 1-甲基环丙烯(1-MCP)处理的“Empire”苹果贮藏过程的代谢轮廓进行探讨, 结果表明贮藏过程中的代谢变化可能与 1-MCP 处理后果实褐变的发展相关, 因为 1-MCP 处理显著影响了某些氨基酸和挥发性代谢物的含量<sup>[56]</sup>。利用 GC-MS 比较分析受损和未受损蘑菇的代谢轮廓, 结果发现脂肪酸是可用于预测蘑菇损伤的最重要的代谢物<sup>[57]</sup>。采用液相色谱-电喷雾电离-质谱串联技术(liquid chromatography-electronic spray ionization-MS, LC-ESI-MS)研究葡萄浆果后熟和采后枯萎过程的代谢组学变化, 发现不同成熟阶段葡萄浆果中的黄酮和黄烷酮的种类不同, 未成熟浆果中的类黄酮以槲皮素 *O*-葡萄糖醛酸和一种四羟基黄酮己糖苷为主, 后熟和枯萎浆果的黄酮以槲皮素和杨梅素糖苷为主, 黄烷酮则以花旗松素脱氧己糖苷和一种四羟基黄酮己糖苷居多<sup>[58]</sup>。研究还发现浆果着色期快速积累黄酮和花青苷, 黄烷酮的积累晚于黄酮的积累, 并在浆果枯萎过程中持续积累。利用核磁共振扫描(nuclear magnetic resonance, NMR)技术研究苹果果肉褐变的代谢组变化, 结果表明, 许多代谢物如丙酮酸、柠檬酸、延胡索酸、丙氨酸、绿原酸、甲醇、乙醇和乙醛的水平在褐变和不褐变果肉的代谢组中存在显著差异<sup>[59]</sup>。采用 GC-MS 分析 6 种不同苹果果皮和果肉的代谢组, 发现了苹果代谢组的自然变异, 同时也发现特定的代谢物与很多重要的质量性状相关联, 这些质量性状包括抗氧化活性、总酚含量和花青苷含量等<sup>[60]</sup>。代谢产物不仅与果蔬的营养相关, 更重要的是它们与果蔬的抗逆性相关, 特别是次生代谢产物<sup>[12-14, 54]</sup>。因此, 代谢组学在果蔬采后研究方面的应

用会越来越多。

## 4 组学技术和果蔬采后的安全

组学技术在果蔬采后安全方面的应用集中在两个方面: 第一是明确采后果蔬和微生物的相互作用及其分子机制; 第二是探索果蔬异味物质以及有毒有害物质(次生代谢物)的生成条件和代谢途径。

### 4.1 采后果蔬和微生物的相互作用及其分子机制

采后的果蔬极易遭受微生物侵染, 因此, 生物毒素的污染是不容忽视的。明确采后果蔬和微生物的相互作用及其分子机制是制定有效防控措施、减少微生物污染和保障采后果蔬免除生物毒素的关键和基础。果蔬受到微生物侵染后, 其转录组、蛋白组和代谢组将发生一系列变化, 以应付微生物造成的生物逆境。果蔬和微生物的这种相互作用的结果决定了果蔬的抗性 or 致病敏感性<sup>[42, 44]</sup>。研究发现受青霉菌污染的柑桔果实会调整所有基因的转录, 以合成异戊二烯、生物碱类和苯丙素类等次生代谢产物来抵御青霉菌的侵染<sup>[61]</sup>。后续试验发现, 类黄酮、香豆素和木质素等苯丙素类代谢产物及其乙烯与这种诱导抗性密切相关<sup>[40]</sup>。对灰霉菌侵染的西红柿果实果肉和表皮组织的转录组分析, 结果表明除了乙烯, 其他植物激素如脱落酸或植物生长调节物质如水杨酸和茉莉酸等都参与调控果实与病原菌的相互作用, 决定着果蔬的采后抗病性或致病敏感性<sup>[42]</sup>。另一方面, 微生物在和果蔬组织接触后也会产生一系列的转录组变化。利用重测序技术比较一种拮抗青霉菌的酵母细胞在与葡萄柚果皮和青霉菌菌丝相互接触后的转录组, 结果发现两者之间有 250 多个差异表达基因, 为了解采后果蔬病害的生物防治机制提供了理想的基因靶标<sup>[44]</sup>。

利用蛋白组学技术分析经灰霉菌污染的西红柿果实的蛋白组, 结果发现, 与红熟西红柿和不能成熟的 *rin* 果实相比, 绿熟西红柿中所含的与抗性相关的蛋白较少<sup>[62]</sup>。利用拮抗酵母和茉莉酸处理桃果实, 并比较了它们的蛋白组, 发现了 25 个显著差异蛋白, 包括 PR 蛋白、糖代谢途径酶蛋白和抗氧化蛋白<sup>[63]</sup>。与其他组学技术相比, 蛋白组学技术在植物-病原微生物相互作用方面的研究相对较少, 在果蔬采后生物毒素代谢方面的研究更少。

研究发现灰霉菌污染会导致葡萄浆果及其酿制

的葡萄酒的代谢组分发生显著变化,灰霉菌污染延缓了浆果酒精发酵工程的发酵进程,因为,在其酿制的葡萄酒中,甘油、2,3-丁二醇、琥珀酸、琥珀酸和苯丙素类代谢物的水平显著下降,但多聚糖含量显著上升<sup>[64]</sup>。此外,利用代谢组学技术,可以根据有关未能鉴定的高分子量峰的有无来有效区分受大肠杆菌污染的菠菜<sup>[65]</sup>。

#### 4.2 果蔬异味物质以及有毒有害物质(次生代谢物)的生成条件和代谢途径

果蔬采后贮运过程中各种内外因素均可以导致产生异味,影响食用品质和安全。掌握这些异味物质产生的条件及其代谢途径是有效防控异味产生的关键。利用GC-MS分析厌氧处理后蜜橘果实的风味物质,发现除了普遍认为的乙醇和乙醛外,乙醇的酯化产物也是导致异味的重要代谢物<sup>[66]</sup>。利用CE-MS和LC-MS/MS对不同贮藏温度下贮藏不同时间的日本毛豆的代谢组变化进行分析,发现氨基酸水平的变化与感官品质相关,莽草酸下游的代谢物、磷脂和 $\gamma$ -氨基丁酸的含量随着贮藏温度的升高而增加<sup>[67]</sup>。

果蔬在贮藏过程中会产生一些有毒或有害的物质,对人类的健康产生潜在威胁。例如,马铃薯中的有毒物质龙葵素在正常条件下只有100毫克/千克,但在发芽、腐烂和变青情况下,龙葵素的含量会增加50倍或更多。通过共表达分析及其代谢组学技术比较西红柿和马铃薯的生物碱合成途径,发现其合成途径中的10个基因是通过成簇来起作用,沉默配糖生物碱代谢基因4(GLYCOALKALOID METABOLISM 4)防止了马铃薯和西红柿果实中生物碱的积累,即使是在发芽、腐烂和变青的情况下<sup>[68]</sup>。该实验为除去马铃薯等被广泛食用果蔬中的有毒、不安全和抗营养物质提供了思路和方法。

## 5 未来发展趋势

系统生物学理论和技术平台为全面揭示采后果蔬的分子生物学提供了机会,特别是在了解果蔬与病原菌相互作用和果蔬后熟过程发生的生理生化和分子生物学反应方面,使我们能够全面了解采后现象,明确遗传的作用和环境的影响,并从分子水平上找到调控果蔬后熟和抵抗病原菌的关键因子或网络,为通过生物技术或基因工程,改造果蔬或病原菌,获得耐贮、高产、优质、营养、健康的果蔬新品种提供

了理论基础,也提示了蔬贮运销技术的发展方向。从这一点来讲,组学技术发挥的作用将越来越多,果蔬生物学、组学技术和生物信息学的结合,必将果蔬采后研究推向新的时代。

因此,在未来的日子里,我们一方面要继续开展组学技术在采后果蔬质量和安全方面的应用,更重要的是将已有的成果应用到果蔬贮运销的实践中去。

采后果蔬的后熟衰老及其和环境的相互作用是个复杂的生物学过程,任何一个组学获得的数据都不够全面,都需要其他组学数据的补充或验证。很显然,前面提到的应用都仅停留在单个组学技术最多是2个组学技术的应用。到目前为止,作者尚未见应用基因组、转录组、蛋白组和代谢组四个不同水平来同时研究采后果蔬的报道。众所周知,基因的表达和蛋白质的表达并非一一对应,基因和蛋白的变化也不总是交叉的。同时,有些蛋白质和代谢物也并非果蔬正常生命活动所需,它们只有在特定环境的诱导下才有表达,而另外一些蛋白质和代谢物会在某个特定环境作用明显之前消失。因此,有必要根据系统生物学的原则采取整合的组学技术来揭示果蔬的采后生物学。

采后果蔬后熟衰老及其和环境相互作用的生物学过程是个渐进的过程,任何一个阶段获得的数据都不能真正解释这个生物学的全过程。要全面客观了解某个生物学过程比如果肉褐变的进程,必须全面跟踪它的发生和发展的每一个阶段发生的各个不同水平上的变化,掌握其规律。除了基因组,转录组、蛋白组和代谢组都是动态变化的,不同的发育阶段、不同的处理时间、不同的组织、不同的器官等的转录组、蛋白组和代谢组都是不同的。因此,要全面了解某个生物学过程的动力学,必须研究其主要器官、组织或细胞在各个发育或处理时间的所有水平的变化,这样采集的数据才有可能客观反映真实的果蔬采后生物学过程。

采后果蔬和病原菌的相互作用涉及到两个不同的生物体,一个是果蔬,另外一个病原微生物,了解掌握它们相互作用的机制是减少采后损失的关键。过去的研究绝大多数集中在果蔬方面,对病原菌的致病机制进行的组学研究相对较少。因此,有必要加强从分子水平研究揭示果蔬和病原菌相互作用的机制,为通过基因过程或分子辅助育种培育新的抗病

品种提供分子目标。

基于组学技术的系统生物学是个三维的研究体系,它的研究对象不仅仅局限于细胞、组织和个体的不同水平的变化,它最终要了解不同群体所有水平的变化。在这方面,生物信息学发挥的作用将是巨大的,比如GWAS、进化树、共表达和代谢网络等分析手段。群体间的差异和共同点是研究的重点,它们将有助于我们最终掌握果蔬采后生物学变化的调控体系,以采取科学有效的措施保证采后果蔬的质量和安 全,提高营养保健价值,增进人类健康。

### 参考文献

- [1] Wismer WV. Consumer eating habits and perceptions of fresh produce quality. In Florkowski WJ, Prussia SE, Shewfelt RL, *et al.* Postharvest Handling: A Systems Approach (Second edition) [M]. Academic Press, 2009: 23–37.
- [2] Vicente AR, Manganaris GA, Sozzi GO, *et al.* Nutritional Quality of Fruits and Vegetables. In Florkowski WJ, Prussia SE, Shewfelt RL, *et al.* Postharvest Handling: A Systems Approach (Second edition) [M]. Academic Press, 2009: 58–93.
- [3] Sela S, Fallik E. Microbial quality and safety of fresh produce. In Florkowski WJ, Prussia SE, Shewfelt RL, *et al.* Postharvest Handling: A Systems Approach (Second edition) [M]. Academic Press, 2009: 352–384.
- [4] Magan N, Aldred D. Post-harvest control strategies: Minimizing mycotoxins in the food chain [J]. *Int J Food Microbiol*, 2007, 119(1): 131–139.
- [5] Paliyath G, Murr DP, Handa AK, *et al.* Postharvest biology and technology of fruits, vegetables, and flowers[M]. Wiley-Blackwell, 2008, pp: 496.
- [6] Li X, Xu C, Korban SS, *et al.* Regulatory mechanisms of textural changes in ripening fruits [J]. *Criti Rev Plant Sci*, 2010, 29(4): 222–243.
- [7] 生吉萍, 罗云波, 申琳. PG 和 LOX 对采后番茄果实软化及细胞超微结构的影响[J]. *园艺学报*, 2000, 27(4): 276–281.  
Sheng J, Luo Y, Shen L. Effects of PG and LOX on fruit softening and ultrastructure changes of postharvest tomato fruit [J]. *Acta Hort Sinica*, 2000, 27(4): 276–281.
- [8] 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 Bo, Li X, Chen K. Physiological and molecular features of lipoxygenase gene family members in ripening fruit [J]. *Acta Hort Sinica*, 2007, 34(1): 245–250.
- [9] 庄军平, 陈维信, 吴振先, 等. 苹果采后软化研究进展[J]. *中国农学通报*, 2004, 20(4): 73–77.
- Zhuang J, Chen W, Wu Z, *et al.* Advance in postharvest softening of apple fruit [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2004, 20(4): 73–77.
- [10] 林德球, 刘海, 刘海林, 等. 高氧对香蕉果实采后生理的影响[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(1): 201–207.  
Lin D, Liu H, Liu H, *et al.* Effects of high oxygen on postharvest physiology of banana fruit [J]. *Scientia Agric Sinica*, 2008, 41(1): 201–207.
- [11] Brummell DA. Cell wall disassembly in ripening fruit [J]. *Funct Plant Biol*, 2006, 33(2): 103–119.
- [12] Sánchez-Rodríguez C, Estévez JM, Llorente F, *et al.* The ERECTA receptor-like kinase regulates cell wall-mediated resistance to pathogens in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Plant Microbe In*, 2009, 22(8): 953–963.
- [13] Szabados L, Savouré A. Proline: a multifunctional amino acid [J]. *Trends in Plant Sci*, 2010, 15(2): 89–97.
- [14] McDowell NG. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(3): 1051–1059.
- [15] Kotera M, Hirakawa M, Tokimatsu T, *et al.* The KEGG databases and tools facilitating omics analysis: latest developments involving human diseases and pharmaceuticals[M]//Next Generation Microarray Bioinformatics, Humana Press, 2012: 19–39.
- [16] Pelkonen O, Pasanen M, Lindon JC, *et al.* Omics and its potential impact on R&D and regulation of complex herbal products [J]. *J Ethnopharmacol*, 2012, 140(3): 587–593.
- [17] Zhang X, Yap Y, Wei D, *et al.* Novel omics technologies in nutrition research [J]. *Biotechnol Adv*, 2008, 26(2): 169–176.
- [18] Tuteja N, Gill SS, Tuteja R. Omics and plant abiotic stress tolerance [M]. Bentham Science Publishers, 2011.
- [19] Riccio AE. Assessment of GE food safety using “-omics” techniques and long-term animal feeding studies [J]. *New Biotechnol*, 2012, 30(4): 349–354.
- [20] Wackett LP. Microbial omics [J]. *Environ Microbiol*, 2012, 14(1): 282–283.
- [21] Law GL, Korth MJ, Benecke A, *et al.* Systems virology: host-directed approaches to viral pathogenesis and drug targeting [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2013.
- [22] Budak S, Dönmez S. Novel omics technologies in food science [J]. *GIDA-J Food*, 2012, 37(3): 173–179.
- [23] Cevallos-Cevallos JM, Reyes-De-Corcuera JI, Etxeberria E, *et al.* Metabolomic analysis in food science: a review [J]. *Trends Food Sci Tech*, 2009, 20(11): 557–566.
- [24] Hertog ML, Rudell DR, Pedreschi R, *et al.* Where systems biology meets postharvest [J]. *Postharvest Biol Tec*, 2011, 62(3): 223–237.
- [25] Mattheis JP, Fellman JK. Preharvest factors influencing flavor of

- fresh fruit and vegetables [J]. *Postharvest Biol Tec*, 1999, 15(3): 227–232.
- [26] Beckles DM. Factors affecting the postharvest soluble solids and sugar content of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit [J]. *Postharvest Biol Tec*, 2012, 63(1): 129–140.
- [27] Ogundiwin EA, Peace CP, Nicolet CM, *et al.* Leucoanthocyanidin dioxygenase gene (*PpLDOX*): a potential functional marker for cold storage browning in peach [J]. *Tree Genet Genomes*, 2008, 4(3): 543–554.
- [28] Martínez-García PJ, Parfitt DE, Ogundiwin EA, *et al.* High density SNP mapping and QTL analysis for fruit quality characteristics in peach (*Prunus persica* L.) [J]. *Tree Genet Genomes*, 2013, 9(1): 19–36.
- [29] Costa F, Peace CP, Stella S, *et al.* QTL dynamics for fruit firmness and softening around an ethylene-dependent polygalacturonase gene in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(11): 3029–3039.
- [30] Wang A, Yamakake J, Kudo H, *et al.* Null mutation of the *MdACS3* gene, coding for a ripening-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, leads to long shelf life in apple fruit [J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(1): 391–399.
- [31] Vargas A M, Fajardo C, Borrego J, *et al.* Polymorphisms in VvPel associate with variation in berry texture and bunch size in the grapevine [J]. *Aust J Grape Wine R*, 2013, 19(2): 193–207.
- [32] Felicetti E, Song Q, Jia G, *et al.* Simple sequence repeats linked with slow darkening trait in Pinto Bean discovered by single nucleotide polymorphism assay and whole genome sequencing[J]. *Crop Sci*, 2012, 52(4): 1600–1608.
- [33] Leida C, Ríos G, Soriano JM, *et al.* Identification and genetic characterization of an ethylene-dependent polygalacturonase from apricot fruit [J]. *Postharvest Biol Tech*, 2011, 62(1): 26–34.
- [34] Ireland HS, Guillen F, Bowen J, *et al.* Mining the apple genome reveals a family of nine ethylene receptor genes [J]. *Postharvest Biol Tech*, 2012, 72: 42–46.
- [35] Manolio TA, Guttmacher AE, Manolio TA. Genomewide association studies and assessment of the risk of disease [J]. *N Engl J Med*, 2010, 363 (2): 166–176.
- [36] Ciccarelli FD, Doerks T, Von Mering, *et al.* Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life [J]. *Science*, 2006, 311 (5765): 1283–1287.
- [37] Ochs MF. *Gene Function Analysis* [M]. Humana Press, 2007.
- [38] Ward JA, Ponnala L, Weber CA. Strategies for transcriptome analysis in non-model plants [J]. *Am J Bot*, 2012, 99(2): 267–276.
- [39] Janssen B, Thodey K, Schaffer R, *et al.* Global gene expression analysis of apple fruit development from the floral bud to ripe fruit [J]. *BMC Plant Biol*, 2008, 8(1): 16.
- [40] Ballester AR, Lafuente MT, Forment J, *et al.* Transcriptomic profiling of citrus fruit peel tissues reveals fundamental effects of phenylpropanoids and ethylene on induced resistance [J]. *Mole Plant Path*, 2011, 12(9): 879–897.
- [41] Lauxmann MA, Brun B, Borsani J, *et al.* Transcriptomic profiling during the post-harvest of heat-treated dixiland *Prunus persica* fruits: common and distinct response to heat and cold [J]. *PLoS One*, 2012, 7(12): e51052.
- [42] Blanco-Ulate B, Vincenti E, Powell ALT, *et al.* Tomato transcriptome and mutant analyses suggest a role for plant stress hormones in the interaction between fruit and *Botrytis cinerea* [J]. *Frontiers in Plant Sci*, 2013, 4: 142.
- [43] Feng C, Chen M, Xu C, *et al.* Transcriptomic analysis of Chinese bayberry (*Myrica rubra*) fruit development and ripening using RNA-Seq [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 19.
- [44] Hershkovitz V, Sela N, Taha-Salaime L, *et al.* De-novo assembly and characterization of the transcriptome of *Metschnikowia fructicola* reveals differences in gene expression following interaction with *Penicillium digitatum* and grapefruit peel [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14(1): 168.
- [45] Kevany BM, Tieman DM, Taylor MG, *et al.* Ethylene receptor degradation controls the timing of ripening in tomato fruit [J]. *Plant J*, 2007, 51(3): 458–467.
- [46] Tatsuki M, Hayama H, Nakamura Y. Apple ethylene receptor protein concentrations are affected by ethylene, and differ in cultivars that have different storage life [J]. *Planta*, 2009, 230(2): 407–417.
- [47] Domon B, Aebersold R. Options and considerations when selecting a quantitative proteomics strategy [J]. *Nature Biotech*, 2010, 28: 710–721.
- [48] Deytieux C, Geny L, Lapaillerie D, *et al.* Proteome analysis of grape skins during ripening [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(7): 1851–1862.
- [49] Rocco M, D’Ambrosio C, Arena S, *et al.* Proteomic analysis of tomato fruits from two ecotypes during ripening [J]. *Proteomics*, 2006, 6: 3781–3791.
- [50] Abdi N, Holford P, McGlasson B. Application of two-dimensional gel electrophoresis to detect proteins associated with harvest maturity in stonefruit [J]. *Postharvest Biol Tech*, 2002, 26(1): 1–13.
- [51] Shi JX, Chen S, Gollop N, *et al.* Effects of anaerobic stress on the proteome of citrus fruit [J]. *Plant Sci*, 2008, 175(4): 478–486.
- [52] Palma JM, Corpas FJ, del Río LA. Proteomics as an approach to the understanding of the molecular physiology of fruit development and ripening [J]. *J Proteomics*, 2011, 74(8): 1230–1243.



- [53] Chan Z. Proteomic responses of fruits to environmental stresses [J]. *Frontiers in Plant Sci*, 2012, 3: 311.
- [54] Oms-Oliu G, Hertog M, Van de Poel B, *et al.* Metabolic characterization of tomato fruit during preharvest development, ripening, and postharvest shelf-life [J]. *Postharvest Biol Tec*, 2011, 62(1): 7–16.
- [55] García-Cañas V, Simó C, Herrero M, *et al.*, Present and future challenges in food analysis: Foodomics [J]. *Anal Chem*, 2012, 84(23), 10150–10159.
- [56] Lee J, Rudell DR, Davies PJ, *et al.* Metabolic changes in 1-methylcyclopropene (1-MCP)-treated ‘Empire’ apple fruit during storage [J]. *Metabolomics*, 2012, 8(4): 742–753.
- [57] O’Gorman A, Barry-Ryan C, Frias JM. Evaluation and identification of markers of damage in mushrooms (*Agaricus bisporus*) postharvest using a GC/MS metabolic profiling approach [J]. *Metabolomics*, 2012, 8(1): 120–132.
- [58] Toffali K, Zamboni A, Anesi A, *et al.* Novel aspects of grape berry ripening and post-harvest withering revealed by untargeted LC-ESI-MS metabolomics analysis [J]. *Metabolomics*, 2011, 7(3): 424–436.
- [59] Vandendriessche T, Schäfer H, Verlinden BE, *et al.* High-throughput NMR based metabolic profiling of Braeburn apple in relation to internal browning [J]. *Postharvest Biol Tech*, 2013, 80: 18–24.
- [60] Cuthbertson D, Andrews PK, Reganold JP, *et al.* Utility of metabolomics toward assessing the metabolic basis of quality traits in apple fruit with an emphasis on antioxidants [J]. *J Agric Food Chem*, 2012, 60(35): 8552–8560.
- [61] González-Candelas L, Alamar S, Sánchez-Torres P, *et al.* A transcriptomic approach highlights induction of secondary metabolism in citrus fruit in response to *Penicillium digitatum* infection [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10(1): 194.
- [62] Shah P, Powell ALT, Orlando R, *et al.* Proteomic analysis of ripening tomato fruit infected by *Botrytis cinerea* [J]. *J Proteome Res*, 2012, 11(4): 2178–2192.
- [63] Chan Z, Qin G, Xu X, *et al.* Proteome approach to characterize proteins induced by antagonist yeast and salicylic acid in peach fruit [J]. *J Proteome Res*, 2007, 6(5): 1677–1688.
- [64] Hong YS, Cilindre C, Liger-Belair G, *et al.* Metabolic influence of *Botrytis cinerea* infection in champagne base wine [J]. *J Agric Food Chem*, 2011, 59(13): 7237–7245.
- [65] Chen HW, Wortmann A, Zenobi R. Neutral desorption sampling coupled to extractive electrospray ionization mass spectrometry for rapid differentiation of biosamples by metabolomics fingerprinting [J]. *J Mass Spectrom*, 2007, 42(9): 1123–1135.
- [66] Tietel Z, Lewinsohn E, Fallik E, *et al.* Elucidating the roles of ethanol fermentation metabolism in causing off-flavors in mandarins [J]. *J Agric Food Chem*, 2011, 59(21): 11779–11785.
- [67] Sugimoto M, Goto H, Otomo K, *et al.* Metabolomic profiles and sensory attributes of edamame under various storage duration and temperature conditions [J]. *J Agric Food Chem*, 2010, 58(14): 8418–8425.
- [68] Itkin M, Heinig U, Tzfadia O, *et al.* Biosynthesis of antinutritional alkaloids in *Solanaceous* crops is mediated by clustered genes [J]. *Science*, 2013, 341(6142): 175–179.

(责任编辑: 赵静)

## 作者简介



崔波, 硕士研究生, 主要研究方向为生物化学与分子生物学。  
E-mail: cuiibo0609@126.com



石建新, 博士, 副研究员, 主要研究方向为生物化学与分子生物学。  
E-mail: sjianxin@gmail.com