

表皮蜡质及其与果实贮藏关系的研究进展

韩 彤, 于姝莉, 刘忆冬, 江 英*

(石河子大学食品学院, 石河子 832003)

摘 要: 表皮蜡质覆盖在水果表皮细胞的最外层, 是一种疏水性物质。它在植物果实的生长、发育和贮藏中起着重要作用。表皮蜡质主要由超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs)及其衍生物组成, 它们的衍生物包括醛、烷烃、酯、伯醇、仲醇、酮和三萜类化合物。这种复杂的脂质混合物可能是在大多数植物的表皮细胞中生物合成的, 并渗出到表面。表皮蜡不仅能使水果不易受到微生物的感染, 而且还能减少对水果的机械损伤, 从而保持了水果的商业价值。迄今为止, 很多研究主要集中在果实采收前蜡质的变化、功能和调控上, 而忽略了果实贮藏过程中蜡质的变化和功能。因此, 本文对水果表皮蜡的化学组分、结构及其合成调控进行简单概述, 重点阐述了表皮蜡质对果实采后品质的影响, 包括水分损失、果实软化、生理失调和抗病害。研究表皮蜡质的合成机制来减少果实采后损失, 并对表皮蜡质的研究前景进行了展望, 为延长果实采后货架期和提高抗病性, 研究新的优良品种提供理论参考。

关键词: 果实; 表皮蜡质; 贮藏

Research progress on epicuticular wax and its relationship with fruit storage

HAN Tong, YU Shu-Li, LIU Yi-Dong, JIANG Ying*

(Food College, Shihezi University, Shihezi 832003, China)

ABSTRACT: Epidermal wax is a hydrophobic substance that covers the outermost layers of the fruit epidermal cells. It plays an important role in the growth, development and storage of plant fruits. Epidermal wax is mainly composed of very long chain fatty acids (VLCFAs) and their derivatives, including aldehydes, alkanes, esters, primary alcohols, secondary alcohols, ketones and triterpenoids. This complex lipid mixture may be biosynthesized in epidermal cells of most plants and seep to the surface. Epidermal wax not only makes fruits less susceptible to microbial infection, but also reduces the mechanical damage to fruits, thus maintaining the commercial value of fruits. Up to now, the research mainly focuses on the change, function and regulation of wax before fruit harvesting, but ignores the change and function of wax during fruit storage. Therefore, this paper briefly summarized the chemical composition, structure and synthetic regulation of fruit cuticular wax, with emphasis on the effects of cuticular wax on fruit postharvest quality, including water loss, fruit softening, physiological imbalance and disease resistance. This paper studied the synthetic mechanism of epidermal wax, and prospected the research prospect of cuticular wax to reduce postharvest loss of fruits and provide theoretical reference for prolonging postharvest shelf life of fruits, improving disease resistance and studying new fine varieties.

基金项目: 国家自然科学基金项目(32160590)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (32160590)

***通信作者:** 江英, 博士, 教授, 主要研究方向为果蔬加工与贮藏。E-mail: 715jy@sohu.com

***Corresponding author:** JIANG Ying, Ph.D, Professor, Research Center for Preservation of Fruits and Vegetables, College of Food, Shihezi University, Shihezi 832003, China. E-mail: 715jy@sohu.com

KEY WORDS: fruit; epicuticular wax; storage

0 引言

角质层是由覆盖在植物器官或组织表面的疏水性物质形成的,主要由角质和蜡质组成。角质是角质层的基本框架,其部分被角质内蜡所覆盖,而表皮蜡质分布在角质框架之外^[1]。目前,对多种果实表皮蜡质的形态结构、化学组分、生物学特性及其合成与转运途径都有了深入的认知和了解,特别是蜡质的生物学功能。在过去几十年中,从拟南芥等植物中克隆到很多与蜡质合成、运输相关的基因,并在表皮蜡质与植物生长、抗逆功能研究上取得了很大的进展。近年来,越来越多的研究表明表皮蜡在保持果实品质方面发挥着重要作用^[2-3]。水果表皮蜡质可以防止非气孔性水分散失、营养物质渗漏、机械损伤和水果开裂^[4]。它还能够防止病原体侵染、害虫入侵和外部环境因素如干旱和紫外线辐射的损害^[5-6]。果实表皮蜡质是防止水分流失和抵抗微生物侵袭的主要屏障,可以有效减少贮藏期间果实的皱缩和品质恶化现象^[7]。基于此果实采后表皮蜡质的生理生化特性及其与耐贮性的关系也越来越受到重视^[8-9]。研究表皮蜡质结构和功能对于果实采后的影响可以为水果保鲜提供新的思路和策略,以此来减少水果采后损失,从生理生化特性及分子水平研究蜡质的合成及转运,对增强果实耐贮性和抗病性具有重要的意义和应用价值。

本文将结合最新研究成果,从果皮表皮蜡质的化学组分、晶体结构、蜡质的合成与转运及生物学功能方面进行综述,分析表皮蜡质对维持果实采后品质的重要性,深入思考表皮蜡质对于水果贮藏保鲜的未来研究方向,以期对果实采后贮藏保鲜提供新的思路和参考。

1 表皮蜡质的化学组分

植物表皮蜡质主要由长链脂肪族化合物(烷烃、脂肪酸、酮、二酮、醛、醇和烷基酯)及环状化合物(类黄酮、三萜和类苯基丙烷)组成。目前,在一些水果中通过气相色谱-质谱联用技术(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)测定了其表皮蜡质的组成成分。苹果中主要的蜡质成分是烷烃^[10]。三萜类化合物是蓝莓果实中最主要的蜡质成分^[11]。荔枝果皮蜡质中,脂肪酸和伯醇则是主要成分^[12]。葡萄表皮蜡质中齐墩果酸是含量最高的萜类化合物^[13]。柑橘中以长链脂肪醛和长链脂肪酸为主^[14]。库尔勒香梨中烷烃和烯烃占比较大^[15]。不同种类的果实其表皮蜡质的化学组分和含量存在差异。这种差异可能是由于不同的基因型和生长环境造成的。

2 表皮蜡质的晶体结构

植物表皮蜡质的晶体结构通常呈现为三维结构堆积

在角质层最外层,可通过扫描电子显微镜清晰观察到,一般将其分为片状、板状、线状、棒状、空心管状、血小板状等二十多种蜡质晶体形态^[16]。不同物种之间具有多种形态差异。如越桔蜡质结构中的棒状和板状^[17]、金桔果实中的扁平片状^[18]、库尔勒香梨中的不规则卵行晶体^[19]、柠檬中的片状^[20]和蓝莓中的管状^[21]。这可能与蜡质中的化学成分有关。据报道,蜡质组分的比例影响着蜡质结构的形成。先前研究表明在纽荷尔脐橙中,较高比例的醛类和烷烃会形成血小板状的蜡质晶体,而平板状的晶体结构则是因为较高比例的初级醇^[22]。同样地,纽荷尔脐橙中脂肪族蜡化化合物的减少可能导致血小板状蜡晶体的损失,从而导致水果表面光滑^[23]。3种亚洲梨(库尔勒、雪花、玉露香)在贮藏7个月,雪花梨比库尔勒香梨蜡晶体结构更长是因为雪花梨蜡中伯醇与烷烃的比例更高^[19]。综上,今后可以研究果实蜡的组成与晶体结构之间的关系,如什么样的蜡成分决定蜡的形态和蜡的含量是否影响蜡质晶体形态,这些仍有待研究。

3 表皮蜡质的合成、调控与转运

3.1 合成

水果蜡质的合成在表皮细胞中经过3个步骤。第一条为质体中的脂肪酸合成酶催化C16-C18酰基载体蛋白(acyl carrier proteins, ACPs)。C16-C18脂肪酸从C16-C18酰基-1-ACPs释放出来,并作为游离脂肪酸输出到细胞质中。蜡形成的这一冷凝延长阶段与脂质生物合成过程相同。第二条是C16-C18脂肪酸转化为C16-C18酰基辅酶A。C16-C18酰基辅酶A进一步在内质网中扩展成长度为C20-C34的超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs)^[24]。第三条是VLCFAs通过两种生物合成途径被修饰成各种蜡质成分。第一个途径是酰基还原,将VLCFAs转化成伯醇和偶数蜡酯。第二个途径是脱羧基化,产生醛、烷烃、仲醇和酮^[25]。

3.2 调控

在苹果、梨、柑橘、脐橙、甜樱桃和荔枝等果实中,调控蜡质合成和编码蜡质转运蛋白的基因被称为蜡质合成结构基因。随着生物技术的发展,如基因组学、DNA或RNA测序,调控果实表皮蜡质合成的相关基因被确定。例如,YANG等^[26]通过数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)分析揭示了在柑橘果实中,CER1-1和CER1-3可以促进表皮蜡中烷烃的合成,烷烃的保水性能减少果实采后失水。WANG等^[27]发现CsCER1和CsWAX2在黄瓜蜡质生物合成起着关键作用。过量表达的CsCER1能够增加超长

链烷烃含量、降低角质层的通透性和增加抗旱性, *CsWAX2* 影响花粉育性和果实对生物与非生物胁迫反应。此外, 为了进一步明确黄瓜中蜡的生物合成途径还克隆了 *CsCER4* 基因, 发现 *CsCER4* 在蜡形成过程中也起作用^[28]。甜樱桃对果实开裂的耐受性或许与蜡质相关基因(如 *PaWINB* 和 *PaKCS6*)的表达有关^[29]。有研究通过筛选出所有拟南芥蜡质合成相关基因的基因序列, 与已知的椰子基因组数据进行对比, 发现 *CnCYP96A15-1*、*CnCYP96A15-2*、*CnCYP96A15-9*、*CnWSD1*、*CnFAR1* 这 6 个蜡质合成相关基因很可能是参与椰子果实抗寒的关键合成基因^[30]。通过研究荔枝贮藏期间与果实褐变的蜡质相关基因, 发现参与脂肪酸延伸的 *LcLACS1/2*、*LcCER2*、*LcKCR1*、*LcHACD* 和 *LcECR*、合成正构烷烃 *LcCER1* 和合成伯醇的 *LcFAR1*, 这些基因都呈现上调表达, 表明蜡质可能在荔枝贮藏期间调节水果褐变发挥重要作用^[12]。以上多数研究只对果实结构基因完成了初筛, 基因功能验证研究较少, 且目前已知果实中相关基因的数量远少于模式植物, 有待进一步的鉴定和验证。

除上述蜡质合成相关基因外, 一些转录因子也被报道调控蜡质合成, 它可以通过调控果实代谢途径中相关基因的表达来抵御某些非生物胁迫。*MYB30*、*MYB96*、*MYB41* 和 *ERF045* 转录因子能够正向调控蜡质合成, 并且它们的基因表达水平与 *CER*、*KCS* 和其他基因组紧密相关^[31-33]。在柑橘果实中, *CsMYB96* 可直接与蜡相关基因(如 *CER1*)启动子中的顺式作用元件结合, 并激活其表达, 同时抑制质膜内在蛋白的转录, 共同减少果实表皮的水分损失^[34]。*ZHANG* 等^[35]发现在红地球葡萄发育过程中, 上述几个转录因子被诱导表达以此来调控蜡质含量的积累。在柑橘和拟南芥中, *NACO42* 转录因子可以通过激活 *CER1*、*CER3* 和部分 *KCS* 基因的表达, 积累 C29 和 C31 烷烃, 从而正向调控蜡质合成, 减少柑橘果实和拟南芥叶片水分的流失^[26]。苹果出现红褐色是表皮微裂和木栓化层形成的结果, 这会对苹果收获后贮藏产生负面影响。有研究通过数量性状位点作图调查和对已确定的 QTL 区域的附加基因组研究, 表明 *SHNI/WINI(MdSHN3)* 转录因子促进苹果果实蜡质层的形成与沉积并防止红褐色的发展^[36]。任春涛等^[37]总结了表皮蜡质合成与分泌过程中的多个转录因子, 包括 AP2 类、MYB 类、HD-Zip 类转录因子和 MADX-box 等。这些都能够表明转录因子在调节蜡质生物合成上是至关重要的。

3.3 转 运

表皮蜡质的主要成分在内质网中合成。疏水性蜡质组分如何在细胞内移动, 它们如何运输到细胞外或通过亲水性细胞壁移位等机制仍不太清楚。*KUNST* 等^[38]关于细胞内蜡质的运输有两种假说: 脂类从内质网直接转移到质膜; 高尔基体介导的胞吐作用。研究表明, 脂质转运蛋白(lipid transfer proteins, LTPs)和 ABC 转运蛋白在蜡质转移和沉积

中起着重要作用^[39-40]。LTPs 包含 8 个半胱氨酸残基和一个疏水腔, 可提供多种脂质结合特异性^[39]。第一个被鉴定为蜡质转运所需的 ABC 转运蛋白被发现由 *CER5* 编码, 并被命名为 *ABCG12(CER5)*。在拟南芥基因组中, 通过搜索与 *ABCG12* 表达模式相似的 ABC 蛋白, 发现 *ABCG11* 可能在蜡输出中起作用。*ABCG* 半转运蛋白的底物特异性似乎在很大程度上依赖于同源二聚体或异源二聚体的形成。进一步研究表明, *ABCG11* 和 *ABCG12* 均为 *ABCG* 超家族的半转运子, 二者能够形成异源二聚体共同负责蜡质的转运^[41-42]。*DEBONO* 等^[43]发现 *LTPG1* 被发现定位于茎表皮的质膜, 这表明 *LTPG1* 有助于角质层蜡的输出。作为蜡运输的潜在角色, *DeBono* 及其同事提出了一个模型, 其中 *LTPG1* 可以通过与 ABC 转运蛋白的物理相互作用装载 C29 烷烃, 然后将其转移到其他细胞壁富集的自由 LTPs 上。虽然 LTPs 大量存在于胞外体空间, 但目前还缺乏直接证据证实 LTPs 直接参与蜡质转运至植物表面这一过程^[42]。表皮蜡质的合成与转运有多种基因参与, 同时这些基因也受相应转录因子的调控, 关于蜡质转运途径仍需深入的研究。

4 表皮蜡质对于果实采后贮藏的作用

4.1 表皮蜡质与水分损失

某些特定类型的水果成熟后表面没有气孔。因此, 角质层被认为是控制水分蒸腾的动态屏障, 通过角质层调节水平衡并保持果实表面的完整性^[44]。蜡质层可以防止植物组织中水分的非气孔流失, 这与蜡的疏水性和复杂的空间结构有关。研究发现, 蜡生物合成的脱羧途径在番茄 *lecer6* 蜡突变体的表皮细胞中被阻断, 从而加速了果实表皮的水分流失^[45]。在建立表皮蜡质与水分损失的关系时, 应该考虑蜡质的化学成分和含量, 只有超长链脂肪酸衍生物显示出阻水作用^[46]。先前的报告显示, 表皮蜡中的正构烷烃和醛类对限制果实失水做出重要贡献。例如温州密柑和纽荷尔脐橙果实贮藏期间水分损失与烷烃和醛类的比例成负相关^[22]。烷烃已被广泛报道对水分维持至关重要。*HUANG* 等^[47]基于气相色谱法分析连同质谱仪以重量法测定了番石榴果实的蒸腾速率, 发现番石榴果实的高水分蒸腾速率部分归因于其蜡质中存在的烷烃含量较低。*DIMOPOULOS* 等^[48]报道了在葡萄浆果成长过程中, 水分缺失会刺激长链脂肪族化合物的合成, 特别是烷基酯的增加。在苹果蜡质成分与贮藏品质的相关性分析中发现, 在贮藏期间, 蜡质中的烷烃是维持苹果果实品质所必需的成分^[10]。有研究通过对比耐冷西葫芦和冷敏感西葫芦品种, 发现耐冷品种在贮藏过程中烷烃含量更多, 且调控烷烃生物合成的两个基因—*CpCER2* 和 *CpCER26* 在冷敏感品种中高度表达, 这两种基因的高度表达解释了二十九烷和三十

一烷的积累。这些结果表明烷烃在降低西葫芦果实冷藏过程中的失水方面发挥着重要作用^[49]。

4.2 表皮蜡质与果实软化

据报道,水果软化归因于果胶物质、纤维素和半纤维素的降解,这些物质是植物细胞壁的主要成分,亦是细胞的主要支架,影响细胞壁的弹性和可塑性^[50]。细胞支架的降解会导致果实结构损伤、牙髓组织塌陷和不可逆软化,而表皮蜡质能够延缓果实的软化^[51]。郜海燕等^[52]研究发现,蓝莓表皮蜡质的存在显著降低了细胞壁降解酶(即果胶酯酶、多聚半乳糖醛酸酶和纤维素酶)的活性,从而延缓了原果胶和纤维素的降解,减少细胞壁分解作用,维持果实硬度。相比之下,去除蜡质后的蓝莓,果实的软化、衰老的产生与过程加剧。之后的研究也表明去除蜡后的蓝莓果实采后失水速率加快,该研究还发现蜡质去除后加速了活性氧的积累和膜脂过氧化,相关抗氧化酶活性和抗氧化物质含量降低^[53]。YANG 等^[54]去除鲜食葡萄表皮蜡质后,检测到在细胞壁降解相关基因中,编码果胶酯酶的基因 *VIT_12s0035g01900* 表达量最高,通过透射电镜观察到细胞壁破裂加剧,去蜡促进了细胞壁代谢从而加速葡萄果实的软化。同样,哈密瓜在采后运输和处理过程中表皮蜡质易被移除或破坏,蜡质去除后会加速果实软化和变质,从而缩短货架期^[55]。蜡质能够有效抑制水果软化,这可能归因于其化学成分和含量。黄世安^[56]研究表明李果实表皮蜡中的二十九烷、三十一烷和熊果醛能增强果实的持水性能,有效缓解细胞壁变化,保持果实硬度。表皮蜡质就像是一种天然的果实保护性包装。蜡质损失或者去除之后直接暴露于环境压力下,包括阳光、氧气和微生物,这些都可能引发细胞壁降解,从而导致水果软化,而蜡质的存在则会延缓果实的软化,这与其组成有关。果实在采摘时蜡质易被破坏,考虑通过技术手段提高蜡在果实上的黏覆力,从而更好地保护果实。

4.3 表皮蜡质与果实生理失调

在许多水果作物中,褐变或开裂是一种商业上重要的表面缺陷,褐色、粗糙的外观降低了果实质量,造成经济损失。果皮褐变在很大程度上与多酚的氧化、能量损耗和膜脂氧化有关^[57],荔枝果实在贮藏过程中发生褐变,导致表皮蜡质(特别是长链脂肪族化合物)生物合成增加,这说明蜡质成分和含量的改变可能对于调控果实褐变发挥一定的作用^[12]。除了最基本的色泽改变,果实开裂也是影响番茄、荔枝和樱桃等几种水果经济损失的常见原因^[58]。不同品种的樱桃对果实开裂的耐受性不同。果实开裂主要是由于果实成熟期多雨、高湿环境造成的。雨水通过表皮蜡层渗透进水果的表皮细胞中,而蜡质中烷烃的含量影响蜡质层的通透性,烷烃含量越高,蜡质层的通透性越低,从而降低透水性,使果实对裂果的耐受力更强,这也说明了

烷烃的保水性能。RIOS 等^[58]对 5 种樱桃进行了研究,发现去蜡后的樱桃果实开裂明显增加,并通过核磁共振分析和 GC-MS 鉴定得出蜡质成分中二十九烷含量明显高的品种比含量低的品种更耐开裂。果实开裂的裂纹严重程度与表皮蜡质之间存在显著的负相关,LI 等^[59]选择 3 个不同抗裂性的枣品种,即“婆婆枣”“板枣”“壶瓶枣”进行比较,结果表明裂果与蜡的合成有关,高抗裂品种“婆婆枣”其果蜡成分中含有更多的超长链烷烃和醛类并且它具有较强的合成超长链烷烃和醛的能力。

此外,苹果和梨等水果的果皮在采后贮藏期间会变得油腻^[60-61]。果皮油腻是一种严重影响水果感官品质的生理疾病,可能与果实表皮蜡质的组成和微观结构变化有关。CHRISTELLER 等^[62]发现油腻苹果与长链不饱和脂肪酸法尼醇酯的积累有关,在油腻苹果皮中含有油烯基、亚油酸和亚油酸基法尼醇酯。后来,YAN 等^[63]研究也证明了苹果贮存期间令人不悦的油腻感是由液体蜡成分的积累引起的,蜡酯是导致果实油腻的关键蜡成分。此外,蜡醇和脂肪醇会影响蜡从固体到液体的相变。室温贮藏的苹果表面会产生新的蜡质,与油腻程度呈正相关。值得注意的是,苹果油腻的发生并不取决于新蜡的产生;新蜡的产生是由于果实本身发起的蜡生物合成,还是由于角质层其他成分的转化,仍有待研究。

冷害是细胞结构和功能受损引起的一系列生理功能障碍的外在表现,涉及膜脂相变、生物大分子氧化损伤、呼吸代谢异常和能量损失^[64]。有研究表明表皮蜡质的含量和组成与冷害有关,比如葡萄柚中的烷烃、角鲨烯和长链醛。其中,角鲨烯被认为是葡萄柚提供冷害保护的候选者^[65]。这可能归因于角鲨烯具有重要的生物学功能,它能够保护果实免受细菌和真菌的感染,并且能够清除自由基和增强氧负荷。因此,有通过涂蜡的方法来降低冷害对果实的损伤。GERMANO 等^[66]通过涂蜡减轻了番石榴冷藏引起的冷害,保持了番石榴的硬度和颜色并改善其采后品质。香蕉受到冷害时,表皮蜡质中的脂肪酸和醛类含量增加,与超长链脂肪酸合成和脂肪酸延伸等相关蜡质基因也出现显著差异,这些都能够表明蜡质参与了香蕉果实采后对冷害的反应^[67]。有试验表明烷烃生物合成途径和蜡质形态对于西葫芦在低温贮藏期间维持其采后品质起着重要作用。扫描电镜显示西葫芦表皮蜡质主要由圆形或颗粒状晶体组成,低温贮藏后,其蜡质晶体沉积更密集,这表明形成了新的蜡质,蜡质中成分最丰富的烷烃在贮藏后含量增加,这说明烷烃在防御低温胁迫中起着重要作用^[49]。

采后低温(包括冷害和冻害)、果实发育营养失调、管理不当及采收成熟度不当等都会引起果实生理失调。冷害发展过程中一个典型的症状为表皮或组织内部褐变,进而引起果实病变。低温会引起果实细胞膜或细胞超微结构的破坏。果实低温贮藏时,其蜡质晶体会变得更为紧密。营

养失调则会造成病害, 比如苦痘病和水心病。采后过早, 果实成熟度低, 表皮蜡质或角质层形成不充分从而使果实水分蒸发快, 采后过晚则会加重一些疾病的发生, 比如苹果的红玉斑点病及水心病。蜡质成分中的烷烃与果实失水紧密相关, 含量高的烷烃能够降低水分蒸腾速率。烷烃的持水性也能够更好地防止果实开裂。烷烃、脂肪酸等蜡质成分抵御病害的发生。果实油腻则与脂肪酸等脂肪族化合物的积累有关。以上研究都能够表明果实在受到非病原微生物引起的组织结构、色泽和风味不正常变化时, 表皮蜡质中的化学成分和含量会发生改变, 以此来防止果实采后贮藏期间的营养失调和产品品质。

4.4 表皮蜡质与病害

除了由非病原微生物引起的果实损伤外, 果实在采后通常会因为病原菌和害虫的入侵而引起腐烂, 这会影响到果实贮藏品质以及经济价值。除了活性分子防御, 如病程相关蛋白和由植物激素激活的诱导防御之外, 表皮蜡作为果实防御病虫害的第一道天然屏障, 它能在物理上阻碍昆虫的移动, 减少昆虫附着在植物表面^[68]。这与其组分和结构密切相关。表皮蜡质对防止病原体感染在一些文献中有所报道。例如, 蓝莓表皮蜡质中的齐墩果酸在抵御灰葡萄孢感染中起重要作用, 主要是通过影响该病菌细胞膜的完整性, 齐墩果酸增加了病原菌的细胞膜渗漏并使菌丝形态变形, 破坏其超微结构^[69]。CAMACHO 等^[70]对 6 个芒果品种的角质层进行了详细研究, 其中优质芒果在采后货架期

中表现出明显的角质层沉积, 果实表皮蜡质含量越多, 角质层越厚, 其中的二羟基脂肪酸单体的含量也就越高, 这会妨碍果蝇的产卵。ZHU 等^[5]通过体内和体外实验证实柑橘果实的表皮蜡质会影响指状青霉的菌落扩张, 其中脱蜡后的果实菌落面积增加了 1.6 倍, 由此可见表皮蜡对于防止病原菌的重要性。当番茄果实受到胶孢炭疽菌感染时, 蜡质中的三萜类化合物被诱导合成, 从而激活植物防御反应, 并且也发现即使在病原体激发子渗透之前, 番茄蜡质的生物合成也会增加^[71]。据报道, 早酥梨果实表皮蜡质的组成和疏水性通过调控链格孢菌在侵染前期阶段的生长和分化来影响真菌的入侵^[72]。研究表明灰霉菌分生孢子侵染采后蓝莓会影响表皮蜡的形态和组成, 通过诱导 VcKAS 基因的上调表达来调控蜡质成分中的 C16-C18 脂肪酸含量的积累, 蜡质含量越多对病菌的抗侵染能力也就增强^[73]。很多病原菌的生长要保持一定的水分, 而表皮蜡质中烷烃、脂肪酸等疏水性成分的积累可以有效防御病原体的定植, 三萜类化合物等物质的抑菌作用能够抑制菌丝生长, 蜡质成分或许也可以通过干扰真菌线粒体呼吸和诱导细胞膜渗漏来保护果实免受伤害。

综上所述, 蜡质一方面影响果实表皮的机械强度和疏水性, 从而实现对病虫害的物理防御作用; 另一方面通过其化学成分的改变来影响病菌侵入, 蜡质的生物学功能以及天然安全的性质或许可以成为水果涂层的可行替代品。表皮蜡质与果实采后品质的关系可以概括为表 1。

表 1 表皮蜡质与果实采后品质的关系
Table 1 Relationship between epicuticular wax and postharvest quality of fruit

蜡质对果实采后品质的影响	蜡质成分及相关机制	相关性	果实	参考文献
水分损失	烷烃	负相关	温州蜜柑、番石榴	[22,47]
	烷烃、醛类	负相关	纽荷尔脐橙	[22]
	烷基酯	负相关	葡萄	[48]
果实软化	二十九烷、三十一烷	负相关	西葫芦	[49]
	二十九烷、三十一烷、熊果醛	负相关	李子	[56]
	与去除蜡质相比, 蜡质的存在降低细胞壁降解酶的活性	负相关	蓝莓	[52]
	去蜡促进细胞壁代谢, 编码果胶酯酶的基因 VIT_12s0035g01900 表达量最高	负相关	葡萄	[54]
	与不去蜡对比, 去蜡加速果实软化	负相关	哈密瓜	[55]
果实褐变	长链脂肪族化合物	正相关	荔枝	[12]
果实开裂	二十九烷	负相关	樱桃	[58]
	超长链烷烃、醛类	负相关	枣	[59]
果实油腻	法尼醇酯、蜡酯	正相关	苹果	[62-63]
	角鲨烯	负相关	葡萄柚	[65]
	脂肪酸、醛类	负相关	香蕉	[67]
	烷烃	负相关	西葫芦	[49]
	齐墩果酸、C16-C18 脂肪酸	负相关	蓝莓(灰霉菌)	[69,73]
病虫害	二羟基脂肪酸	负相关	芒果(防止果蝇产卵)	[70]
	蜡质	负相关	柑橘(青霉菌)	[5]
	三萜类化合物	负相关	番茄(胶孢炭疽菌)	[71]
	蜡质成分及其疏水性	负相关	早酥梨(链格孢菌)	[72]

5 展 望

表皮蜡质是果实抵御生物和非生物胁迫的第一道天然屏障。目前,研究了多种果实表皮蜡质的化学组成、晶体结构和相关蜡质合成基因,但关于表皮蜡质与果实耐藏性的关系以及果实在受到病原菌侵染时,表皮蜡质响应病原菌起到的作用报道较少。世界各地大量新鲜农产品由于收获后易失水和病原体入侵,导致质量恶化而被浪费,所以开发具有更好的保水能力和抗病原体入侵能力的作物是非常必要的。同时,在果实采后贮藏保鲜研究中,考虑通过某种方式来改变表皮蜡质的化学组分和含量,从而进一步提高果实的耐贮性和抗病性或是培育出更优良的新品种。另外,果实采收后,为了延长货架期添加保鲜剂或防腐剂,这些物质对表皮蜡质会产生何种影响也值得深入研究。蜡作为一些软胶囊的助悬剂,其对胶囊中的成分是何种影响也值得探索。对于表皮蜡质延缓果实软化的潜在机制也仍需要进一步探索。

果实表皮蜡的化学组成和结构在不同种属、生长与发育阶段下具有较大的差异性,这与遗传和环境因素有关。随着扫描电子显微镜、原子力显微镜和气相色谱-质谱联用仪等仪器广泛用于果实表皮蜡质的研究,不同种类果实表皮蜡质的化学成分、含量和微观形态得到了分析研究,这让我们更全面地了解表皮蜡质的生物学特性。新一代高通量测序技术为果实蜡质相关合成和转运基因的获取提供了途径。表皮蜡质的合成及转运途径涉及许多基因和酶的参与,其构成了一个十分繁杂庞大的网络。目前,植物蜡质研究主要局限于拟南芥等模式植物,果皮蜡质更多则是苹果、蓝莓和柑橘。虽然已经知晓了其中一部分基因及酶的功能,但还远远不够。表皮蜡质转运的机制目前尚不明确,对于蜡质怎样从内质网运送到质膜,再由质膜运输到细胞壁最后到达植物表面的具体转运机制还有待进一步的研究与探讨。温湿度、微生物和各种环境因素如何影响果实表皮蜡质的形成和沉积,在这些方面都有待更深入的探讨。

进一步深入分析果实采后性状与果实表皮蜡质特定化学成分之间的关系,可以揭示果实采后品质保持和抗病性的机制,从而为特定商品开发提供更有效的采后策略和技术提供依据。其科学意义深远,应用前景广阔。

参考文献

- [1] WU W, JIANG B, LIU R, *et al.* Structures and functions of cuticular wax in postharvest fruit and its regulation: A comprehensive review with future perspectives [J]. *Engineering*, 2023. DOI: doi.org/10.1016/j.eng.2022.12.006
- [2] LIU GS, LI HL, PENG ZZ, *et al.* Composition, metabolism and postharvest function and regulation of fruit cuticle: A review [J]. *Food Chem*, 2023, 411: 135449.
- [3] TAFOLLA-ARELLANO JC, BAEZ-SANUDO R, TIZNADO-HERNANDEZ ME. The cuticle as a key factor in the quality of horticultural crops [J]. *Sci Hortic (Amsterdam)*, 2018, 232: 145–152.
- [4] LARA I, HEREDIA A, DOMINGUEZ E. Shelf life potential and the fruit cuticle: The unexpected player [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 770.
- [5] ZHU M, JI J, WANG M, *et al.* Cuticular wax of mandarin fruit promotes conidial germination and germ tube elongation, and impairs colony expansion of the green mold pathogen, *Penicillium digitatum* [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2020, 169: 111296.
- [6] SHAHEENUZZAMN M, SHI S, SOHAIL K, *et al.* Regulation of cuticular wax biosynthesis in plants under abiotic stress [J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2021, 15(1): 1–12.
- [7] ZIV C, ZHAO Z, GAO Y, *et al.* Multifunctional roles of plant cuticle during plant pathogen interactions [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1088.
- [8] DING S, ZHANG D, WANG R, *et al.* Changes in cuticle compositions and crystal structure of ‘Bingtang’ sweet orange fruits (*Citrus sinensis*) during storage [J]. *Int J Food Prop*, 2018, 21(1): 2411–2427.
- [9] CHU W, GAO H, CHEN H, *et al.* Effects of cuticular wax on the postharvest quality of blueberry fruit [J]. *Food Chem*, 2018, 239: 68–74.
- [10] CHAI YF, LI A, WAI SC, *et al.* Cuticular wax composition changes of 10 apple cultivars during postharvest storage [J]. *Food Chem*, 2020, 324: 126903.
- [11] 张丽萍, 刘瑞玲, 韩延超, 等. 蓝莓表皮蜡质组分对果实采后抗病性的影响[J]. *中国食品学报*, 2021, 21(12): 205–213.
- [12] ZHANG LP, LIU RL, HAN YC, *et al.* The effect of wax components in blueberry epidermis on postharvest disease resistance of fruits [J]. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 2021, 21(12): 205–213.
- [13] HUANG H, WANG L, XIANG X, *et al.* Morphological, chemical, and biosynthetic changes in pericarp waxes in response to the browning of litchi fruit during storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 1: 111968.
- [14] YANG M, LUO Z, GAO S, *et al.* The chemical composition and potential role of epicuticular and intracuticular wax in four cultivars of table grapes [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2021, 173: 111430.
- [15] 徐呈祥, 郑福庆, 马艳萍, 等. 贮藏温度对耐贮性不同的柑橘品种果皮蜡质含量及其化学组成的影响[J]. *食品科学*, 2021, 42(13): 223–232.
- [16] XU CX, ZHENG FQ, MA YP, *et al.* Effect of storage temperature on wax content and chemical composition of citrus peel with different storage resistance [J]. *Food Sci*, 2021, 42(13): 223–232.
- [17] MAO H, LV Y, CHEN G, *et al.* Effects of cuticular wax on the postharvest physiology in fragrant pear at different storages [J]. *J Sci Food Agric*, 2022, 102(11): 4425–4434.
- [18] YEATS TH, ROSE JKC. The formation and function of plant cuticles [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(1): 5–20.
- [19] TRIVEDI P, KARPPINEN K, KLAVINS L, *et al.* Compositional and morphological analyses of wax in northern wild berry species [J]. *Food Chem*, 2019, 295: 441–448.
- [20] YANG L, QIU L, LIU D, *et al.* Changes in the crystal morphology, chemical composition and key gene expression of ‘Suichuan’ kumquat cuticular waxes after hot water dipping [J]. *Sci Hortic*, 2022, 293: 110753.
- [21] WANG Y, MAO H, LV Y, *et al.* Comparative analysis of total wax content, chemical composition and crystal morphology of cuticular wax in Korla pear under different relative humidity of storage [J]. *Food Chem*, 2021, 339: 128097.
- [22] ZHOU X, MIAO J, ZHANG B, *et al.* Cuticular wax metabolism of lemon

- (*Citrus limon* Burm. f. Eureka) fruit in response to ethylene and gibberellic acid treatment [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 194: 112062.
- [21] YAN Y, DOSSETT M, CASTELLARIN SD. Cuticular waxes affect fruit surface color in blueberries [Z]. 2023.
- [22] WANG J, HAO H, LIU R, *et al.* Comparative analysis of surface wax in mature fruits between Satsuma mandarin (*Citrus unshiu*) and 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis*) from the perspective of crystal morphology, chemical composition and key gene expression [J]. *Food Chem*, 2014, 153: 177–185.
- [23] LIU D, YANG L, ZHENG Q, *et al.* Analysis of cuticular wax constituents and genes that contribute to the formation of 'glossy Newhall', a spontaneous bud mutant from the wild-type 'Newhall' navel orange [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 88(6): 573–590.
- [24] TRIVEDI P, NGUYEN N, HYKKERUD AL, *et al.* Developmental and environmental regulation of cuticular wax biosynthesis in fleshy fruits [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 431.
- [25] ZHANG YL, YOU CX, LI YY, *et al.* Advances in biosynthesis, regulation, and function of apple cuticular wax [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1165.
- [26] YANG H, ZOU Y, LI X, *et al.* QTL analysis reveals the effect of *CER1-1* and *CER1-3* to reduce fruit water loss by increasing cuticular wax alkanes in citrus fruit [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 185: 111771.
- [27] WANG W J, ZHANG Y, XU C, *et al.* Cucumber *ECERIFERUM1* (*CsCER1*), which influences the cuticle properties and drought tolerance of cucumber, plays a key role in VLC alkanes biosynthesis [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 87(3): 219–233.
- [28] WANG WJ, WANG SF, LI ML, *et al.* Cloning and expression analysis of *Cucumis sativus* L. *CER4* involved in cuticular wax biosynthesis in cucumber [J]. *Biotechnol Biotechnol Equip*, 2018, 32(5): 1113–1118.
- [29] BALBONTIN C, AYALA H, RUBILAR J, *et al.* Transcriptional analysis of cell wall and cuticle related genes during fruit development of two sweet cherry cultivars with contrasting levels of cracking tolerance [J]. *Chil J Agric Res*, 2014, 74(2): 162–169.
- [30] 朱聪, 王富有, 孙熹微, 等. 椰子蜡质合成相关基因的生物信息学及其表达分析[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(13): 4289–4295.
- ZHU C, WANG FY, SUN XW, *et al.* Bioinformatics and expression analysis of genes related to coconut wax synthesis [J]. *Mol Plant Breed*, 2022, 20(13): 4289–4295.
- [31] GIL HL, KIM J, CHUNG MS, *et al.* The MIEL1 E3 ubiquitin ligase negatively regulates cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis stems* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58(7): 1249–1259.
- [32] ZHANG L, MERLIN I, PASCAL S, *et al.* Drought activates MYB41 orthologs and induces suberization of grapevine fine roots [J]. *Plant Direct*, 2020, 4(11): e00278.
- [33] LEIDA C, DAL RI A, DALLA CL, *et al.* Insights into the role of the berry-specific ethylene responsive factor VviERF045 [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1793.
- [34] ZHANG MF, WANG JQ, LIU RL, *et al.* CsMYB96 confers resistance to water loss in citrus fruit by simultaneous regulation of water transport and wax biosynthesis [J]. *J Exp Bot*, 2022, 73(3): 953–966.
- [35] ZHANG M, ZHANG P, LU S, *et al.* Comparative analysis of cuticular wax in various grape cultivars during berry development and after storage [J]. *Front Nutr*, 2021, 8: 817796.
- [36] LASHBROOKE J, AHARONI A, COSTA F. Genome investigation suggests *MdSHN3*, an APETALA2-domain transcription factor gene, to be a positive regulator of apple fruit cuticle formation and an inhibitor of russet development [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(21): 6579–6589.
- [37] 任春涛, 董路路, 张新华, 等. 植物表皮蜡质生物合成与分泌过程中的转录调控[J]. *植物生理学报*, 2019, 55(3): 265–273.
- REN CT, DONG LL, ZHANG XH, *et al.* Transcriptional regulation during biosynthesis and secretion of plant epidermal wax [J]. *Plant Physiol J*, 2019, 55(3): 265–273.
- [38] KUNST L, SAMUELS AL. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax [J]. *Prog Lipid Res*, 2003, 42(1): 51–80.
- [39] GAO H, MA K, JI G, *et al.* Lipid transfer proteins involved in plant-pathogen interactions and their molecular mechanisms [J]. *Mol Plant Pathol*, 2022, 23(12): 1815–1829.
- [40] NGUYEN VNT, LEE SB, SUH MC, *et al.* OsABCG9 is an important ABC transporter of cuticular wax deposition in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 960.
- [41] MCFARLANE HE, SHIN JJH, BIRD DA, *et al.* Arabidopsis ABCG transporters, which are required for export of diverse cuticular lipids, dimerize in different combinations [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(9): 3066–3075.
- [42] PHILIPPE G, BELLIS D, ROSE JKC, *et al.* Trafficking processes and secretion pathways underlying the formation of plant cuticles [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 1: 2817.
- [43] DEBONO A, YEATS TH, ROSE JKC, *et al.* Arabidopsis LTPG is a glycosylphosphatidylinositol-anchored lipid transfer protein required for export of lipids to the plant surface [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1230–1238.
- [44] VRABLOVA M, MARKOVA D, VRABL D, *et al.* Surface plasmon resonance: An innovative method for studying water permeability of plant cuticles [J]. *Plant Sci*, 2021, 310: 110978.
- [45] LEIDE J, HILDEBRANDT U, REUSSING K, *et al.* The developmental pattern of tomato fruit wax accumulation and its impact on cuticular transpiration barrier properties: Effects of a deficiency in a beta-ketoacyl-coenzyme A synthase (*LeCER6*) [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(3): 1667–1679.
- [46] JETTER R, RIEDERER M. Localization of the transpiration barrier in the epi- and intracuticular waxes of eight plant species: Water transport resistances are associated with fatty acyl rather than alicyclic components [J]. *Plant Physiol*, 2016, 170(2): 921–934.
- [47] HUANG H, LIAN Q, WANG L, *et al.* Chemical composition of the cuticular membrane in guava fruit (*Psidium guajava* L.) affects barrier property to transpiration [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 155: 589–595.
- [48] DIMOPOULOS N, TINDJAU R, WONG DCJ, *et al.* Drought stress modulates cuticular wax composition of the grape berry [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(10): 3126–3141.
- [49] CARVAJAL F, CASTRO-CEGRIA, JIMENEZ-MUNOZ R, *et al.* Changes in morphology, metabolism and composition of cuticular wax in zucchini fruit during postharvest cold storage [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 778745.
- [50] LIU H, QIAN M, SONG C, *et al.* Down-regulation of *PpBGAL10* and *PpBGAL16* delays fruit softening in peach by reducing polygalacturonase and pectin methylesterase activity [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1015.
- [51] POSE S, PANIAGUA C, MATAS AJ, *et al.* A nanostructural view of the

- cell wall disassembly process during fruit ripening and postharvest storage by atomic force microscopy [J]. Trends Food Sci Technol, 2019, 87: 47–58.
- [52] 郜海燕, 杨帅, 陈杭君, 等. 蓝莓外表皮蜡质及其对果实软化的影响[J]. 中国食品学报, 2014, 14(2): 102–108.
- HAO HY, YANG S, CHEN HJ, *et al.* Epicuticular wax's effect on fruit softening of blueberry [J]. J Chin Inst Food Sci Technol, 2014, 14(2): 102–108.
- [53] 张庆瑞, 马晓, 王宁, 等. 表皮蜡对蓝莓果实采后品质的影响[J]. 分子植物育种, 2021, 19(18): 6172–6178.
- ZHANG QR, MA X, WANG N, *et al.* Effect of epidermal wax on postharvest quality of blueberry fruit [J]. Mol Plant Breed, 2021, 19(18): 6172–6178.
- [54] YANG M, LUO Z, LI D, *et al.* Role of epicuticular wax involved in quality maintenance of table grapes: Evidence from transcriptomic data [J]. Postharvest Biol Technol, 2023, 196: 112155.
- [55] ZHANG W, WANG Y, GUO H, *et al.* Cuticular wax removal on reactive oxygen species-related mechanisms and on the quality of Hami melon cultivars [J]. Postharvest Biol Technol, 2022, 193: 112060.
- [56] 黄世安. 李果实贮藏过程中蜡质变化规律及与耐贮性的关系[D]. 贵州: 贵州大学, 2022.
- HUANG SAN. Wax changes during plum fruit storage and its relationship with storability [D]. Guizhou: Guizhou University, 2022.
- [57] TANG R, ZHOU Y, CHEN Z, *et al.* Regulation of browning and senescence of litchi fruit mediated by phenolics and energy status: A postharvest comparison on three different cultivars [J]. Postharvest Biol Technol, 2020, 168: 111280.
- [58] RIOS JC, ROBLEDO F, SCHREIBER L, *et al.* Association between the concentration of n-alkanes and tolerance to cracking in commercial varieties of sweet cherry fruits [J]. Sci Hortic, 2015, 197: 57–65.
- [59] LI N, FU L, SONG Y, *et al.* Wax composition and concentration in jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) cultivars with differential resistance to fruit cracking [J]. J Plant Physiol, 2020, 255: 153294.
- [60] YANG Y, ZHOU B, ZHANG J, *et al.* Relationships between cuticular waxes and skin greasiness of apples during storage [J]. Postharvest Biol Technol, 2017, 131: 55–67.
- [61] KASHIMURA Y, HAYAMA H, ITO A. Infiltration of 1-methylcyclopropene under low pressure can reduce the treatment time required to maintain apple and Japanese pear quality during storage [J]. Postharvest Biol Technol, 2010, 57(1): 14–18.
- [62] CHRISTELLER JT, ROUGHAN PG. The novel esters farnesyl oleate and farnesyl linoleate are prominent in the surface wax of greasy apple fruit [J]. J Crop Hortic Sci, 2016, 44(2): 164–170.
- [63] YAN D, LIU Y, REN X, *et al.* Integration of morphological, physiological and multi-omics analysis reveals a comprehensive mechanism for cuticular wax during development of greasiness in postharvest apples [J]. Food Res Int, 2022, 157: 111429.
- [64] AGHDAM MS, BODDOKAK S. Physiological and biochemical mechanisms regulating chilling tolerance in fruits and vegetables under postharvest salicylates and jasmonates treatments [J]. Sci Hortic, 2013, 156: 73–85.
- [65] NORDBY HE, MCDONALD RE. Squalene in grapefruit wax as a possible natural protectant against chilling injury [J]. Lipids, 1990, 25(12): 807–810.
- [66] GERMANO TA, AGUIAR RP, ROCHA B, *et al.* Galactomannan-carnauba wax coating improves the antioxidant status and reduces chilling injury of 'Paluma' guava [J]. Postharvest Biol Technol, 2019, 149: 9–17.
- [67] HUANG H, WANG L, QIU D, *et al.* Changes of morphology, chemical compositions, and the biosynthesis regulations of cuticle in response to chilling injury of banana fruit during storage [J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 792384.
- [68] GORB EV, HOFMANN P, FILIPPOV AE, *et al.* Oil adsorption ability of three dimensional epicuticular wax coverages in plants [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 45483.
- [69] LIU R, ZHANG L, XIAO S, *et al.* Ursolic acid, the main component of blueberry cuticular wax, inhibits *Botrytis cinerea* growth by damaging cell membrane integrity [J]. Food Chem, 2023, 415: 135753.
- [70] CAMACHO V, RUIZ-MAY E, GUERRERO-ANALCO JA, *et al.* Filling gaps in our knowledge on the cuticle of mangoes (*Mangifera indica*) by analyzing six fruit cultivars: Architecture/structure, postharvest physiology and possible resistance to fruit fly (tephritidae) attack [J]. Postharvest Biol Technol, 2019, 148: 83–96.
- [71] ALKAN N, FRIEDLANDER G, MENT D, *et al.* Simultaneous transcriptome analysis of *Colletotrichum gloeosporioides* and tomato fruit pathosystem reveals novel fungal pathogenicity and fruit defense strategies [J]. New Phytol, 2015, 205(2): 801–815.
- [72] TANG Y, LI Y, BI Y, *et al.* Role of pear fruit cuticular wax and surface hydrophobicity in regulating the prepenetration phase of *Alternaria alternata* infection [J]. J Phytopathol, 2017, 165(5): 313–322.
- [73] JIANG B, LIU R, FANG X, *et al.* *Botrytis cinerea* infection affects wax composition, content and gene expression in blueberry fruit [J]. Postharvest Biol Technol, 2022, 192: 112020.

(责任编辑: 于梦娇 郑 丽)

作者简介



韩 彤, 硕士研究生, 主要研究方向为果蔬加工与贮藏。

E-mail: 1477627884@qq.com



江 英, 博士, 教授, 主要研究方向为果蔬加工与贮藏。

E-mail: 715jy@sohu.com