

果实表皮蜡质代谢和调控与品质之间的关系研究进展

于姝莉, 吕云皓, 韩彤, 刘忆冬, 江英*

(石河子大学食品学院, 石河子 832003)

摘要: 果实表皮蜡质是与外界接触的第一道屏障, 在其生长和贮藏过程中有十分重要的作用。蜡质主要是由超长链脂肪酸及其衍生物(醛、醇、烷烃、酮和酯类)组成。果实蜡质的含量及组成在不同种类果实中表现不同, 目前研究者们已经克隆出了一些蜡质合成相关基因, 并且发现许多转录因子参与了蜡质合成中的转录调控。此外, 表皮蜡质也会影响果实的采后品质, 从而对其货架期产生影响, 进而使其商业价值发生变化。因此, 本文阐述了表皮蜡质的合成途径(超长链脂肪酸的合成、脱羰基途径和酰基还原途径)和运输途径等代谢过程对果实品质的影响, 以及采后贮藏过程中通过调控蜡质以维持果实品质的技术手段, 包括物理方法和化学方法, 并对果蔬表皮蜡质的研究前景进行了讨论与展望, 为延长果实采后货架期及培育采后耐贮藏的优良品种提供理论基础。

关键词: 表皮蜡质; 合成途径; 运输途径; 蜡质调控; 采后品质

Research progress on the relationship between fruit epicuticular wax metabolism, regulation and quality

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

(School of Food, Shihezi University, Shihezi 832003, China)

ABSTRACT: Fruit epicuticular wax is the first barrier to contact with the outside world and plays an important role in its growth and storage. Wax is mainly composed of ultra long chain fatty acids and their derivatives (aldehydes, alcohols, alkanes, ketones, and esters). The content and composition of fruit wax are different in different kinds of fruits. At present, researchers have cloned some genes related to wax synthesis, and found that many transcription factors are involved in transcriptional regulation of wax synthesis. In addition, epicuticular wax will also affect the postharvest quality of fruits, thus affecting their shelf life, and thus changing their commercial value. Therefore, this paper expounded the effects of metabolic processes such as the synthesis pathway (synthesis of very long chain fatty acids, decarbonylation pathway and acyl reduction pathway) and transportation pathway of epicuticular wax on fruit quality, as well as the technical means to maintain fruit quality by regulating wax during postharvest storage, including physical and chemical methods, and discussed and prospected the research prospects of epicuticular wax in fruits and vegetables, which provides a theoretical basis for extending the postharvest shelf life of fruits and cultivating excellent varieties with postharvest storage tolerance.

KEY WORDS: epidermal wax; synthetic pathway; transportation pathway; wax regulation; postharvest quality

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, 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, Professor, School of Food, Shihezi University, No.221 North Fourth Road, Xiangyang Street, Shihezi City, Xinjiang Uygur Autonomous Region, Shihezi University North Area, Shihezi 832003, China. E-mail: 715jy@sohu.com

0 引言

蜡质是覆盖在果实表面的一层白色、疏水性物质^[1], 它通常被认为是一类不溶于水而易溶于有机溶剂的混合物^[2], 可以抵抗外界环境的生物和非生物胁迫, 如降低紫外线辐射^[3]、防止果实非气孔性水分散失^[4]、抵御病虫害^[5]等。许多研究表明, 蜡质的化学组成复杂, 且组成成分在不同品种、不同的发育时期因其形态结构和含量的差别而存在差异^[6]。醛类、酯类、醇类、脂肪酸等物质是表皮蜡质的主要组成物质, 碳原子数为 16~18 的脂肪酸是蜡质合成的前体物质, 之后碳链增长, 变为碳原子数 20~34 的超长链脂肪酸。之后超长链脂肪酸就会进入蜡质的合成及运输途径变成醇类、醛类、萜类等物质进行代谢, 从而影响蜡质的含量。蜡质在保持果实采后品质方面也发挥着重要的作用, 如 ZHANG 等^[7]研究发现苹果表皮蜡质含量与其采后品质呈现正相关关系。蜡质含量越多, 其采后品质维持的越好, 进而减少苹果表面的油腻感, 维持其感官品质。CHU 等^[8]研究发现在采后阶段去除蓝莓表皮蜡质会加速水分流失和腐烂, 从而降低了果实的感官和营养品质。ZHANG 等^[9]研究发现哈密瓜去除表皮蜡后导致活性氧积累增加和抗氧化系统防御能力下降, 最终导致果实的衰老。由此可知, 蜡质在采后阶段能有效维持果实的贮藏品质。

由于蜡质在采后阶段有着重要的作用, 因此可以通过采后调控的方法减少蜡质的损失及变化, 维持较好的果实品质。目前常用的采后调控蜡质的方法可以分为两大类: 物理调控和化学调控^[10]。其中物理调控主要包括热处理、冷藏和光处理。GE 等^[11]研究表明热处理可以诱导枣果实产生应激反应, 通过上调 *FATB* 和 *FATA* 基因表达, 进而增加了十六烷酸和十八烷酸含量以维持采后果实品质。化学调控主要是采用一些化学试剂进行处理, 如乙烯类试剂、褪黑素和水杨酸等。ZHOU 等^[12]研究发现用乙烯处理过的柠檬上调参与蜡质积累的基因, 如 *KCSI9-1* 和 *KCSI9-2* 以及超长链醛转化为超长链烷烃的基因, 如 *CER1-1* 和 *CER3*, 由此可见蜡质与果实采后品质密切相关。

综上, 表皮蜡质可以影响果实的采后品质。因此, 本文综述了果实表皮蜡质的合成和运输等代谢过程及蜡质的调控方法, 分析表皮蜡质对维持果实采后品质的重要性, 以期为果实采后贮藏提供新的思路 and 策略, 以此来减少果实采后贮藏期间的损失, 并为水果的贮藏保鲜提供新的研究方向。

1 果实表皮蜡质的代谢

1.1 果实表皮蜡质的合成途径

蜡质的合成是一个复杂的过程, 需要把碳原子数为 16 或 18 的脂肪酸在多种酶的催化作用下, 延伸为碳原子数为 20~34 的超长链脂肪酸。接着超长链脂肪酸作为蜡质合成的前体物质进入到脱羧基途径和酰基还原途径在内质

网中进行蜡质的合成。

1.1.1 超长链脂肪酸的合成

超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs)是蜡质合成的前体物质, 其合成主要分为两步: 首先, C16 和 C18 酰基载体蛋白(C16/C18 酰基-ACP)在质体中脂肪酸合酶复合物的催化下通过脂肪酸从头进行生物合成, 再由 C16/18 酰基-ACP 通过酰基-ACP 硫酯酶转化为游离的 C16 和 C18 脂肪酸, 接着 C16 和 C18 脂肪酸被输出到内质网上并被长链酰基辅酶酯化形成 C16 和 C18 酰基-CoA 的合成酶(long chain acyl-CoA synthetase, LACS)。其次, C16/18 脂肪酸和丙二酰-CoA 在内质网上作为反应底物, 经脂肪酸延伸酶复合体催化, 形成 VLCFAs(主要是 C20~C34)以作为蜡质合成的直接前体^[13-14]。

1.1.2 脱羧基途径

脱羧途径又叫烷烃途径, VLCFAs 会在脂酰-CoA 还原酶的作用下被还原成醛, 然后在醛脱羧酶的作用下变成中联烷烃, 其中中联烷烃羟化酶(mediate alkane hydroxylase, MAH)的催化下生成次级醇, 再经过 MAH 二次催化生成酮。此途径是果实蜡质合成过程中较为重要的途径, 且该过程涉及到多个基因的调控。JIANG 等^[15]研究发现用灰霉菌侵染蓝莓之后, 8 个与蜡质合成相关的基因(*VcβAS*、*VcLUS*、*VcWSD*、*VcFAR*、*VcKAS*、*VcKCS*、*VcCER1*、*VcCER3*)发生显著变化, 并且可以维持果实较好的采后品质。QI 等^[16]在苹果中鉴定出来了 *CER* 基因 *MdCER1*, 此基因不仅可以增加表皮蜡质的积累, 而且还与抗旱性密切相关。此外, 苹果中的 *MdCER2* 基因在长链脂肪酸合成过程中也可能产生 C28 和 C30 长链脂肪酸, 推测蜡质成分脂肪酸在 *MdCER2* 基因的调控下可以大量生成, 从而使苹果表皮蜡质含量增加, 维持果实品质^[17]。研究发现转化后的苹果中与蜡质合成相关的 5 个关键基因——*MdLACS2*、*MdMAH1*、*MdWSD1*、*MdCER4* 和 *MdCER6* 表达都显著上调, 且 *MdERF2* 基因可以显著提高苹果蜡质量分布密度, 表明果实表皮蜡质含量提高, 进而使苹果表面产生较少的油腻感, 提升苹果的采后品质^[18]。综上所述, 蜡质的前体物质 VLCFAs 在此途径中经过多种酶的作用, 变成烷烃、脂肪酸等蜡质组成成分, 改变果实表皮蜡质组分比例, 从而使表皮蜡质含量发生变化, 增强果实抵御外部生物和非生物胁迫的能力, 进而维持果实采后贮藏品质。

1.1.3 酰基还原途径

酰基还原途径又称为初级醇途径, VLCFAs 在酰基还原途径中被还原成初级醇, 初级醇在蜡酯合成酶的作用下与饱和脂肪酸经缩合反应生成烷基酯。在拟南芥中, β -酮脂酰-CoA 合酶具有第五特异性, 不同的 *KCS* 基因参与不同碳链长度的 VLCFAs 的生物合成。YANG 等^[19]在柑橘中发现 6 个 *KCS* 基因(*Cs9g07970*、*Cs7g13310*、*Cs7g28170*、*Cs4g17260*、*Cs6g02360* 和 *orange1.1t00556*) 在果皮中高表达, 可以推测它们参与了果实表皮蜡质的合成。在缺蜡的

柑橘突变体中,其中 3 个 *KCS* 基因(*Cs9g07970*、*Cs7g13310* 和 *Cs7g28170*)在黄皮中表现出显著下调的表达^[20],这表明这 3 个基因可能在蜡的积累中发挥关键作用。且 *CsKCS2* (*Cs6g02360*)和 *CsKCS11* (*Cs4g17260*)的表达水平在果实成熟阶段急剧增加,可以观察到高蜡丰度^[21],说明 *CsKCS2* 和 *CsKCS11* 基因可以调控蜡质组成成分含量增加,促进蜡质的合成,进而增加蜡质含量,维持柑橘的采后品质。GUO 等^[22]报导在脐橙中的 *CsKCS6* (*Cs7g13310*)基因同源表达增加了偶链长度 ≥ 24 的 VLCFAs 的含量,并减少了 C32 和 C34 伯醇。醛类和烷烃会使橙子表面形成片状蜡晶,而伯醇则会形成板状蜡晶,表明伯醇的增加会改变蜡质的晶体结构,从而使果实表面蜡质周围产生气孔,减弱对外界胁迫的抵抗能力,所以 *CsKCS6* 基因的表达量增加会使伯醇的含量减少,进而维持脐橙的采后品质。此前研究发现 *WSD* 在拟南芥中具有高水平的蜡合酶活性,催化长链醇($C \geq 18$)与极长链脂肪酰基-CoA ($C \geq 20$)酯化生成蜡质^[23-24]。*LACS* 催化游离脂肪酸转化为长链脂肪酰-CoA,进一步延长为极长链脂肪酰-CoA,之后转化为 VLCFAs 衍生物或者通过 *CER4* 修饰生成长链醇^[25-27]。

1.2 果实表皮蜡质的运输途径

C16 和 C18 长链脂肪酸在内质网中合成蜡质,然后在 ABC (ATP binding cassette)转运蛋白和 *LTP* 的作用下,将蜡质成分运输到质膜,最后输出至果实表面。GUTIÉRREZ 等^[28]使用脱落酸(abscisic acid, ABA)处理甜樱桃发现与蜡质运输相关的基因 *WBC11* 上调了 1.5 倍,表明 ABA 通过激活相关基因参与蜡质的合成与运输^[29],并且烷烃的含量在 ABA 处理过的果实中显著增加,从而导致蜡质的含量增多。蜡质从质膜输出到体外环境是由两个 ATP 结合盒

ABC 转运蛋白(*ABCG11* 和 *ABCG12*)执行的^[30-31]。据报道,*CsABCG11* 基因的表达趋势与冷藏条件下脐橙和缺蜡突变体脐橙的总蜡量变化一致^[32],表明 *CsABCG11* 与蜡质的合成及运输密切相关。在冷藏条件下的脐橙中发现 *CsSAD6* 和 *CsFAD2* 的表达水平较高^[32],表明冷藏的脐橙中不饱和脂肪酸的含量高于常温的果实,由于脂肪酸是蜡质的成分,所以冷藏条件下脐橙果实的表皮蜡质含量高于常温中的,进而可以维持较好的采后贮藏品质。对番茄中 *AtLTPG1* 和 *AtLTPG2* 的研究表明,这两个基因都在蜡质成分的转运中发挥作用^[33]。其他的研究也表明 *LTPGs* 不仅会转移脂质,还会因影响蜡质成分^[34-35]。据报道,*AtLTPG* 可以促进对生物和非生物胁迫的抵抗力,并参与许多生物过程,例如磷脂转移、生殖发育和病原体防御^[36-40]。GAO 等^[41]利用实时荧光定量 PCR 结果表明苹果中的 *LTPG* 基因对寒冷有反应,表明这些基因在低温条件上调表达,从而促进蜡质的生成,抵御外界环境的胁迫,进而维持苹果采后品质。先前的研究已经在苹果中鉴定出一种 GPI 锚定蛋白,并将其命名为 *MDLTPG1*^[42-43]。GAO 等^[41]在苹果中鉴定出 *MDLTOG17* 基因,通过序列对比可以确定该基因就是原始的 *MDLTPG1*。*MDLTPG1* 已被证明在蜡质组分运输中发挥作用。因此可以确定 *LTPG* 基因参与了果实蜡质成分运输,通过把组成成分穿过磷脂层运送到质膜上,最后运输到果实表面,增加表皮蜡质含量,维持较好的采后品质。

综上所述,果实表皮蜡质合成与运输相关基因的表达量在合成和运输途径等代谢过程中发生改变,并产生明显的富集,促进表皮蜡质组成成分的积累,从而提高果实表皮蜡质的含量,增强果实对外界环境的抗逆性,进而维持水果较高的采后品质。表皮蜡质代谢与果实品质之间的关系如图 1 所示。

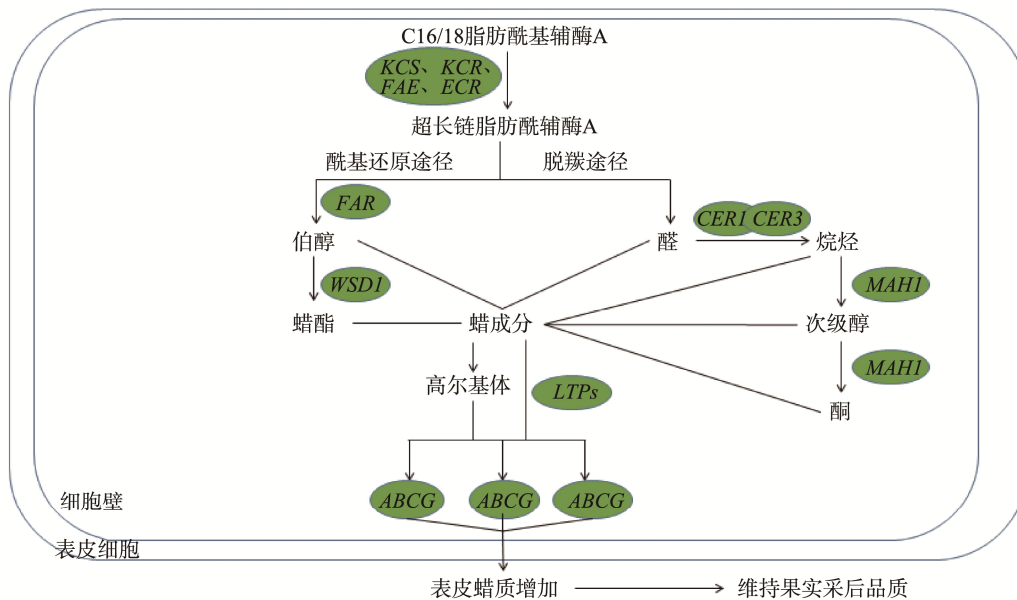


图1 表皮蜡质代谢与果实品质关系示意图^[10]

Fig.1 Relationship between epicuticular wax metabolism and fruit quality^[10]

2 果实表皮蜡质的调控

由于果实表皮蜡质在维持果实采后品质方面的重要作用, 蜡质的采后调控已经受到研究者的高度关注。目前主要是通过物理和化学处理技术来调控果实表皮蜡质的组成和结构, 以维持采后品质。

2.1 物理调控

目前已报道的果实表皮蜡质采后物理调控技术主要包括热处理、冷藏和光处理等方法。

2.1.1 热处理

热处理主要是热水处理(hot water treatment, HWT), 通常是将果实短时间浸泡在 40~60°C 的热水中, 此方法对果实表皮蜡质调控作用是加热使表皮蜡质部分溶解, 导致蜡质层结构重塑, 从而封闭果实表皮的微裂纹和气孔, 减少采后水分流失和病原菌的侵入。热处理对甜椒^[44]、甜瓜^[45-46]、柑橘^[47-50]、金橘^[51]、木瓜^[52]、苹果^[53]、梨^[54]等水果的采后品质有积极影响。HWT 是控制采后果实品质的常用方法, 该技术对人类和环境是完全安全的, 并且相较于蒸汽处理或强制通风等其他热处理, 该技术成本较低^[55-56]。KABELITZ 等^[57]将苹果在 55°C 下进行 HWT 处理, 发现果实表面的裂纹消失, 细胞连接完好。这可能是因为裂纹是在果实发育过程中的膨胀而自然产生的, 而蜡层的厚度和微裂纹的深度在贮藏过程中增加。由此可知, 热处理可以使蜡质层开始融化, 重新排列, 从而保持果实表皮蜡质结构的完整性, 防止了裂纹的发生, 提高了果实采后品质。

2.1.2 冷藏

通过冷藏的广泛应用, 果实的采后品质得到了很好的保持, 如香蕉和梨等果实, 冷藏有利于表皮蜡质成分的维持和积累^[58-60]。LIU 等^[32]研究发现, 两个不同品种的脐橙在低温贮藏之后其表皮蜡质主要是由脂肪酸、伯醇、烷烃、醛和萜类化合物组成, 这些物质的含量随着贮藏时间的延长而增加, 并且与蜡质相关的基因在贮藏期间内表达水平呈现上升趋势, 主要包括 *CsCAC3*、*CsACCC1*、*CsKAS1*、*CsSAD6*、*CsLACS1*、*CsLACS2*、*CsKCS2*、*CsKCS6*、*CsCER1*、*CsCER3*、*CsCER4* 等与蜡质合成相关的基因以及 *CsABCG11* 与蜡质运输相关的基因。结果表明低温贮藏可以使果实表皮蜡质成分增加及相关基因上调, 从而提高表皮蜡质含量, 维持较高的采后品质。LI 等^[61]研究发现在冷藏条件下的桃子其蜡质成分醇类、醛类、烯炔类、烷炔类、酸类和酯类都在储藏期间存在高峰, 蜡质含量有所增加。综上, 冷藏条件下果实中与蜡质相关的基因表达上升, 促进了蜡质组成成分的含量上升, 从而提高了蜡质在贮藏期间的含量, 以维持果实品质。

2.1.3 光处理

水果表皮也直接或间接地受到光处理的影响。果实受

到短波紫外线(ultra violet C, UV-C)处理后可以明显减少病原体在水果表面的附着和水果腐烂的速度^[62]。COZMUTA 等^[63]研究发现, 把西红柿暴露在远红光(far red light, FRL)下可以显著增加表皮蜡质含量, 且疏水性物质(部分 1-碳氢化合物和醛)的含量相比于黑暗条件下的果实高出 1.11 倍, 且西红柿在 FRL 条件下可以降低腐烂速率, 维持更好的品质。在樱桃番茄果实中, 应用 UV-C 可以改善果实的物理和生化特性, 即通过增加表皮蜡质的生物合成和可溶性固形物含量, 最终减少果实的重量损失, 维持较好的采后品质^[64]。由此可以推测, 光处理可以改变果实蜡质的组成成分, 从而改变其含量, 进而影响果实的采后品质。在光照的作用下, 果实表面会产生一层光亮的薄膜, 这层薄膜能够阻挡空气与果实接触, 从而保持果实的新鲜度和口感。此外, 光处理还能减少果实表面水分的蒸发, 使果实更加新鲜。因此, 通过控制光照时间和强度来调控果实蜡质含量, 可以有效地保持果实的新鲜度和口感。

2.2 化学调控

目前已报导的果实表皮蜡质采后化学调控技术主要包括乙烯类处理、褪黑素处理和水杨酸处理等。

2.2.1 乙烯类处理

乙烯利是一种可以促进乙烯生成的化学试剂, 它可以促进果实表皮蜡质组成成分含量的增加。LI 等^[65]在苹果中发现了参与乙烯生物合成的两个关键基因——*MdACS1* 和 *MdACS3*, 并且乙烯利的使用提高了与乙烯生物合成和信号转导相关的其他基因的表达, 如 *MdACO1*、*MdCTR1*、*MdETR1*、*MdERS1*、*MdERF1* 和 *MdERF2*, 这些基因与蜡质的合成及运输密切相关。其蜡质组成成分中的醇类、醛类和烯炔的含量在使用乙烯利之后显著增加, 表明果实在采后阶段使用乙烯利可以提高与蜡质合成及运输相关基因的表达, 从而提高蜡质的含量, 维持果实采后品质。先前的研究报导乙烯利调节蜡质相关生物合成基因的表达, 促进表皮蜡质的积累^[66]。LI 等^[67]确定了 4 个关键基因(*MdCER4*、*MdCER6*、*MdWSD1* 和 *MdMAH1*)用于苹果蜡质的生物合成, 并且证明了它们受乙烯的调节。在乙烯处理过的柠檬中发现与蜡生物合成相关的 *CER1* 和 *MYB44* 基因表达上调, 且蜡质含量随着贮藏时间的延长呈现上升的趋势^[12]。综上所述, 乙烯是一种重要的植物激素, 它不仅可以通过调节与蜡质相关基因的表达, 使果实表皮蜡质的含量发生变化, 还可以通过改变果实表皮蜡质的组成, 进而维持采后品质。

2.2.2 褪黑素处理

褪黑素是一种生物活性物质, 它也参与了果实表皮蜡质的采后调控。CAO 等^[68]研究发现用褪黑素处理蓝莓后, 其表皮蜡质呈现管状、多分枝结构, 紧密分布在果实表面, 且蜡质含量随着贮藏时间的延长而增加, 并对蜡质成分

(三萜、二酮、烷烃、醇、脂肪酸、酮)进行主成分分析,发现三萜类化合物和伯醇含量之间存在着正相关关系。早期研究表明,外源褪黑素可以诱导果实中许多次级代谢产物的积累^[69],这与CAO等^[68]的研究结果一致。通过测定褪黑素处理过的芒果中的脂肪酸含量,发现果实中的饱和脂肪酸(月桂酸、肉豆蔻酸、棕榈酸和硬脂酸)和不饱和脂肪酸(油酸、亚油酸和亚麻酸)的含量均高于对照组,且对照组果实的采后品质显著低于褪黑素处理组^[70]。因此,可以推断外源褪黑素处理果实可能会对果实表皮蜡质成分的含量产生影响,从而提高果实表皮蜡质含量,以维持其采后品质。

2.2.3 水杨酸处理

水杨酸是一种广泛分布于植物中的激素,对植物生长发育和抗病性具有重要的调节作用^[71]。水杨酸也会影响果实采收后的品质,一些研究表明,外源激素及其抑制剂会影响果实表皮蜡质成分^[61,72]。LI等^[61]证明用外源乙烯处理苹果会改变表皮蜡质含量和成分,具体而言,他们发现外源乙烯处理可以正向调节苹果果实的总蜡量和脂肪酸含量。JIANG等^[73]使用水杨酸处理蓝莓,发现它可以促进果实贮藏过程中的总蜡质的合成,并且通过气相色谱-质谱法分析结果表明蓝莓表皮蜡质的主要成分是三萜类化合物、甾醇、脂肪酸、酯类、醇类、烷烃和其他未分类成分,与其他果实表皮蜡质成分基本一致。通过扫描电镜观察水杨酸处理过的蓝莓表皮蜡质结构,可以发现蜡质出现块状粘附形成无定形蜡的情况相比于对照组要小很多。因此,水杨酸处理后不但能改变果实表皮蜡质组成,提高蜡质的含量,还能减小蜡质结晶的畸变和损耗,从而保持高品质。

综上所述,利用物理和化学手段调控表皮蜡质相关基因的表达,可以改变果实表皮蜡质组分的比例,使脂肪酸、酯类等与代谢相关的物质含量有所变化,进而影响果实蜡质的含量,提高其对逆境的应答能力,从而保持较高的采后品质。

3 展望

蜡质是水果果实表皮细胞外面一层特殊的涂层,由于其在维持果实品质方面的重要作用,近几十年来一直是研究的重点,并且在表皮蜡的结构、组成、合成、运输调节以及对果实品质的影响方面取得了重要突破。随着分子生物技术的崛起,发现转录因子在果实表皮形成中发挥重要调控作用,如MYB、AP2/ERF、HD-ZIP IV、NAC等家族。相关转录因子以及相互作用蛋白和靶基因的鉴定对于改善果实表皮蜡质的形成及运输的转录调控具有重要的理论价值。蜡质的代谢途径是影响蜡质成分和含量的主要因素,而蜡质又是调控果实采后品质的重要因素之一,所以使用物理和化学方法调控表皮蜡质对维持果实采后

品质至关重要。然而,目前的研究大多数只能揭示这些因素与表皮蜡质形成的相关性,具体的分子调控机制有待进一步阐明。

目前,针对果实表皮蜡质的采后品质调控技术开发较少,现有的技术主要是集中在如何最大程度保持果实表皮蜡质的完整性,减少其在采后贮藏期间的损失。未来,可以采用安全的物理或者化学方法诱导水果表皮蜡质朝着有利于维持水果品质的方向改变。除此之外,基于对果实表皮代谢遗传信息的探索,可以通过转基因技术改善表皮性状,培育采后耐贮藏的优良品种,这与蜡质合成及运输相关的转录因子或关键酶密切相关。此外,表皮蜡质在果实抗病性中的作用也有待进一步揭示。一方面,蜡成分抑制了病原体的生长,另一方面,蜡又促进了病原体的感染,这两个看似相反的结果可能需要进一步探索。

参考文献

- [1] YEATS TH, ROSE JKC. The formation and function of plant cuticles [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(1): 5–20.
- [2] 刘亚欣, 高小妹, 黄梦月, 等. 植物角质层蜡质组成、生物合成及响应外界胁迫功能研究进展[J/OL]. *济南大学学报(自然科学版)*: 1–5. [2023-05-24]. <https://doi.org/10.13349/j.cnki.jdxn.20230426.001>
- [3] LIU YX, GAO XM, HUANG MY, *et al.* Research progress on the composition, biosynthesis, and response to external stress of plant cuticle wax [J/OL]. *J Jinan U (Nat Sci Ed)*: 1–5. [2023-05-24]. <https://doi.org/10.13349/j.cnki.jdxn.20230426.001>
- [4] 武瑞鑫, 刘贵波. 禾本科植物表皮蜡质形成及其与环境因素的关系[J]. *草学*, 2021, 261(4): 9–18.
- [5] WU RX, LIU GB. The formation of epidermal wax in gramineae plants and its relationship with environmental factors [J]. *Grass Sci*, 2021, 261(4): 9–18.
- [6] 白万鹏, 李虎军, 刘林波, 等. 植物气孔与角质层蜡质响应非生物胁迫的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2020, 48(22): 14–18, 46.
- [7] BAI WP, LI HJ, LIU LB, *et al.* Research progress of plant stomata and cuticle wax in response to non biotic stress [J]. *Anhui Agric Sci*, 2020, 48(22): 14–18, 46.
- [8] 吕青云. 小麦转录因子 MYB28 调控蜡质合成和抗病抗虫作用的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [9] LV QY. Study on the regulation of wax synthesis and disease and insect resistance by wheat transcription factor MYB28 [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2022.
- [10] 郑福庆, 徐呈祥, 马艳萍, 等. ‘贡柑’果实冷藏保鲜效果与果皮蜡质含量和化学组成及表面微形态结构的关系[J]. *果树学报*, 2019, 36(12): 1720–1730.
- [11] ZHENG FQ, XU CX, MA YP, *et al.* The relationship between the refrigerated preservation effect of ‘Gonggan’ fruit and the wax content, chemical composition, and surface microstructure of the peel [J]. *J Fruit*

- Trees, 2019, 36(12): 1720–1730.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] LIU GS, LI HL, PENG ZZ, *et al.* Composition, metabolism and postharvest function and regulation of fruit cuticle: A review [J]. *Food Chem*, 2023: 135449.
- [11] GE S, WANG R, YANG L, *et al.* Transcriptomics and gas chromatography-mass spectrometry metabolomics reveal the mechanism of heat shock combined with 1-methylcyclopropene to regulate the cuticle wax of jujube fruit during storage [J]. *Food Chem*, 2023, 408: 135187.
- [12] 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.
- [13] 司雅静, 刘娇娇, 王爱德, 等. 果实蜡质的研究进展[J]. *辽宁农业科学*, 2021, 322(6): 53–57.
- SI YJ, LIU JJ, WANG AID, *et al.* Research progress on fruit wax quality [J]. *Liaoning Agric Sci*, 2021, 322(6): 53–57.
- [14] 黄世安, 董晓庆, 朱守亮. 园艺植物表皮蜡质研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2021, 49(1): 6–10.
- HUANG SAN, DONG XQ, ZHU SL. Progress in the study of horticultural plant epidermal wax [J]. *Anhui Agric Sci*, 2021, 49(1): 6–10.
- [15] 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.
- [16] QI C, JIANG H, ZHAO X, *et al.* The characterization, authentication, and gene expression pattern of the *MdCER* family in *Malus domestica* [J]. *Hortic Plant J*, 2019, 5(1): 1–9.
- [17] ZHONG MS, JIANG H, CAO Y, *et al.* *MdCER2* conferred to wax accumulation and increased drought tolerance in plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 149: 277–285.
- [18] SUN YJ, ZHANG XY, JIANG YP, *et al.* Roles of *ERF2* in apple fruit cuticular wax synthesis [J]. *Sci Hort*, 2022, 301: 111144.
- [19] YANG H, MEI W, WAN H, *et al.* Comprehensive analysis of *KCS* gene family in *Citrinae* reveals the involvement of *CsKCS2* and *CsKCS11* in fruit cuticular wax synthesis at ripening [J]. *Plant Sci*, 2021, 310: 110972.
- [20] HE Y, HAN J, LIU R, *et al.* Integrated transcriptomic and metabolomic analyses of a wax deficient citrus mutant exhibiting jasmonic acid-mediated defense against fungal pathogens [J]. *Hortic Res*, 2018, 1: 5.
- [21] YANG H, ZHANG M, LI X, *et al.* *CsERF003*, *CsMYB7* and *CsMYB102* promote cuticular wax accumulation by upregulating *CsKCS2* at fruit ripening in *Citrus sinensis* [J]. *Sci Hort*, 2023, 310: 111744.
- [22] GUO W, WU Q, YANG L, *et al.* Ectopic expression of *CsKCS6* from navel orange promotes the production of very-long-chain fatty acids (VLCFAs) and increases the abiotic stress tolerance of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 564656.
- [23] 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.
- [24] LI F, WU X, LAM P, *et al.* Identification of the wax ester synthase/acyl-coenzyme A: Diacylglycerol acyltransferase *WSD1* required for stem wax ester biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(1): 97–107.
- [25] LI Z, ZHOU Y, LIANG H, *et al.* *MaMYB13* is involved in response to chilling stress via activating expression of VLCFAs and phenylpropanoids biosynthesis-related genes in postharvest banana fruit [J]. *Food Chem*, 2023, 405: 134957.
- [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 P, WANG J, ZHANG H, *et al.* Chemical composition, crystal morphology, and key gene expression of the cuticular waxes of Goji (*Lycium barbarum* L.) Berries [J]. *J Agric Food Chem*, 2021, 69(28): 7874–7883.
- [28] GUTIÉRREZ C, FIGUEROA CR, 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]. *Sci Hort*, 2021, 283: 110097.
- [29] CORREIA S, SANTOS M, GLIŃSKA S, *et al.* Effects of exogenous compound sprays on cherry cracking: Skin properties and gene expression [J]. *J Sci Food Agric*, 2020, 100(7): 2911–2921.
- [30] ICHINO T, YAZAKI K. Modes of secretion of plant lipophilic metabolites via *ABCG* transporter-dependent transport and vesicle-mediated trafficking [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 66: 102184.
- [31] LIU LB, BAI WP, LI HJ, *et al.* *ZxABCG11* from the xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* enhances drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* through modulating cuticular wax accumulation [J]. *Environ Exp Bot*, 2021, 190: 104570.
- [32] LIU D, MA Q, YANG L, *et al.* Comparative analysis of the cuticular waxes and related gene expression between ‘Newhall’ and ‘Ganqi 3’ navel orange during long-term cold storage [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 167: 1049–1060.
- [33] WANG Y, HE Y, ZHANG M, *et al.* *Sltpp3*, a non-specific lipid transfer protein, acts on the cuticle synthetic pathway to delay water loss and softening of tomato fruit [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 188: 111899.
- [34] ALI MA, ABBAS A, AZEEM F, *et al.* The *Arabidopsis* GPI-anchored *LTPg5* encoded by *At3g22600* has a role in resistance against a diverse range of pathogens [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(5): 1774.
- [35] WEI H, MOVAHEDI A, LIU G, *et al.* Poplar glycosylphosphatidylinositol-

- anchored lipid transfer proteins respond to osmotic stress by regulating fatty acid biosynthesis [J]. *Ind Crop Prod*, 2022, 179: 114683.
- [36] ZHANG G, AHMAD MZ, CHEN B, *et al.* Lipidomic and transcriptomic profiling of developing nodules reveals the essential roles of active glycolysis and fatty acid and membrane lipid biosynthesis in soybean nodulation [J]. *Plant J*, 2020, 103(4): 1351–1371.
- [37] ZHANG J, YUAN H, LI Y, *et al.* Genome sequencing and phylogenetic analysis of allotetraploid *Salix matsudana* Koidz [J]. *Hortic Res*, 2020, 1: 7.
- [38] RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ MF, MORENO-PÉREZ AJ, MAKNI S, *et al.* Lipid profiling and oil properties of *Camelina sativa* seeds engineered to enhance the production of saturated and omega-7 fatty acids [J]. *Ind Crop Prod*, 2021, 170: 113765.
- [39] JEON JE, KIM JG, FISCHER CR, *et al.* A pathogen-responsive gene cluster for highly modified fatty acids in tomato [J]. *Cell*, 2020, 180(1): 176–187.
- [40] FANG Z, HE Y, LIU Y, *et al.* Bioinformatic identification and analyses of the non-specific lipid transfer proteins in wheat [J]. *J Integr Agric*, 2020, 19(5): 1170–1185.
- [41] GAO HN, JIANG H, LIAN XY, *et al.* Identification and functional analysis of the *MdLTPG* gene family in apple [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 163: 338–347.
- [42] ANINBON C, JOGLOY S, VORASOOT N, *et al.* Effect of mid season drought on phenolic compounds in peanut genotypes with different levels of resistance to drought [J]. *Field Crop Res*, 2016, 187: 127–134.
- [43] MAZHAR M, JOYCE D, HOFMAN P, *et al.* Factors contributing to increased bruise expression in avocado (*Persea americana* M.) cv. ‘Hass’ fruit [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2018, 143: 58–67.
- [44] FALLIK E, GRINBERG S, ALKALAI S, *et al.* A unique rapid hot water treatment to improve storage quality of sweet pepper [J]. *Postharvest Biol Technol*, 1999, 15(1): 25–32.
- [45] FALLIK E, AHARONI Y, COPEL A, *et al.* Reduction of postharvest losses of Galia melon by a short hot water rinse [J]. *Plant Pathol*, 2000, 49(3): 333–338.
- [46] YUAN L, BI Y, GE Y, *et al.* Postharvest hot water dipping reduces decay by inducing disease resistance and maintaining firmness in muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruit [J]. *Sci Hortic*, 2013, 161: 101–110.
- [47] PORAT R, DAUS A, WEISS B, *et al.* Reduction of postharvest decay in organic citrus fruit by a short hot water brushing treatment [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2000, 18(2): 151–157.
- [48] SCHIRRA M, D'AQUINO S, PALMA A, *et al.* Residue level, persistence, and storage performance of citrus fruit treated with fludioxonil [J]. *J Agric Food Chem*, 2005, 53(17): 6718–6724.
- [49] DORE A, MOLINU MG, VENDITTI T, *et al.* Immersion of lemons into imazalil mixtures heated at 50°C alters the cuticle and promotes permeation of imazalil into rind wounds [J]. *J Agric Food Chem*, 2009, 57(2): 623–631.
- [50] KUMAR D, RAM L, KUMAR S, *et al.* Wet heat treatment of Nagpur mandarin (*Citrus reticulata*) fruits to reduce decay loss [J]. *Agrise*, 2018, 88(11): 1760–1764.
- [51] 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.
- [52] LI X, ZHU X, ZHAO N, *et al.* Effects of hot water treatment on anthracnose disease in papaya fruit and its possible mechanism [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2013, 86: 437–446.
- [53] TAHIR II, JOHANSSON E, OLSSON ME. Improvement of apple quality and storability by a combination of heat treatment and controlled atmosphere storage [J]. *Hortscience*, 2009, 44(6): 1648–1654.
- [54] LÓPEZ-CASTAÑEDA J, CORRALES-GARCÍA J, TERRAZAS-SALGADO T, *et al.* Effect of saturated air heat treatments on weight loss reduction and epicuticular changes in six varieties of cactus pear fruit (*Opuntia* spp.) [J]. *J Prof Assoc Cactus*, 2010, 12: 37–47.
- [55] JACOBI KK, MACRAE EA, HETHERINGTON SE. Postharvest heat disinfection treatments of mango fruit [J]. *Sci Hortic*, 2001, 89(3): 171–193.
- [56] SIVAKUMAR D, FALLIK E. Influence of heat treatments on quality retention of fresh and fresh-cut produce [J]. *Food Rev Int*, 2013, 29(3): 294–320.
- [57] KABELITZ T, SCHMIDT B, HERPPICH WB, *et al.* Effects of hot water dipping on apple heat transfer and post-harvest fruit quality [J]. *LWT*, 2019, 108: 416–420.
- [58] 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.
- [59] WANG Y, SU S, CHEN G, *et al.* Relationship between cuticular waxes and storage quality parameters of Korla pear under different storage methods [J]. *J Plant Growth Regul*, 2021, 40: 1152–1165.
- [60] 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.
- [61] LI F, MIN D, SONG B, *et al.* Ethylene effects on apple fruit cuticular wax composition and content during cold storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2017, 134: 98–105.
- [62] CHARLES MT, MAKHLOUF J, ARUL J. Physiological basis of UV-C induced resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit: II. Modification of fruit surface and changes in fungal colonization [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2008, 47(1): 21–26.
- [63] COZMUTA AM, COZMUTA LM, PETER A, *et al.* Effect of monochromatic far-red light on physical-nutritional-microbiological attributes of red tomatoes during storage [J]. *Sci Hortic*, 2016, 211: 220–230.
- [64] CHOI DS, PARK SH, CHOI SR, *et al.* The combined effects of ultraviolet-C irradiation and modified atmosphere packaging for

- inactivating *Salmonella enterica* serovar typhimurium and extending the shelf life of cherry tomatoes during cold storage [J]. Food Packag Shelf, 2015, 3: 19–30.
- [65] LI F, ZHANG X, WANG J, *et al.* Preharvest application of 1-methylcyclopropene and ethephon altered cuticular wax biosynthesis and fruit quality of apples at harvest and during cold storage [J]. Horticult Plant J, 2022, 8(2): 143–152.
- [66] YU H, ZHANG Y, XIE Y, *et al.* Ethephon improved drought tolerance in maize seedlings by modulating cuticular wax biosynthesis and membrane stability [J]. J Plant Physiol, 2017, 214: 123–133.
- [67] LI RJ, LI LM, LIU XL, *et al.* Diurnal regulation of plant epidermal wax synthesis through antagonistic roles of the transcription factors *SPL9* and *DEWAX* [J]. The Plant Cell, 2019, 31(11): 2711–2733.
- [68] CAO Y, ZANG Y, WU S, *et al.* Melatonin affects cuticular wax profile in rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei*) during fruit development [J]. Food Chem, 2022, 384: 132381.
- [69] DEBNATH B, LI M, LIU S, *et al.* Melatonin-mediate acid rain stress tolerance mechanism through alteration of transcriptional factors and secondary metabolites gene expression in tomato [J]. Ecotox Environ Saf, 2020, 200: 110720.
- [70] DONG J, KEBBEH M, YAN R, *et al.* Melatonin treatment delays ripening in mangoes associated with maintaining the membrane integrity of fruit exocarp during postharvest [J]. Plant Physiol Biochem, 2021, 169: 22–28.
- [71] RIVAS-SAN VM, PLASENCIA J. Salicylic acid beyond defence: Its role in plant growth and development [J]. J Exp Bot, 2011, 62(10): 3321–3338.
- [72] YANG Y, ZHOU B, WANG C, *et al.* Analysis of the inhibitory effect of 1-methylcyclopropene on skin greasiness in postharvest apples by revealing the changes of wax constituents and gene expression [J]. Postharvest Biol Technol, 2017, 134: 87–97.
- [73] JIANG B, LIU R, FANG X, *et al.* Effects of salicylic acid treatment on fruit quality and wax composition of blueberry (*Vaccinium virgatum* Ait) [J]. Food Chem, 2022, 368: 130757.

(责任编辑: 于梦娇 郑 丽)

作者简介



于姝莉, 硕士研究生, 主要研究方向为果蔬加工与贮藏。

E-mail: 2318643502@qq.com



江 英, 教授, 主要研究方向为果蔬加工与贮藏。

E-mail: 715jy@sohu.com