

# CO<sub>2</sub>对果蔬采后生理的作用

钱敏,白卫东\*,于新,蔡培钿,肖燕清

(仲恺农业工程学院轻工食品学院,广东广州 510225)

**摘要:**研究 CO<sub>2</sub> 对果蔬采后生理、成熟衰老机制和果蔬保鲜有重要作用。本文介绍了果蔬采后 CO<sub>2</sub> 的生理效应、果实成熟软化过程中细胞壁组分的变化、几种主要的细胞壁降解酶在果实成熟软化中的作用等方面,重点叙述了 CO<sub>2</sub> 对果蔬采后果胶酶作用的研究。

**关键词:**采后生理,CO<sub>2</sub>,C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>,果胶,果胶酶

## Effects of CO<sub>2</sub> on post-harvest physiology in fruits and vegetables

QIAN Min, BAI Wei-dong\*, YU Xin, CAI Pei-dian, XIAO Yan-qing

(College of Light Industry and Food, Zhongkai University of Agricultural and Engineering, Guangzhou 510225, China)

**Abstract:** Studying the effects of CO<sub>2</sub> on post-harvest physiology, ripening and senescence mechanism and keeping fresh of fruits and vegetables played an important role. In this paper, effects of CO<sub>2</sub> on the post-harvest physiology in fruits and vegetables, components change in the cell wall in the process of ripe fruit softening, the role of several major cell wall-degrading enzyme in the mature fruit softening and so on were introduced. Then the effects of CO<sub>2</sub> on pectinase after harvest were focused on.

**Key words:** postharvest physiology; CO<sub>2</sub>; C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>; pectin; pectinase

中图分类号: TS255.1

文献标识码: A

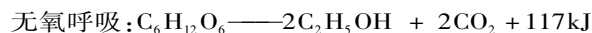
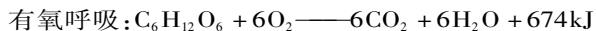
文章编号: 1002-0306(2009)10-0350-06

水果和蔬菜是人们日常生活中不可缺少的食品之一,不仅含有丰富的碳水化合物,更富有多多种维生素及无机盐,是人类重要的营养源。我国是果品生产大国,栽培面积及产量均居世界首位。由于我国采后生理研究起步较晚,采后贮、运、销技术相对落后,果品采后损失率高。因此,加强采后生理研究、探讨果实成熟衰老的规律、以适宜的保鲜技术减少采后损失及提高果实商品价值已成为当前迫切需要解决的问题。二氧化碳浓度不仅可抑制呼吸作用,减少营养物质的损耗,还能抑制叶绿素和果胶的水解,从而对水果保绿保硬保鲜有显著效果。同时,二氧化碳还抑制乙烯的催化作用,对延迟水果的成熟衰老起着良好的保护。但因二氧化碳与果胶酶尚未发现有关关系,二氧化碳抑制果胶分解的作用机理仍是一个难题。本文主要从果蔬采后 CO<sub>2</sub> 的生理效应、果实成熟软化过程中细胞壁组分的变化、几种主要的细胞壁降解酶在果实成熟软化中的作用为主要内容,综述了国内外近几十年来在相关方面的研究成果,阐述了 CO<sub>2</sub> 对果蔬采后果胶酶作用的研究,以期对研究 CO<sub>2</sub> 抑制果胶分解机理做出贡献。

### 1 CO<sub>2</sub> 对果蔬采后的呼吸作用的影响

采摘后的水果和蔬菜并不意味着生命的结束,

而是又踏上了生命道路上的另一种旅程,它们仍进行着呼吸作用:果蔬从外界贮藏环境中吸取氧,并在许多酶的作用下来氧化分解其本身存在的有机物,如碳水化合物、蛋白质、有机酸等。呼吸作用全过程是一系列酶促氧化还原反应,所放能量一部分供给果实进行新陈代谢,以维持生命活动所需要的能量;另一部分以热的形式从果蔬中散发出来,这种散发到果蔬周围环境的热能被称作呼吸热。呼吸作用分为有氧呼吸和无氧呼吸。以糖为基质时,两种呼吸总的反应式为:



有氧呼吸是植物的主要呼吸方式。无氧呼吸释放的能量较少,为获得同等数量的能量,就要消耗远比有氧呼吸更多的有机物。同时缺氧呼吸的最终产物为乙醇等,这些物质对细胞有一定毒性,如果积累过多,将会引起细胞中毒甚至杀死细胞。从这方面来看,缺氧呼吸是不利的,或是有害的。但植物的有些器官的内层组织,所处位置的气体交换比较困难,经常处于缺氧的条件下,进行部分无氧呼吸,正是植物对环境的适应,只是这种无氧呼吸在整个呼吸中所占的比例不大。但是,在果蔬的贮藏中,不论由何种原因引起的无氧呼吸的加强,都看作是正常代谢被干扰、破坏。控制适宜的低温和贮藏环境中适度的氧和二氧化碳含量,是防止产生不正常无氧呼吸的关键。

水果和蔬菜呼吸作用强弱的指标是呼吸强度。

收稿日期:2008-12-01 \* 通讯联系人

作者简介:钱敏(1983-),女,在读研究生,研究方向:农产品加工及贮藏。

呼吸强度通常以 1kg 水果 1h 所放出的二氧化碳毫克数来表示,也可用吸入氧的毫升数来表示。

水果在贮藏期间,呼吸强度的大小直接影响着贮藏期限的长短。呼吸强度大,消耗的养分多,加速衰老过程,缩短贮藏期限;呼吸强度过低,正常的新陈代谢受到破坏,也缩短贮藏期限。因此,控制水果正常呼吸的最低呼吸强度,是水果贮藏的关键问题。往往水果堆放时,发现堆中发热,温度升高,从而导致腐烂现象,尤其在通风不良情况下更为严重。

在果实发育过程中,呼吸作用的强弱不是始终如一的。根据呼吸曲线的变化模式不同,可以将果实分为两类。一类叫作跃变型果实,其幼嫩果实的呼吸旺盛,随着果实细胞的膨大,呼吸强度逐渐下降,开始成熟时呼吸强度突然上升,果实完熟时达到呼吸高峰,此时果实的风味品质最佳,然后呼吸强度下降,果实衰老死亡,如苹果、香蕉、芒果、鳄梨、番茄、杏、桃、猕猴桃、柿、无花果、番石榴、西番莲等成熟时都能表现出类似的呼吸高峰。另一类果实发育过程中却没有呼吸跃变现象,这类果实叫作非跃变型果实,如草莓、葡萄、柑橘、菠萝、黄瓜、荔枝、柠檬等。

## 2 果蔬与 CO<sub>2</sub>、C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> 的相互作用

二氧化碳直接影响果蔬呼吸作用,并影响其贮藏寿命。当二氧化碳浓度过高时,呼吸受到抑制,不断进行无氧呼吸,以至在果实内积累的乙醇、乙醛过多,会毒害果实,造成生理损伤,导致果实的死亡。这种损伤比缺氧造成的生理损害来的更快,更严重。适当的二氧化碳浓度不仅可抑制呼吸作用,减少营养物质的损耗,还能抑制叶绿素水解酶和果胶酶活性,从而对水果保绿保硬保鲜有显著效果。同时,二氧化碳还抑制乙烯的催化作用,对延迟水果的成熟衰老起着良好的保护。

CO<sub>2</sub> 应能溶解在细胞中,或能与细胞壁的某些物质结合,过程是可逆的;CO<sub>2</sub> 能和细胞中的水、有机酸、细胞壁上的糖类、淀粉、纤维素的极性基因相结合,一般以氢键结合;CO<sub>2</sub> 可抑制水果和蔬菜成熟的合成反应,如可抑制色素的合成。据研究,水果套袋后充 CO<sub>2</sub> 比不充着色减慢。CO<sub>2</sub> 可抑制某些酶的活性。

乙烯与果实的呼吸关系密切,植物体内有两套乙烯合成系统,所有植物组织在生长发育过程中,都会合成并释放微量乙烯,这种乙烯的合成系统称为系统 I(system I)。就果实而言,非跃变型果实和未成熟的跃变型果实所产生的乙烯都是来自乙烯合成系统 I。而跃变型果实,在完熟期前期合成并大量释放的乙烯,则是由另一个系统产生的,称为乙烯合成系统 II(system II),它既可以随果实的自然完熟而产生,也可以被外源乙烯及其类似物所诱导。当跃变型果实内源乙烯积累到一定限值,便会出现合成乙烯的自动催化作用,产生大量内源乙烯,从而诱导呼吸跃变和完熟期生理生化变化的出现。系统 II 引发的乙烯自动催化作用一旦开始就可以自动催化下去,即使停止施用外源乙烯,果实内部的各种完熟反应仍

继续进行<sup>[1]</sup>

果实成熟衰老过程中细胞壁结构的变化和乙烯的生物合成不是独立的进行,而是彼此联系的。衰老过程中组织结构或膜的解体可促进乙烯的合成,乙烯的产生又反过来促进组织或膜的解体,二者互为因果,使衰老不可逆转的进行下去<sup>[2]</sup>。内容物随贮藏期的延长逐渐降解为可溶性小分子,作为呼吸基质被消耗,并产生乙烯,乙烯的产生又会促进内容物的进一步降解<sup>[3]</sup>。实验结果显示:在外源丙烯的作用下,有更多的可溶性固形物被消耗了,这也进一步证实了外源乙烯对呼吸的促进作用。

CO<sub>2</sub> 可能作用于乙烯生物合成的三个位点: Met → ACC (SAM), ACC → C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>, ACC → MACC。另外, CO<sub>2</sub> 对乙烯合成的影响也可能与 CO<sub>2</sub> 影响 pH 有关, CO<sub>2</sub> 使 pH 升高,从而调节乙烯生成过程中的酶的活性。不过,大部分研究者认为 CO<sub>2</sub> 对乙烯的抑制是对 SAM 活性的抑制引起的。

## 3 CO<sub>2</sub> 与组织细胞结构

### 3.1 果蔬成熟软化

果实成熟是一个复杂的过程。Brady<sup>[4]</sup> 认为成熟是一个由遗传决定的器官分化协调一致的过程,因此人们普遍把成熟的调控作为植物发育的一个模型来研究。果实成熟时呈现出许多生理生化变化,除呼吸上升、乙烯合成、色素转变和风味物质的形成外,软化也是许多果实成熟时相伴的重要现象。已公认这些质地上的变化是细胞壁结构上的改变引起的<sup>[5]</sup>。

高等植物细胞壁的共同特征是均由纤维素、半纤维素、果胶物质和糖蛋白等大分子组成。不同组织的细胞壁组分的比例有显著差异。双子叶植物细胞壁大约有 30% 纤维素、30% 半纤维素、35% 果胶和 5% 蛋白质。果实细胞壁中果胶含量相对较高,而蛋白质含量相对较低。细胞壁结构的理论假设有多种,其中影响较大的是 Lampert<sup>[6]</sup> 提出的“经纬模型”假说。这一假说认为初生壁是有两个交联在一起的多聚物纤维素微纤维和穿过它的伸展素网络交织而成的结构,悬浮在亲水的果胶-半纤维素胶体中。在这个交织的结构中,微纤维是“经”,平行于壁平面排列,而伸展素是“纬”,垂直于壁平面排列。由于细胞壁的复杂性和多样性,至今未能提出一个合适的三维结构模型。

几乎所有的果实细胞壁均有一个形态上不同的中间薄层,位于临近细胞的初生壁之间,形成一个连续的胞间基质,又称胞间层,它富含果胶多糖,对成熟中的果实细胞壁影响最大。

通过对多聚体一级结构的了解以及对细胞壁组分的化学和酶解分析,人们弄清了这些组分间的相互作用和交联方式。已知细胞壁组分的交联有共价和非共价之分,已深入研究的有:苯环偶合、糖苷键、糖醛酸酯键、氢键、离子键包括 Ca<sup>2+</sup> 桥。

3.1.1 果胶 果胶是细胞壁的重要组成部分,主要存在于中胶层中,初生壁中也有一部分果胶。组成果胶多糖的主要成分有半乳糖、半乳糖醛酸、鼠李

糖、阿拉伯糖等。果胶分子的主链为 D-1,4-糖苷键结合的半乳糖醛酸-鼠李糖的重复结构以及多聚半乳糖醛酸组成的聚合物。中间插入的鼠李糖单位,又称为鼠李半乳糖醛酸聚糖(RG),可分为光滑区和毛状区两个区域。光滑区的特征是 $\alpha$ -(1-4)连接的半乳糖醛酸和其甲酯的线状共聚物其间插入。 $\alpha$ -(1-2)连接的残基,在空间分布上较有规律,鼠李糖残基的插入使交联得以固定间隔出现在去甲基化位置上<sup>[7]</sup>。毛状区的特征是由 12 个不同的单糖组成的杂聚体,包括 RGI 和 RGII 两个小区。前者带有许多富含阿拉伯糖和半乳糖的侧链,而后的侧链相对较少。一般来说毛状区不易受到果胶酶的降解。

果胶物质不溶于乙醇,在高浓度乙醇中交联成絮状物。果胶间的交联方式包括  $\text{Ca}^{2+}$  桥及其它离子键、氢键、糖苷键、酯键和苯环偶合。通过选择抽提的方法,可以提取各种形式的果胶成分,如水溶性果胶(WSP),螯合剂可溶性果胶(CSP)和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  可溶性果胶(SSP)等。水溶性果胶主要为可溶性果胶和果胶酸,CSP 主要为离子键结合的果胶,比如像  $\text{Ca}^{2+}$  桥结合的果胶, $\text{Na}_2\text{CO}_3$  主要水解酯键,溶解一些螯合剂不溶的壁果胶<sup>[8]</sup>。常用的螯合剂有 EGTA、CDTA、EDTA、草酸盐、偏磷酸六盐。提取条件在室温或更低温度以及 pH4~6 下进行,这样可以避免酸水解如阿拉伯聚糖的水解以及果胶  $\beta$ -消除作用。由于 EDTA 或 CDTA 很难用透析除去,故有人用咪唑作螯合剂来提取果胶<sup>[9]</sup>。果胶含量的测定方法有二甲苯酚(dimethylphenol)法<sup>[10]</sup>、间苯酚(metaphenylphenol)法<sup>[11]</sup>、咪唑比色法<sup>[12]</sup>等等。

很多果实成熟时都伴随着果胶的变化,主要表现在成熟果实中可溶性果胶含量上升以及果胶的平均分子量的显著下降<sup>[13]</sup>。有证据表明,成熟过程中果胶物质有两个过程在起作用:长链的去聚化或缩短,以及多聚体中甲基的除去(去酯化)。在番茄中,随着果实成熟的推进,果胶物质的去聚化表现为果汁粘性的下降。鳄梨的原果胶随着水溶性果胶的出现而下降,总果胶的去酯化从 85% 下降到 45%。凝胶和超离分析结果表明,除交联断裂外,半乳糖骨架(主链)也降解。果胶的降解在成熟的后期尤为集中,并与果实品质退化有关<sup>[14-15]</sup>。果胶的降解会增加细胞壁交联网络的细孔大小,导致软化后期细胞壁膨胀,使底物更容易受到酶的作用。贮藏过程中硬度下降是由于不溶性原果胶降解成可溶性果胶酸和果胶的结果。果实贮藏中如不发生成熟,则果胶物质的变化极微小,如气调(CA)贮藏的苹果移入高温的空气中时原果胶的水解非常低。

## 3.2 果胶酶

现已发现的细胞壁中的酶有近 30 种<sup>[15]</sup>,大多数属于水解酶类,其余则多属于氧化还原酶类。细胞壁组分的降解同多聚半乳糖醛酸酶(PG)、果胶甲酯酶(PME)、纤维素酶(Cx),0-半乳糖苷酶(P-Gal)、木葡聚糖内糖基转移酶(XET)等细胞壁水解酶的活性增加密切相关。软化是一个复杂的过程,是多种酶协调作用的结果,不同种类和品种的果实起主导

作用的水解酶有所不同,且酶的反应有时序性和阶段性,不同成熟时期起主要作用的酶也存在差异。

### 3.2.1 多聚半乳糖醛酸酶(Polygalacturonase, PG)

多聚半乳糖醛酸酶(PG)是水解果胶物质的主要酶,并且一度被认为是控制果实软化的关键酶。该酶的主要功能是水解果胶的 1,4-2-D-半乳糖苷键,生成低聚的半乳糖醛酸或半乳糖醛酸。PG 具有 2 或 3 种同工酶,作用于果实发育的不同阶段。

根据 PG 对底物作用方式的不同,把 PG 分为两类:即内切多聚半乳糖醛酸酶(endo-PG)和外切多聚半乳糖醛酸酶(exo-PG),前者以内切方式随机水解底物多聚半乳糖醛酸内部的。(1-4)半乳糖糖苷键,断裂多聚半乳糖醛酸链;后者以外切的方式有顺序地从半乳糖醛酸多聚链的非还原端释放出一个单体<sup>[16]</sup>。endo-PG 对底物的特异性较强,exo-PG 则较弱,大多数果实中既有 exo-PG 又有 endo-PG,如:离核桃鳄梨等,有些果实仅有 exo-PG 活性,如:甜瓜、草莓、粘核桃等,柿不存在 endo-PG 或其含量低于检测水平。苹果原来一直认为仅有 exo-PG 活性,但最新研究表明苹果也有 endo-PG 活性。exo-PG 存在于果实发育的早期和成熟期,而 endo-PG 在成熟的后期占绝对优势。

早在 1964 年,Hobson 首先用细胞壁蛋白粗提液体外降解果胶的方法证明随着番茄果实的成熟 PG 活性不断上升<sup>[17]</sup>,并认为 PG 与果实的软化密切相关。近半个世纪以来,人们对 PG 进行了广泛的研究,发现大量果实的成熟软化与 PG 调节的果胶质降解密切相关。正常成熟的番茄硬度下降较快,PG 活性迅速上升,当硬度下降达到 92.9% 时 PG 活性升高了 100%,而 nor 突变果硬度下降慢,PG 仅在后熟期间检测出少量活性。PG 促进果实软化已在苹果<sup>[18]</sup>、草莓、香蕉、甜椒、猕猴桃、桃等果实中得到充分证实。PG 在果实软化中起重要作用的依据主要有:a.果肉软化与 PG 活性升高有明显的一致性;b.体外实验中 PG 能水解从未熟果实中分离的胞壁材料<sup>[19]</sup>;c.未熟果的果皮组织用 PG 处理后超微结构的变化与果实正常成熟时超微结构的变化相一致;d.不能正常成熟和软化的番茄突变体(Nr, rin, nor)中 PG 活性很低<sup>[20]</sup>;e.乙烯诱导跃变型果实的呼吸跃变提前,并伴有 PG 活性的上升。

PG 对果实软化的作用主要表现在成熟后期的快速软化阶段,而对成熟前期的软化启动并不起主要作用<sup>[21]</sup>。黄花梨前期的果肉软化是淀粉酶作用引起淀粉降解所致,之后果肉的软化是由 PG 和 Cx 共同作用引起果胶物质、纤维素等细胞壁组分降解所致<sup>[22]</sup>。周培根等用‘海复早桃’和‘白云’两个品种研究发现,PG 活性与果实软化的关系极为密切,但同时发现桃成熟期间果实硬度下降明显地早于并且快于水溶性果胶含量和 PG 活性的增加,表明桃果实的早期软化与其它因素有关<sup>[23]</sup>。

虽然诸多研究认为 PG 在果实的软化中起重要作用,但也有许多实验表明 PG 对于果实的成熟软化并不是必须的。番茄(未突变)果实 PG 活性与果实的正常软化密切相关,而其转基因突变体中 PG 活性

极低,其 mRNA 的积累量仅为野生型的 1%,果实也能软化<sup>[24-25]</sup>。一个较为典型的例子是:番茄不成熟突变体 rin 中并不缺乏 PG 基因,但 PG 基因的转录受到严重抑制,其 mRNA 的水平、PG 活性仅为野生型的 1%,果实不能正常成熟软化,将 PG 结构基因连接在受乙烯诱导的 E<sub>1</sub> 启动子后面,然后导入 rin 突变体番茄中,PG 基因即得到表达,PG 活性能恢复到野生型番茄的水平,但果实仍不能正常的成熟变软,果实成熟的其它特征如色素的积累、乙烯的生成等也未因此改变,表明果实成熟软化过程中,PG 并非是必须的或 PG 不是决定软化的唯一因素<sup>[26]</sup>。

PG 不是枣果实软化的关键酶<sup>[27]</sup>,而网纹甜瓜成熟软化中 PG 活性难以检出。PG 在柿软化仁的作用还存在一定的争议,有研究表明,柿的软化与 PG 活性上升密切相关,对果实软化起重要作用<sup>[25,28-29]</sup>,但一方面研究发现,柿成熟时果胶大量降解、分子量降低,PG 活性却未检出,乙烯吸收剂可有效减缓柿的硬度的下降,但对 PG 活性无显著影响。

**3.2.2 果胶(甲)酯酶(PectinmethylesterasePME/PectinesterasePE)** PME 作用于多聚半乳糖醛酸的半乳糖醛酸残基的 C-6 羧基基团,去掉甲酯,催化果胶酯酸转化为果胶酸。木瓜成熟时果胶甲酯化由 97% 下降至 64%<sup>[30]</sup>,RedBartlett 梨果实软化过程中果胶物质的酯化度降低<sup>[31]</sup>,均与 PME 活性的增加相关。果胶分子由高甲酯化转变为低甲酯化后更有利于 PG 对果胶的水解,因此,普遍认为 PME 的功能是影响细胞壁多聚半乳糖醛酸的充分去酯化,为 PG 的作用准备底物,对果胶的降解起辅助作用。在猕猴桃果实生长期 PME 活性逐渐升高,在采后的硬果期活性也很高,但随着果实的软化,PME 活性反而下降很快,这似乎表明了 PME 与猕猴桃果实的软化没有直接关系,但 Redgwell 等发现在猕猴桃软化过程中细胞壁果胶物质的酯化度是逐渐降低的,由此认为 PME 在果胶物质降解方面的生理作用可能是使果胶分子由高酯化转变为低酯化后,更有利于 PG 对果胶的水解。

在一些果实中 PME 活性随着果实成熟而增加,如:樱桃成熟时果肉不断软化,PME 活性迅速上升;西洋梨‘Bartlett’和‘la France’PME 活性的快速升高与果肉的软化相一致,鸭梨和二十世纪梨中 PME 活性低,软化速度也较慢<sup>[32]</sup>;番茄成熟后期的红色果实中 PME 活性最高;桑果果肉硬度与 PME 和 PG 密切相关,PME 活性升高是其果胶降解及果实软化的主要原因之一<sup>[33]</sup>;将 PME 的反义基因转入植物后,植株的生长和发育没有明显的不同,只是 PEMEUI(番茄 PME 基因)mRNA 含量有所降低,果胶的分子量较对照高,果汁中糖醛酸含量较对照高出 30%~50%,甲基化程度增加了 25%~250%,这也从分子水平上证明了 PME 的作用<sup>[34]</sup>。

而在梨、柿、猕猴桃、鳄梨、芒果等果实成熟时,随着果肉软化 PME 活性不断降低。在许多情况下,PME 与果实软化之间无相关性。

一般情况下,果胶先经 PME 去酯化,然后 PG 将其水解,果实正常成熟软化,但如果 PME 活性高而

PG 活性低则导致高分子量、低甲氧基化果胶的形成,这种果胶和水结合形成不溶性果胶,产生絮败,絮败是 PME 和 PG 两种酶活性的不平衡引起的。柿低温下发生冷害后,PG 和 PME 活性不协调,常温后熟受抑制,果实不能正常软化<sup>[35]</sup>。

因此,PME 可能不是软化的关键酶,但对果实的软化起着重要的调节作用。

果实采收时硬度很高,果胶物质以难溶的共价结合态(主要为 SSP)为主,随着后熟降解为水溶性果胶(WSP)。果胶的降解与果实品质退化密切相关。果胶的降解会增加细胞壁交联网络的细孔大小,导致软化后期细胞壁膨胀,使底物更容易受到酶的作用。贮藏过程中硬度下降是由于不溶性原果胶降解成可溶性果胶酸和果胶的结果。

### 3.3 CO<sub>2</sub> 对果胶酶的影响机理

果蔬采后初期,由于原果胶物质和细胞壁紧密结合,并且其水分充足,细胞膨压比较高,因此果实组织比较坚硬,弹性较低,粘聚性较高。随着贮藏期的延长,原果胶在果胶酶的作用下水解成水溶性果胶后,在渗透压影响下溶入细胞液内,使果蔬变软而有弹性。最后,果胶在果胶酶的进一步作用下发生去甲酯化作用生成果胶酸,一方面果胶酸不会形成凝胶,另一方面随着水分的损失,细胞膨压下降,果实变成软溏状态,使得果实口感不佳而失去食用品质<sup>[36]</sup>。高 CO<sub>2</sub> 气调处理能抑制果胶物质代谢和果胶酶的活性。

**3.3.1 CO<sub>2</sub> 对细胞壁组分的影响** 在高湿度环境下,中胶层的降解和主生细胞壁的溶解是果蔬硬度下降的主要因素,而其它因素如细胞的结构和水分含量等几乎不受影响。在贮藏过程果实软化与果胶、纤维素和半纤维素含量的变化关系在苹果、杨桃、芒果等其它热带水果中已有广泛报道<sup>[37-39]</sup>。高 CO<sub>2</sub> 气调贮藏保持了果蔬较高的硬度,这与气调贮藏保持了较高的细胞壁多糖含量,特别是半纤维素含量相一致。

**3.3.2 气调冷藏对细胞降解酶活性的影响** 细胞壁结构和组分的变化源于水果产生的各种水解酶的共同作用的结果,比如多聚半乳糖醛酸酶(PG)、果胶酯酶(PE)、β-半乳糖苷酶(β-GAL)、果胶裂解酶(PL)和纤维素酶(Cx)<sup>[38-40]</sup>。其它类型的葡萄在成熟和衰老过程中细胞壁组成和降解酶活性的变化已有详细报道<sup>[41-42]</sup>。

组织的软化包括细胞壁的溶解和细胞各自的离散。果胶酯酶在果蔬组织软化的这两种模式中都起着至关重要的作用。一般认为 PE 的作用机理是由于 PG 降解脱甲基果胶的活性比降解甲基果胶的活性大,所以在成熟过程中果实细胞壁对 PG 作用的敏感度是由 PE 所决定的。PE 的生理意义可能在于为 PG 的作用提供底物,对果胶物质的降解起辅助作用。吴颖<sup>[43]</sup>已研究出在 60d 的贮藏过程中,葡萄浆果硬度的损失在不同贮藏条件下存在较大的差异,且与各自条件下的 PG 活性的增加相一致;与空气贮藏的葡萄相比较,高 O<sub>2</sub> 或高 O<sub>2</sub> 结合高 CO<sub>2</sub> 气调处

理的葡萄浆果的水溶性果胶含量增量较小,这与其较低的 PG 活性相一致。研究还表明,PG 的确可以引起细胞壁多聚糖酶的溶解和解聚,但仅 PG 则不足以引起番茄果实软化,可见 PG 不是唯一降解细胞壁而引起果实软化的酶类<sup>[44]</sup>。研究表明作为主要植物激素的乙烯能够诱导 PG 的 mRNA,刺激外切和内切 PG 的活性。植物组织中整个乙烯生成净反应可看作是  $ACC + O_2 \rightarrow C_2H_4 + CO_2 + HCN + 2H_2O$ , HCN 再被催化成对植物体不具毒性的  $\beta$ -cyanoalanine。ACC 氧化酶和 ACC 合成酶是植物乙烯生物合成过程中的关键性酶。上述反应表明了少许的氧气供应是乙烯前体 ACC 氧化所必需的。乙烯的增加是 ACC 氧化酶活力增加的结果,它可使 ACC 转化为乙烯。同时也是 ACC 增加的结果,当氧分压非常低时,厌氧诱导的 ACC 合成酶基因被活化,从而导致组织中 ACC 合成酶活性不断增加。厌氧胁迫会很快引起乙烯合成的增加,这种促进作用是可逆的。同时,高浓度  $CO_2$  也是乙烯合成的竞争性抑制剂。Gorny 等<sup>[45]</sup>也证实了高浓度  $CO_2$  对乙烯生物合成的抑制归因于高浓度  $CO_2$  对 ACC 合成酶在转录水平的抑制和减少了活性 ACC 氧化酶蛋白的含量。这表明高  $CO_2$  结合气调贮藏抑制果蔬中 PG 活性可能是通过控制乙烯产量来实现的。

#### 4 问题与展望

果实采收后失去了母体和土壤对其营养和水分的供应,但仍然是一个有机体,其生命代谢活动仍在有序进行。 $CO_2$  对果蔬采后呼吸作用、 $C_2H_4$  的释放及对果蔬成熟软化作用的研究一直没有太多的报道。果蔬采后  $CO_2$  对果胶酶的影响机理也缺乏研究。

果胶及果胶酶对果蔬的软化及贮藏性影响很大。但对于果胶酶的作用及软化机理仍有许多尚未搞清的地方。一般易软化的果蔬,其果胶酶活性高,贮藏性低;不易软化的果蔬,其果胶酶活性低,贮藏性高。因此,对易软化的果蔬,常由于采收早而达不到其成熟时的风味。对于高质量果蔬的开发,不仅需有很好的保藏技术,还需培育保质期长的品种,使其可充分成熟后再采收,这样就可保证果蔬有较好的风味。为达提高果蔬保藏性和风味的目的,必须进一步研究果蔬软化的机理。 $CO_2$  对果胶酶活性的抑制机理仍然未被完全了解。

各种酶活性变化及植物激素的作用在不同种类、不同品种果实中表现不同,不同果实贮藏要求的环境条件也不同。随着分子生物学和园艺产品采后生物技术的不断发展, $CO_2$  对果实软化衰老机理的研究也将取得更大的进步。

#### 参考文献

[1] 饶景萍,任小林.园艺产品贮藏学[M].陕西:陕西人民出版社,2003:45.  
 [2] 刘愚,焦新之.植物体内乙烯的生物学作用及其调节控制[J].植物生理学报,1978,4(2):203-220.  
 [3] 闫瑞香,王仁才.果实软化衰老的生理生化机制[J].湖南农业大学学报,2000,26(3):230-235.

[4] Brady C J. Fruit ripening [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mot Bio, 1987, 38: 155-178.  
 [5] Huber D J. The role of cell wall hydrolases in fruits of tening [J]. Horticult Rev, 1983, 5: 169-219.  
 [6] Lamport DTA. The primary cell wall; a new model. In: Yong RA, Rowell RM (eds), cellulose: structure, Modification and Hydrolysis [M]. New York: John Wiley & Sons, 1986: 77-90.  
 [7] Fry SC. The growing plant cell wall: chemical and metabolic analysis [M]. New York: John Wiley & Sons, 1988: 332-365.  
 [8] Jarvis MC, Hall MA, Threlfall D R, et al. The polysaccharide structure of potato cell walls: chemical fractionation [J]. Planta, 1981, 152: 93-100.  
 [9] Hegde S, Mauen WO. Changes in apparent molecular mass of pectin and hemicellulose extracts during peach softening [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1998, 123(3): 445-456.  
 [10] Scott RW. Colorimetric determination of hexuronic acids in plant materials [J]. Anal Chem, 1979, 51: 936-941.  
 [11] Blumen Krantz N, Asboe - Hansen G. New method for quantitative determination of uronic acids [J]. Anal Biochem, 1973, 54: 584-589.  
 [12] Ashraf M, Khan N. Studies on the pectinesterase activity and some chemical constituents of some Pakistan man govarieties during storage ripening [J]. J Agric Food Chem, 1981, 29: 526-528.  
 [13] Dawson DM, Melton LD, Watkins CB. Cell wall changes in nectarines. Solubilization and depolymerization of pectic and neutral polymers during ripening and in mealy fruit [J]. Plant Physiol, 1992, 100: 1203-1210.  
 [14] Haber DJ, O'Donoghue EM. Polyuronides in avocado and tomato fruits exhibit markedly different patterns of molecular weight down shifts during ripening [J]. Plant Physiol, 1993, 102: 473-480.  
 [15] Redgwell R J, MacRae E, Hallett, et al. In vivo and in vitro swelling of cell walls during fruit ripening [J]. Planta, 1997, 203: 162-173.  
 [15] 李雄彪. 植物细胞壁酶的分子结构与生理功能[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(4): 246-252.  
 [16] Pressey R. Exopolysaccharidase in tomato fruit [J]. Phytochemistry, 1987, 26(7): 1867-1870.  
 [17] Hobson G E. Polygalacturonase in normal and abnormal tomato fruit [J]. Biochemistry, 1964, 92: 324-332.  
 [18] 申曙光. 红富士苹果果实发育期间生理生化变化的研究[J]. 园艺学报, 1991, 18(1): 1-3.  
 [19] 卢春彬, 刘存德, 梁厚果. PG 在番茄成熟中的作用及二价金属离子与乙烯对 PG 活性的影响[J]. 植物学报, 1990, 32(5): 337-342.  
 [20] 陆春贵, 徐鹤林, 周立新. PG、ACC、乙烯对番茄果实成熟的影响[J]. 园艺学报, 1995, 22(1): 57-60.  
 [21] 王贵禧, 韩雅珊, 于梁. 猴桃软化过程中阶段专一酶活性变化的研究[J]. 植物学报, 1995, 37(3): 198-203.  
 [22] 林河通, 席馄芳, 陈绍军. 黄花梨果实采后软化生理基础[J]. 中国农业科学, 2003, 36(3): 349-352.  
 [23] 周培根, 罗祖友, 吴邦良. 桃成熟期间果实软化与果胶及

