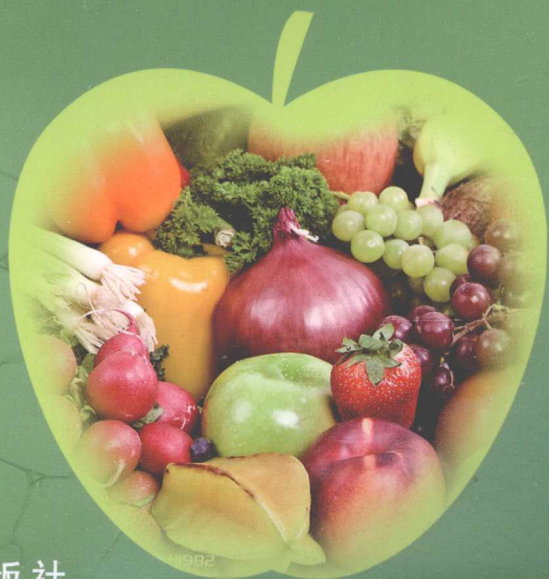




全国高等农林院校“十一五”规划教材

果蔬 采后生理与生物技术

罗云波 主编



 中国农业出版社

全国高等农林院校“十一五”规划教材

果蔬采后生理与生物技术

罗云波 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

果蔬采后生理与生物技术/罗云波主编. —北京: 中国农业出版社, 2010. 1

全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978-7-109-14271-8

I. 果… II. 罗… III. ①水果—植物生理学—高等学校—教材②蔬菜—植物生理学—高等学校—教材③水果—生物技术—高等学校—教材④蔬菜—生物技术—高等学校—教材 IV. S660.1 S630.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 227416 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 王芳芳

北京三木印刷有限公司印刷 新华书店北京发行所发行

2010 年 3 月第 1 版 2010 年 3 月北京第 1 次印刷

开本: 720mm×960mm 1/16 印张: 16.5

字数: 291 千字

定价: 28.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编 罗云波

副主编 毕 阳

编 者 (按姓氏笔画排序)

王 然 (青岛农业大学)

牛广财 (黑龙江八一农垦大学)

生吉萍 (中国农业大学)

毕 阳 (甘肃农业大学)

李 鲜 (浙江大学)

张秀玲 (东北农业大学)

罗云波 (中国农业大学)

郑永华 (南京农业大学)

秦 文 (四川农业大学)

唐晓珍 (山东农业大学)

魏宝东 (沈阳农业大学)

[前言]

我国是果蔬生产大国，水果和蔬菜的种类和产量均名列世界第一。但我国果蔬的采后保鲜和贮运技术还远不能满足产业发展的需要，产品质量不高，损失极为严重，已成为产业健康发展的瓶颈。为了降低损失、保持品质、提高果蔬产品的市场竞争力，除必须掌握果蔬采后的各项技术外，更应该熟悉、掌握果蔬成熟、衰老和腐烂发生的基础理论，以便更好地理解 and 运用采后各项技术，并发展这些技术，适应产业发展对专业知识的更高要求。《果蔬采后生理与生物技术》教材正是为了满足这一需求而组织编写的。

本教材是在认真借鉴国内外相关优秀教材、广泛收集相关领域研究成果、仔细总结编者多年来的教学经验和科研成果的基础上编写完成的。其以采后生理学中所涉及的果蔬成熟、衰老和病害为主线，力求从分子、生物化学、生理、细胞、组织、品质和病理角度揭示果蔬成熟、衰老和腐烂发生的机理。力求文字精练，内容博采众长，系统全面地反映采后生理与生物技术的基本理论和最新进展。本教材适合于高等院校的农产品加工与贮藏、食品科学与工程、园艺及其他相关专业的本科生使用，也可供从事果蔬保鲜、贮运工作的研究生、科研人员和工程技术人员参考。

本教材共分8章，主要内容包括果蔬组织结构及其在成熟衰老过程中的变化，成熟衰老过程中果蔬的品质变化，果蔬成熟衰老过程中的呼吸作用，乙烯及其他植物激素对成熟衰老的调控，采后水分蒸腾、生长与休眠，果蔬的采后胁迫，果蔬的采后病害，成熟衰老过程中的基因表达与调控。各章编写分工如下：绪论由罗云波编写，第一章由魏宝东编写，第二章由唐晓珍编写，第三章由张秀玲



和秦文编写，第四章由王然编写，第五章由牛广财编写，第六章由郑永华和李鲜编写，第七章由毕阳编写，第八章由罗云波和生吉萍编写。

在本教材的编写过程中，承蒙中国农业出版社的大力支持，以及甘肃农业大学王毅、葛永红和李永才老师的热情帮助，在此一并表示感谢！同时，也对本教材中引用的有关资料、文献的原作者表示衷心的感谢！

限于编者的水平，书中不妥之处在所难免，恳请广大读者提出宝贵意见和建议，以便进一步修订完善。

罗云波

2009年10月

[目 录]

前言

绪 论	1
一、果蔬采后生理与生物技术的概念和内容	1
二、果蔬采后生理与生物技术的发展情况	2
三、果蔬采后生理与生物技术课程的学习意义	7
第一章 果蔬组织结构及其在成熟衰老过程中的变化	9
第一节 果蔬的形态结构	9
一、果实类的形态结构	9
二、果实类的基本类型	11
三、地下根茎类的形态结构	14
四、叶菜类的形态结构	17
第二节 果蔬组织与细胞结构在成熟衰老过程中的变化	18
一、果蔬的表皮组织结构及其在成熟衰老过程中的变化	19
二、果蔬的细胞结构及其在成熟衰老过程中的变化	25
第二章 成熟衰老过程中果蔬的品质变化	35
第一节 色泽	36
一、叶绿素	36
二、类胡萝卜素	38
三、花青素	41
四、类黄酮	43
第二节 芳香物质	44
一、种类	45
二、果蔬香味形成的途径	46
三、香气在成熟衰老过程中的变化	48



第三节 味觉	49
一、酸味	49
二、甜味	53
三、苦味	56
四、辣味	58
五、涩味	58
第四节 质地	60
一、水分	60
二、淀粉	61
三、纤维素	66
四、果胶物质	66
第五节 营养物质	67
一、维生素	67
二、矿物质	69
三、含氮化合物	70
第三章 果蔬成熟衰老过程中的呼吸作用	74
第一节 呼吸的基本概念	75
一、有氧呼吸	75
二、无氧呼吸	75
三、有氧呼吸和无氧呼吸途径的比较	77
四、呼吸强度 (RI) 与呼吸商 (RQ)	77
五、呼吸温度系数与呼吸热	79
六、呼吸作用的生理意义	81
七、呼吸与耐藏性和抗病性的关系	82
第二节 呼吸的代谢途径	83
一、呼吸代谢的化学历程	83
二、呼吸过程的调控	93
第三节 果蔬采后的呼吸变化特点	95
一、果蔬呼吸的一般特点	95
二、果蔬生长和成熟期间的呼吸变化	96
三、呼吸漂移和呼吸高峰	97
四、跃变型和非跃变型果实乙烯的产生和对外源乙烯的反应	99
第四节 影响果蔬产品呼吸的因素	101



一、种类和品种	101
二、发育阶段与成熟度	101
三、温度	102
四、相对湿度	103
五、环境气体成分	105
六、机械伤	107
七、化学物质	108
第四章 乙烯及其他植物激素对成熟衰老的调控	110
第一节 乙烯的生物合成与信号转导途径	110
一、乙烯的发现和 研究历史	110
二、乙烯生物合成	112
三、乙烯受体与信号转导	114
第二节 乙烯对果蔬成熟衰老的生理作用及其调控	116
一、乙烯对果蔬成熟衰老的生理作用	116
二、影响乙烯生物合成的因素	120
三、乙烯作用抑制剂	122
四、环境中乙烯的脱除	124
第三节 其他激素对果蔬成熟衰老的影响	124
一、脱落酸	124
二、细胞分裂素	126
三、生长素	127
四、赤霉素	128
五、果蔬生长发育过程中各种激素的相互作用	128
第五章 采后水分蒸腾、生长与休眠	132
第一节 采后水分蒸腾	132
一、水分在果蔬体内的作用	132
二、水分蒸腾的途径	133
三、水分蒸腾对果蔬的影响	133
四、影响果蔬采后水分蒸腾的因素	135
第二节 采后生长	138
一、采后生长现象分类	138
二、引起采后生长的原因	139



三、采后生长的控制	139
第三节 休眠及其调控	141
一、休眠	141
二、休眠的时期及特点	141
三、休眠的机理	142
四、休眠的调控	145
第六章 果蔬的采后胁迫	149
第一节 温度胁迫	149
一、冷害	150
二、冻害	156
三、高温胁迫	158
第二节 气体胁迫	161
一、氧气胁迫	161
二、二氧化碳胁迫	165
三、二氧化硫胁迫	167
第三节 机械胁迫	168
一、机械胁迫形式	168
二、果蔬对机械胁迫的生理生化反应	169
第四节 化学胁迫	172
一、盐胁迫	172
二、离子胁迫	173
三、空气污染胁迫	173
四、农药	173
五、营养失调	175
第五节 辐照胁迫	175
一、可见光	175
二、紫外线辐射	177
三、电离辐射	177
第七章 果蔬的采后病害	180
第一节 采后病害的种类	181
一、真菌性病害	181
二、细菌性病害	183



第二节 采后病害的病程	184
一、侵入期	185
二、潜育期	189
三、发病期	190
第三节 病原物对寄主的破坏	190
一、胞外酶	191
二、毒素	193
三、病原物激素	194
第四节 感病后寄主的生理变化	195
一、呼吸作用	195
二、乙烯	196
三、次生代谢	197
第五节 寄主的防卫性反应	199
一、表皮和细胞壁的结构成分	199
二、预合成抗菌物质	201
三、植物保卫素	202
四、愈伤及形成寄主屏障	203
五、病程相关蛋白、保护功能蛋白和胞外酶抑制物质	204
六、活性氧	206
第六节 采后病害的一般性控制措施	207
一、控制潜伏侵染	207
二、控制采后侵染	208
第七节 采后病害的非杀菌剂控制措施	212
一、冷藏	212
二、气调贮藏	213
三、紫外线照射	214
四、热处理	215
五、生物防治	217
六、诱导抗性	219
七、一般性安全物质及天然化合物	220
八、生长调节剂	222
第八章 成熟衰老过程中的基因表达与调控	225
第一节 细胞壁代谢基因的表达与调控	225



一、多聚半乳糖醛酸酶基因	226
二、果胶甲酯酶基因	228
三、 β -半乳糖苷酶基因	229
四、纤维素酶基因	230
第二节 乙烯合成相关酶基因	231
一、ACC合酶基因	232
二、ACC氧化酶基因	234
三、ACC脱氨酶基因	235
四、ACC丙二酰转移酶基因	236
五、S-腺苷甲硫氨酸 (SAM) 水解酶基因	236
第三节 乙烯信号转导途径中的相关基因	237
一、乙烯受体蛋白基因	237
二、CTR1 基因	239
三、EIN2 基因及其编码蛋白的结构和功能研究	241
四、EIN3/EILs 与果实成熟衰老	242
五、乙烯反应元件及结合蛋白与乙烯信号转导的调控模式	243
第四节 植物脂氧合酶 (LOX) 基因的表达与调控	245
一、LOX 的生理功能与作用	245
二、LOX 基因家族	246
三、LOX 基因家族成员功能及其表达调控	248
第五节 色素合成相关基因	249

绪 论



教学目标

1. 掌握果蔬采后生理与生物技术的基本概念。
2. 了解果蔬采后生理与生物技术研究内容。
3. 认识生物技术应用于果蔬采后生理的必要性及其对果蔬采后生理学发展的推动作用。

主题词

果蔬采后生理 生物技术 基本概念 研究内容 应用现状 研究展望
学习意义

一、果蔬采后生理与生物技术的概念和内容

(一) 果蔬采后生理与生物技术的概念

果蔬采后生理与生物技术所研究的对象是果蔬采后生理问题，是采用生理学知识和生物技术手段来阐明果蔬采后贮藏、保鲜以及运销过程中的科学问题与应用技术。其中，果蔬采后生理学是研究果蔬采收之后生命活动规律、品质变化的科学。现代生物技术，是利用生物有机体（从微生物直至高等动物）或其组成部分（器官、组织、细胞等）发展新工艺或新产品的一种科学技术体系。它包括基因工程技术、细胞工程技术、发酵工程技术、蛋白质工程技术、酶工程技术等，已经应用在农业、生物、食品、医学、环境等各个领域，并引起了这些学科新的技术革命和发展。

生物技术逐渐渗透到各个学科之中，用现代生物技术知识可以解决传统的果蔬采后生理学所不能很好解决的科学问题。果蔬采后生物技术研究主要围绕两方面的内容：第一，利用分子生物学的方法揭示果蔬采后生理生化变化的分子机制，从分子水平阐明果蔬采后成熟衰老的根本原因，为利用分子生物学技术改造果蔬的采后贮藏加工性能提供理论依据；第二，利用分子生物学技术



来延缓果蔬采后的物质变化和衰老过程，改善果蔬的贮藏、加工性能，并能保持果蔬良好的品质。

(二) 果蔬采后生理与生物技术研究内容

本教材将对以下几部分内容进行介绍和探讨：①果蔬组织结构及其在成熟衰老过程中的变化；②成熟衰老过程中果蔬的品质变化，包括色泽、芳香物质、风味物质、质地和营养等；③果蔬成熟衰老过程中的呼吸作用，具体内容有呼吸的基本概念、呼吸的代谢途径、果蔬采后的呼吸变化特点、影响果蔬产品呼吸的因素；④乙烯及其他植物激素对成熟衰老的调控，包括乙烯的特性及其生理功能、乙烯的生物合成、乙烯的作用机理、影响乙烯生成和作用的因子、其他植物激素对成熟衰老的影响；⑤采后水分蒸腾、生长与休眠；⑥果蔬的采后胁迫，具体从温度胁迫、气体成分胁迫、化学药物胁迫、机械胁迫、辐照胁迫五方面做介绍；⑦果蔬的采后病害；⑧成熟衰老过程中的基因表达与调控；⑨影响果蔬成熟衰老的其他因素，主要从活性氧的代谢、钙对果蔬成熟衰老的调节作用、多胺在果蔬成熟衰老过程中的作用等方面介绍。

在现代生物技术的组成部分中，果蔬产品采后常用到的主要是基因工程技术和细胞工程技术，即对遗传物质和细胞等进行改造的生物技术，其中又以基因工程为主。基因工程的基本过程就是利用重组 DNA (recombinant DNA) 技术，在体外通过人工“剪切 (cutting)”和“拼接”等方法，对生物的基因进行改造和重新组合，然后导入受体细胞内进行无性繁殖，使重组基因在受体细胞内表达，产生出人类需要的基因产物。细胞工程与基因工程一样，也是当今生物技术的重要组成部分。它主要是采用类似工程的方法，运用精巧的细胞学技术，有计划地改造细胞的遗传结构，从而培育出人们所需要的植物新品种。细胞工程所涉及的面很广，主要包括细胞培养、细胞融合、细胞重组及遗传物质的转移四个方面。

二、果蔬采后生理与生物技术的发展情况

(一) 果蔬采后产业的发展现状

我国地域辽阔，资源丰富，是世界上许多果蔬的发源地之一。近 20 年来，我国的果蔬生产速度呈急剧递增的趋势，成为果蔬产品生产和销售大国，果蔬产品的栽培面积和产量均居世界第一。2008 年我国水果和蔬菜的总产量分别达到了 8 000 万 t 和 1.6 亿 t。虽然我国是世界果蔬生产第一大国，但不是采后处理强国。果蔬采后科学研究比较缓慢，采后技术相对落后，导致占总产量 20%~40% 的果蔬产品损失于采后环节，每年的经济损失高达 700 亿元，严重影响了我国果蔬产业的健康发展和果蔬产品的出口创汇。据有关部门保守估



计, 果蔬采后的腐烂损耗, 几乎可以满足我国 2 亿人口的基本营养需求。尽管我国的果蔬产品在国际市场上具有一定竞争优势, 但是却受到贮藏能力的制约。

由于果蔬采收后仍然是“活”的、有生命的有机体, 进行着旺盛的呼吸作用和蒸发等各种生理代谢活动, 分解消耗能量和养分, 并释放出呼吸热, 使果蔬变质、变味、干燥、腐败, 造成损耗。所以果蔬采后从预冷、冷藏、运输到进入消费市场应该是一个完整的冷链系统, 即果蔬采后从产地到消费者手中所经过的运输、贮藏、销售和消费等环节, 都是在适宜的低温体系下进行, 并且冷链的首端(冷藏运输)、中端(冷藏库)、末端(销售冷藏柜和家用冰箱)配套良好。发达国家在果蔬采后的整个贮运过程中, 已基本普及冷链。日本 90% 以上的水果都经过预冷处理。我国只有 10% 的果品能实现冷链运输, 水果贮藏能力为总产量的 20%, 且多为简易贮藏, 冷藏和气调贮藏只占总贮藏能力的 7%, 而发达国家接近为 100%。从具体品种上看, 发达国家苹果贮藏能力一般在总产量的 60% 以上, 贮藏方式以气调贮藏和恒温贮藏为主, 苹果采摘后到上市销售全程冷链控制, 而我国苹果贮藏能力仅为总产量的 20% 左右, 2007 年梨贮藏能力也只有 360 余万 t, 约占全国梨总产量的 28%。我国公路目前有保温车 3 万多辆, 而美国有 20 多万辆, 日本拥有 12 万辆。我国铁路方面只有 6 970 辆冷藏车, 不到总运行车量的 2%。果蔬商品化处理是果蔬采收后的再加工和再增值过程, 包括挑选、分级、清洗、打蜡、催熟、包装等环节, 可最大限度地保持其营养成分、新鲜程度, 并延缓其新陈代谢过程, 延长贮藏寿命, 实现优质优价, 获得最大的经济效益。欧洲各国果品采后商品化处理率达 90% 以上, 我国却不足 40%, 其中苹果商品化处理率不足 5%。

总之, 目前薄弱的采后技术体系成为我国果蔬产业可持续发展的限制因素, 其与果蔬产业快速发展之间的矛盾日显突出, 亟待解决。突破果蔬采后贮藏保鲜、商品化处理的相关难题已成为紧迫问题, 果蔬采后技术体系在我国还有很大的发展空间。

我国果蔬采后行业落后的主要原因是采后理论和方法研究的落后。目前我国采后贮藏保鲜的核心理论是建立在 20 世纪采后生理理论的基础上, 没有较明显的突破。因此加强果蔬产品贮藏保鲜的理论与方法研究, 是提升我国果蔬产业综合实力的重要基础。将现代高新技术, 特别是现代生物技术应用于果蔬采后生理学, 能够从根源上解决果蔬采后品质劣变和腐烂损耗等问题, 提高我国果蔬产品在国际市场上的竞争力。

(二) 果蔬采后产业在国民经济和社会发展中的地位

水果蔬菜生产是农业产业的重要组成部分, 已经成为农村经济主要支柱产



业之一，是农民脱贫致富和农村经济发展的重要动力，关系到农业经济发展、农村建设和农民增收等国家重大问题。目前我国果蔬生产由于采收不当、果蔬采后商品化处理技术落后、贮运条件不妥等原因，造成的腐烂损失达 20% 以上，减少了农民的收益，挫伤了其生产积极性。如果通过种植业来补偿这种损失，需要投入很大的人力、物力、财力和土地，但是采用适宜的贮藏方式再配以科学的手段可以避免或减少这一损失，这不仅能满足人们的消费需要，更能促进农民增收。所以，搞好果蔬采后商品化处理、贮藏保鲜，对于我国目前人口日益增长和耕地日益减少的今天，更具有特殊的意义。

果蔬既是人们日常膳食中不可缺少的组分，为人类健康提供丰富的营养物质，又是仅次于粮食的世界第二重要的农产品，同时也是食品工业重要的加工原料。果蔬贮藏保鲜业既是促进果蔬生产、搞好采后加工的桥梁，又是提高农民收入、促进果蔬出口贸易的重要措施，同时也是农业产业化的一项重要内容。靠常规农业技术措施提高农产品产值相当不易，但发展果蔬贮藏保鲜可以使工农业总产值成倍增长。果蔬产品采后是农业产业链中的重要环节，直接影响果蔬产品的商品质量和市场价值。搞好果蔬采后贮藏保鲜可以为我国出口创汇提供更好的产品，可见果蔬采后贮藏保鲜在国民经济中有重要的作用，具有很大的社会价值。

（三）果蔬采后生理与生物技术的发展过程

1934 年，Gane 首先发现果实和其他植物组织能产生少量的乙烯。1952 年，James 和 Martin 发明了气相色谱 (gas chromatography)，并检测出微量的乙烯，证明了乙烯的确是促进果实成熟衰老的一种植物激素。1964 年，Lieberman 等提出乙烯来源于蛋氨酸 (methionine, Met)，但并不清楚其反应的中间步骤。直到 1979 年，Adams 和 Yang 发现 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 是乙烯的直接前体，从而确定了乙烯生物合成的途径，成为乙烯研究的一个里程碑。

果实生长发育和成熟并非某种激素单一作用的结果，还受到其他激素的调节。1973 年，Coombe 提出跃变型果实有明显呼吸高峰，由乙烯调节成熟，非跃变型果实中很少生成乙烯，而由脱落酸 (ABA) 调节成熟进程。

果蔬采后生理是植物生理学的一个分支，人们逐渐认识到新鲜果蔬采收之后，仍然是有生命的活体，但是不再从土壤中吸取水分和养分，不再进行光合作用。后来明确果蔬采后的生命活动是一个以呼吸作用等基本代谢为基础，逐步成熟、衰老的生理生化过程。此后围绕如何最大限度地抑制采后果蔬的呼吸作用，展开了一系列的研究，如控制温度（机械冷藏）、控制气体成分（气调贮藏）等贮藏技术应运而生。



随着果蔬采后生理研究的深入发展,证明生物膜与植物衰老和抗逆性有密切关系,膜的选择透性一旦受到破坏就会引起一系列的生理生化变化,使代谢发生紊乱,最终导致采后果蔬丧失食用品质和营养价值。果蔬采后的腐烂最终是病原微生物侵染所致。近年来有关果蔬采后病理生理、病原和寄主的关系、病原酶或毒素、植保素等的研究,受到广泛的重视,进展很快。

自1989年以来,随着分子生物学的发展和应用,有关乙烯生物合成关键酶的生物化学和分子生物学研究取得了很大进展,利用转基因技术得到了多种乙烯生物合成受抑制的转基因植株,并在生产中得到了应用。

最早将反义RNA技术用于果实采后研究的是英国的Don Grierson研究小组,他们把PG酶反义基因的部分片段转入番茄,所得转基因果实的PG酶的生物活性都降低。1990年,英国诺丁汉大学的Hamilton等人,将ACC氧化酶的反义基因转入番茄中,使果实的转色程度降低,乙烯的生物合成减少,贮藏性能明显地提高。1991年,美国加州大学伯克利分校的Oeller等最早将ACC合酶的反义基因转入番茄,使果实乙烯生物合成的99.5%受到了抑制,叶绿素的降解延迟了10~20d,番茄红素的合成完全被抑制。在我国,中国科学院、北京大学、中国农业大学、山东农业大学等也进行了有关的研究。1995年,罗云波、生吉萍等人在国内首次培育出转反义ACS的转基因番茄果实。最近几年,研究人员大多数集中于利用生物技术的方法揭示果蔬采后生理生化变化的分子机制,从分子水平阐明果蔬采后成熟衰老的根本原因。

总之,果蔬采后生理学有了很大的发展,在果蔬成熟与衰老期间的呼吸代谢、物质与能量转化、冷害生理、生理病害、细胞与亚细胞结构、生物膜的变化等方面的研究都有很大进展,特别是乙烯的生物合成及其调控的研究,成为果蔬采后生理学的一个热点。

(四) 果蔬采后生理与生物技术的研究进展

随着果蔬采后生物技术研究的深入,采后生理研究已经从描述果蔬采后呼吸现象、乙烯生理效应发展到乙烯生物合成与信号转导、果实成熟的分子调控研究。研究层次由观察宏观现象发展到微观世界,如细胞、亚细胞甚至分子水平。贮藏技术由简易贮藏,发展到气调贮藏、冷藏技术以及生物保鲜技术。

激素是影响果蔬采后生理的重要因素,它直接调控果蔬采后的品质以及适应环境胁迫的能力,也是采后生理中研究最深入、进展最快的领域。自从20世纪80年代初阐明植物体中乙烯生物合成途径后,人们对激素特别是乙烯在果蔬采后贮藏保鲜过程中的功能与调控有了更深入的了解。随着人们将关注的重点转移到乙烯信号转导途径的研究上,人们加快了对乙烯采后生理作用机制的认识,也推进了其他激素如生长素、脱落酸等在果蔬采后生理中作用机制的