

XIANDAI GUOSHU CAIHOU SHENGLI

现代果蔬采后生理

潘永贵 谢江辉 编著



化学工业出版社

XIANDAI GUOSHU CAIHOU SHENGLI

现代果蔬采后生理

潘永贵 谢江辉 编著



化学工业出版社

· 北京 ·

本书是在广泛查阅国内外相关研究领域的最新文献和吸收国内外同行最新研究成果的基础上编著的，全书既介绍了果蔬采后的基本生理活动，又详细介绍了果蔬成熟衰老生理、采后生理失调及采后病理，对与果蔬采后生理相关的信号转导和与果蔬成熟衰老有关的生物技术以及激素生理都有较为深入的介绍。全书力求通俗易懂，深入浅出，适于相关专业院校研究生、科研同行和从事果蔬贮藏保鲜工作的工程技术人员参考。

图书在版编目 (CIP) 数据

现代果蔬采后生理/潘永贵，谢江辉编著．—北京：化学工业出版社，2009.4
ISBN 978-7-122-04677-2

I. 现… II. ①潘…②谢… III. ①水果-植物生理学②蔬菜-植物生理学 IV. S660.1 S630.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 010074 号

责任编辑：温建斌 孟 嘉
责任校对：郑 捷

文字编辑：周 侗
装帧设计：杨 北

出版发行：化学工业出版社（北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011）
印 装：北京云浩印刷有限责任公司

787mm×1092mm 1/16 印张 13 字数 339 千字 2009 年 4 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询：010-64518888（传真：010-64519686） 售后服务：010-64518899

网 址：<http://www.cip.com.cn>

凡购买本书，如有缺损质量问题，本社销售中心负责调换。

定 价：45.00 元

版权所有 违者必究

前 言

新鲜果蔬富含多种维生素、丰富的无机盐、膳食纤维以及其他许多有机成分，在膳食中具有重要位置，是人们日常生活中不可或缺的食品。与加工产品不同的是，新鲜果蔬采后虽然脱离了母体，但仍是活的、有生命的有机体，体内仍然在进行着一系列的生理代谢活动，导致果蔬组织体内营养物质的消耗，促进了果蔬的成熟衰老进程，加快了组织劣变；同时，新鲜水果和蔬菜含水量较高，极易遭受病原微生物的侵染，从而使得果蔬非常容易腐烂。因此，从采收到贮藏、运输以及到达消费者手中的整个流通过程中，如果处理不当，就会发生采后果蔬的大量损失。据报道，世界各地生产的水果和蔬菜一般至少有 30% 左右的损失。对于果蔬采后处理技术尚未普遍应用的我国，这种损失更大，浪费更加惊人。

对新鲜果蔬进行有效的贮藏保鲜，离不开对果蔬采后生理的深入掌握，这是果蔬贮运保鲜的关键。近几年，国内关于果蔬贮运保鲜的著作较多，但在这些著作中，果蔬采后生理部分介绍相对较少，且主要针对常见的果蔬采后生理活动，包括采后呼吸、乙烯生成、蒸腾和休眠等。自 20 世纪 90 年代张维一教授编著的《果蔬采后生理学》和刘道宏教授主编的《果蔬采后生理》后，鲜有系统介绍果蔬采后生理的专著。而近年来，果蔬采后生理研究手段和方法的迅速发展，生物技术和信号转导成为新的研究热点，新的研究成果不断涌现。为了适应当前科学技术快速发展的趋势，及时介绍果蔬采后生理研究的最新成果，以便从事果蔬采后生理学习和研究的相关人员及时了解国内外关于果蔬采后生理的最新发展趋势，掌握相关的研究方法，我们编著了本书。

其实，早在 2000 年，在原华南热带农业大学教务处的支持下，我们已经编写了一本《果蔬采后生理学》教材，多年来一直作为原华南热带农业大学的自编教材使用。本书正是在此基础上，进一步收集了最近几年国内外关于果蔬采后生理的研究成果，并对原编写体系进行了大幅度调整编著而成。全书在编著过程中，充分考虑到不同知识层次读者群，并充分借鉴了刘道宏和张维一老教授的编写体系，力求使全书通俗易懂，深入浅出。全书首先从与果蔬采后生理有关的基础——细胞讲起，然后将传统的果蔬采后基本生理活动（呼吸、蒸腾、休眠等）单独列为一章，并专门设置了“果蔬采后激素生理”一章，既详细介绍了与果蔬采后生理密切相关的激素——乙烯，又针对性地介绍了脱落酸、多胺、水杨酸和茉莉酸等；接着对果蔬成熟衰老生理、果蔬采后品质变化、果蔬采后生理失调进行介绍；随后对果蔬采后病理分别按生理性病害和侵染性病害进行了介绍；最后两章则是介绍了近年来果蔬采后生理一些新的研究热点和成果，重点介绍了与果蔬采后生理相关的信号转导，包括乙烯的信号转导和防御反应中的信号转导，并介绍了与果蔬成熟衰老有关的生物技术。

本书在编写以及出版过程中得到了中国热带农业科学院南亚热带作物研究所和海南大学食品学院的大力支持，在此致以诚挚的谢意。另本书部分插图引自国内外有关书籍和网络，在此谨向这些作者表示谢意。

虽然编者力求该书能够尽可能反映国内外的研究成果，并力求使全书通俗易懂，深入浅出，但由于编者水平有限，不当之处恳请同行及读者批评指正，不胜感激。

编 者
2009 年 1 月

目 录

绪论	1	参考文献	49
一、果蔬及其特点	1	第三章 果蔬采后激素生理	50
二、果蔬的分类	1	第一节 乙烯	50
三、果蔬贮藏保鲜的意义	3	一、乙烯的生物合成途径	50
四、果蔬采后生理是进行果蔬贮运保鲜的基础	4	二、乙烯生物合成的调节	52
第一章 果蔬的组织结构和功能	5	三、乙烯的生理作用	58
第一节 细胞的化学组成及其结构和功能	5	四、乙烯的作用机制	61
一、细胞的化学组成	5	五、控制乙烯在果蔬贮藏中的应用	62
二、细胞的基本结构和功能	6	第二节 脱落酸	64
第二节 果蔬的解剖结构和功能	14	一、ABA 的生物合成途径	64
一、表皮组织	14	二、ABA 对采后果实的生理影响	64
二、内部组织	17	三、ABA 与采后果实的抗逆性	66
第三节 果蔬的物理特性	19	四、ABA 与果蔬成熟衰老的关系	66
一、相对密度	19	第三节 多胺	66
二、果实和蔬菜的比热容	20	一、多胺的生物合成及其代谢	66
参考文献	20	二、多胺对采后果蔬的生理作用	67
第二章 果蔬采后的基本生理活动	21	三、多胺的作用机制	69
第一节 果蔬成熟期间的呼吸作用	21	四、多胺的应用	70
一、呼吸作用概述	21	第四节 水杨酸与茉莉酸	71
二、呼吸代谢途径	22	一、水杨酸	71
三、呼吸作用指标	25	二、茉莉酸类	74
四、果蔬的呼吸类型	27	第五节 植物生长抑制物质	77
五、呼吸与果蔬贮藏的关系	32	一、青鲜素	77
六、影响呼吸作用的因素	34	二、B9	78
第二节 蒸腾生理	38	参考文献	78
一、蒸腾失水对果蔬产品的影响	39	第四章 果蔬成熟衰老生理	81
二、影响蒸腾的因素	40	第一节 成熟与衰老的概念	81
三、防止果蔬采后蒸腾作用的措施	43	一、成熟与衰老的几个概念	81
第三节 结露生理	43	二、果实成熟的特征	81
一、结露出现的原因	44	第二节 果实成熟衰老过程中的生理生化变化	82
二、结露对果蔬的影响	44	一、果蔬成熟衰老过程中细胞的变化	82
三、预防结露的措施	44	二、果蔬成熟衰老过程中的生理变化	83
第四节 休眠生理	45	三、果蔬成熟衰老过程中的生化变化	85
一、休眠的定义和类型	45	第三节 果蔬成熟衰老的化学调控	86
二、休眠的生理生化变化	45	一、钙作用	86
三、休眠和发芽的生化机制	46	二、植物激素的调控作用	87
四、影响休眠的因素	46	第四节 果蔬成熟衰老机理	90
五、休眠的调控	47	一、组织抗性假说	90
第五节 果蔬采收后的生长表现	48	二、大量有效酶假说	90

三、活性氧与衰老	91	第四节 其他生理病害	141
第五节 环境条件对果蔬成熟衰老的 影响	94	一、营养供给失调	141
一、温度	94	二、逆境气体伤害	142
二、气体成分	94	三、高温障碍	143
三、湿度	95	参考文献	144
参考文献	95	第七章 果蔬采后病理	146
第五章 果蔬采后品质变化	97	第一节 果蔬采后的主要寄生病害	146
第一节 果蔬色泽及其变化	97	一、真菌病害	146
一、果蔬色素构成	97	二、细菌病害	150
二、果蔬成熟衰老中的色泽变化	101	第二节 寄主的病害生理	150
第二节 果蔬芳香物质及其变化	103	一、呼吸作用的变化	150
一、果蔬中的芳香成分	104	二、乙烯生物合成的变化	151
二、果蔬中芳香物质的合成	104	三、次生代谢酶系及其产物的变化	152
三、成熟度与果蔬芳香成分的关系	109	第三节 病原菌与寄主的相互作用	152
第三节 果蔬的味及其变化	109	一、病害对寄主的致病途径	152
一、果蔬的味	110	二、寄主抵御病原菌侵染途径	153
二、果蔬的味在成熟衰老中的变化	111	第四节 果蔬采后病害侵染	156
第四节 果蔬形态结构的变化	112	一、侵染途径	156
一、果蔬形态的变化	112	二、病害传播途径	157
二、果蔬组织结构的变化	113	三、侵染的过程	158
第五节 果蔬质地的变化	114	四、潜伏侵染	158
一、采后果蔬软化生理	114	第五节 影响病菌发病的因素	160
二、采后果蔬硬化生理	117	一、环境因素	160
第六节 果蔬的营养品质及其变化	117	二、寄主自身因素	162
一、淀粉	117	第六节 果蔬侵染性病害的控制	162
二、含氮物质	118	一、采前侵染控制	162
三、脂类物质	118	二、采收时侵染控制	163
四、维生素	118	三、采收后侵染控制	163
五、矿物质（灰分）	118	参考文献	169
参考文献	119	第八章 果蔬采后生理相关的信号 转导	172
第六章 果蔬采后生理失调	121	第一节 信号转导基础知识	172
第一节 果蔬贮藏期间的冷害	121	一、信号分子与细胞表面受体的结合	172
一、果蔬的冷害症状及其影响因素	121	二、跨膜信号转换	173
二、冷害过程中的生理生化变化	123	三、细胞内信号转导形成网络	173
三、冷害发生的机理	126	第二节 乙烯信号转导途径	175
四、降低果蔬冷害的途径	128	一、乙烯信号转导途径组成元件	175
第二节 果蔬的冻害	132	二、乙烯信号转导途径的模式	177
一、果蔬的冻害症状及其对冻害的 敏感性	132	三、果实中乙烯信号转导途径的 研究实例	178
二、冻害机理	134	第三节 防御反应中的信号转导途径	179
第三节 果蔬褐变	135	一、伤害信号分子及其转导途径	180
一、酶促褐变	135	二、病原菌诱导的信号转导	182
二、乙醛毒害假说	140	三、水杨酸和茉莉酸在植物抗性反应 中的关系	185
三、抗坏血酸保护假说	141	参考文献	186
四、花色素苷对褐变的影响	141		

第九章 现代生物技术与果蔬采后	
生理	189
第一节 生物技术的基本知识	189
一、生物技术的基本概念	189
二、采后果蔬生物技术	189
第二节 基因工程与果蔬成熟衰老	193
一、与果蔬成熟衰老有关酶的基因	193
二、基因工程在调控果蔬成熟衰老中的运用	199
参考文献	200

绪 论

一、果蔬及其特点

果蔬是人们日常生活中不可缺少的食物之一。大部分新鲜蔬菜、水果虽然糖类含量不高，蛋白质含量也很少，脂肪更低，但它们富含多种维生素、丰富的无机盐及膳食纤维，不仅能够提供营养，还可以增进食欲，帮助消化。所以果蔬是仅次于粮食的第二重要农产品。同时果蔬具有非常重要的经济价值，它不仅可以鲜销，而且还是食品工业的主要加工原料，从而进一步提高了果蔬的附加值。

但是，与工业品不同的是，果蔬产品具有独特的特点。首先，果蔬产品种类多样，而且即使是同一种类，也还有许多品种。如荔枝有 200 多个品种，其中主要栽培品种就有 50 多个。因为果蔬产品的种类和品种不同，其采后处理方式也不尽相同。其次，果蔬产品具有不均一性。果蔬收获后的品质、大小和形状各自不同，很难像工业制品那样完全使其规格化，要获得好的价格，必须经过商品化处理。此外，新鲜的果蔬产品鲜嫩易腐，而且果蔬产品采收后仍具有生命，可不断地进行新陈代谢，消耗养分和水分，使产品鲜度和品质下降。另外因产品水分与糖分的含量较高，易遭受微生物和害虫的侵染，在长途运输和贮藏过程中极易腐烂变质，失去商品价值。最后，在用途上，果蔬产品具有两面性，果蔬采收后，有些作为新鲜产品直接进入流通，而有些则以加工品的形式进入流通，两者的生产要求和采后处理是不同的。

从果蔬的生产来看，其具有明显的季节性和区域性特点。果蔬产品的生产与收获明显受季节的制约。水果比蔬菜受的影响更大，导致旺季上市数量大，供大于求，淡季品种单一，上市数量少，供不应求，周年价格波动较大。对蔬菜、葡萄、草莓等，若采用适宜的栽培技术，可提早或延迟其收获期，即“反季节生产”，其销售价格往往比正常收获季节高得多。同时，水果和蔬菜的生产受生态环境影响极大，不同地区适宜生长的果蔬品种不同。优质产品都有其适宜的产区，如新疆吐鲁番的葡萄和哈密瓜、广东的荔枝、河北的鸭梨、燕山的板栗等。同一种水果、蔬菜在不同地区生产，其生产时期、收获时期、收获量、品质以及生产价格往往也不同。

二、果蔬的分类

果蔬种类繁多，因此，不可能对每一种果蔬的生理活动、贮藏保鲜技术都有深入的研究和掌握。但是，可以对果蔬进行分类，而每一类则在性质、生理方面有共同的特点或有较大的相似性，这样对于果蔬贮运者是非常重要的。

（一）植物学上的分类

在植物学上，果实分为真果和假果。真果是由子房发育而成的果实，如葡萄、桃、枣、甜橙、荔枝、阿月浑子等。真果结构比较简单，外层为果皮，内含种子。果皮由子房壁发育而成，可以分为外果皮、中果皮和内果皮三层。外果皮上常有气孔、角质、蜡被、表皮毛等。中果皮在结构上变化很大，有时由许多富有营养的薄壁细胞组成，成为果实中肉质可食部分，如桃、杏、李等；有时在薄壁组织中还含有厚壁组织；而像荔枝、花生、蚕豆等果实成熟时，中果皮常变干收缩，成为膜质或革质，或为疏松纤维状，纤维束多分布于中果皮。内果皮变化也很大，有时内果皮里生出很多大而多汁的汁囊，如柑橘、柚子等；有的具有坚

硬的石细胞，如桃、李、椰子等；有的在果实成熟时细胞分离成浆状，如葡萄。

除由子房发育而成的果实以外，还有由花的其他部分，如花萼、花托、花序轴等参与的果实形成，这样的果实叫做假果，如苹果、梨，其食用部位主要是由托杯发育而成的，所占比例很小。但中、外、内三层果皮仍能区分。

（二）园艺学上的分类

对于果蔬采后生理和贮运保鲜研究而言，园艺学上的分类更有意义。

1. 果品类

（1）仁果类 由花托和子房愈合在一起而形成的假果，花托肉质化，成为主要食用部分；子房形成果心，位于果实中央，果心内有数粒小种子。如苹果、梨、木瓜、山楂等。

（2）核果类 果实为被子房发育而来的真果，有明显的外、中、内三层果皮。外果皮薄；中果皮肉质，为主要食用部分；内果皮木质化，在果实中央形成一坚硬的核。如桃、李、梅、樱桃等，这类果实一般不耐贮运。

（3）浆果类 外果皮呈膜质，中、内果皮均肉质化，充满汁液，内含一粒或多粒种子，不耐贮运。如葡萄、猕猴桃。

（4）柑橘类 果实由子房发育而成。外果皮革质，含许多油胞，内含芳香油；中果皮疏松，呈白色海绵状；内果皮薄，囊瓣状，内含汁泡和种子，汁泡是果实的主要食用部分。这类果树都为芸香科植物，供应期长，多耐贮运。如柑、橘、橙、柚、柠檬等。

（5）坚果类 果实具坚硬的外壳，又称干果。食用部分多为种子，含水量少，含丰富的脂肪、淀粉和蛋白质，耐贮运。如核桃、板栗、银杏、香榧等。

（6）复果类 由几朵花或许多花聚合发育形成的果实，故又称为聚花果。如菠萝、菠萝蜜、无花果、桑葚、草莓等。

2. 蔬菜类

同水果不同，蔬菜可供食用的部位包括根、茎、叶、花、果实等，因此，蔬菜根据其食用部位不同，可以分为以下 6 类。

（1）根菜类 以肥大的根部为产品，可分为直根类和块根类两类。直根类以由种子发生的肥大主根为产品，如萝卜、胡萝卜、大头菜等；块根类以肥大的侧根或由营养芽发生的根为产品，如甘薯、豆薯。根菜类蔬菜含有丰富的糖分和干物质，质地较紧密，因此，在蔬菜中相对耐贮运。

（2）茎菜类 茎菜类蔬菜可分为地下茎类和地上茎类两大类。地下茎类又可分为 3 类：以肥大的块茎为产品的块茎类，如马铃薯、菊芋；以肥大的根状茎为产品的根状茎类，如姜、藕；以球茎为产品的球茎类，如慈姑、芋、荸荠等。地上茎类包含嫩茎类和肉质茎类两类，前者以萌发的嫩芽为产品，如石刁柏、竹笋、香椿、黄瓜等；后者以肥大的地上茎为产品，如榨菜、球茎甘蓝等。茎菜类蔬菜属于贮藏器官，尤其是地下茎类蔬菜，有的外皮还会木栓化，并且许多具有休眠特性，因此，在蔬菜中最耐贮藏。

（3）叶菜类 叶菜类是指以叶片及叶柄为产品的蔬菜，可分为以下 4 类：普通叶菜类，如小白菜、叶用芥菜、菠菜、芹菜、茼蒿等；结球叶菜类，如大白菜、结球甘蓝、结球莴苣、包心芥菜等；叶有香辛味的香辛叶菜类，如葱、韭菜、芫荽、茴香等；在形态学上是由叶鞘基部膨大而成的鳞茎类，如洋葱、大蒜、百合等。叶子属于同化器官，代谢活动非常旺盛，而且具有很多气孔，从而容易失水萎蔫、黄化、变质等；并且叶子组织往往比较柔嫩，很容易受到机械损伤。因此，叶菜类蔬菜是最不耐贮藏的。但结球叶菜类由于其叶子已经变态为贮藏器官，所以在叶菜类蔬菜中相对耐贮藏。

（4）花菜类 花菜类蔬菜是以花器或肥嫩的花枝为产品的蔬菜，如花椰菜、金针菜、朝

鲜蓊等。花部属于繁殖器官，其新陈代谢较为旺盛，并且伴随着成熟会产生乙烯，所以较难贮藏。

(5) 果菜类 果菜类蔬菜是指以果实及种子为产品的蔬菜。包括瓠果类（瓜类），如南瓜、瓠瓜、丝瓜、苦瓜等；茄果类，如番茄、茄子、辣椒等；荚果类（豆类），如菜豆、豇豆、刀豆、毛豆、豌豆、蚕豆等；杂果类，如甜玉米、菱角等。果菜类原产于热带、亚热带等较温暖的地区，性喜温暖，极不耐寒，所以在贮运中容易发生冷冻害。

(6) 食用菌类 食用菌通称蘑菇，属于真菌门担子菌纲。常见的食用菌有蘑菇、平菇、草菇和香菇 4 类。食用菌采收后仍在较快地进行着呼吸和蒸腾作用，而且由于断绝了来自培养料的养分与水分供应，所以采后很容易出现表面褐变、菇柄伸长、菌盖开伞、软化、腐败等现象，使食用菌的鲜度急剧下降，以至失去食用价值和商品价值，常温下一般只能贮存 1~2d。食用菌种类和品种不同，耐贮性也不同。一般来说纤维化的，类似蔬菜根和块茎类的食用菌类耐贮藏性好，如茯苓可以形成菌核，灵芝木质化，马勃等耐贮性和抗病性好；蘑菇、香菇、金针菇等呼吸强度较弱，较耐贮运；银耳、木耳、竹荪等耐贮性一般；而草菇、平菇、凤尾菇呼吸强度大，耐贮性较差，贮藏期较短。

三、果蔬贮藏保鲜的意义

1. 果蔬合理贮运，是减少果蔬采后损失，实现“丰产丰收”的关键

我国在 1993 年和 1997 年已经相继成为世界水果和蔬菜的第一生产大国。据国家统计局统计，2004 年我国蔬菜和水果的总产量分别为 5.49 亿吨和 1.52 亿吨。然而与此形成鲜明对比的是，果蔬种植者的收入并没有和产量的激增成比例地增加，其原因是果蔬产量增加后，因保鲜及加工技术落后，水果收获期集中，出现卖果难，售价低，腐烂严重，果农经济损失惨重的现象。据 FAO 统计数据显示，世界上发达国家由于果蔬采后保鲜技术比较完善，其产品损失率仅为 5%，而发展中国家为 20%~30%，我国果蔬采后平均总损失达 35%，这个数字是十分惊人的。

造成这么大的损失，除了果蔬自身的特点外，主要原因首先在于我国的水果和蔬菜贮藏运输设备的缺乏，而且没有实现冷链流通。虽然从 20 世纪 80 年代开始，我国贮运设备已经有所改善，目前全国已有各种类型的冷库 3 万多座，总容量近 600 万吨，气调库 200 万吨，但许多贮藏设施利用率不高。尽管水果和蔬菜的库容量在增加，但还远远不能满足要求。大部分产品采后不得不立即销售，水果的贮藏量只有总产量的 10%~15%。目前，我国大部分水果和蔬菜仍使用无冷源车运输，只有 10% 的水果和蔬菜用机保车和冰保车运输。其次，我国水果和蔬菜采后商品化处理的量还很少。大部分农产品以原始状态上市，不分等级，没有包装。因此，果蔬产品采后价格上不去。另外，我国从“六五”开始，对部分水果、蔬菜的采后生理、贮藏技术、运输条件、产品标准进行了研究，在果蔬贮藏、保鲜技术的研究与应用上已取得一定进展，但是有些研究成果没有得到很好的应用和推广，还没有在国民经济的发展中起到应有的作用。因此，归根到底，果蔬采后合理贮运，才是减少果蔬采后损失，真正使农民实现“丰产丰收”的关键。

2. 果蔬合理贮运，是实现果蔬周年供应，打破区域限制的途径

如上所述，果蔬生产具有明显的季节性和区域性的特点。而通过果蔬贮运，可将旺季、丰年的盈余产品贮藏保鲜，以补充淡季、歉年的盈亏；将产区生产的果蔬运往消费集中的城镇，以调节市场余缺，活跃城乡经济，既满足了消费者对果蔬消费的需求，又增加了种植者的收入。如一般的葡萄品种，8~9 月份的产地价只有 1.5 元/kg 左右，经保鲜处理到元旦前就升到 6 元/kg 左右；收获季节的蒜薹 1 元/kg，保鲜到冬季价格在 5~10 元/kg。

3. 果蔬合理贮运，是跟国外竞争，适应市场国际化的需要

虽然我国果蔬产量已居世界第一，但果蔬中仅有 5% 能参与国际竞争，特别是果蔬采后贮藏、保鲜、深加工等方面的技术差距更大，成为制约我国果蔬产业快速发展的瓶颈。如海南盛产香蕉，然而 2001 年上半年，一家美国公司从菲律宾等地收购高品质的香蕉，然后运至中国销售，导致海南当年香蕉价格直线下跌。从目前来看，我国果蔬之所以国际竞争力弱，价格太低，主要原因其一是果蔬采后保鲜和商品化处理技术重视和投入不足，目前，美国、加拿大、新西兰、泰国、马来西亚等国家，为了适应市场需要，保证水果新鲜上市，特别重视保鲜和包装，已能做到从采摘、保鲜处理、包装、装柜、运输一条龙，直至进口上市销售，前后时间不超过 30d；其二，国内对国际市场研究不足，信息跟不上。

四、果蔬采后生理是进行果蔬贮运保鲜的基础

果蔬采摘后在贮藏、运输、销售期间仍然是有生命活动的有机体，同采前一样仍然进行着新陈代谢活动。果蔬细胞中的生理生化变化，在很大程度上是这些有机体生育期间代谢过程的继续。采后的果蔬不再从土壤中吸取水分和养分，基本上不再进行光合作用，采后的生命活动是以呼吸作用为主导的新陈代谢过程，表现为果蔬成熟衰老的生理生化变化特征，而引起质量和数量上的变化。而采后的这种种变化，一般都不符合人们的要求，需要采取有效措施进行控制和调节。果蔬采后在贮运、营销期间易发生腐烂变质和失重、萎蔫等现象，其原因概括有 3 个方面：一是环境因素如温度、湿度、气体、光线等引起果蔬组织的生理失调和衰老；二是病原微生物的侵染危害；三是机械损伤和病虫伤害引起的病菌侵染。从生理角度研究腐烂变质的原因，采取措施延缓衰老、增强果蔬自身的抗病免疫力，减少腐烂变质损失，对于果蔬贮运、营销具有重要经济意义。

新鲜果蔬作为食品 and 商品，消费者和客户最关注的是其营养价值、食用品质和商品质量。最大限度地保持果蔬收获时具有的品质和质量，是保鲜的目的所在。但是，果蔬在贮运、营销过程中，由于环境和果蔬自身生理等因素发生变化，其外观、色泽、风味、质地、气味以及营养成分都不可避免地要发生变化，同时重量逐渐下降。为了达到延缓这种变化的目的，采用适当保鲜技术和先进保鲜手段的重要性就更加显现。而果蔬采后商品化处理及贮藏保鲜的各项技术措施，都是建立在果蔬采后生理的基础之上。保鲜的目的就是为了维持这种正常的生理活动，而又最大限度地减缓这种成熟衰老进程的过程。对果蔬采后生理进行了解是进行果蔬贮运的基础。

此外，对于果蔬采后生理的理解也是开发新品种的需要。例如，正是随着对乙烯生物合成途径的深入了解，才为采用基因手段控制果蔬采后乙烯生成，延缓果蔬成熟衰老提供了新的途径。

第一章 果蔬的组织结构和功能

第一节 细胞的化学组成及其结构和功能

一切有机体都由细胞构成，细胞是构成有机体的基本单位；细胞具有独立的、有序的自控代谢体系，是代谢与功能的基本单位；细胞具有遗传的全能性，还是遗传的基本单位；细胞也是有机体生长发育的基础。因此，没有细胞就没有生命。不同的植物细胞，其形状、组成、功能以及采后的变化是不一样的。和动物细胞不同，植物细胞最外层是细胞壁，紧贴细胞壁的为质膜（plasma membrane），通过质膜将细胞内外分开；质膜内部包被着细胞质。能量转换、物质合成和代谢等反应都是在细胞质中完成的。细胞质中存在着许多亚细胞结构——细胞器，从而将细胞内部分隔成许多独立的空间，可以同时执行不同的功能。果蔬组织采收后所发生的一系列变化，都是这些亚细胞结构综合反应的结果。因此，对于细胞结构、功能和组成的了解是更深入理解果蔬产品采后变化机理的基础。

一、细胞的化学组成

（一）无机物

在细胞所含的无机物质中，按质量来说，水的含量最多，占 65%~95%，因此水是细胞的重要成分之一。一般在发育旺盛的幼小细胞中含水量较大，在生命活动不活跃的细胞组织中含水量较小，休眠的种子和孢子中含水量可能低于 10%。水在细胞内有两种形态——自由态（即游离态）和束缚态（即结合态）。自由水是溶液中能参与物质代谢过程的有效成分，其含量直接影响组织细胞中的各种生理生化过程；束缚态水分是依靠氢键与蛋白质结合的水分，约占全部水分的 4.5%。这两种水分与细胞内其他组分一起构成了原生质的胶体状态。

除水之外，原生质中还有溶于水中的气体（如 CO_2 、 O_2 等）、无机盐和许多呈离子状态的元素。无机盐在细胞中含量相对较少，约占细胞干重的 2%~5%，但却是生命所必需的。许多无机盐在细胞中以游离和离子状态存在，其主要作用包括：维持渗透压，溶解的各种无机盐的总浓度能调节水分进入或移出细胞，对维持细胞的渗透压平衡起主要作用；维持酸碱平衡；特异作用。不同的无机盐离子在细胞中各有其特殊的功能。如钙离子在维持细胞结构的完整性方面起重要作用；镁离子和锰离子在许多由酶所控制的反应中作为辅助因子（co-factor）或激活剂（activator），其中镁还存在于植物细胞的叶绿素内，与蛋白质复合在一起；铁是过氧化物酶（peroxidase）、过氧化氢酶（catalase）和细胞色素 c 的主要成分；钼是酪氨酸和细胞色素氧化酶的组分之一，锌则出现在碳酸酐酶（carbonic anhydrase）、乳酸脱氢酶（lactic dehydrogenase）和谷氨酸脱氢酶中。

（二）有机物

1. 蛋白质

蛋白质（protein）在细胞中的含量仅次于水分，是构成细胞的一大类极其重要的高分子有机化合物，其在细胞中的含量在 10%~20%之间，是决定细胞结构和功能的主要成分。细胞之所以是有生命的物质，主要是由于蛋白质的关系。

蛋白质一般与其他非蛋白质基团（辅基）结合在一起，形成结合蛋白（conjugated protein），组成细胞的结构的基础。最普遍的结合蛋白如核蛋白（nucleoprotein），为核酸和蛋白质相结合；脂蛋白（lipoprotein），为脂类和蛋白质相结合；糖蛋白（glycoprotein），为糖类和蛋白质相结合。

蛋白质不仅是原生质的结构物质，而且还以酶等形式起重要作用。酶是细胞内生化反应的催化剂。据估计，一个细胞内约有 3000 种酶存在，合理地分布在细胞的特定部位，从而使各种生化反应能在细胞内有条不紊地进行。原生质的不同部位或结构的特定功能就和所含的特定酶类有关。例如，大量与呼吸作用有关的酶就存在于线粒体内。有些酶除含有蛋白质外，还结合有非蛋白质组分，并且二者必须同时存在，酶才能显示出活性，这类酶的非蛋白组分种类很多，如维生素、核苷酸或某些金属等。

2. 核酸

核酸（nucleic acid）是由核苷酸为单体组成的生物大分子，是重要的遗传物质，担负着贮存、复制遗传信息的功能，并且还与蛋白质合成密切联系，使遗传信息表达出来。核酸一般与蛋白质结合形成核蛋白。核酸包括核糖核酸（RNA）和脱氧核糖核酸（DNA）两大类。脱氧核糖核酸主要存在于细胞核内，是构成染色体的遗传物质，除此以外，在线粒体和叶绿体中也有少量存在；核糖核酸则主要存在于细胞质中，与信息的表达有关。

3. 脂类

脂类（lipid）也是细胞的重要组成成分。细胞中的脂类包括甘油三酯和类脂两大类。甘油三酯是细胞中的贮藏物质，而参与细胞组织和许多生理作用的脂类主要是类脂，主要包括磷脂、糖脂和胆固醇。三大类类脂是生物膜的主要组成成分，构成疏水性的“屏障”，分隔细胞水溶性成分和细胞器，维持细胞的正常结构与功能。

4. 糖类

糖类（sugar）是光合作用的同化产物，植物细胞中含有很多糖类，包括单糖、双糖和多糖。单糖是不能用水解的方法再降解成更小的糖单位的糖类。细胞内最重要的单糖是五碳糖和六碳糖，前者如核糖和脱氧核糖，是核酸的组成成分之一；后者如葡萄糖，是细胞内能量的主要来源。双糖是由两个单糖分子脱去一分子水聚合而成的。植物细胞中最重要的双糖是蔗糖和麦芽糖。多糖是由多个单糖分子脱去相应数目的水分子聚合而成的高分子糖类化合物。植物细胞内最重要的多糖有纤维素、半纤维素、淀粉、果胶物质、几丁质等。纤维素、半纤维素、果胶是构成细胞壁最重要的骨架物质，而淀粉是贮藏的营养物质。

在构成细胞的主要成分中，除水外，其余四大类有机化合物都是蕴藏着各种生物信息的大分子，通过自身单体数量的增减、性质的更换和序列的重排以及空间构性的变化等，巧妙组装，构成了细胞的生命状态。

另外，细胞内除了上述物质外，还含有一些含量极微，但生理作用颇大的有机物质，它们同样是细胞，甚至整个植物体正常生活必不可少的，这类物质总称为生理活性物质，如维生素、激素、抗生素等。

二、细胞的基本结构和功能

植物细胞虽然大小不一、形状多样，但是一般都有相同的基本结构和功能。

（一）细胞壁

1. 细胞壁结构

在一个成熟的植物细胞中，细胞壁（cell wall）由三部分组成，即胞间层（middle lamella）、初生壁（primary cell wall）和次生壁（secondary cell wall）。胞间层又叫中胶层，

是细胞分裂时最初形成的一层由果胶多聚物组成的细胞板，其具有胶黏柔软的特性，既可以将相邻的细胞粘连在一起，并可缓冲细胞间的挤压，同时又不致阻碍细胞的生长；随着子细胞的生长，原生质向外分泌纤维素，由纤维素组成的微纤丝无定向地交织成网状，而后分泌的半纤维素、果胶和结构蛋白填充在网眼之间，便形成了质地柔软的初生壁。初生壁一般较薄，约 $1\sim 3\mu\text{m}$ ，具有弹性，可使细胞保持一定的形状和伸缩性。初生壁有时也有均匀地或局部地增厚现象，然而增生的初生壁是可逆的，即在一定条件下又可变薄；当细胞接近定型以后，随着细胞进一步分化，在初生壁内侧又添加了另外的大分子物质——纤维素和木质素，它们形成的纤维丝，一层一层地像三合板一样排列在初生壁内侧，形成了结构牢固的次生壁。由于次生壁质地、厚薄和形状的差异，分化出各类不同的细胞，如薄壁细胞、厚壁细胞、石细胞等。次生壁一般较厚而坚韧，厚度约 $5\sim 10\mu\text{m}$ （图 1-1）。

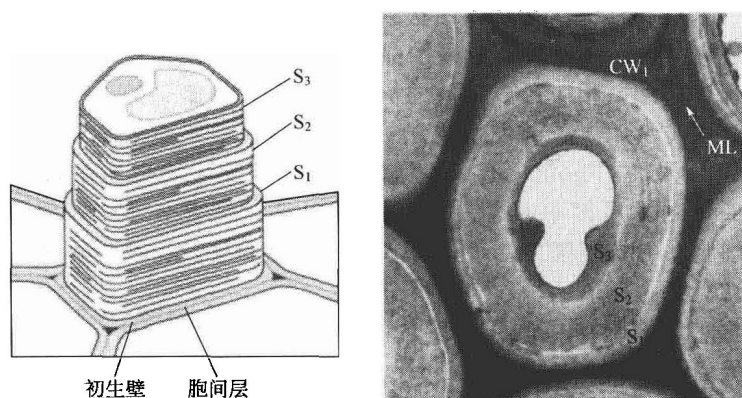


图 1-1 细胞壁的亚显微结构图解（Buchanan 等，2000）

S_1 —次生壁外层； S_2 —次生壁中层； S_3 —次生壁内层； CW_1 —初生壁； ML —胞间层

2. 细胞壁的化学组成

构成细胞壁的成分中，90%左右是多糖，10%左右是蛋白质、酶类以及脂肪酸等。细胞壁中的多糖主要是纤维素、半纤维素和果胶类，它们是由葡萄糖、阿拉伯糖、半乳糖醛酸等聚合而成。次生细胞壁中还有大量木质素。

（1）纤维素 纤维素（cellulose）是构成初生壁和次生壁的基本成分，是由1000~10000个 β -D-葡萄糖残基以 β -1,4糖苷键相连的无分支的长链，相对分子质量在50000~400000之间。同时，纤维素分子又经过进一步继续组合，经微胶团（micellae）形成微纤丝（microfibril），然后，微纤丝又相互交织组成大纤丝（macrofibril）。纤维素的这种结构非常牢固，使细胞壁具有高强度和抗化学降解的能力，对保护细胞结构与功能、构成植物骨架具有很重要的作用。

（2）半纤维素 半纤维素（hemicellulose）往往是指除纤维素和果胶物质以外的能溶于碱的细胞壁多糖类的总称。半纤维素的结构比较复杂，它在化学结构上与纤维素没有关系。不同来源的半纤维素，它们的成分也各不相同。有的由一种单糖缩合而成，如聚甘露糖和聚半乳糖。有的由几种单糖缩合而成，如木聚糖、阿拉伯糖、半乳聚糖等。

半纤维素在纤维素微纤丝的表面，它们之间虽彼此紧密连接，但并非以共价键的形式连接在一起。因此，半纤维素主要是覆盖在微纤丝之外并通过氢键将微纤丝交联成复杂的网格，形成细胞壁内高层次上的结构。

（3）果胶类 果胶物质（pectic substances）也是细胞壁的主要组成成分。胞间层基本上是由果胶物质组成的，果胶使相邻的细胞黏合在一起。

果胶物质是由半乳糖醛酸组成的多聚体。根据其结合情况及理化性质,可分为果胶酸、果胶和原果胶三类。

① 果胶酸 果胶酸(pectic acid)是由约100个半乳糖醛酸通过 α -1,4键连接而成的直链。果胶酸是水溶性的,很容易与钙起作用而生成果胶酸钙的凝胶,它主要存在于中胶层中。

② 果胶 果胶(pectin)是半乳糖醛酸酯及少量半乳糖醛酸通过 α -1,4糖苷键连接而成的长链高分子化合物,相对分子质量在25000~50000之间,每条链含200个以上的半乳糖醛酸残基。果胶能溶于水,存在于胞间层和初生壁中,甚至存在于细胞质或液泡中。

③ 原果胶 原果胶(protopectin)的分子量比果胶酸和果胶高,甲酯化程度介于二者之间,主要存在于初生壁中,不溶于水,在稀酸和原果胶酶的作用下转变为可溶性的果胶。果胶物质分子间由于形成钙桥而交联成网状结构。它们作为细胞间的中层起黏合作用,可允许水分子自由通过。果胶物质所形成的凝胶具有黏性和弹性。钙桥增加,细胞壁衬质的流动性就降低;酯化程度增加,相应形成钙桥的机会就减少,细胞壁的弹性就增加。随着果蔬成熟度的增加,果胶逐步由原果胶向果胶酸方向转化,从而最终使果实硬度下降。

(4) 木质素 木质素(lignin)不是多糖,而是由苯基丙烷衍生物的单体所构成的聚合物,在木本植物成熟的木质部中其含量达18%~38%,主要分布于纤维、导管和管胞中。木质素可以增加细胞壁的抗压强度,正是细胞壁木质化的导管和管胞构成了木本植物坚硬的茎干,并作为水和无机盐运输的输导组织。

(5) 蛋白质与酶 细胞壁中最早被发现的蛋白质是伸展蛋白(extensin),它是一类富含羟脯氨酸的糖蛋白(hydroxyproline rich glycoprotein, HRGP),大约由300个氨基酸残基组成,这类蛋白质中羟脯氨酸(Hyp)含量特别高,一般为蛋白质的30%~40%。其他含量较高的氨基酸是丝氨酸、缬氨酸、苏氨酸、组氨酸和酪氨酸等。伸展蛋白中的糖组分主要是阿拉伯糖和半乳糖,含量为糖蛋白的26%~65%,连接到氨基酸上的糖在维持伸展蛋白构象中起了重要作用,同时它还参与植物细胞防御和抗病抗逆等生理活动。

细胞壁中的蛋白质还有其他种类,如富含甘氨酸的蛋白质(glycine rich protein, GRP);植物细胞壁中还发现存在阿拉伯半乳聚糖蛋白(arabinogalactan protein, AGP),AGP中的糖类主要是阿拉伯糖和半乳糖。此外,细胞壁中还发现有不到50个氨基酸残基的低分子量的富硫蛋白(thionin)以及凝集素(lectin)的存在。

迄今已在细胞壁中发现数十种酶,大部分是水解酶类,其余则多属于氧化还原酶类,如果胶甲酯酶、酸性磷酸酯酶、过氧化物酶、多聚半乳糖醛酸酶等。

(6) 矿物质 细胞壁的矿物质元素中最重要的是钙。据研究,壁中 Ca^{2+} 浓度远远大于胞内,估计为 $10^{-5} \sim 10^{-4} \text{ mol/L}$,所以细胞壁为植物细胞最大的钙库。钙调素(calmodulin, CaM)在细胞壁中也被发现。

(二) 细胞膜

细胞膜又称质膜,在植物细胞中紧贴细胞壁内侧,它使细胞具有一个相对稳定的内环境,同时在细胞与环境之间进行物质、能量交换,在信息传递过程中也起着决定性作用,并参与细胞壁分子的合成和组装,为细胞骨架核胞外基质提供物理连接。和内质网某些特定区域相连接的质膜形成了胞间连丝,通过胞间连丝的连接,整个组织几乎所有的活细胞共享一个连续的质膜。

真核细胞内还存在着各种由膜围绕构建的各种细胞器,细胞核、线粒体和质体由双层膜构成;液泡、微体等则由一层膜包围;也有细胞器如核糖体则没有膜包围。构成细胞器的膜称为内膜。内膜和细胞膜统称为生物膜。

细胞膜的基本成分是蛋白质和脂类,也含有少量的糖和无机离子及水分。其中膜脂与膜蛋白的比例因膜的种类和生理功能的不同而有很大差别。在结构上,所有的细胞膜都是由脂双分子层组成的,膜蛋白有的镶嵌在膜表面,有的则嵌入或贯穿在磷脂双分子间。生物膜中含有一定的寡糖类物质,它们大多与膜蛋白结合,少数与膜脂结合,并全部处于细胞膜的外侧。

膜蛋白和膜脂均可侧向运动。流动性的大小主要取决于脂肪酸中不饱和脂肪的程度,不饱和程度愈大,流动性愈强。同时,随着温度的降低,膜的流动性大大降低。尤其是果蔬组织采后发生冷害时,膜流动性的降低必然会影响到膜的功能,从而最终导致果蔬组织发生生理紊乱。

(三) 细胞质及其细胞器

细胞质是细胞核外的原生质。其外表由质膜包被而和细胞壁相隔离,在内部则包裹着细胞核而和核膜相连。细胞质可以进一步分为细胞质基质(cytoplasmic matrix or cytomatrix,简称胞基质)和细胞器。

1. 细胞质基质

细胞质基质是指真核细胞的细胞质中除去可分辨的细胞器以外的胶状物质,其体积约占一个细胞总体积的50%~60%。细胞质基质的化学成分非常复杂,既含有分子量较小的水分子与溶于水中的 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 等无机离子和气体等小分子,又含有大量分子量中等的代谢物质,如脂类、葡萄糖、蔗糖、氨基酸、核苷酸及其衍生物,还含有数以千计的各种酶类,以及游离的蛋白质、RNA和多糖等大分子化合物。这些物质和水形成了复杂的胶体溶液。此外,细胞基质中还含有许多纤维以维持细胞的形态和运动,同时,可供给其他细胞结构的固着点。这些纤维就是细胞骨架(cytoskeleton),包括微管、微丝和中间纤维。

细胞质基质具有非常重要的生理功能。首先,细胞质基质与许多生物中间代谢过程有关,很多重要的代谢反应就在细胞质基质中进行的。如糖酵解途径、磷酸戊糖途径、糖醛酸途径等。其次,细胞质骨架作为细胞质基质的主要成分,不仅与维持细胞的形态、细胞的运动、细胞内的物质运输及能量传递有关,而且,也作为细胞质基质这一结构体系的组织者,为细胞质基质其他成分和细胞器提供锚定位点。有人估计,一个直径为 $16\mu m$ 的细胞,其细胞骨架的表面积可达 $(50\sim 100)\times 10^5\mu m^2$,这样大的表面积不仅限制了水分子的运动,而且将蛋白质、mRNA等生物大分子固定在特定的位点上,在细胞质基质中形成了更为精细的区域,使复杂的代谢反应高效而有序地进行。此外,细胞质基质在蛋白质修饰、蛋白质的选择性降解等方面也起着重要作用。

2. 细胞器

细胞器是细胞内具有特定结构和功能的亚细胞结构,由原生质分化而成。细胞质内的细胞器有很多种,现就主要的分述如下。

(1) 质体 质体(plastid)是植物细胞内特有的细胞器。分化成熟的质体根据其颜色和功能的不同,可以分为叶绿体(chloroplast)、有色体(chromoplast)和白色体(leucoplast)3种类型。

① 叶绿体 叶绿体是含有叶绿素和少量类胡萝卜素的绿色质体。高等植物的叶绿体主要存在于叶肉细胞内,但在地上器官表皮的保卫细胞和其他绿色组织细胞内也有存在。叶绿体外表由双层平滑的膜包被,该膜是一个具有选择性的屏障,控制着代谢物质的进出。被膜内为基质和密布在基质中的类囊体。类囊体是由单层薄膜围成的扁平袋状物,叶绿体所含的叶绿素、类胡萝卜素就存在于类囊体膜中。膜内为类囊体腔,囊内含有液状的内含物。类囊

体可以分为两类，一类为小类囊体，称为基粒类囊体，又称基粒片层；另一类为间质类囊体，也称间质片层。在电镜下观察，基粒类囊体堆叠在一起时成颗粒状，即基粒；间质片层则是单一片层存在于基粒与基粒之间，从而将基粒联系在一起。在类囊体四周则为基质，基质无色，组成主要以蛋白质为基础，另外还有核糖体、DNA、RNA，有复制、转录和翻译系统（图 1-2）。叶绿体的主要功能就是进行光合作用，植物通过光合作用吸收光能，并将之转化成化学能，同时利用二氧化碳和水制造有机物和释放氧气。光合作用过程非常复杂，包括一系列的生化反应。由于与采后果蔬关系不大，在此不作详细介绍。

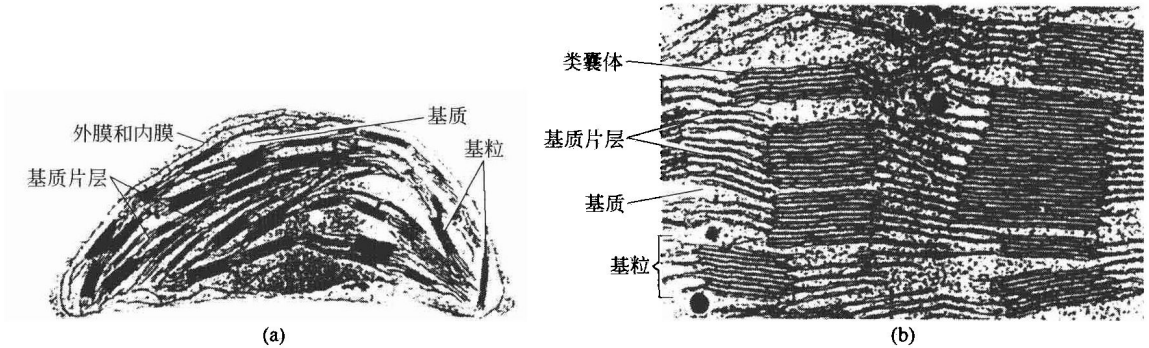


图 1-2 叶绿体的电子显微镜图（引自 W. P. Wergin）
(a) 12800 倍；(b) 44400 倍

② 有色体 在部分植物的花瓣、成熟的果实、胡萝卜的贮藏根以及衰老的叶片中，都可能存在有色体（图 1-3）。有色体的形状和内部结构多种多样，最简单的为球状有色体，内部有许多直径约 150nm 的质体小球，并含有大量类胡萝卜素，大多数花瓣及柑橘、黄辣椒中就含有这种有色体；第二种类型的有色体是含有同心排列的膜有色体，这些膜中含有类胡萝卜素，该有色体常见于黄水仙的花瓣中；第三种类型是见于红辣椒果实中的管状有色体，其含有许多直径为 15~80nm 的纤丝，含有蛋白质和类胡萝卜素复合物；第四种类型为见于番茄果实的有色体，其是由含有结晶状的胡萝卜素的管所构成的同心片层；第五种类型是由含有不平行的管所形成的具有分支的网状结构的有色体。

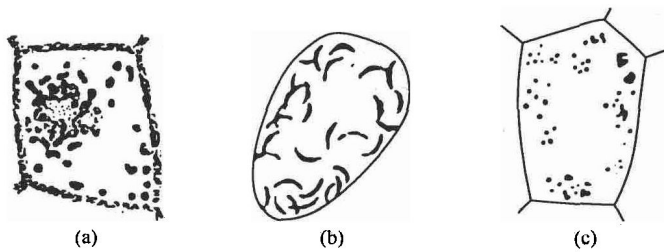


图 1-3 不同果蔬组织的有色体（引自张爱芹，2006）
(a) 芒果皮细胞；(b) 柿果肉细胞；(c) 橘果肉细胞

③ 白色体 白色体主要存在于甘薯、马铃薯等植物的贮藏器官中，种子的胚及少数叶的表皮细胞中也有白色体存在。白色体近似球形，大小约 $2\mu\text{m} \times 5\mu\text{m}$ ，内部结构简单，基质中仍有少数不发达片层。

各种质体之间并不是绝对分立的，随着植物组织处于不同的生理状态下，一种质体可以转变为另一种质体。如番茄和柑橘，随着果实组织的成熟衰老，叶绿体会失去叶绿素而变成有色体使果实着色；白色体在光照条件下也可以转变为叶绿体，如胡萝卜直根的上端露出地