

果蔬采后

GUOSHU CAIHOU

生理与衰老控制

SHENGLI YU SHUAILAO KONGZHI

李富军 张新华 编著



中国环境科学出版社

图书在版编目(CIP)数据

果蔬采后生理与衰老控制 / 李富军, 张新华编著. —北京:
中国环境科学出版社, 2004.12

ISBN 7-80209-017-2

I. 果… II. ①李… ②张… III. ①水果—食品保
鲜②蔬菜—食品保鲜 IV. TS255.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 137880 号

出版发行	中国环境科学出版社 (100062 北京崇文区广渠门内大街 16 号) 网 址: http://www.cesp.cn 联系电话: 010-67112756 (总编室) 发行热线: 010-67125803
印 刷	北京中科印刷有限公司
经 销	各地新华书店
版 次	2004 年 12 月第一版
印 次	2004 年 12 月第一次印刷
开 本	787×1092 1/16
印 张	16
字 数	389 千字
定 价	28.00 元

【版权所有。未经许可, 请勿翻印、转载, 违者必究】
如有缺页、破损、倒装等印装质量问题, 请寄回本社更换

前 言

农业部统计数据显示,2003 年我国水果总产量达到了 7 551.5 万 t,蔬菜总产量更是高达 5.40 亿 t,都已经名列世界第一,成为名副其实的果蔬生产大国。但是,果蔬贮藏保鲜技术的发展还远没有能够跟上果蔬发展的新形势,致使我国果蔬产量每年的产后损失都达到了惊人的 25%左右。因此,减少果蔬采后损失对于增加果蔬总供应量、提高果品采后质量和提高经济效益具有重要的意义。这一方面要求有新的、更具有针对性的果蔬保鲜新技术的出现;另一方面对作为贮藏保鲜技术基础工作的果蔬采后生理研究提出了更高的要求。

在这种果蔬产业大发展、迫切需要新的采后处理技术和生理研究工作更为重要的新形势下,笔者根据多年来从事果蔬采后生理研究和贮藏保鲜工作的经验和成果,编写了这本《果蔬采后生理与衰老控制》,以期更好地为果蔬采后生理研究与贮藏保鲜产业的发展服务。

本书是在广泛地查阅国内外相关研究领域的最新文献和吸收了国内外同行最新研究成果的基础上编写的,其中的多数章节主要以专题综述的形式,概括了该领域的最新研究进展,部分内容属于笔者在攻读硕士和博士期间的研究工作。上篇注重了果蔬采后生理的基本知识,可为园艺和食品专业本科生和研究生的学习提供参考。下篇则以果蔬采后的衰老生理为中心,着重介绍了果蔬贮藏保鲜新技术探索与研究的最新进展(鉴于普通气调和冷藏保鲜技术在我国已经较为成熟和普遍,本书没有对这两个方面再作详细的介绍,请读者见谅),适于研究生、科研同行和从事果蔬贮藏保鲜工作的工程技术人员参考。

本书的编写出版,得到了山东理工大学轻工与农业工程学院的大力支持,在此特别感谢轻工与农业工程学院的资助使本书有机会出版发行。本书在编写过程中还得到了山东农业大学束怀瑞老师、翟衡老师和张培正老师的指导,在此向他们表示感谢。

特别感谢山东理工大学轻工与农业工程学院院长、博士生导师王相友教授对本书在写作过程中的关心与厚爱,正是在他的鼓励和支持下,本书得以顺利完成。

由于作者学识水平所限,再加上本书的内容涉及的学科较多,其中很多属于我们还没有涉足或涉及很浅的内容,因此错误在所难免,敬请广大读者批评指正。

编者
2004 年 11 月

目 录

上 篇

第1章 绪论	3
1.1 我国果蔬发展概况和采后生理研究的重要性	3
1.2 果蔬采后生理研究的内容	3
1.3 果蔬采后生理研究进展	4
1.4 果蔬采后生理研究方向	5
第2章 果蔬采后生理的基本理论	6
2.1 呼吸生理	6
2.2 乙烯生理	17
2.3 休眠生理	23
2.4 蒸腾生理	27
第3章 果蔬采后生理生化变化	35
3.1 果蔬采后的代谢变化	35
3.2 果蔬品质的变化	36
3.3 细胞结构的变化	38
3.4 果蔬化学组成及其在采后贮藏中的变化	43
3.5 激素代谢变化	55
3.6 酶的变化	57
3.7 抗病性的变化	63

下 篇

第4章 果蔬采后衰老与控制技术概况	67
4.1 果蔬采后衰老与控制技术研究的意义	67
4.2 果蔬衰老机理的研究概况	67
4.3 果蔬贮藏保鲜技术的发展	68
4.4 采后衰老与控制技术研究方向	69

第5章 果蔬采后衰老的机理	71
5.1 呼吸与衰老	71
5.2 激素与衰老	72
5.3 活性氧与衰老	85
5.4 钙与果蔬衰老	94
5.5 细胞膜与果实衰老	104
5.6 能量与衰老	108
5.7 核酸与衰老	108
5.8 果蔬衰老基因调控	109
第6章 影响果蔬采后衰老的因素	115
6.1 采前因子	115
6.2 采后因素	128
第7章 果蔬衰老控制及新技术研究	130
7.1 化学保鲜	130
7.2 物理保鲜新技术研究	157
第8章 采后生理失调、贮藏病害与控制	195
8.1 果蔬组织褐变及其控制	195
8.2 生理性病害发生因素及化学物质致病	204
8.3 低温伤害	207
8.4 苹果虎皮病	213
8.5 侵染性贮运病害及其控制	220
第9章 绿色和有机果蔬贮藏保鲜技术	238
9.1 绿色食品和有机食品贮运要求和技术	238
9.2 有机食品的采后技术要求	245
主要参考书目	249

上 篇

第1章

绪论

1.1 我国果蔬发展概况和采后生理研究的重要性

果品和蔬菜含有丰富的碳水化合物、矿物质、维生素、无机盐和可食性纤维等营养成分,不仅有益于人们生活质量的提高和身体的健康,还以其特有的色香味刺激了人们的食欲,满足了人们对于食物种类和花色的需求,因而在人们日常生活中占据了越来越重要的地位。我国果蔬产业的发展很快,在数量上已经基本上满足了人们对于果蔬产品的需求。据农业部统计,2003年我国蔬菜种植面积达0.18亿 hm^2 ,总产量达到了5.4亿t,人均蔬菜占有量415多kg;水果面积0.09亿 hm^2 ,总产量达到了7551.5万t。果品和蔬菜产量均雄踞世界第一。果蔬产量的增加,一方面满足了人们对果蔬产品的需求,另一方面也带来了贮藏、运输和销售的困难。这是由于果蔬在采收以后,营养供应被切断,衰老过程明显加速,极易发生腐败、变质,果蔬的色泽、风味、香气和质地等品质开始发生败坏,患采后生理病害和受微生物侵染的可能性增加,从而造成数量和质量的很大损失。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%,发展中国家为20%~30%,我国果蔬采后损失在20%左右。这个数字是惊人的,以水果的产量损失为例,我国水果采后腐烂损失每年平均为1245万t,占总产量的20%,按1.0元/千克计算,直接经济损失达124.5亿元人民币,再加上果蔬风味、营养成分含量和天然抗氧化剂含量等质量上的消耗,其损失不可估量。因此,采取有针对性的采后处理技术对于降低果蔬采后数量损失和提高质量具有重要的意义。

提高果蔬采后处理技术的前提和基础是做好果蔬采后生理的研究工作。只有认真研究了不同果蔬采后不同的生理生化特性,了解了果蔬成熟和衰老过程中各种生理现象之间的联系,才能够根据不同的果蔬采后特性制定出相应的采后处理办法。因此,加强果蔬采后生理研究是果蔬贮藏保鲜工作的基础。果品和蔬菜的采后生理研究工作已经成为现代植物生理学、园艺学和食品学的一个重要的分支。

1.2 果蔬采后生理研究的内容

果蔬在采收以后,其生命活动仍然在进行当中,这为果蔬采后生理研究工作带来了

4 果蔬采后生理与衰老控制

可能。由于失去了养分供应，果蔬的生命活动开始以分解代谢为主，逐步地走向衰老、死亡。有些有后熟特性的果蔬，采后经过一个阶段的物质和能量转化，达到最佳的可食阶段后也逐渐地走向衰败。人们虽然没法阻止果蔬采后逐渐走向衰老的趋势，但是采后生理研究作为在一定限度上减缓这种趋势提供了依据，成为人们进行果蔬采后衰老控制的基础。

果蔬采后生理的研究，就是对果蔬采后体内发生的生理生化发展过程进行探索、了解的过程。这些过程包括果蔬采后品质的变化，如色、香、味、质地等；抗病性的变化；耐贮性的变化；营养与化学成分的变化；物质和能量代谢的变化、果蔬采后衰老的机理、采前与采后因素对于果蔬采后衰老的影响以及果蔬采后衰老的基因调控等各个方面，涉及了植物学、园艺学、食品学、营养学、微生物学、病理学、植物生理学、生物化学、化学，甚至机械工程学等各个层面不同的学科，领域比较开阔。学习和掌握果蔬采后生理的基本理论，将有助于加深对果蔬采后生命活动的了解，可以更好地为果蔬保鲜贮运服务。

1.3 果蔬采后生理研究进展

自 1920 年英国 F.D.Kidd、C.West 发现了果实在成熟过程中的呼吸跃变之后，果蔬成熟前后的生理研究工作就开始得到了不断的发展。

到 20 世纪 50 年代，人们对于呼吸作用有了更为深入的认识。Millered 等人开始探讨果蔬呼吸作用的机理问题，并提出多种假说。虽然果蔬采后呼吸作用的机理至今尚未研究清楚，但 Biale 等于 1954 年对果蔬分为跃变型和非跃变型的划分目前已得到了人们的认可。

20 世纪 60 年代对于呼吸作用的研究仍然是该时期采后生理研究工作的中心。但此时对于果蔬乙烯合成和作用的研究也开始逐渐被重视起来。乙烯合成前体蛋氨酸的发现为以后乙烯合成途径的阐明打下了基础，1965 年 Burg 等建立的乙烯作用与抑制部位与模式假说，至今仍占主导地位。

1972 年，McMurchie 等介绍了系统 I 乙烯和系统 II 乙烯的差别，人们对于呼吸和乙烯跃变的研究达到了高峰时期。20 世纪 70 年代末 80 年代初对于乙烯生物合成途径的阐明是采后生理发展史上具有重要意义的里程碑。此后，在整个 80 年代，对于 ACC，ACC 合成酶，ACC 氧化酶和乙烯的合成一直成为人们研究的热点。

进入 90 年代以来，随着生物技术的发展，果蔬采后生理研究的重点放在了果蔬成熟衰老的基因调控和乙烯受体的研究上。1990 年，Hamilton 等将 ACO 的一个反义 cDNA 克隆转移到番茄体内，获得了世界上首例降低乙烯产量的转基因番茄植株，使番茄果实乙烯的生成降低了 97%，成熟被明显抑制，延长了贮藏寿命。1991 年 Oller 等又成功地将 ACS 的一个反义基因导入到番茄中，也获得了乙烯产量降低 99.5% 的转基因番茄植株，这都是基因工程调控果蔬采后成熟衰老过程的开始和典型例子。对乙烯受体研究在 20 世纪 90 年代也获得了巨大的成功。在模式植物拟南芥中相继发现的乙烯受体及其线性作用模式，也纷纷在果蔬产品中得以发现。这些结果都为人们进一步认识和调控果蔬采后生理生化变化提供了可能。

在整个果蔬采后生理研究的过程中,人们对于果蔬采后色香味等品质的研究也在逐渐进行着,如果蔬采后软化的问题, CO_2 和 O_2 对果蔬成熟衰老的调控,果蔬采后生理病害,钙—钙调蛋白和多胺等外源物质对果蔬采后生理的影响等都取得了较大的成果。

1.4 果蔬采后生理研究方向

整个20世纪,果蔬采后生理学获得了巨大的成就。进入21世纪,果蔬采后生理学的任务更为繁重和紧要,主要趋向于以下几个方面:

(1) 进一步深入了解果蔬采后生理生化变化,尤其是果蔬采后衰老的机制。对于跃变型果蔬,进一步研究乙烯的作用模式、机理和不同果蔬中乙烯作用定位(原因还是现象?);对于非跃变型果蔬,其采后衰老的机理及其作用因素更值得人们深入研究。

(2) 果蔬采后生物技术研究必将为果蔬采后生理研究提供更为深入的机会,因而果蔬采后生物技术将继续成为研究的热点。人们将可能通过果蔬采后生物技术研究,力图从分子和基因水平上分析果蔬采后生理生化的变化,加深对果蔬采后衰老基因调控的了解,并将结合对果蔬衰老基因的功能的研究,更为深入地了解果蔬采后衰老的机理。

(3) 利用生物技术或者传统的植物育种方法培育更加适合人们消费、耐贮藏、营养成分和风味物质含量更为丰富的果蔬新品种。果蔬采后生理研究,一方面可以为果蔬采后衰老调控提供理论依据;另一方面,人们可以通过对果蔬采后生理生化变化和衰老机理的研究结果,有针对性地采取基因调控、品种改良等方法为人们提供新的果蔬良种服务。

(4) 果蔬采后生理研究继续与采后贮藏保鲜技术结合,为果蔬保鲜新技术的发明和应用提供理论依据。

第 2 章

果蔬采后生理的基本理论

2.1 呼吸生理

采后的果品蔬菜是具有生命状态的，仍然在进行着一系列的生理生化反应，这是对果蔬采后生理的基本认识，也是采后生理研究的基本前提。但由于果蔬脱离了母体，失去了母体上的营养供应，其同化作用基本上就结束了，而呼吸作用就成为新陈代谢的主体，成为其生命的基本标志。

呼吸作用作为果蔬采后代谢的枢纽，直接联系着果蔬体内各种生理过程，为果蔬采后的各种正常生命活动提供着物质和能量来源。此外，呼吸作用还通过果蔬体内其它的生理生化过程，直接影响和制约了产品的寿命、品质变化和抗病能力。因此，呼吸作用成为果蔬采后生理研究的主要内容。

呼吸作用的正常进行，才能保证果蔬体内生理代谢有条不紊地进行，但呼吸作用在一定程度上又是可以进行调控的，因此，做好呼吸生理研究，控制和利用好果蔬的呼吸作用，对于做好果蔬采后生理工作、控制果蔬采后衰老、提高果蔬采后耐贮性和抗病性具有重要的意义。

2.1.1 呼吸作用的类型

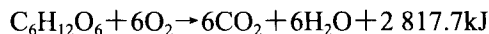
呼吸作用是指在果蔬体内各种酶系统的参与下，经由许多中间反应环节进行的生物氧化—还原过程，把复杂的有机物逐步分解成较为简单的物质，同时释放出能量的过程。

呼吸作用可以分为有氧呼吸和无氧呼吸两种类型，正常条件下有氧呼吸占主导地位。在特殊情况下，果蔬还具有伤呼吸和诱导呼吸的特性。

1. 有氧呼吸 (Aerobic Respiration)

有氧呼吸是在氧的参与下，果蔬组织利用酶的作用，将糖、酸等有机物经复杂的生物氧化过程，最后分解为 CO_2 和 H_2O ，同时释放出能量的过程。在正常情况下，果蔬的呼吸作用都有充足的 O_2 参与，而葡萄糖 ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) 是细胞最容易利用的物质。

有氧呼吸的复杂过程简括表示如下（以葡萄糖为例）：

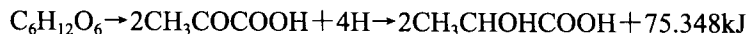


该过程实际上要经过 50 多步生物化学反应，有 51 种酶参与，每步反应都有专一的酶的催化，这也是现在所公认的呼吸作用的主要途径，被称作“糖酵解（EMP）—三羧酸循环（TCA）—电子传递链（细胞色素系统）（ETC）途径”。

有氧呼吸作为植物的主要呼吸方式，能将呼吸底物彻底氧化分解，释放出 2817.7kJ 的热量，供给各种生命活动之需。具体的计算是 1mol $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ 被氧化，其生成的 38mol ATP，贮存了 1272.5kJ 能量，占呼吸释放能量的 46%，其余部分以热能的形式释放出体外，即为呼吸热，占总能量的 54%。其实呼吸作用的生理意义就在于把有机物氧化时释放的能量贮存在 ATP 分子内，以供各种耗能的生理活动的需要。在呼吸过程中，还产生出多种物质合成的底物，因此，呼吸与生物体内的各种物质代谢紧密联系。

2. 无氧呼吸（Anaerobic Respiration）

在无氧或其它情况下（如表皮的透气不良，组织内氧化酶缺乏活性，利用氧的能力差），果蔬就会发生无氧呼吸或称分子内呼吸。呼吸底物经糖酵解，形成丙酮酸后，在缺 O_2 条件下，就会发生不同于有氧呼吸的无氧呼吸。无氧呼吸的途径也是首先经过糖酵解，形成丙酮酸。但形成的丙酮酸在无氧条件下并不经过三羧酸循环分解为水和 CO_2 ，而是丙酮酸脱羧为乙醛，再被还原为乙醇，或者丙酮酸直接还原为乳酸。该过程中 1mol 的葡萄糖只能净生成 2mol 的 ATP，释放出 117kJ 能量。所以能量利用的效率很低。



无氧呼吸途径以乙醇发酵最为典型，在此过程中呼吸的底物主要为果糖、葡萄糖等单糖。呼吸底物首先通过糖酵解过程转变为丙酮酸，然后在丙酮酸脱羧酶的作用下脱羧转化为乙醛，乙醛再被乙醇脱氢酶还原为乙醇。由于糖酵解过程中所形成的 NADH 用于乙醛的还原，1mol 的葡萄糖通过乙醇发酵只能获得 2mol 的 ATP。无氧呼吸产生的能量很少，只为有氧呼吸的 1/32，为了获得同等数量的能量，要消耗远比有氧呼吸更多的呼吸底物。而且，无氧呼吸的最终产物乙醛和乙醇对园艺产品的组织不利，如积累过多往往引起细胞中毒，导致生理病害。从这方面来看，无氧呼吸是不利的或是有害的。

但植物的某些器官的内层组织，所处位置的气体交换比较困难，经常处在无氧的条件下。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重不大。但是，在园艺产品贮藏保鲜中，不论由何种原因引起的无氧呼吸的加强，都会干扰和破坏产品正常的生理代谢，都是有害的。

3. 愈伤呼吸（Healing Respiration）

果蔬的组织在受到机械损伤时呼吸速率显著增高的现象叫愈伤呼吸，或称为伤呼吸。原因可能是组织中酶与底物因机械伤而增加接触，引起了底物（特别是酚类化合物）的氧化，同时也促进了糖酵解过程。此外切伤也可使某些细胞恢复分生活动。产生愈伤组织，因而引起呼吸的加强。因此，对于采后园艺产品来说，减少其机械损伤是防止愈伤

8 果蔬采后生理与衰老控制

呼吸发生、减少体内物质消耗的有效途径。果蔬的呼吸作用除上述几种外，有时在受病虫侵入后，也产生类似的呼吸上升现象。有时这些酚类的氧化产物可以增强植物对病虫的抵抗力。处于其它逆境条件如干旱、冷冻、高温下的植物，呼吸速率也常常发生短期的升高然后降低的现象。有些植物的贮藏组织在切成片放在通气的溶液中陈化 24h 后，其呼吸速率可以比新鲜切片提高 3~5 倍，这种呼吸被称为诱导呼吸。

2.1.2 呼吸代谢中的几个指标

1. 呼吸强度

呼吸强度是衡量呼吸作用强弱的一个指标，通常表示为 Respiration Index。定义为在一定的温度下，单位时间内一定重量的果蔬产品吸收的 O_2 或放出的 CO_2 的量。其单位常用 CO_2 或 O_2 的 $mg/(kg \cdot h)$ 。同样条件下，若以 O_2 或 CO_2 的体积 (ml) 计，可称为呼吸速率。有时呼吸强度也可根据底物的消耗量或释放的呼吸热来衡量。

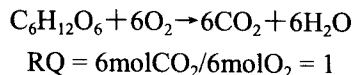
呼吸强度表明了组织中内含物消耗的快慢，反映了物质量的变化，在采后生理研究和贮藏实践中，是最重要的生理指标之一。呼吸强度的大小直接影响着贮藏期限的长短。呼吸强度大，消耗的养分多，加速衰老过程，贮藏期限就会缩短；呼吸强度过低，正常的新陈代谢受到破坏，也在一定程度上影响贮藏期限。因此，控制果蔬正常呼吸的最低呼吸强度，是果蔬贮藏的关键。

2. 呼吸商

呼吸商是指在呼吸作用中，释放的 CO_2 和吸收的 O_2 的体积比或物质的量 (mol) 之比，用 RQ 表示，也称为呼吸系数，与呼吸底物有关，是水果蔬菜呼吸特性的指标。

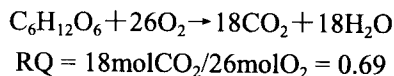
呼吸的底物除了葡萄糖、果糖、蔗糖之外，有机酸、分解的脂肪和蛋白质也可作为呼吸基质。脂肪只有在水解为甘油和脂肪酸以后，才能用于呼吸。蛋白质、氨基酸等各种含氮有机物也可直接用于呼吸，有的经脱氨作用，形成羧酸后用于呼吸。RQ 值常依呼吸基质和呼吸种类的变化而变化。不同的底物有不同的 RQ 值。根据测定的 RQ 值，可粗略地推断呼吸基质的种类，同时也是判断呼吸在质的方面发生变化的重要线索。

以己糖为呼吸底物，进行完全氧化时：

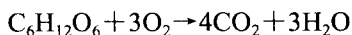


以脂肪、蛋白质为呼吸基质，由于它们分子中含碳和氢比较多，含氧少，呼吸氧化是消耗氧多，因而 $RQ < 1$ ，通常在 0.2~0.7 之间。

以硬脂酸为呼吸底物时：



以有机酸为呼吸底物，进行完全氧化时：



$$\text{RQ} = 4\text{molCO}_2/3\text{molO}_2 = 1.33$$

以上各式表明，呼吸的基质不同，RQ 值差异显著。呼吸作用中消耗的氧越多，呼吸氧化时释放的能量也越多，因而脂肪、蛋白质氧化分解提供的能量比糖、酸多。

呼吸种类不同，RQ 值差异也很大。以葡萄糖为基质，进行有氧呼吸时， $\text{RQ} = 1$ ，若供氧不足，缺氧呼吸和有氧呼吸结合进行，则产生不完全氧化，反应如下：



$$\text{RQ} = 7\text{molCO}_2/6\text{molO}_2 = 1.33$$

供氧缺少，缺氧呼吸越占优势，RQ 值就越大。因此，研究呼吸时，RQ 值可作为判断呼吸从质的方面发生变化的重要线索，也可估计底物的种类和呼吸时供氧的状态。

3. 呼吸消耗

呼吸作用要消耗呼吸底物（糖类、蛋白质、脂肪和有机酸），造成采后果蔬产品干物质的净消耗，是使之在贮藏期中发生失重和失鲜的重要原因，从而降低其营养价值和商品价值。例如，有人测定 5℃ 时甘蓝的呼吸强度为 CO_2 24.8mg/(kg·h)。假定全部以糖为底物进行有氧呼吸，则每千克甘蓝每天呼吸消耗的糖为 405.8mg，100 d 消耗的糖总计约 40g，即占甘蓝总重的 4% 左右。有人计算，番茄贮藏 1 m 要消耗体重 1.4% 的糖。不言而喻，呼吸强度高，呼吸消耗则大。因此，园艺产品在贮藏期间要尽可能降低其呼吸强度，以减少呼吸底物的消耗。

4. 呼吸热

呼吸消耗呼吸底物，同时释放出能量。由前面可知，在正常的有氧呼吸过程中，1 mol 葡萄糖氧化分解可形成 38mol ATP，共贮能约 1 272.5 kJ，然而根据计算，1 mol 葡萄糖氧化分解应释放出 2 817.7 kJ 能量。由此可知，除了贮存的 1 272.5 kJ 外，有一半以上的能量转化为呼吸热释放到体外，呼吸热的积累使贮运环境的温度升高。所以，贮藏过程中，必须随时消除产品本身释放的呼吸热及其它热源，才能保持贮藏环境恒定的温度条件。

5. 呼吸温度系数

温度是影响果蔬代谢水平、水分散失、病原微生物的繁殖与侵染的重要因子。一般地，随着温度的降低，果实代谢水平也降低，自然损耗小，释放呼吸热少；水分蒸发慢，失水相对较轻；微生物繁殖慢，侵染力弱，果实腐烂率低，有利于贮藏。但是温度过低，可能导致果实代谢混乱，出现低温伤害或冻害。在生理温度范围内，温度升高 10℃ 时呼吸速率与原来温度下呼吸速率的比值称为温度系数，用 Q_{10} 来表示，它能反映呼吸速率随温度而变化的程度。一般果蔬 $Q_{10} = 2 \sim 2.5$ ，这表示温度升高 10℃ 时，呼吸速率增加了 1~1.5 倍；该值越高，说明产品呼吸受温度影响越大。研究表明，园艺产品的 Q_{10} 在低温下较大。

2.1.3 呼吸跃变

1. 呼吸跃变现象

果蔬在采后的代谢过程中，呼吸作用的强弱不是始终如一的，而是有高低起伏的。这种呼吸强度的总的变化趋势又称为呼吸漂移。

各种果实呼吸漂移曲线趋势不同，很多果实的呼吸强度在其生长发育过程中逐渐下降，达到一定的成熟度时又显著上升，然后再度下降，直至果实衰老死亡（见图 2-1）。这种现象称为呼吸跃变（Climacteric）。一些含有复杂的贮藏物质（如淀粉、脂肪）的果实如香蕉、苹果、西洋梨、鳄梨等都有呼吸跃变，它们也都具有后熟性能。这是由于果实在达到完熟，即完全可食状态前将发生贮藏物质的强烈水解作用，不论是在树上成熟或是采后后熟，都能表现出相似的呼吸高峰。习惯上把完熟时出现呼吸上升的果实称为跃变型果实（Climacteric Fruits）。

跃变是衰老开始的标志，是果蔬生命中的转折期，其出现的早晚与果蔬的贮藏寿命关系密切。呼吸跃变过去以后，呼吸作用开始下降，果蔬也进入衰老阶段。呼吸速率低，跃变出现迟的果蔬，贮藏寿命也长。

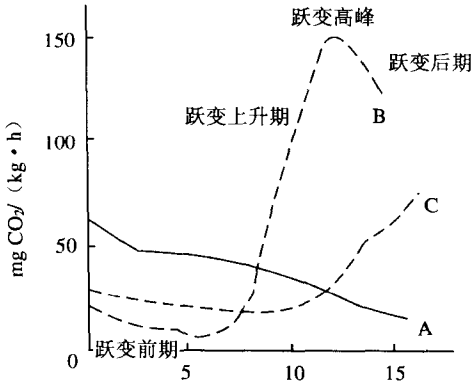
有些果实在呼吸过程中并没有呼吸跃变的发生，其呼吸强度在采后一路下降，不再出现上升现象（见图 2-1）。这类果实被称为非跃变型果实（Nonclimacteric Fruits），如柑橘、葡萄、菠萝等。Biale 等（1960）提出了两类果实的概念，并列出了当时所知的两类果实。1981 年，他们又进一步归纳介绍如表 2-1。

表 2-1 不同果蔬的呼吸类型

跃变型果实		非跃变型果实	
苹果	芒果	葡萄	橙
梨	番木瓜	石榴	柑
桃	鳄梨	枣	橘
杏	越橘	樱桃	葡萄柚
李	面包果	草莓	柠檬
油桃	榴莲	黑莓	来檬
猕猴桃	南美番荔枝	树莓	荔枝
无花果	费约果	西瓜	龙眼
柿	番石榴	黄瓜	枇杷
番茄	木菠萝果	辣椒	菠萝
甜瓜	石番莲	茄子	洋桃
香蕉	红毛丹	豌豆	橄榄
大蕉	人心果	西葫芦	海枣
	刺果番荔枝	黄秋葵	罗望子

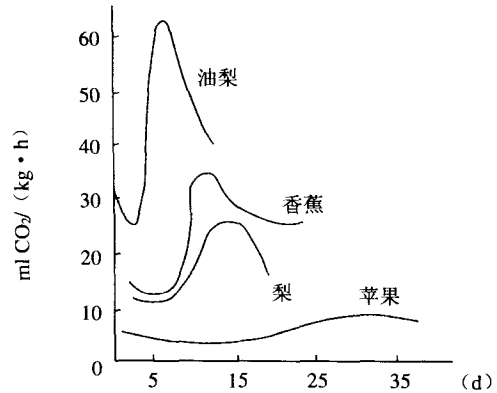
不同种类的跃变型果实其呼吸跃变高度和出现的时间不完全相同。一般原产于热带和亚热带的果实如油梨和香蕉，跃变顶峰的呼吸强度分别为跃变前的 3~5 倍和 10 倍，

且跃变高峰维持时间很短，高峰后急剧下降，出现比苹果更快的成熟期。而原产于温带的果实如苹果、梨、杏，跃变顶峰的呼吸强度只比跃变前增高 1 倍多或不到 1 倍，且跃变高峰维持的时间也长（图 2-2）。有些果实如苹果留在树上也可以出现呼吸高峰，但与采摘下来的果实相比，其高峰出现的时间晚，峰值高。另外一些果实如油梨，由于留在母株上可以持续不断地生长，不能成熟，因此，无呼吸高峰出现，只有在离开母体以后才会成熟，故呼吸高峰的出现也只限于离体果实。



（横坐标为贮藏天数，饶景萍，2003）

图 2-1 果实采后的呼吸模式图



（横坐标为贮藏天数，饶景萍，2003）

图 2-2 不同种类果实的呼吸跃变

呼吸跃变的发生并不只限于将成熟的果实。某些未长成的幼果，如苹果、桃、李等的幼果采收后放置一段时间，或早期脱落的幼果，也可发生短期的呼吸跃变。甚至某些非跃变型果实如甜橙，将其幼果采摘下来，也可出现呼吸跃变现象，而长成的果实反而不能。由于此类果实呼吸跃变并未伴有成熟过程，因而称为伪跃变过程。

岩田等（1969）详细地研究了果实在收获后的成熟现象和呼吸变化的关系，指出有些果实其呼吸强度要在成熟到过熟期才达到最大，如柿子、桃、草莓，他将这些果实归属于一类，称为“末期上升型”。按这种观点，可把采后果实分为渐降型（Gradual Decrease Type），即上述的非跃变型；暂升型（Temporary Rise Type），即上述的跃变型；晚峰型（Late Peak Type）即末期上升型，如图 2-1 所示。

2. 跃变型果蔬和非跃变型果蔬呼吸跃变的差别

跃变型果蔬，如苹果、梨、香蕉和油梨等，要经历一个明显的成熟期，它们的成长和成熟截然不同。充分成长但未达到呼吸高峰期的香蕉及洋梨，果实既硬，又少糖分，不论从哪方面来说都未成熟，只有到达了呼吸高峰期，果肉变软，糖分增加，才是成熟。所以说这类果实要经历一个或具有一个明显的成熟期。而非跃变型果实如柑橘、葡萄、草莓和菠萝等，成长与成熟并非截然不同，也无呼吸高峰。果实充分成长基本完成即充分成熟，并无一个明显的不同于充分成长阶段的成熟期。

跃变型果实如苹果，从完全成长状态向成熟状态的过渡是比较突然的。在这个时期

12 果蔬采后生理与衰老控制

里发生的变化包括有淀粉转化为糖，不溶性果胶转化为可溶性果胶，叶绿素含量的下降，花青素、类胡萝卜素和叶黄素的合成或显现，以及其它和成熟有关的一些反应。这类果实的呼吸高峰可以视为一种预兆，表明果实的代谢已由合成过渡到分解。表 2-2 列出了香蕉呼吸跃变前后内部成分的变化。

表 2-2 伴随着成熟香蕉内部成分的变化（丘田，1978）

分类	跃变前	跃变后
果皮叶绿素含量/mg/kg	7.50	0.45
果皮类胡萝卜素含量/mg/kg	0.82	1.17
淀粉含量/g/100g	21.8	1.5
还原糖含量（%）	0.22	5.7
全糖含量（%）	0.85	19.5
可滴定酸含量/mg/kg	350	395
乙醇含量/mg/kg	6.5	150
维生素 C 含量/mg/kg	7.5	2.5

非跃变型果实如柑橘，并无呼吸率骤然上升的现象，生长及发育的过程较长，并且还只能在树上成熟。一个甜橙从开花到成熟约需 8~11 个月，而苹果只需 4~5 个月，这两类果实对乙烯处理的反应也有所不同。跃变型未成熟果实的反应是促进高峰及其相应的成熟变化的出现，但一般不会过多地改变果实的呼吸类型和强度。且跃变型果实仅在果实完熟以前进行乙烯处理才有反应，当乙烯的浓度在 10×10^{-6} 以下时，果实呼吸作用的变化与乙烯浓度成正比，大于 10×10^{-6} 这种比例不明显。对非跃变型果实，当乙烯浓度不低于 100×10^{-6} 时，呼吸强度表现为所施乙烯浓度的函数。并且，在果实发育任何阶段以外源乙烯处理呼吸强度都会提高，在很大的浓度范围内乙烯浓度都与呼吸强度成正比。

跃变型果蔬和非跃变型果蔬成熟过程中对乙烯的反应和内源乙烯的生成上也存在差别：

（1）跃变型果蔬组织内存在着两种不同的乙烯生物合成系统，在成熟期间自身能产生较多的乙烯；而非跃变型果实在成熟期间自身不能产生乙烯或产生极低量乙烯，因而果实自身不能启动成熟进程。非跃变型果实必须用外源乙烯或其它因素刺激产生乙烯才能促进成熟；而跃变型果实则能正常成熟。

对于跃变型果实和非跃变型果实在成熟期间内源乙烯生成量的巨大差异，许多学者进行了大量的有关研究，取得了成功的进展。根据研究结果，McMurchie 于 1972 年提出植物体内存在有两套乙烯合成系统的理论，认为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，非跃变型果实或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，也可被外源乙烯所诱导。当跃变型果实内源乙烯积累到一定限值，便出现乙烯合成的自动催化作用，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即可自动催化下去，此时，即使停止施用外源乙烯，果实内部的各种完熟反应仍然继续进行。非跃变型果实只有乙烯生物合成系统 I，缺少系统 II，如将外源乙烯除去，