

醋酸对草莓果实成熟影响及其生理机制

陆艺飞, 沈元月*

(农业应用新技术北京市重点实验室/北京农学院 植物科学技术学院, 北京 102206)

摘要:【目的】为了研究有机酸对草莓果实成熟的影响及开发成熟调控技术。【方法】首先分析草莓果实发育期间 pH 值的变化; 其次以清水为对照, 用 0.5% 的醋酸对草莓大绿果进行喷施处理并结合酶联免疫法检测处理后草莓果实中内源激素水平的变化。【结果】结果表明, 随着草莓果实的着色成熟, pH 逐渐增加。同对照相比, 0.5% 醋酸处理显著抑制草莓果实的成熟; 除 GA_3 外, 0.5% 醋酸处理显著促进了多种激素的积累, 如 IAA、IPA、 GA_4 、ZR、MeJA、ABA 和 BR, 尤其 ABA 和 IAA 成倍数增加。【结论】醋酸可有效延缓草莓果实的成熟, 这种作用与 ABA 和 IAA 密切相关。

关键词: 草莓; 果实成熟; 醋酸; 植物激素; 生长素; 脱落酸

中图分类号: S668.4 **文章编号:** 1002-3186 (2019) 02-0000-00 **文献标志码:** A

Effects of acetic acid on ripening of strawberry fruit and its physiological mechanism

LU Yifei, SHEN Yuanyue*

(Beijing Key Laboratory of New Technology in Agricultural Application, College of Plant Science and Technology, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China)

Abstract:【Objective】The study is focused on the effect of organic acids on ripening of strawberry fruit and the development of ripening-regulation techniques.【Methods】0.5% acetic acid was applied to spray green fruit, the pH value during strawberry fruit development and levels of endogenous hormones were detected in the treated fruits by enzyme-linked immune sorbent assay (ELISA).【Results】The results showed that the pH values gradually increased with red-coloring and ripening of strawberry fruit. Compared with the control, 0.5% acetic acid treatment significantly inhibited the ripening; 0.5% acetic acid significantly promoted the accumulation of various hormones including IAA, IPA, GA_4 , ZR, MeJA, ABA, or BR with the exception of GA_3 , ABA or IAA increased in multiplication.【Conclusion】Acetic acid could effectively delay strawberry fruit ripening, which was closely correlated with ABA and IAA.

Keywords: strawberry; fruit ripening; acetic acid; phytohormone; IAA; ABA

根据成熟期间呼吸强度和乙烯高峰的有无, 肉质果实的成熟可分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型。呼吸跃变型果实的成熟已确定受乙烯(Ethylene, Eth)的严格调控^[1]。以草莓果实为试验材料, 非呼吸跃变型果实的成熟受多种激素的调控, 涉及了脱落酸(Absciscic acid, ABA)^[2]、油菜素内脂(Brassinosteroids, BR)^[3]、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)^[4]、

乙烯^[5]、吲哚乙酸(Indole-3-acetic acid, IAA)^[6]、赤霉素(gibberellin, GA)^[7]和多胺(Polyamines, PAs)^[8]。因此, 非呼吸跃变型果实成熟调控的生理机制十分复杂^[9]。

草莓已成为研究非呼吸跃变型果实成熟的模式材料^[2]。草莓果实成熟期间发生了一系列复杂的生理变化, 主要表现在糖含量不断增加、果肉变软、花

收稿日期: 2018-11-08

基金项目: 内涵发展定额-大学生科研训练项目(5056516010/002); 北京市自然科学基金重点项目(6171001); 科技北京百名领军人才培养计划(LJRC201612)

第一作者: 陆艺飞, 研究方向: 果树发育

通信作者: 沈元月, 博士, 教授, 研究方向: 果树发育机理, E-mail: sflmn@163.com

色苷含量上升和酸度降低^[2,3]。值得关注的是,果实中的蔗糖,不仅作为一种营养物质,而且还作为一种信号物质参与草莓的果实成熟调控^[2,10]。草莓果实中的酸主要为有机酸^[11]。在草莓果实成熟过程中,颜色发生了从绿果-白果-红果的转变;随着果实膨大退绿,果实 pH 值逐渐降低,至白果降低到最低;此后随着果实着色逐渐增加,至全红达到峰值^[3]。因此,推测,有机酸可能与草莓果实的成熟有一定的关系。考虑到食品安全,本试验选择醋酸处理果实,以研究其对草莓果实成熟的影响,最终为非呼吸跃变型果实成熟调控的机制及开发调控技术奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

采用的草莓品种为‘甜查理’(*Fragaria × ananassa* Duch),取自北京市昌平区北京农学院东大地盆栽草莓,草莓生长状况良好。根据报道^[9],将草莓果实发育期划分为 7 个时期:小绿(花后 7 d)、大绿(花后 14 d)、浅绿(花后 19 d)、纯白(花后 23 d)、始红(花后 25 d)、片红(花后 27 d)、全红(花后 30 d)。每时期分别取发育一致的果实 12 个,液氮速冻并超低温冰箱保存备用。

1.2 处理方法

用 0.5% 醋酸喷施处理草莓植株上的大绿果实,每隔 1 d 喷 1 次,共处理 4 次,以清水为对照。每组处理分别随机选取生长健壮、发育一致的果实 6 个($n = 6$),设 3 次重复。

1.3 果实 pH 值分析

从 -80 °C 冰箱中取出果肉,混合研磨后取 0.5 g,加入 10 mL 去离子水,匀浆后转入 50 mL 三角瓶并室温条件下放置 2 h。通过 pH 计 DELTA 320 测 pH 值。每次取 3 个果实的果肉,3 次重复。

1.4 激素分析

从 -80 °C 冰箱中取出果肉,混合研磨后取 0.5 g。样品送中国农业大学,用酶联免疫法分别测定果实中的 ABA、IAA、IPA (Indole-3-propionic Acid, 吲哚丙酸)、ZR (zeatin nucleoside, 玉米素)、BR 含量、GA₃/GA₄、Me-JA 的含量。每次取 3 个果,3 次重复。

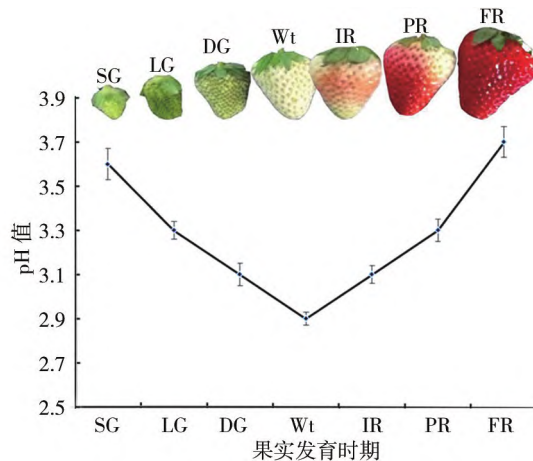
1.3 数据分析

采用 Excel 2016 和 SPSS 16.0 软件进行试验数据统计分析,应用 Duncan 氏新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 果实草莓果实发育过程中 pH 值得变化

将草莓果实 7 个时期(图 1)发育过程中 pH 值分析表明,从小绿果到白果期 pH 值逐渐降低,至白果期降低到最低;此后,从白果到全红期逐渐升高,至成熟期达到最高。这些结果表明,pH 值与果实的成熟存在密切的关系。



SG: 小绿; LG: 大绿; DG: 浅绿; Wt: 纯白; IR: 始红;
PR: 片红; FR: 全红

图 1 草莓果实发育期间 pH 变化趋势

SG: Small green; LG: Large green; DG: de-green;
Wt: White; IR: Initial red; PR: Partial red; FR: full red

Fig. 1 Changes of pH values in strawberry fruit

2.2 醋酸处理对草莓果实成熟的影响

图 2 为 0.5% 醋酸溶液处理草莓大绿果的效果。结果表明,处理后 17 d,对照水处理的果实全部成熟,颜色深红;而醋酸处理的果实还处于片红期,可延迟草莓果实 4 d 成熟。表明醋酸处理可抑制草莓果实的成熟。

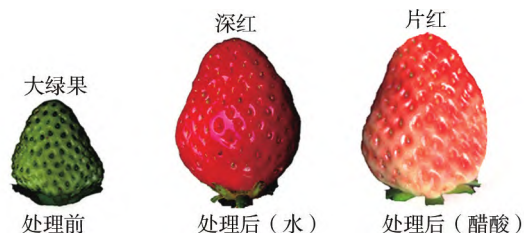


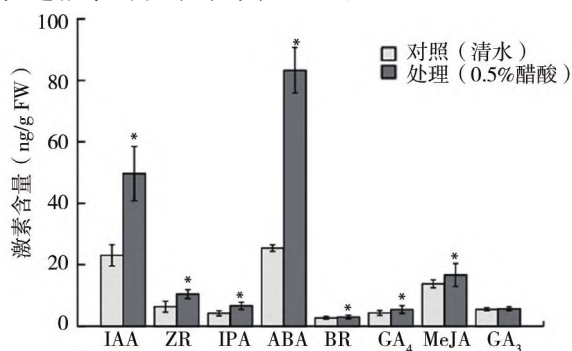
图 2 醋酸处理对草莓果实成熟的影响

Fig. 2 Effects of exogenous acetic acid on strawberry fruit ripening.

2.3 醋酸处理对果实中内源激素水平影响分析

图 3 为处理果实中内源激素水平的分析,其中包括生长素类 IAA 和 IPA、赤霉素类 GA₃ 和 GA₄、细胞分裂素 ZR、茉莉酸甲酯 MeJA、脱落酸 ABA 和油菜素内酯 BR。从图 3 可以看出,醋酸处理后的成熟果实/片红中各激素含量 (ng/g FW) 分别为 23.03/49.65 (IAA)、4.21/6.61 (IPA)、5.47/5.65

(GA₃)、4.31/5.40 (GA₄)、6.32/10.44 (ZR)、13.79/16.65 (MeJA)、25.40/83.29 (ABA)和 2.69/2.98 (BR),依次增加了 227.82% (ABA)、115.50% (IAA)、64.97% (ZR)、56.91% (IPA)、25.18% (GA₄)、20.74% (MeJA)、10.57% (BR)和 3.34% (GA₃)。同对照相比,除了 GA₃差异不显著外,其余激素变化差异显著。含量及增长率最高的为 ABA,其次是 IAA。以上结果表明,醋酸处理能显著促进激素的积累,尤其 ABA 和 IAA。



结果值为平均值±标准差($n = 3$), * $P < 0.05$

图3 醋酸处理对果实中内源激素水平影响分析

Each data represents the mean $\pm$ SE ($n = 3$), * $P < 0.05$

Fig. 3 Effects of acetic acid treatment on the contents of endogenous hormones in strawberry fruit

3 讨论

呼吸跃变型果实的成熟主要受乙烯调控^[1],而非呼吸跃变型果实成熟调控受多种激素的调控^[9]。草莓已成为研究非呼吸跃变型果实成熟的模式材料^[2]。本研究发现,醋酸处理不仅抑制草莓果实的成熟(图2),而且显著促进了多种激素的积累,如 IAA、IPA、GA₄、ZR、MeJA、ABA 和 BR,尤其 ABA 和 IAA 成倍数增加(图3),暗示了二者是草莓果实成熟的主导激素。

早期的研究发现,发育中草莓果实 IAA 合成主要在种子,随着果实的成熟而逐渐降低;因此除去种子能促进草莓果实的成熟,而外施 IAA 则抑制成熟,证明了果实发育后期逐渐降低的 IAA 有利于成熟,而高水平的 IAA 则抑制成熟^[12, 13]。在另一非呼吸跃变型葡萄果实中,施用生长素类物质 BTOA (benzothiazole-2- oxyacetic acid) 显著抑制果实的成熟并同时促进了 ABA 的积累^[14]。在草莓上也研究发现,ABA 及 ABA 促释放剂二甲基亚砷都加速草莓果实的成熟,而 ABA 合成抑制剂氟啶酮(fluridone)抑制了果实的成熟^[9]。此后一系列分子生物学证据进一步证实了 ABA 是调控草莓果实成熟的关键激素^[2, 3]。研究发现,醋酸处理不仅促进草莓果实中 ABA 的积累,而且同时促进了 IAA 的积累(图3)。所以推测,醋酸处理抑制草莓果实的成熟

可能与促进高水平 IAA 积累密切相关,而高水平的 ABA 可能是反馈调控所致;或者认为,IAA/ABA 比值是草莓果实成熟的关键因素。另外,本试验也发现了 GA₄、ZR、MeJA 和 BR 参与草莓果实的成熟调控(图3)。这一结果与以前的报道一致^[3, 4, 7]。

总之,本研究首次通过醋酸处理草莓果实试验,不仅证实了醋酸显著抑制果实的成熟,而且进一步证实了 IAA 和 ABA 是草莓果实成熟的关键调控激素,同时也为开发果实成熟调控技术提供新的思路。

参考文献:

- [1] Alexander L, Grierson D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 2039-2055
- [2] Chunli Li, Haifeng Jia, Yemao Chai, Yuanyue Shen. Absciscic acid perception and signaling transduction in strawberry: A model for non-climacteric fruit ripening [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6: 1-4
- [3] Chai Y M, Jia H F, Li CL, et al. FaPYR1 is involved in strawberry fruit ripening [J]. *Plant Growth Regulation*, 2013, 69:63-69
- [4] Concha C M, Figueroa N E, Poblete L A, et al. Methyl jasmonate treatment induces changes in fruit ripening by modifying the expression of several ripening genes in *Fragaria chiloensis* fruit [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 70(1):433-444
- [5] Catharina Merchante, Jose M Alonso, Anna N Stepanova. Ethylene signaling: simple ligand, complex regulation [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(5):554-560
- [6] Symons G M, Chua Y J, Ross J J, Quittenden L J, Davies N W, Reid J B. Hormonal changes during non-climacteric ripening in strawberry [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13):4741-4750
- [7] Catharina M, Vallarino J G, Sonia O, et al. Ethylene is involved in strawberry fruit ripening in an organ-specific manner [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64:4421-4439
- [8] Guo J, Wang S, Yu X, et al. Polyamines Regulate Strawberry Fruit Ripening by Absciscic Acid, Auxin, and Ethylene [J]. *Plant Physiol*, 2018, 177:339-351
- [9] Jia H, Wang Y, Sun M, et al. Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening [J]. *New Phytologist*, 2013, 198:453-465
- [10] Jia H F, Dong L, Sun J H, et al. Type 2C protein phosphatase ABI1 is a negative regulator of strawberry fruit ripening [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64:1677-1687
- [11] 李青云, 葛会波, 张广华, 等. 日光温室草莓果实生长发育过程中糖、酸和 V-C 变化动态的研究 [J]. *河北农业大学学报*, 2002, 25: 46-48
- [12] Given K, Venis M A, Grierson D. Hormonal regulation of ripening in the strawberry, a non-climacteric fruit [J]. *Plant*, 1988, 174:402-406
- [13] Manning K. Changes in gene expression during strawberry fruit ripening and their regulation by auxin [J]. *Planta*, 1994, 194: 62-68
- [14] Davies C, Boss P K. Treatment of Grape Berries, a nonclimacteric fruit with a synthetic auxin, retards ripening and alters the expression of developmentally regulated genes [J]. *Plant Physiology*, 1997, 115:1155-1161