

第三节 乙烯与果品蔬菜的成熟衰老

乙烯(ethylene)是影响呼吸作用的重要因素。通过抑制或促进乙烯的产生,可调节果蔬的成熟进程,影响贮藏寿命。因此,了解乙烯对果品蔬菜成熟衰老的影响、乙烯的生物合成过程及其调节机理,对于做好果蔬的贮运工作有重要的意义。

一、乙烯与果品蔬菜成熟衰老的关系

(一) 促进成熟: 乙烯是成熟激素,可诱导和促进跃变型果实成熟,主要的根据如下:

① 乙烯生成量增加与呼吸强度上升时间进程一致,通常出现在果实的完熟期间;

② 外源乙烯处理可诱导和加速果实成熟;

③ 通过抑制乙烯的生物合成(如使用乙烯合成抑制剂 AVG, AOA)或除去贮藏环境中的乙烯(如减压抽气、乙烯吸收剂等),能有效地延缓果蔬的成熟衰老;

④ 使用乙烯作用的拮抗物(如 Ag⁺, CO₂, 1-MCP)可以抑制果蔬的成熟。

有趣的是,虽然非跃变型果实成熟时没有呼吸跃变现象,但是用外源乙烯处理能提高呼吸强度,同时也能促进叶绿素破坏、组织软化、多糖水解等。所以,乙烯对非跃变型果实同样具有促进成熟、衰老的作用。

(二) 乙烯作用的机理

1. 提高细胞膜的透性:

乙烯在膜上与受体结合后,使细胞膜的透性增大,气体交换加强,并引起多种水解酶从细胞内大量外渗。在提高呼吸速率的基础上,引起了体内一系列生理生化反应的变化,这也是乙烯推动生理过程,促进果实成熟的基本原理之一。

2. 促进 RNA 和蛋白质的合成:

乙烯对 IAA 氧化酶、过氧化物酶、淀粉酶、纤维素酶、果胶酶、苯丙氨酸解氨酶等 20 多种酶都具有较强的激活作用。此外,乙烯还能通过对 RNA 的合成和转录的调节,促进纤维素酶、果胶酶、叶绿素酶等水解酶的合成。因而表现出很多特殊的生理效应。例如:很多果实成熟时果皮由绿色逐渐变黄,是由于释放的乙烯刺激了叶绿素酶的合成并提高活性,从而加速了叶绿素的分解而显现出类胡萝卜素特有颜色;苯丙氨酸解氨酶的作用使果实具有香味;纤维素酶、果胶酶和过氧化物酶的作用促进了离层的形成和胞壁的分解导致器官脱落;淀粉酶促使淀粉转化为可溶性糖,果实甜味增加;果胶酶、纤维酶促使细胞松散,果实由硬变软,最终使成熟的果实色、香、味俱全。

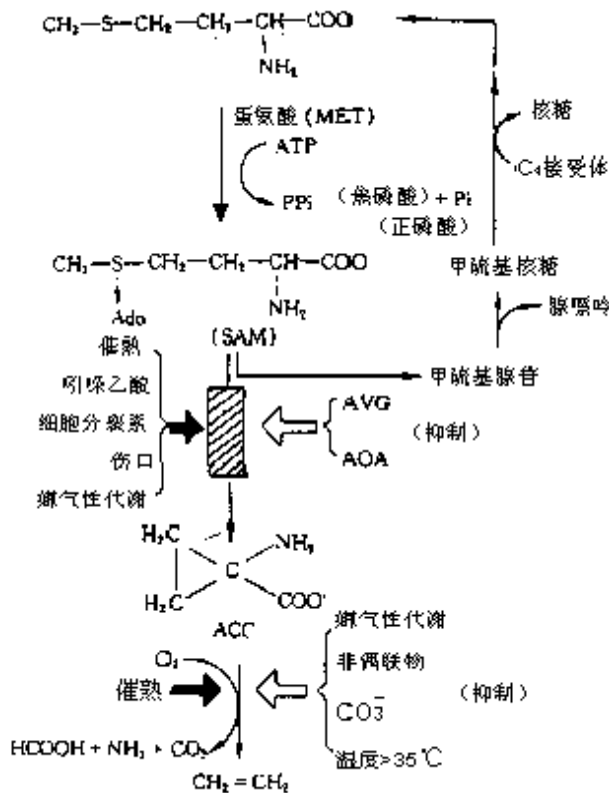
3. 乙烯受体与乙烯代谢。

乙烯可通过多方面的作用途径降低植物体内的生长素浓度,因而导致器官的衰老、脱落、生长受抑制等一系列生长发育的变化。现认为,乙烯对生长素水平的影响可能是:

(1) 抑制 IAA 的生物合成;(2) 阻碍了 IAA 的运输;(3) 增强 IAA 氧化酶、过氧化物酶的活性,加速了 IAA 的分解

二、乙烯的生物合成与调节

乙烯生物合成主要途径是:蛋氨酸(Met)——S-腺苷蛋氨酸(SAM)——1-氨基环丙烷-1-



羧酸 (ACC)——乙烯。Met 与 ATP 通过腺苷基转移酶催化形成 SAM，这并非限速步骤，体内 SAM 一直维持着一定水平。SAM——ACC 是乙烯合成的关键步骤，催化这个反应的酶是 ACC 合成酶，专一以 SAM 为底物，需磷酸吡哆醛为辅基，强烈受到磷酸吡哆醛酶类抑制剂氨基乙氧基乙烯基甘氨酸(AVG)和氨基氧乙酸(AOA)的抑制，该酶在组织中的浓度非常低，为总蛋白的 0.0001%，存在于细胞质中。果实成熟、受到伤害、吲哚乙酸和乙烯本身都能刺激 ACC 合成酶活性。最后一步是 ACC 在乙烯形成酶(EFE)的作用下，在有 O_2 的参与下形成乙烯，一般不成为限速步骤。EFE 是膜依赖的，其活性不仅需要膜的完整性，且需组织的完整性，组织细胞结构破坏(匀浆时)时合成停止。因此，跃变后的过熟果实细胞内虽然 ACC 大量积累，但由于组织结构瓦解，乙烯的生成降低了。多胺、低氧、解偶联剂(如氧化磷酸化解偶联剂二硝基苯酚 DNP)、自由基清除剂和某些金属离子 (特别是 Co^{2+})都能抑制 ACC 转化成乙烯。ACC 除了氧化生成乙烯外，另一个代谢途径是在丙二酰基转移酶的作用下与丙二酰基结合，生成无活性的末端产物丙二酰基—ACC(MACC)。此反应是在细胞质中进行的，MACC 生成后，转移并贮藏在液泡中。果实遭受胁迫时，因 ACC 增高而形成的 MACC 在胁迫消失后仍然积累在细胞中，成为一个反映胁迫程度和进程的指标。果实成熟过程中也有类似的 MACC 积累，成为成熟的指标。

1. 乙烯对乙烯生物合成的调节

乙烯对乙烯生物合成的作用具有二重性，既可自身催化，也可自我抑制。用少量的乙烯处理成熟的跃变型果实，可诱发内源乙烯的大量增加，提早呼吸跃变，乙烯的这种作用称为自身催化。乙烯自身催化作用的机理很复杂，也可能是间接过程。有人认为呼吸跃变前，果蔬中存在有成熟抑制物质，乙烯处理破坏了这种抑制物质，由此果实成熟，并导致了乙烯的大量增加。非跃变型果实施用乙烯后，虽然能促进呼吸，但不能增加内源乙烯的增加。

2. 逆境胁迫刺激乙烯的产生

逆境胁迫可刺激乙烯的产生。胁迫的因素包括机械损伤、高温、低温、病虫害、化学物质等。胁迫因子促进乙烯合成是由于提高了 ACC 合成酶活性。

3. Ca^{2+} 调节乙烯产生

采后用钙处理可降低果实的呼吸强度和减少乙烯的释放量，并延缓果实的软化。

4. 其它植物激素对乙烯合成的影响

脱落酸、生长素、赤霉素和细胞分裂素对乙烯的生物合成有一定的影响。许多研究结果表明果实成熟是几种激素平衡的结果。果实采后，GA、CTK、IAA 含量都高，组织抗性大，虽有 ABA 和乙烯，却不能诱发后熟，随着 GA、CTK、IAA 逐渐降低，ABA 和乙烯逐渐积累，组织抗性逐渐减小，ABA 或乙烯达到后熟的阈值，果实后熟启动。

四、贮藏运输实践中对乙烯以及成熟的控制

(一) 控制适当的采收成熟度；

跃变型果实中乙烯的生成有两个调节系统：系统 I 负责跃变前果实中低速率合成的基础乙烯，系统 II 负责成熟过程中跃变时乙烯自我催化大量生成，有些品种在短时间内系统 II 合成的乙烯可比系统 I 增加几个数量级。二个系统的合成都遵循蛋氨酸途径。不同成熟阶段的组织对乙烯作用的敏感性不同。跃变型果实在跃变发动之前乙烯发生速率很低，与之相应的 ACC 合成酶活性和 ACC 含量也很低。跃变发动时 ACC 大量上升与乙烯的大量产生一致，ACC 合成酶的合成或活化是果实成熟时乙烯大量增加的关键。当把外源 ACC 供给跃变前番茄组织时，乙烯产生仅增加几倍，从 1.5nmol/g 增加到 7.2nmol/g ，表明跃变前果实组织 EFE 活性很低，也是乙烯产生的一个限制因素。同时跃变前的果实对乙烯作用不敏感，系统 I 生成的低水平乙烯不足以诱导成熟；随果实发育，在基础乙烯不断作用下，组织对乙烯的敏感性不断上升，当组织对乙烯敏感性增加到能对内源乙烯(低水平的系统 I)作用起反应时，便启动了成熟和乙烯的自我催化(系统 II)，乙烯便大量生成，长期贮藏的产品一定要在此之前采收。采后的果实对外源乙烯的敏感程度也是如此，随成熟度的提高，对乙烯越来越敏感。非跃变果实乙烯生成速率相对较低，变化平稳，整个成熟过程只有系统 I 活动，缺乏系统 II，这类果实只能在树上成熟，采后呼吸一直下降，直到衰老死亡，所以应在充分成熟后采收。

(二) 防止机械损伤；贮藏前要严格去除有机机械伤、病虫害的果实，这类产品不但呼吸旺盛，传染病害，还由于其产生伤乙烯，会刺激成熟度低且完好果实很快成熟衰老，缩短贮藏期。干旱、淹水、温度等胁迫以及运输中的震动都会使产品形成伤乙烯。

(三) 避免不同种类果蔬的混放；

对于自身产生乙烯少的非跃变果实或其他蔬菜、花卉等产品，绝对不能与跃变型果实一起存放，以避免受到这些果实产生的乙烯的影响。同一种产品，特别对于跃变型果实，贮藏时要选择成熟度一致，以防止成熟度高的产品释放的乙烯刺激成熟度低的产品，加速后熟和衰老。

(四) 乙烯吸收剂的应用;

产品一旦产生少量乙烯, 会诱导 ACC 合成酶活性, 造成乙烯迅速合成, 因此, 贮藏中要及时排除已经生成的乙烯。采用高锰酸钾等做乙烯吸收剂, 方法简单, 价格低廉。一般采用氧化铝为载体以增加反应面积, 将它们放入饱和的高锰酸钾溶液中浸泡 15~20min, 自然晾干。

(五) 控制贮藏环境条件 (适当的低温; 降低 O₂ 浓度和提高 CO₂ 浓度);

乙烯合成的最后一步是需氧的, 低 O₂ 可抑制乙烯产生。提高环境中 CO₂ 浓度能抑制 ACC 向乙烯的转化和 ACC 的合成, CO₂ 还被认为是乙烯作用的竞争性抑制剂, 因此, 适宜的高 CO₂ 从抑制乙烯合成及乙烯的作用两方面都可推迟果实后熟。在贮藏中, 需创造适宜的温度、气体条件, 既要抑制乙烯的生成和作用, 也要使果实产生乙烯的能力得以保存, 才能使贮后的果实能正常后熟, 保持特有的品质和风味。

(六) 利用臭氧 (O₃) 和其他氧化剂;

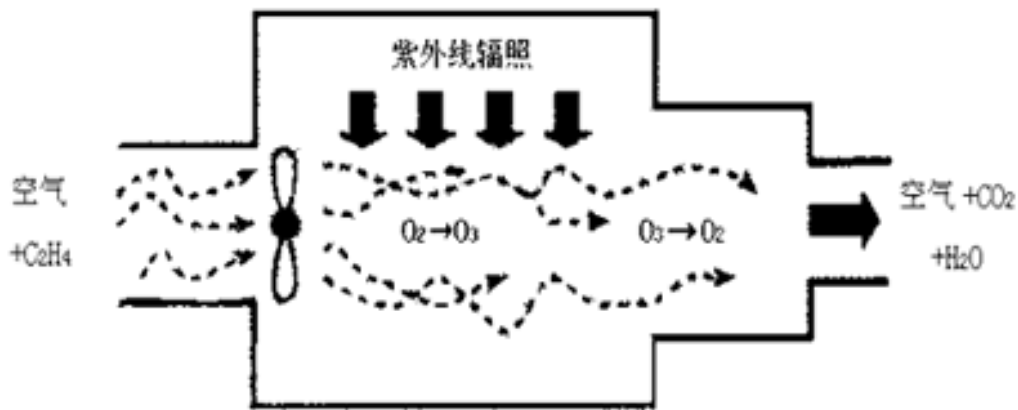


图 2-20 利用紫外线辐照产生臭氧去除乙烯的装置

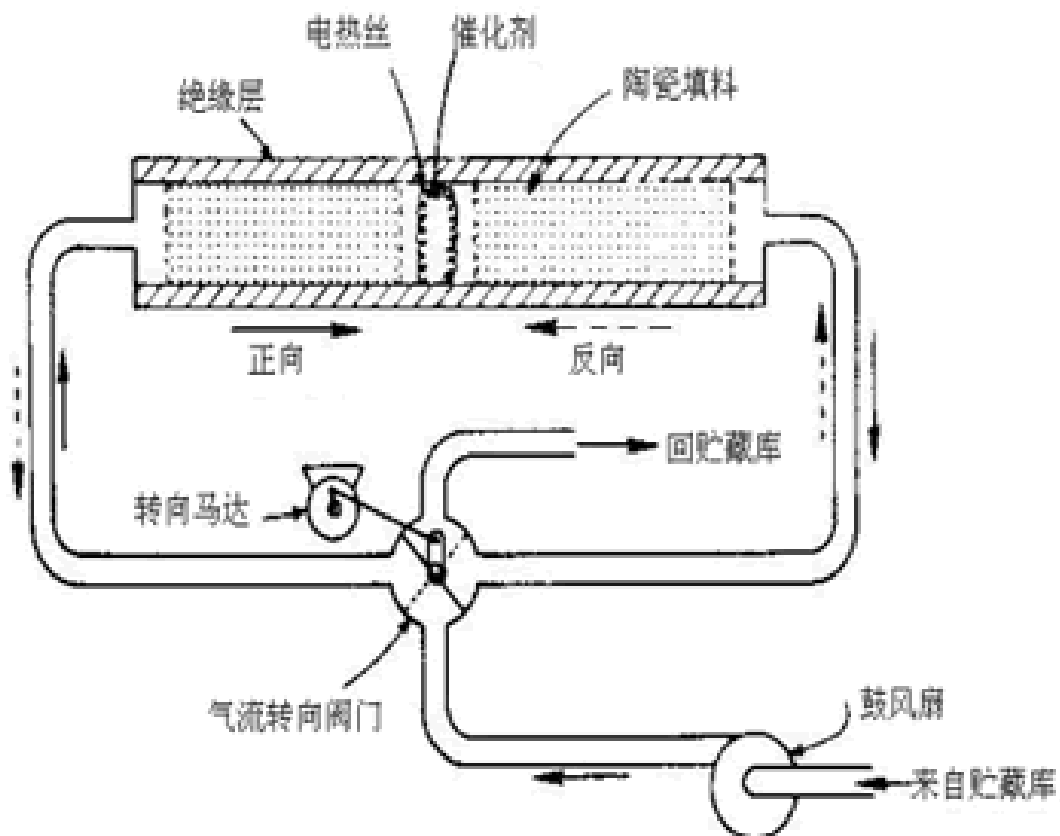


图 2-21 乙烯催化氧化装置示意图

(七) 使用乙烯受体抑制剂 1-MCP;

1-MCP 的化学名是 1-甲基环丙烯(1-Methylcyclopropene), 商品名 EthylBloc TM, 是一种环状烯烃类似物, 分子式 C_4H_6 , 分子量 54, 物理状态为气体, 在常温下稳定, 无不良气味, 无毒。

据研究, 1-MCP 的作用模式是结合乙烯受体, 从而抑制内源和外源乙烯的作用。

(八) 利用乙烯催熟剂促进果蔬成熟;

用乙烯进行催熟, 对调节果蔬的成熟期具有重要的作用。在商业上用乙烯催熟果蔬的方式有用乙烯气体和乙烯利(液体)。