

我国果蔬采后生理学进展

蒋跃明, 段学武

(中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 农业部果品产后处理重点实验室, 广州 510650)

摘要: 采后生理学始于 20 世纪 30 年代, 主要围绕鲜活果蔬的保存、运输和供给。进入 21 世纪, 随着基因组、转录组、代谢组、蛋白组等技术手段的快速发展与应用, 果蔬采后生理学发展迅速。近几年来, 我国科技工作者围绕学科发展前沿, 深入探讨果蔬采后成熟、衰老和品质保持的调控机理和贮藏环境对品质的生理应答机制, 取得了一系列重要研究成果, 包括 Met 氧化存在被 Met 亚磺还原酶 A 和 B 逆转, 提出了 *LcMsra1/B1* 下调表达导致 *LcCaM1* 氧化加速, 增强了 *LcNAC13* 和 *LcWRKY1* 的 DNA 结合活性, 从而激活或抑制荔枝(*Litchi chinensis*)果实采后衰老相关基因的表达; *MaMYB3* 通过直接抑制淀粉降解相关基因和 *MabHLH6* 对淀粉降解产生负作用, 从而延迟香蕉(*Musa acuminata*)果实成熟; 鉴定出直接调控柑橘(*Citrus reticulata*)果实的 α -和 β -支链类胡萝卜素转化的 R2R3-MYB 转录因子和参与桃(*Amygdalus persica*)果实香气形成的萜类合成酶编码基因 TPS 家族成员以及 WRKY 和 AP2/ERF 转录因子; *SIVPE3* 通过激活 *KTI4* 方式调节番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实抗病性机制。针对国际上学科发展方向与特点, 认为我国果蔬采后生理学紧跟国际发展前沿, 总体处于国际先进水平; 但存在学科大而不强、领军人才不足、有待提升等问题; 同时对未来发展需求、重点领域及优先发展方向做了展望。

关键词: 水果; 蔬菜; 采后; 生理; 进展

doi: 10.11926/jtsb.4090

Advances in Postharvest Physiology of Fruits and Vegetables in China

JIANG Yue-ming, DUAN Xue-wu

(Key Laboratory of Plant Resource Conservation and Sustainable Utilization, Key Laboratory of Post-Harvest Handling of Fruits of Ministry of Agriculture, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Postharvest physiology in the world begins approximately in the 1920s mainly for the supply of fresh fruits and vegetables concerning preservation and transportation. With the rapid development and efficient application of genomics, transcriptomes, metabolomes, proteomics and other technical means, postharvest research of fruits and vegetables has developed greatly in the 21st century. The major progresses include the presence of Met oxidation regulated by Met sulfoxide reductases A and B in relation to down-regulation of *LcMsra1/B1* leading to accelerated oxidation of *LcCaM1* and enhanced *LcNAC13* expression and DNA binding activity of *LcWRKY1* in litchi fruit, a negative effect of *MaMYB3* on starch degradation by directly inhibiting the starch degradation-related gene, *MabHLH6*, to delay the ripening of banana fruit, the identifications of α - and β -branched carotenoid-transformed R2R3-MYB transcription factor of citrus fruit and different members of the TPS family of steroid synthase-encoding genes, WRKY and AP2/ERF transcription factors involved in the aroma formation of peach fruit, and a vacuolar processing enzyme gene, *SIVPE3*, to regulate the resistance of tomato fruit to pathogens by activating the inhibitor of proteinase (*KTI4*). According to the SCI publications using postharvest as a key word in the recent years, it is suggested that the postharvest physiology in China is closely related to the development frontier and is generally recognized as the international level, with some problems such

收稿日期: 2019-05-08 接受日期: 2019-06-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770726)资助

作者简介: 蒋跃明(1963~), 博士, 研究员, 主要研究方向为园艺作物采后生物学与技术。E-mail: ymjiang@scbg.ac.cn

as a large discipline but lack of leading publications and scientists or talents. An emphasis on increased financial support, prior basic research, enhanced international cooperation, and improved research team in the discipline development is proposed.

Key words: Fruit; Vegetables; Postharvest; Physiology; Progress

水果、蔬菜(简称果蔬)采后生理学属于植物生理学的一个分支,围绕食品供给、品质与营养目标,是研究果蔬在贮运过程中物理、化学和生理特性的变化规律的一门应用基础性学科,涉及果蔬采后自身特有的成熟衰老生理、贮藏生理和包装、物流工程技术等内容;其中品质劣变、衰老机制、采期选择、采后贮藏、物流条件等都是采后生理学的研究范畴^[1]。目前,我国果蔬产量与产值已超过粮食,成为我国第一大农产品。据2017年统计,果树面积 $1.24 \times 10^{11} \text{ hm}^2$,产量 $1.58 \times 10^8 \text{ t}$,占全球总产量的20%;蔬菜常年种植面积 $2.05 \times 10^{11} \text{ hm}^2$,产量 $7.24 \times 10^8 \text{ t}$,产值达1.2万亿元;果蔬种植面积和产量均居世界首位。然而,因采后处理或者贮藏物流不当,采后平均损失率约15%~20%,造成鲜活果蔬采后大量损耗,严重影响了商品价值和经济收入。因此,果蔬采后生理学研究不断深入,无论是对学科理论的发展,还是采后保鲜新策略提出,均具有重要意义。

1 发展历史回顾

果蔬采后生理学作为保持鲜活果蔬品质、延长贮藏期、减损增值的学科,其基础研究推动了果蔬贮藏保鲜学科的发展。果蔬采后生理的基础研究大约始于20世纪30年代,主要围绕鲜活果蔬供应,重点是保存和运输。随着乙烯的发现,作为植物激素,乙烯生理作用贯穿于整个植物生命周期,可以调控植物生长发育,促进其成熟、衰老和脱落,包括乙烯引发的果蔬后熟和衰老在相当一段时间围绕乙烯对品质调控研究为核心,重点是乙烯生物合成途径与调控。由于环境因素(温度、湿度、光、气体成分等)影响到鲜活果蔬品质,这方面的研究也一直是采后生物学基础研究的重点,并作为气调技术发展的重要理论依据。进入80年代后,随着分子生物学发展,相关研究开始转向品质调控相关基因的克隆及功能解析;到21世纪,随着基因组、转录组、代谢组、蛋白组等技术手段的快速发展与应用,果蔬采后研究进入了功能基因发掘和调控网络解析^[2]。

我国果蔬采后生理研究起步较晚,最早可追溯到1952年全国高校院系调整,园艺系中开始增设“果蔬贮藏加工学”课程,以保鲜技术研发应用为引导,侧重于简单生理指标分析,后来延伸到品质保持、营养相关组分鉴定以及代谢相关酶活性分析;到90年代开展果蔬采后成熟、衰老的分子生物学机制研究;同时研发出一批适合我国国情的果蔬贮藏保鲜技术,并加以推广应用^[3]。其中,黄邦彦于1990年出版了《果蔬采后生理与贮藏保鲜》著作,中国科学院华南植物研究所陈绵达等的“荔枝冷冻保鲜及果皮防褐的研究”于1978年获得全国科学大会奖;进入21世纪后,华南农业大学陈维信、浙江工商大学励建荣、中国科学院植物研究所田世平和浙江大学陈昆松作为项目第一完成人先后在果蔬贮藏保鲜领域获得国家科技成果奖励。

2 国内外学科发展现状、动态和进展

果蔬采后生理学作为一门基础与产业紧密结合的学科,世界各国特别是发达国家均投入多元和稳定支持机制,促进果蔬采后生理学的迅速发展。随着现代分子生物学技术应用,借鉴模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的研究,从分子生物学、基因组学、蛋白质组学和细胞生物学等方面揭示了果蔬采后成熟衰老和品质保持的调控机理,深入探讨贮藏环境对果蔬品质的生理应答机制,推动学科发展和支撑技术进步。近几年来果蔬采后生理研究主要进展体现在以下几个方面。

2.1 研究不断深入,促进新认知

2.1.1 成熟衰老

重新评价了番茄果实 *rin* 突变体完全不能成熟的观点 先前研究结果一直认为 *rin* 作为一种主要调节因子,对诱导果实成熟至关重要;但通过CRISPR/Cas9介导的 *rin* 敲除突变试验,证明 *rin* 并不是果实开始成熟所必需的,应重新考虑已将 *rin* 描述为诱导果实成熟所必不可少的模型^[4]。

促进对乙烯调控果实成熟衰老作用机制的认识

确定长非编码 RNA *lncRNA1459* 在番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 果实成熟中的作用, 包括乙烯产生和番茄红素积累在 *lncRNA1459* 突变体中受到抑制, 相关基因表达明显下调^[5]。Cai 等报道了植物质膜相关蛋白(SIREM1)能与乙烯生物合成蛋白 SAM1、ACO1 和 ACS2 相互作用, 作为果实成熟的正调节因子, 这为理解果实成熟的分子调控网络提供了新的线索^[6]。Deng 等报道了 EIL1 具有调控乙烯信号传导和响应的作用, 促进 SIEBF3 通过 SIEIL 对番茄果实进行成熟调控^[7]。通过基因突变手段, 确定 ETHQV6.3 参与跃变型甜瓜 (*Cucumis melo*) 果实成熟, 并且由 NAC 结构域转录因子编码^[8]。

Met 亚砷还原酶在果实衰老中的作用

Met 氧化存在被 Met 亚砷还原酶(Msr) A 和 B 逆转, 提出了 *LcMsrA1/B1* 下调表达导致 LcCaM1 氧化加速, 增强了 LcNAC13 和 LcWRKY1 的 DNA 结合活性, 从而激活或抑制荔枝 (*Litchi chinensis*) 果实采后衰老相关基因的表达^[9]。

揭示了果实成熟的生物学基础

在 fruit-ENCODE 国际合作项目中, 建立了 3 种调节果实成熟的正反馈环, 即 MADS 型、NAC 型和双环型, 作为呼吸跃变型果实进化的关键模式, 并且发现番茄和香蕉 (*Musa acuminata*) 果实能通过表观遗传修饰作用调控成熟^[10]。

番茄果实采后呼吸跃变模型

提出呼吸途径化学计量模型, 包括交替氧化酶和解偶联蛋白等生理指标, 为精准控制果实呼吸代谢进程和保鲜新技术研发提供了理论指导^[11]。

2.1.2 品质调控

糖代谢调控

果实中糖含量是评价果实味道的主要因素。Shammai 等^[12]的研究表明, 番茄中 *Fgr* 基因在 SWEET 转运蛋白上发挥重要作用, 其上调改变了番茄果肉中的糖积累模式; 而不可食用的野生种番茄则通过糖转运机制减少了果实中的糖积累。

淀粉降解转录调控

MaMYB3 通过直接抑制淀粉降解相关基因 (*MabHLH6*) 对淀粉降解产生负面影响, 从而延迟香蕉采后果实成熟^[13]。转录组分析确定了调节猕猴桃 (*Actinidia chinensis*) 中淀粉降解的锌指蛋白, 其中 AdDof3 与 AdBAM3L 启动子相互作用, 调控淀粉降解^[14]。

香气品质调控

Yauk 等^[15]认为, 苹果 (*Malus*

pumila) 醇酰基转移酶 1 (MdAAT1) 参与了挥发性酯和对羟基肉桂基乙酸酯的形成, 由苯基丙烯作为底物; 而成熟草莓 (*Fragaria × ananassa*) 和番茄的醇酰基转移酶也能促进对羟基肉桂酸乙酯形成, 进而影响到果实挥发性酯含量。在猕猴桃果实中, MYB 转录因子中的 MYB7 通过代谢途径基因的转录激活, 调节类胡萝卜素形成和叶绿素降解^[16]。Zhu 等^[17]鉴定出直接调节柑橘 (*Citrus reticulata*) 果实的 α -和 β -支链类胡萝卜素转化的 R2R3-MYB 转录因子 (CrMYB68)。另外, Liu 等^[18]比较了不同波段的 UV-A、UV-B 和 UV-C 以及 UV 组合对于桃 (*Amygdalus persica*) 果实香气物质的影响, 表明果实受到 UV-B 辐射胁迫时, 果实组织迅速积累抗性相关的 α -法尼烯; 同时显著抑制果实香气形成相关的芳樟醇含量, 并鉴别出了参与上述物质生物合成的萜类合成酶编码基因 *TPS* 家族成员以及 WRKY 和 AP2/ERF 等转录因子。

2.1.3 采后抗病性

对液泡加工酶的编码基因 (*SIVPE3*) 在番茄果实成熟中的功能研究表明, 该基因沉默后, 番茄果实成熟期明显推迟, 并对病原菌更加敏感; 进一步研究表明, *SIVPE3* 影响到果实中多个参与果实成熟和抗病反应的蛋白质, 其中蛋白酶抑制子 *KTI4* 与 *SIVPE3* 发生相互作用, *SIVPE3* 能够直接加工 *KTI4*, 而 *KTI4* 沉默后果实抗病性显著降低, 说明 *SIVPE3* 可能通过激活 *KTI4* 方式调节果实抗病性^[19]。这为解析果实抗病反应的转录后调控机制提供了理论依据。

2.2 促进采后技术发展

采后生理学基础理论推动了保持果蔬品质、优化贮藏物流的保鲜技术发展。最近一些研究表明, H_2S 和 H_2 具有信号转导作用, 能减缓果蔬采后代谢过程, 显示出作为采后处理技术的发展前景^[20]。针对 1-甲基环丙烯 (1-MCP) 的生理作用, 对不同种类果蔬、处理浓度、温度、时间和包装形式影响采后品质特性开展了大量研究工作, 现普遍应用于苹果、杏 (*Armeniaca vulgaris*)、鳄梨 (*Persea americana*)、香蕉、葡萄 (*Vitis vinifera*)、柚子 (*Citrus maxima*)、柠檬 (*C. limon*)、橙 (*Citrus × aurantium*)、猕猴桃、芒果 (*Mangifera indica*)、香木瓜 (*Chaenomeles sinensis*)、桃、梨 (*Pyrus × michauxii*)、菠萝 (*Ananas comosus*)、草莓等水果以及朝鲜蓟 (*Cynara scolymus*)、豆类、

椰菜(*Brassica oleracea*)、胡萝卜(*Daucus carota*)、红辣椒(*Capsicum annuum*)、甜玉米(*Zea mays*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、叶用莴苣(*Lactuca sativa*)、蘑菇(*Agaricus bisporus*)、番茄、洋葱(*Allium cepa*)等蔬菜的贮藏物流保鲜。此外,随着果蔬产品贸易流通和技术壁垒增加,各国在总结非化学采后处理对果蔬生理和品质影响的研究基础上,加强了技术集成和优化,包括热蒸汽、近冰点温度、光照、UV-C照射、辐照、射频和微波等处理,保障产品安全,防治害虫;同时改善产品品质^[21-23]。

2.3 功能基因的发掘

包括中国在内多个国家公布了番茄、宽皮柑橘、香蕉、苹果、猕猴桃、黄瓜等一系列园艺作物基因组测序。基因组学研究帮助鉴定了果蔬采后一系列功能基因(例如上述提到的部分基因),加快了解析果蔬采后成熟衰老和品质形成的生物学机制的步伐;同时为果蔬保鲜新技术研发和新品种培育提供了理论基础^[24-26]。

2.4 分子生物学技术应用

果蔬采后生理学发展离不开现代分子生物学技术。近几年来,采后生理研究已广泛应用CRISPR/Cas9基因编辑和RNAi介导的基因沉默技术。例如,通过操纵编码果胶酸裂合酶的基因,开发出一种控制番茄软化的有效方法,即使用RNAi下调表达果胶酸裂合酶基因,增加了果实硬度但不影响其它农艺性状^[27]。*SIFSR*基因也是控制番茄果实保质期的另一潜在的生物技术手段^[28]。另外,建立了开放RNA测序数据库,供科技工作者交流使用,并通过国际间合作研究,取得了重要研究成果^[29-31]。

此外,我国在“973”计划、“863”计划、支撑计划、重点研发项目和国家自然科学基金等一系列项目支持下,这一学科也取得了重要进展。例如,系统研究了生长素、脱落酸、乙烯、水杨酸、赤霉素和油菜素内酯(BR)等植物激素互作对番茄和草莓果实采后衰老的影响,筛选出一批新的激素调控因子;确定了一批新的激素调控因子的功能和作用机制,并解析了脱落酸-乙烯互作、生长素-乙烯互作、生长素、脱落酸-油菜素内酯的互作调控网络,明确了BR信号通路的BSK1、CDG1和BSU1磷酸化、BIN2和BZR1去磷酸化、乙烯信号通路的ETR4、CTR2、EIN2去磷酸化,以及ABA信号途径CPK、

SnRK2和bZIP蛋白的磷酸化对成熟过程的影响;系统研究了荔枝果实采后衰老的能量特征、交替途径运行水平和能量转运、耗散和调控基因家族功能及其转录调控特性,提出能量产生、耗散和转运失调导致荔枝果实组织能量亏缺的可能作用机制;解析了荔枝果实采后在常温和低温条件下不同的衰老信号传导途径和机制,进而提出不同贮藏保鲜策略。

3 与国外同类学科比较分析

果蔬采后生理学研究呈现出“研究趋于系统深入,学科交叉不断拓展,研究手段不断提高,关键性问题有所突破,技术难点相对突出”等特点。目前,果蔬采后生理学研究已广泛应用组学技术(蛋白质组、基因组、转录组、代谢组等),从分子水平、基因水平、蛋白水平上系统研究成熟衰老机制及其调控途径;同时,加强方法、技术和理论的交叉,利用多学科手段开展深入研究,已成为该学科的一个鲜明特点。

我国果蔬采后生理学发展迅速,紧跟国际发展前沿,总体处于国际先进水平,部分达到领先水平。在Web of Science核心合集上以“postharvest”为主题检索,从2017到2019年2月共发表2472篇SCI收录文章,其中我国578篇(占比23.382%),比第二名美国399篇(占比16.141%)多179篇,说明我国在发表SCI收录文章方面处于领跑地位,主要体现在我国特色果蔬(荔枝、龙眼、菜心等)采后理论研究和保鲜技术优化集成及大规模应用;但由于我国在分子生物学,特别是基因组学研究较晚,发表在Nature、Science、Cell三大期刊上果蔬采后生理学相关的研究论文基本没有,大多数基础理论研究和技术创新整体处于并跑位置,个别处于跟踪状态。具体来讲,在三个方面还存在着差距。

3.1 学科大而不强,优势有待提升

我国果蔬种类繁多,并且特色品种也多,研究投入面较广,研究力量不够集中,围绕成熟衰老生理、贮藏生理、品质劣变等研究还不够深入,研究成果未能实现大的突破,难以在Nature、Science、Cell上发表原创性强的研究文章。

3.2 常规性技术多,突破性技术少

果蔬采后生理学围绕食品供给、品质与营养

目标,与贮藏物流密切相关的一门应用基础性学科。采后生理学基础研究突破带动了果蔬贮藏物流保鲜技术进步,例如冷藏、气调、热处理、乙烯、2,4-D、1-MCP 等处理技术,显著减少了果蔬采后损耗。我国在这一些重要技术研发上属于跟踪状态。

3.3 学科领军人才相对不足,国际影响力有待提升

近年来,我国通过重点培养和国外引进,构建了一支果蔬采后生理学人才队伍。虽人数不少,但学科领军人才相对缺乏,学科人才队伍梯度也不尽合理,主要表现在年轻研究人员多,研究水平和经验不足,需要加快人才培养和引进,搭建好研究团队整体梯度,培养出一批在国际上知名、能真正引领果蔬采后生理学发展的领军人才。

4 展望和对策

基于学科近百年发展历史的剖析,果蔬采后生理学应着力提质增效的源头理论创新和实践技术应用,围绕采后衰老、性状、品质的调控机制;同时加强基础理论成果和实际应用相对接,争取获得具有重大影响力的创新性成果。

4.1 揭示果蔬采后衰老的生物学基础及其调控机制,完善采后衰老学的基本理论

全面系统地揭示启动果蔬采后衰老程序的内外因素,明确维持品质关键步骤和关键调控因子,解析果蔬采后衰老复杂网络及交互作用,为降低采后损失、延长贮藏期提供新思路和新技术,进而支撑果蔬产业的发展。

4.2 果蔬色泽品质调控机制研究

我国果蔬采后色泽品质研究取得了重要进展,逐渐从跟踪性研究转向部分引领性研究,如柑橘、荔枝等引领发展,包括了色泽形成与调控核心的基因/蛋白/表观遗传学机制、环境因子对苹果色泽品质的调控机制、杨梅(*Myrica rubra*)和枇杷(*Eriobotrya japonica*)色泽调控等。未来重点任务,一方面利用我国丰富的突变体色泽资源,结合基因组和遗传学手段,鉴定各种色泽变异类型的调控因子;另一方面从调控水平(组学、转录因子、small RNA 和表观遗传等)鉴定关键调控因子,并系统解析调控

途径及其对环境的响应机制。

4.3 鲜切果蔬品质的维持和调控

鲜切果蔬将成为采后研究领域的重要方向之一。未来主要任务包括:阐明鲜切果蔬品质劣变的关键因素,创伤信号物质的形成与作用、营养相关代谢途径及生理应答、贮藏物流过程中的营养物质相关代谢、对复合环境因素应答代谢以及典型贮藏环境对品质调控的模式等角度进行研究,多方位揭示品质劣变与调控规律和分子与生理机制。

4.4 加强果蔬采后生理学相关技术研发与应用

考虑到我国果蔬生产的实际情况和经济效益,需要进一步加强果蔬保鲜技术研发与应用。随着现代生物技术的迅速发展,例如利用遗传工程技术选择培育对乙烯敏感性低的果蔬新品种,保障采后品质和贮藏寿命。

4.5 关注贮藏装备、设备等配套硬件建设

果蔬采后仍然是活的生命体,进行着一系列生理活动。其中,呼吸作用是主要的生理代谢活动,加速细胞内贮藏物质氧化分解,导致贮存物质消耗、品质下降。由于每一种果蔬产品都有最佳贮藏温度和环境条件;因此,加强贮藏装备、设备等配套硬件建设,从整体上研究果蔬采后代谢规律和品质调控机制,实现精准贮藏与物流保鲜。

此外,果蔬采后生理学始终是一门基础研究与产业紧密相结合的学科,需要不断根据产业需求丰富科学内涵,设计果蔬采后生理学基础科学问题,为产业发展提供理论和技术支撑。考虑果蔬采后生理学发展趋势:“学科交叉不断深入,研究手段越来越先进,分工越来越细,合作越来越密”。一些果蔬基因测序都是多国合作完成,未来果蔬采后成熟衰老的相关功能基因研究也需要加强国际合作;与此同时,进一步加强人才培养和引进,全面提升我国果蔬采后生理学研究水平,凝聚和造就一批在国际上具有重要影响的学科带头人和学术骨干。

参考文献

- [1] YANG X Q, SI W, LI X P, et al. Basic research status of food storage and preservation in China: Based on the analysis of applied and approved NSFC-funded projects [J]. J Chin Inst Food Sci Technol, 2016, 16(3): 1-12. doi: 10.16429/j.1009-7848.2016.03.001.

- 杨新泉, 司伟, 李学鹏, 等. 我国食品贮藏与保鲜领域基础研究发展状况——基于2010–2015年度国家自然科学基金申请和资助情况分析 [J]. 中国食品学报, 2016, 16(3): 1–12. doi: 10.16429/j.1009–7848.2016.03.001.
- [2] LI L, BAN Z, LIMWACHIRANON J, et al. Proteomic studies on fruit ripening and senescence [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2017, 36(2): 116–127. doi: 10.1080/07352689.2017.1355173.
- [3] China Association of Agricultural Science Societies Societies. Report on Advances in Basic Agronomy [M]. Beijing: China Science and Technology Press, 2018: 133–141.
- 中国农学会. 农学学科发展报告——2016–2017(基础农学) [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2018: 133–141.
- [4] ITO Y, NISHIZAWA-YOKOI A, ENDO M, et al. Re-evaluation of the *rin* mutation and the role of RIN in the induction of tomato ripening [J]. *Nat Plants*, 2017, 3(11): 866–874. doi: 10.1038/s41477-017-0041-5.
- [5] LI R, FU D Q, ZHU B Z, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *IncRNA1459* alters tomato fruit ripening [J]. *Plant J*, 2018, 94(3): 513–524. doi: 10.1111/tpj.13872.
- [6] CAI J H, QIN G Z, CHEN T, et al. The mode of action of remorin1 in regulating fruit ripening at transcriptional and post-transcriptional levels [J]. *New Phytol*, 2018, 219(4): 1406–1420. doi: 10.1111/nph.15264.
- [7] DENG H, PIRRELLO J, CHEN Y, et al. A novel tomato F-box protein, SIEBF3, is involved in tuning ethylene signaling during plant development and climacteric fruit ripening [J]. *Plant J*, 2018, 95(4): 648–658. doi: 10.1111/tpj.13976.
- [8] R Ó S P, ARGYRIS J, VEGAS J, et al. *ETHQV6.3* is involved in melon climacteric fruit ripening and is encoded by a NAC domain transcription factor [J]. *Plant J*, 2017, 91(4): 671–683. doi: 10.1111/tpj.13596.
- [9] JIANG G X, XIAO L, YAN H L, et al. Redox regulation of methionine in calmodulin affects the activity levels of senescence-related transcription factors in litchi [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2017, 1861(5): 1140–1151. doi: 10.1016/j.bbagen.2017.02.004.
- [10] LÜ P T, YU S, ZHU N, et al. Genome encode analyses reveal the basis of convergent evolution of fleshy fruit ripening [J]. *Nat Plants*, 2018, 4(10): 784–791. doi: 10.1038/s41477-018-0249-z.
- [11] COLOMBIÉ S, BEAUVOIT B, NAZARET C, et al. Respiration climacteric in tomato fruits elucidated by constraint-based modelling [J]. *New Phytol*, 2017, 213(4): 1726–1739. doi: 10.1111/nph.14301.
- [12] SHAMMAI A, PETREIKOV M, YESELSON Y, et al. Natural genetic variation for expression of a SWEET transporter among wild species of *Solanum lycopersicum* (tomato) determines the hexose composition of ripening tomato fruit [J]. *Plant J*, 2018, 96(2): 343–357. doi: 10.1111/tpj.14035.
- [13] FAN Z Q, BA L J, SHAN W, et al. A banana R2R3-MYB transcription factor MaMYB3 is involved in fruit ripening through modulation of starch degradation by repressing starch degradation-related genes and *MabHLH6* [J]. *Plant J*, 2018, 96(6): 1191–1205. doi: 10.1111/tpj.14099.
- [14] ZHANG A D, WANG W Q, TONG Y, et al. Transcriptome analysis identifies a zinc finger protein regulating starch degradation in kiwifruit [J]. *Plant Physiol*, 2018, 178(2): 850–863. doi: 10.1104/pp.18.00427.
- [15] YAU K Y K, SOULEYRE E J F, MATICH A J, et al. *Alcohol acyl transferase 1* links two distinct volatile pathways that produce esters and phenylpropenes in apple fruit [J]. *Plant J*, 2017, 91(2): 292–305. doi: 10.1111/tpj.13564.
- [16] AMPOMAH-DWAMENA C, THRIMAWITHANA A H, DEJNOPRAT S, et al. A kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) R2R3-MYB transcription factor modulates chlorophyll and carotenoid accumulation [J]. *New Phytol*, 2019, 221(1): 309–325. doi: 10.1111/nph.15362.
- [17] ZHU F, LUO T, LIU C Y, et al. An R2R3-MYB transcription factor represses the transformation of α - and β -branch carotenoids by negatively regulating expression of *CrBCH2* and *CrNCED5* in flavedo of *Citrus reticulata* [J]. *New Phytol*, 2017, 216(1): 178–192. doi: 10.1111/nph.14684.
- [18] LIU H R, CAO X M, LIU X H, et al. UV-B irradiation differentially regulates terpene synthases and terpene content of peach [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(10): 2261–2275. doi: 10.1111/pce.13029.
- [19] WANG W H, CAI J H, WANG P W, et al. Post-transcriptional regulation of fruit ripening and disease resistance in tomato by the vacuolar protease SIVPE3 [J]. *Genome Biol*, 2017, 18: 47. doi: 10.1186/s13059-017-1178-2.
- [20] ALI S, NAWAZ A, EJAZ S, et al. Effects of hydrogen sulfide on postharvest physiology of fruits and vegetables: An overview [J]. *Sci Hort*, 2019, 243: 290–299. doi: 10.1016/j.scienta.2018.08.037.
- [21] de LIMA C P F, MANSFIELD E R, POOGODA S R. International market access for Australian tablegrapes through cold treatment of fruit flies with a review of methods, models and data for fresh fruit disinfection [J]. *Aust J Grape Wine Res*, 2017, 23(3): 306–317. doi: 10.1111/ajgw.12284.
- [22] ILIĆ Z S, FALLIK E. Light quality manipulation improves vegetable quality at harvest and postharvest: A review [J]. *Environ Exp Bot*, 2017, 139: 79–90. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.04.006.
- [23] MACANA R J, BAIK O D. Disinfestation of insect pests in stored agricultural materials using microwave and radio frequency heating: A

- review [J]. *Food Rev Int*, 2018, 34(5): 483–510. doi: 10.1080/87559129.2017.1359840.
- [24] BELL L, WAGSTAFF C. Enhancement of glucosinolate and isothiocyanate profiles in brassicaceae crops: Addressing challenges in breeding for cultivation, storage, and consumer-related traits [J]. *J Agric Food Chem*, 2017, 65(43): 9379–9403. doi: 10.1021/acs.jafc.7b03628.
- [25] GROBKINSKY D K, SYAIFULLAH S J, ROITSCH T. Integration of multi-omics techniques and physiological phenotyping within a holistic phenomics approach to study senescence in model and crop plants [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(4): 825–844. doi: 10.1093/jxb/erx333.
- [26] PETTIT J, BRES C, MAUXION J P, et al. Breeding for cuticle-associated traits in crop species: traits, targets, and strategies [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(19): 5369–5387. doi: 10.1093/jxb/erx341.
- [27] WANG D D, SAMSULRIZAL N H, YAN C, et al. Characterization of CRISPR mutants targeting genes modulating pectin degradation in ripening tomato [J]. *Plant Physiol*, 2019, 179: 544–557. doi: 10.1104/pp.18.01187.
- [28] ZHANG L, ZHU M, REN L, et al. The *SIFSR* gene controls fruit shelf-life in tomato [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(12): 2897–2909. doi: 10.1093/jxb/ery116.
- [29] RODRÍGUEZ-LEAL D, LEMMON Z H, MAN J, et al. Engineering quantitative trait variation for crop improvement by genome editing [J]. *Cell*, 2017, 171(2): 470–480.e8. doi: 10.1016/j.cell.2017.08.030.
- [30] SCOSSA F, FERNIE A R. How fruit ripening is ENCODEd [J]. *Nat Plants*, 2018, 4(10): 744–745. doi: 10.1038/s41477-018-0272-0.
- [31] WILSON M C, MUTKA A M, HUMMEL A W, et al. Gene expression atlas for the food security crop cassava [J]. *New Phytol*, 2017, 213(4): 1632–1641. doi: 10.1111/nph.14443.