

橄榄果实发育过程中细胞壁物质和相关酶活性变化

邱志浩, 陈晶英, 彭远琴, 李水祥, 吴世涛, 余文琴*

(福建农林大学园艺学院, 福州 350002)

摘要: 为了解橄榄(*Canarium album*)果实质地差异形成的原因, 以鲜食型橄榄‘清榄 1 号’和加工型橄榄‘长营’为材料, 对果实发育过程中细胞壁物质含量和相关酶活性进行了测定。结果表明, 随着橄榄果实的成熟, ‘清榄 1 号’较‘长营’维持较高的果胶甲酯酶(PME)活性, 促进了果胶的水解, 离子型果胶(ISP)含量较高而共价型果胶(CSP)含量较低。2 个橄榄品种纤维素含量均较高, ‘清榄 1 号’果实的半纤维素含量低于‘长营’。‘清榄 1 号’木质素含量低于‘长营’, 较高的苯丙氨酸解氨酶(PAL)和过氧化物酶(POD)活性促进了木质素含量的增加。因此, ISP、CSP、半纤维素和木质素含量的不同可能是 2 个橄榄品种果实质地差异形成的原因。

关键词: 橄榄; 果实; 发育; 细胞壁物质; 酶; 木质素

doi: 10.11926/jtsb.4028

Changes in Cell Wall Components and Related Enzyme Activities of *Canarium album* during Fruit Development Stage

QIU Zhi-hao, CHEN Jin-ying, PENG Yuan-qin, LI Shui-xiang, WU Shi-tao, SHE Wen-qi*

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: In order to understand the reasons for the differences in fruit texture of *Canarium album*, the content of cell wall components and related enzyme activities in the fresh ‘Qinglan 1’ and the processed ‘Changying’ were studied during fruit development. The results showed that with the ripening of fruits, PME activity in ‘Qinglan 1’ was higher than that in ‘Changying’, which promoted the degradation of pectin, and the ISP content was high as well as CSP content was low. The content of cellulose in both cultivars was high, and hemicellulose content of ‘Qinglan 1’ was lower than that of ‘Changying’. The lignin content of ‘Qinglan 1’ was lower than that of ‘Changying’, and the higher PAL and POD activities could promote the increment of lignin content. Therefore, the differences of ISP, CSP, hemicellulose and lignin contents might be the reason of fruit texture differences between ‘Qinglan 1’ and ‘Changying’.

Key words: *Canarium album*; Fruit; Development; Cell wall component; Enzyme; Lignin

橄榄(*Canarium album*)是福建省名优特色水果, 果实营养丰富, 风味独特。我国橄榄品种众多, 但橄榄中绝大部分品种果实肉质粗硬、纤维多、口味苦涩等, 导致其食用品质下降只能用于加工^[1]。

近年来选育的鲜食型橄榄果实具有肉质细嫩、香脆、回甘、化渣等良好性状, 倍受消费者的喜爱, 并且鲜食型橄榄品种和普通品种相比价格高出 5~8 倍, 具有良好的经济效益。橄榄鲜食品质优良的评

收稿日期: 2018-12-04 接受日期: 2019-02-27

基金项目: 福建省科技重大专项子专题(2013NZ0002-1C); 福建省种业创新与产业化工程福建省农业生物资源保存中心项目([2015]101 号 10); 福建农林大学科技创新专项基金(KFA17606A)资助

This work was supported by the Major Subject of Science and Technology in Fujian Province (Grant No. 2013NZ0002-1C), the Project for the Fujian Province Seed Industry Innovation and Industrialization, Fujian Province Agricultural Bioresource Conservation Center (Grant No. [2015] 101-10), the Project for the Science and Technology Innovation Special Fund of Fujian Agriculture and Forestry University (Grant No. KFA17606A).

作者简介: 邱志浩(1993~), 女, 硕士研究生, 主要从事园艺植物生理学研究。E-mail: 1148749840@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: Wenqinshe@163.com.

判依据主要是果实的风味和质地^[2], 目前对于橄榄果实品质的研究多集中于风味的形成^[3], 而对于橄榄果实质地的形成鲜见报道。果实质地变化从果实发育期就已经开始, 并且随着果实的成熟发生显著变化, 而果实发育过程中质地发生变化的主要原因是细胞壁结构的变化^[4]。目前研究认为细胞壁结构改变是因为其组成成分发生变化, 从而引起果实质地的变化, 这一过程需要多种细胞壁相关酶的参与和协同调控。因此研究橄榄果实发育过程中细胞壁物质及相关酶活性变化规律, 对探讨橄榄果实品质差异具有重要的指导意义。

细胞壁主要由纤维素、半纤维素和果胶质等结构多糖和木质素等构成, 不同组织细胞壁组分的相对含量有显著差异。同时, 果实发育过程中细胞壁物质发生变化, 涉及多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase, PG)、果胶甲酯酶(pectinesterase, PME)和羧甲基纤维素酶(carboxymethylcellulase, Cx)等酶类^[5]。高婧斐等^[6]对清见杂柑的研究表明, 较高含量的水溶性果胶(water pectin, WSP)和低含量的木质素、纤维素、半纤维素是形成清见果实质地差异的物质基础。杨爱珍^[7]的研究表明, 桃(*Amygdalus persica*)内果皮在整个发育过程中木质素含量呈上升趋势, 且在其快速上升期的过氧化物酶(peroxidase, POD)活性也上升, PAL 活性则降低。相对于其他物种, 有关橄榄果实发育成熟过程中细胞壁物质和相关酶活性变化的研究较少。‘清榄 1 号’为‘长营’橄榄芽变品种, 其母株‘长营’涩味重, 果肉粗硬, 多用于加工; ‘清榄 1 号’味清甜, 果肉细嫩, 鲜食上等。‘清榄 1 号’与‘长营’橄榄风味质地差别较大, 是研究橄榄果实品质差异的理想材料^[8]。本研究以鲜食型橄榄‘清榄 1 号’和加工型橄榄‘长营’为材料, 对果实发育过程中细胞壁物质及相关酶活性进行测定, 探讨在果实发育过程中与果实质地形成相关物质的变化规律, 以期找出形成果实质地差异的关键因素, 为深入研究橄榄果实质地形成机理和品质改良提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为鲜食型橄榄(*Canarium album*)‘清榄 1 号’(‘Qinglan 1’)和加工型橄榄‘长营’(‘Changying’), 均采自福建省闽侯县白沙镇绿百合农业有限公司生产基地, 选取立地条件、栽培条件、管理水平和

树势一致的 7 a 生橄榄树各 3 株。从 2017 年 7 月 16 日(花后 55 d)至 11 月 15 日每隔 20 d 采果 1 次, 共 7 次。采收当天运回实验室, 选取大小均匀一致, 无病虫害及损伤的果实 30 粒, 果肉切成薄片, 液氮速冻后保存于-80℃中备用。

1.2 方法

细胞壁物质含量测定 参照前人^[9-11]的方法, 分别提取 WSP、离子型果胶(ionic pectin, ISP)、共价型果胶(covalent pectin, CSP)、半纤维素和纤维素; 采用咔唑-硫酸比色法测定各类果胶含量, 蒽酮比色法测定半纤维素含量^[12]; 纤维素含量经烘干称重; 木质素的提取及含量测定参考 Morrison^[13]的方法。

细胞壁相关酶活性测定 PME 活性测定参考李娟^[14]的方法; Cx 活性测定参考 Lin 等^[15]的方法; PG 活性测定参考 Andrews^[16]的方法; PAL 活性测定参考潘腾飞等^[17]的方法; POD 活性测定参考黄婉莉^[18]的方法略有改进。

均重复 3 次, 以果实鲜质量计。

1.3 数据分析

所有试验数据采用 Excel 2012 作图, 采用 SPSS 19.0 软件对数据进行显著性分析, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果和分析

2.1 细胞壁物质的含量变化

果胶含量 2 个橄榄品种的 WSP 含量均随果实发育呈先下降后上升再下降的变化趋势(图 1)。花后 95 d 内‘清榄 1 号’的 WSP 含量低于‘长营’; 花后 115 d 后‘清榄 1 号’的 WSP 含量明显高于‘长营’。‘长营’的 ISP 含量随果实发育呈先上升后下降的变化趋势; 而‘清榄 1 号’的 ISP 含量总体呈上升趋势, 且花后 115 d 后‘清榄 1 号’的 ISP 含量总体上高于‘长营’。2 个橄榄品种的 CSP 含量变化规律相似, 花后 95 d 内 2 个橄榄品种的 CSP 含量无显著差异; 花后 115 d 后‘清榄 1 号’的 CSP 含量低于‘长营’。

纤维素和半纤维素含量 纤维素和半纤维素构成细胞壁网状结构的基本骨架, 其含量的变化与果实发育时的质地密切相关。2 个品种的纤维素含量变化规律相似(图 2)。花后 95 d 内 2 个品种的

纤维素含量变化不大且无显著差异; ‘清榄 1 号’ 纤维素含量于花后 115 d 达到最大值, 然后显著下降, 花后 135 d 基本平稳且低于 ‘长营’。花后 95 d 内 2

个品种的半纤维素含量相近, 花后 115 d 后 ‘长营’ 的半纤维素含量均高于 ‘清榄 1 号’, 且花后 155 d 仍呈上升趋势。

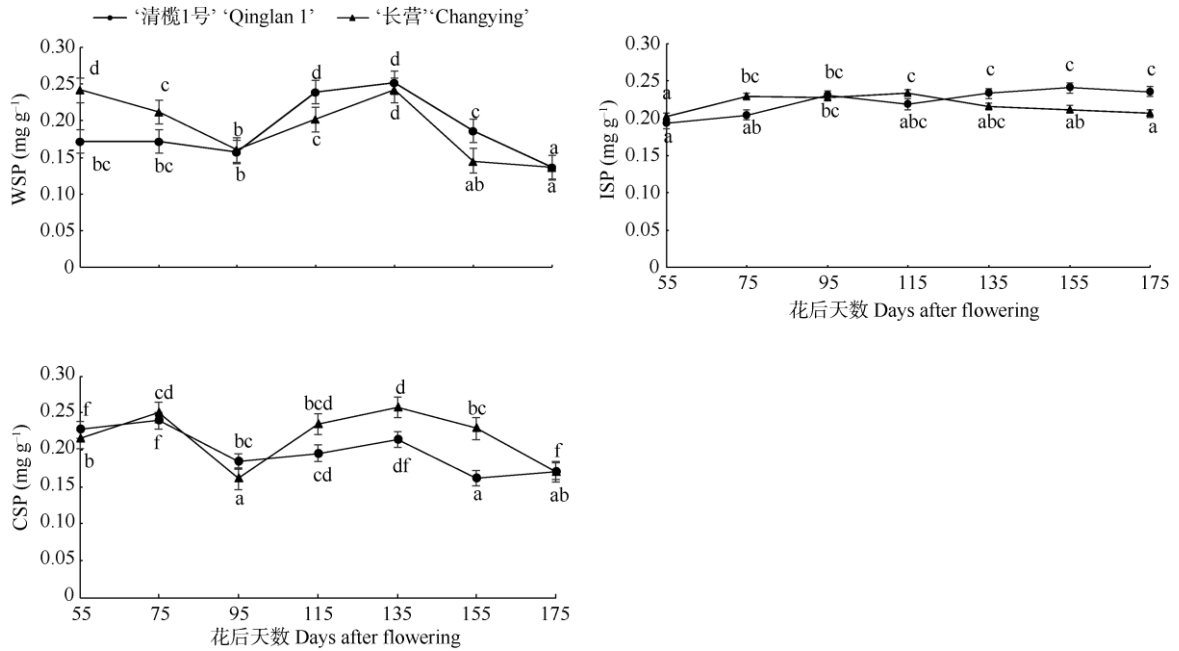


图 1 橄榄果实发育过程中 WSP、ISP 和 CSP 含量的变化

Fig. 1 Changes in contents of WSP, ISP and CSP during *Canarium album* fruit development

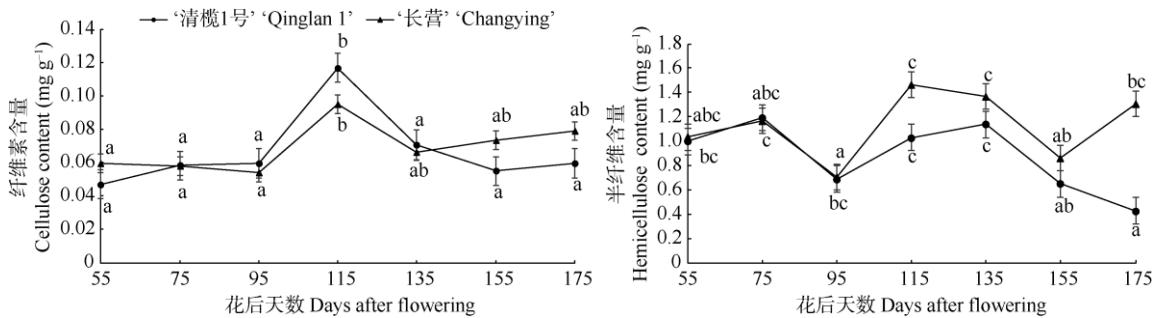


图 2 橄榄果实发育过程中纤维素和半纤维素含量的变化

Fig. 2 Changes in contents of cellulose and hemicellulose during *Canarium album* fruit development

木质素含量 木质素是次生木质部的主要基质, 聚合态木质素能够增强细胞壁硬度。由图 3 可知, 花后 95 d 内 2 个品种的木质素含量均呈缓慢上升的变化趋势, 且 ‘清榄 1 号’ 的木质素含量略高于 ‘长营’; 花后 115 d 后 ‘清榄 1 号’ 的木质素含量呈下降的变化趋势, 且低于 ‘长营’, 而 ‘长营’ 的仍上升。

2.2 相关酶活性的变化

PME、PG 和 Cx 活性 橄榄果实发育过程

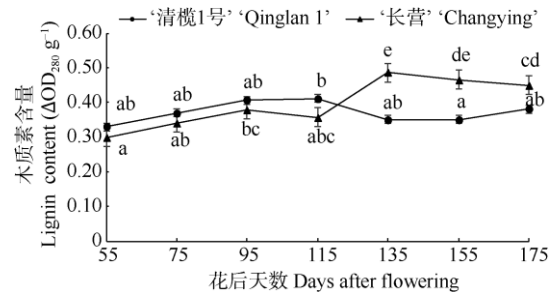


图 3 橄榄果实发育过程中木质素含量的变化

Fig. 3 Changes in lignin content during *Canarium album* fruit development

中 2 个品种的 PME 活性变化趋势大致相同(图 4), 花后 115 d 内 PME 活性均保持较低的水平; 花后 135 d PME 活性达最大值随后下降, ‘清榄 1 号’的 PME 活性高于‘长营’。花后 135 d 内‘清榄 1 号’的 PG 活性高于‘长营’; 花后 135 d PG 活性降到最低然后上升, ‘长营’的 PG 活性高于‘清榄 1 号’(图 4)。2 个品种的 Cx 活性均随果实发育呈上升的变化趋势, 且‘长营’的略高于‘清榄 1 号’。

PAL 和 POD 活性 木质素是一类复杂的苯

丙烷类聚合物, PAL 和 POD 是木质素合成过程中重要的酶。整个果实发育过程中 2 个品种的 PAL 和 POD 活性变化趋势相似(图 5)。花后 55~115 d 的 PAL 活性均呈下降的变化趋势, ‘清榄 1 号’的 PAL 活性高于‘长营’; 花后 135 d 后 PAL 活性呈先上升后下降的变化趋势, 且 2 个品种无显著差异。整个果实发育过程中 POD 活性均呈上升的变化趋势, 且‘清榄 1 号’的 POD 活性高于‘长营’; 花后 155 d 后 2 个品种无显著差异。

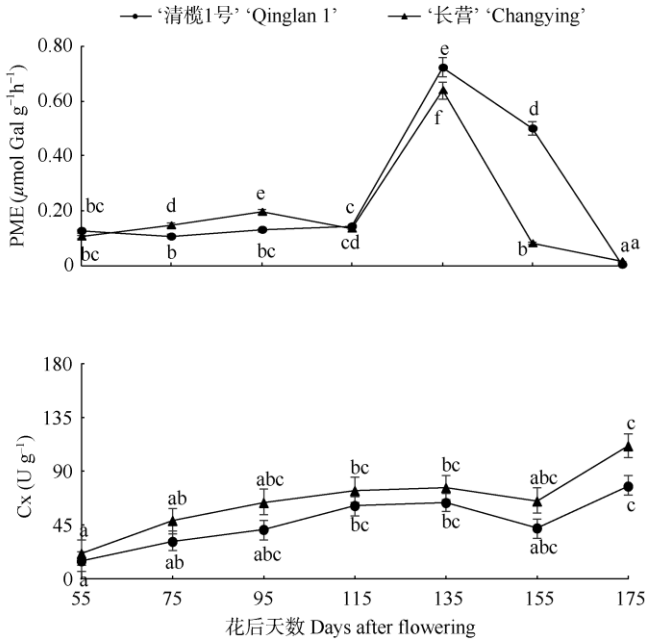


图 4 橄榄果实发育过程中 PME、PG 和 Cx 活性的变化
Fig. 4 Changes in activities of PME, PG and Cx during *Canarium album* fruit development

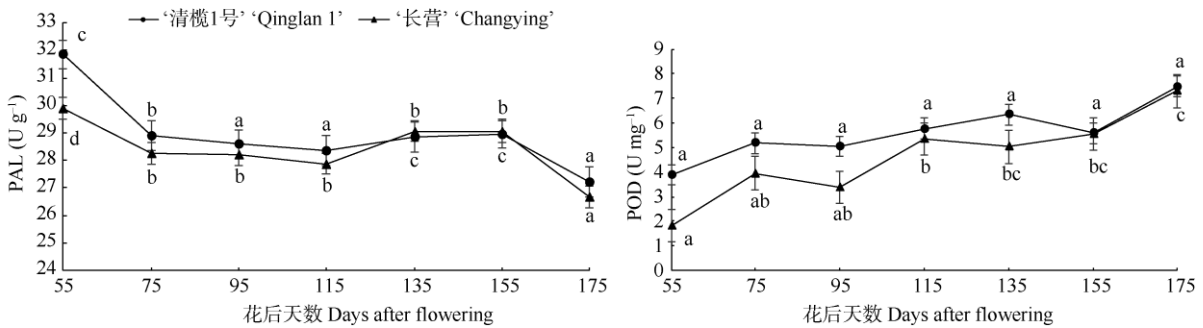


图 5 橄榄果实发育过程中 PAL 和 POD 活性的变化
Fig. 5 Changes in activities of PAL and POD during *Canarium album* fruit development

3 讨论

果胶是构成高等植物细胞壁中初生壁和中胶层的主要成分, 果胶类物质主要是以共价键参与胞

壁之间的粘连。果实发育过程中 WSP 和 ISP 含量不断增加, CSP 含量减少^[19]。但果实成熟时, WSP 含量并不一定增加, 王滨等^[20]的研究表明, 随着桃果实的成熟, CSP 含量下降, 而 WSP 含量变化不

明显;魏建梅等^[21]的研究也表明,果实果胶含量变化以 CSP 为主导成分。果胶降解过程中需要 PME 和 PG 等细胞壁水解酶的参与^[22], PME 能将果胶的甲基从半乳糖醛酸残基的 C₆ 移除,使多聚糖更容易被 PG 降解^[23]。本研究结果表明,2 个品种橄榄的 WSP、CSP 含量和 PME、PG 活性变化趋势总体相同,而 ISP 含量变化不同。花后 115 d 后 2 个品种的 WSP 和 ISP 含量随 PME 活性升高而升高,且‘清榄 1 号’的 WSP 和 ISP 含量均高于‘长营’,而 CSP 含量低于‘长营’,花后 155 d 2 个品种的 PG 活性明显升高且峰值均晚于 PME 的峰值。这说明 PME 活性的升高可能促进了橄榄果实中 ISP 含量的升高和 CSP 含量的降低,并为 PG 提供了反应底物;2 个品种的 ISP 和 CSP 含量差异显著,这可能与橄榄品种质地差异有关。

纤维素-半纤维素网络结构使细胞壁具有高强度和抗化学降解能力。纤维素微纤丝相互交织成复杂的网状结构形成细胞壁的基本骨架,半纤维素覆盖在微纤丝之外形成细胞壁内高层次结构,半纤维素在果实中的存在形式和含量对细胞壁的机械强度有较大影响^[24],魏建梅等^[21]对苹果(*Malus domestica*)的研究表明,比起纤维素,半纤维素与果实质地的关系更为密切。有研究表明 Cx 能将纤维素水解成小分子物质,使得果实细胞壁降解^[25]。本研究结果表明,2 个品种橄榄的纤维素、半纤维含量和 Cx 活性变化规律大体相同,花后 95 d 内随 Cx 活性的缓慢上升,纤维素和半纤维素含量均降低,花后 95 d 后 2 个品种的纤维素、半纤维含量和 Cx 活性变化规律不同,且‘清榄 1 号’的半纤维含量低于‘长营’。这说明橄榄果实发育过程中 Cx 可能促进了纤维素降解,但是在果实发育后期作用不明显。Gross 等^[26]对梨(*Pyrus communis*)和番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实的研究表明,纤维素含量的轻微升高,可能与纤维素水解酶的作用无关。因此 Cx 在橄榄果实发育过程中的作用尚需要进一步研究。2 个品种橄榄的纤维素含量在果实发育过程中均保持较高水平,可能是果实维持较高硬度的主要原因,且半纤维素含量的差异可能是果实质地差异的关键因素之一。

木质素是植物次生细胞壁的主要成分,填充于纤维素构架中赋予细胞壁坚硬的结构特征^[27]。PAL 和 POD 都是木质素合成的关键酶,能提高组织的木质化程度。朱秋萍等^[28]的研究表明,较高的 PAL

和 POD 活性能促进木质素的积累。本研究结果表明,果实发育过程中 2 个品种橄榄的 PAL 和 POD 活性变化规律相似,POD 活性总体呈上升趋势,‘清榄 1 号’的 PAL 和 POD 活性总体上高于‘长营’,花后 115 d 内‘清榄 1 号’呈上升趋势并高于‘长营’;此后‘清榄 1 号’的木质素含量下降且低于‘长营’,与王丹阳^[29]对‘砀山酥梨’(*Pyrus pyrifolia*)木质素含量及 PAL 活性变化趋势相似。这说明花后 55~115 d‘清榄 1 号’的木质素含量高于‘长营’可能与 PAL 和 POD 活性变化有关;花后 135~175 d‘长营’木质素含量高于‘清榄 1 号’,可能是‘长营’较‘清榄 1 号’果肉质地较为粗硬的原因。因木质素合成涉及多个途径,其相关酶基因的表达量也有影响,Xue 等^[30]的研究表明,*PbrMYB169* 能够通过调控木质素合成通路中多个结构基因的表达,从而影响梨果实木质素的积累和次生细胞壁的形成。因此对于 2 个橄榄品种木质素含量差异产生的原因,仍需进一步研究。

风味和质地是橄榄果实品质的重要组成部分,橄榄果实发育过程中口感和风味物质也发生变化,‘长营’果实肉质由易嚼有涩味到果肉变粗硬,涩味变淡略回甘;‘清榄 1 号’果实肉质由松脆、涩味淡到果肉细嫩、香脆、回甘强且持久。由于橄榄在成熟过程中基本处于绿熟期且不转色,花后 95 d 采摘可以食用,但风味品质差;花后 155 d 为硬核期,达到了橄榄固有的风味品质。本研究也表明,花后 55~95 d 2 个品种橄榄的细胞壁物质含量差异较小;花后 115 d 后 2 个品种橄榄果实细胞壁物质含量和相关酶活性产生差异,鲜食型橄榄‘清榄 1 号’较加工型橄榄‘长营’含有较高含量的 ISP 和较低含量的 CSP、半纤维素和木质素,果实质地开始变得细嫩、化渣,易于食用。WSP 和纤维素含量与橄榄果实质地差异形成是否有关还需进一步研究。

参考文献

- [1] CHI Y B, XIE Q, CHEN Q X. Introduction of breeding methods of several fresh olive varieties (lines) [J]. *S China Fruits*, 2016, 45(3): 154-156,166. doi: 10.13938/j.issn.1007-1431.20150416.
池毓斌, 谢倩, 陈清西. 几个鲜食橄榄品种(系)及良种繁育方法简介 [J]. *中国南方果树*, 2016, 45(3): 154-156, 166. doi: 10.13938/j.issn.1007-1431.20150416.
- [2] XU C T. Preliminary on quality evaluation including appearance and chemical on Chinese olive with fresh food [J]. *Fujian Fruits*, 2009(4): 35-37. doi: 10.3969/j.issn.1004-6089.2009.04.009.

- 许长同. 橄榄鲜食果品品质的感观与理化评价初探 [J]. 福建果树, 2009(4): 35–37. doi: 10.3969/j.issn.1004-6089.2009.04.009.
- [3] LIN Y F, DU Z H, CHEN Q X. Selection of quality evaluation indices for Chinese olive [J]. Chin J Trop Crop, 2014, 35(4): 805–810. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.04.032.
- 林玉芳, 杜正花, 陈清西. 橄榄果实品质评价因子的筛选及指标确定 [J]. 热带作物学报, 2014, 35(4): 805–810. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.04.032.
- [4] GOULAO L F, OLIVEIRA C M. Cell wall modifications during fruit ripening: when a fruit is not the fruit [J]. Trends Food Sci Technol, 2008, 19(1): 4–25. doi: 10.1016/j.tifs.2007.07.002.
- [5] ZHANG B C, ZHOU Y H. Plant cell wall formation and regulation [J]. Sci Sin Vitae, 2015, 45(6): 544–556. doi: 10.1360/N052015-00076.
- 张保才, 周奕华. 植物细胞壁形成机制的新进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(6): 544–556. doi: 10.1360/N052015-00076.
- [6] GAO J F, WANG Z H, XIONG B, et al. Correlations of albedo fracture toughness with cell wall substances and enzyme activities in kiyomi [J]. Food Sci, 2015, 36(23): 131–135. doi: 10.7506/spkx1002-6630-2015 23025.
- 高婧斐, 汪志辉, 熊博, 等. 细胞壁组分及酶活性与清见果实囊衣绵韧的相关性 [J]. 食品科学, 2015, 36(23): 131–135. doi: 10.7506/spkx1002-6630-201523025.
- [7] YANG A Z. Study on the characteristics of physiology and biochemistry and difference of gene expression during the developing stone in peach [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2009: 45–54.
- 杨爱珍. 桃核发育的生理生化特性及基因表达差异研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2009: 45–54.
- [8] ZHAO J X, PENG Y Q, QIU Z H, et al. Flavor substances of Chinese olive fruit during development process [J]. Chin J Trop Crop, 2017, 38(9): 1747–1751. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2017.09.027.
- 赵金星, 彭远琴, 邱志浩, 等. 橄榄发育过程中风味物质的变化规律 [J]. 热带作物学报, 2017, 38(9): 1747–1751. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2017.09.027.
- [9] BRUMMELL D A, CIN V D, CRISOSTO C H. Cell wall metabolism during maturation, ripening and senescence of peach fruit [J]. J Exp Bot, 2004, 55(405): 2029–2039. doi: 10.1093/jxb/erh227.
- [10] FISHMAN M L, LEVA J B, Gillespie D, et al. Changes in the physicochemical properties of peach fruit pectin during on-tree ripening and storage [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1993, 118(3): 343–349. doi: 10.21273/JASHS.118.3.343.
- [11] WEI J M, MA F W, GUAN J F, et al. Cell wall metabolism and its regulation in harvested *Pyrus ussuriensis* Maxim. cv. Jingbaili fruit during ripening [J]. Sci Agric Sin, 2009, 42(8): 2987–2996. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.08.044.
- 魏建梅, 马锋旺, 关军锋, 等. 京白梨果实熟软化过程中细胞壁代谢及其调控 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(8): 2987–2996. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.08.044.
- [12] HAN Y S. Experiment Guide in Food Chemistry [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 1996.
- 韩雅珊. 食品化学实验指导 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1996.
- [13] MORRISON I M. A semi-micro method for the determination of lignin and its use in predicting the digestibility of forage crops [J]. Sci Food Agric, 1972, 23(4): 455–463. doi: 10.1002/jsfa.2740230405.
- [14] LI J, LUO W J, CHEN J Z, et al. Effects of spraying KH_2PO_4 on cell-wall metabolism of pericarp and pitting fruit rate in navel orange [J]. Acta Hort Sin, 2011, 38(7): 1235–1242. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2011.07.004.
- 李娟, 罗伟金, 陈杰忠, 等. 磷酸二氢钾对脐橙果皮发生及果皮细胞壁代谢的影响 [J]. 园艺学报, 2011, 38(7): 1235–1242. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2011.07.004.
- [15] LIN T P, LIU C C, CHEN S W, et al. Purification and characterization of pectinmethylesterase from *Ficus awkeotsang* Makino achenes [J]. Plant Physiol, 1989, 91(4): 1445–1453. doi: 10.1104/pp.91.4.1445.
- [16] ANDREWS P K, Li S L. Cell wall hydrolytic enzyme activity during development of nonclimacteric sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit [J]. J Hort Sci, 1995, 70(4): 561–567. doi: 10.1080/14620316.1995.11515327.
- [17] PAN T F, ZHU X L, PAN D M, et al. Relationship between granulation and lignin metabolism in ‘Guanximiyou’ pummelo fruit during storage [J]. J Fruit Sci, 2013, 30(2): 294–298. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.2013.02.022.
- 潘腾飞, 朱学亮, 潘东明, 等. ‘琯溪蜜柚’贮藏期间汁胞粒化与木质素代谢的关系 [J]. 果树学报, 2013, 30(2): 294–298. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.2013.02.022.
- [18] HUANG W L. Litchi postharvest physiology and enzymatic degradation of phenolics mediated by epicatechin in pericarp [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2017: 29–30.
- 黄婉莉. 荔枝采后生理及果皮酚类物质的表儿茶素介导酶促氧化 [D]. 福州: 福建农林大学, 2017: 29–30.
- [19] HELD M A, JIANG N, BASU D, et al. Plant cell wall polysaccharides: Structure and biosynthesis [M]// RAMAWAT K, MÉRILLON J M. Polysaccharides. Cham: Springer, 2015: 3–54. doi: 10.1007/978-3-319-16298-0_73.
- [20] WANG B, LI P H, DONG X Y, et al. Changes of pectin and firmness in peach fruit during maturation and after postharvest hormone treatments [J]. J Qingdao Agric Univ (Nat Sci), 2013, 30(3): 174–178, 183. doi:

- 10.3969/J.ISSN.1674-148X.2013.03.004.
- 王滨, 李培环, 董晓颖, 等. 不同溶质桃果实成熟前后及采后激素处理下硬度和果胶含量的变化 [J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2013, 30(3): 174-178,183. doi: 10.3969/J.ISSN.1674-148X.2013.03.004.
- [21] WEI J M, MA F W. Relationship between storage property and cell wall components in apple during fruit development [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2009, 29(2): 314-319. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.02.017.
- 魏建梅, 马锋旺. 苹果果实发育期间细胞壁组分变化特性 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(2): 314-319. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2009.02.017.
- [22] ZHANG Q, ZHOU W H, TAN H, et al. Effects of energy level and cell wall metabolism on aril breakdown in grape fruits [J]. Food Sci, 2018, 39(1): 264-272. doi: 10.7506/spkx1002-6630-201801040.
- 张群, 周文化, 谭欢, 等. 葡萄果肉组织的能量水平和细胞壁代谢对其自溶软化的影响 [J]. 食品科学, 2018, 39(1): 264-272. doi: 10.7506/spkx1002-6630-201801040.
- [23] ORTIZ A, GRAELL J, LARA I. Cell wall-modifying enzymes and firmness loss in ripening 'Golden Reinders' apples: A comparison between calcium dips and ULO storage [J]. Food Chem, 2011, 128(4): 1072-1079. doi: 10.1016/j.foodchem.2011.04.016.
- [24] CYBULSKA J, ZDUNEK A, PSONKA-ANTONCZYK K M, et al. The relation of apple texture with cell wall nanostructure studied using an atomic force microscope [J]. Carbohydr Polym, 2013, 92(1): 128-137. doi: 10.1016/j.carbpol.2012.08.103.
- [25] CHEN Y, ZHANG H Q, ZHAO Y, et al. Biosynthesis of natural crystal cellulose and its decrystallization [J]. Prog Biochem Biophy, 2016, 43(8): 747-757. doi: 10.16476/j.pibb.2016.0013.
- 陈玉, 张怀强, 赵越, 等. 天然结晶纤维素的生物合成及其去晶化途径 [J]. 生物化学与生物物理进展, 2016, 43(8): 747-757. doi: 10.16476/j.pibb.2016.0013.
- [26] GROSS K C, WALLNER S J. Degradation of cell wall polysaccharides during tomato fruit ripening [J]. Plant Physiol, 1979, 63(1): 117-120. doi: 10.1104/pp.63.1.117.
- [27] TANG W, WANG J, ZHANG W Y, et al. The role of lignin in kernel degradation of fruit trees [J]. Mole Plant Breed, 2018, 16(11): 3752-3762. doi: 10.13271/j.mpb.016.003752.
- 汤威, 王洁, 张文颖, 等. 木质素在果树果核退化的作用 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3752-3762. doi: 10.13271/j.mpb.016.003752.
- [28] ZHU Q P, GUO C M, MUBAREKE A, et al. Changes in relative enzyme activities during the lignification in the almond endocarp [J]. J Fruit Sci, 2018, 35(9): 1079-1086. doi: 10.13925/j.cnki.gsx.2018.0010.
- 朱秋萍, 郭春苗, 木巴热克 阿尤普, 等. 扁桃内果皮木质化过程中相关酶活性的变化 [J]. 果树学报, 2018, 35(9): 1079-1086. doi: 10.13925/j.cnki.gsx.20180010.
- [29] WANG D Y. The role of lignin metabolizing enzymes in the synthesis of pear stone cells [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014.
- 王丹阳. 木质素代谢相关酶在梨石细胞合成中的作用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [30] XUE C, YAO J L, XUE Y S, et al. PbrMYB169 positively regulates lignification in fruit stone cells of pear (*Pyrus bretschneideri*) [J]. J Exp Bot, 2019, doi: 10.1093/jxb/erz039.