

# 柑橘类果实枯水机理及防治研究进展

孔维娜<sup>1,2</sup>, 刘顺枝<sup>2</sup>, 李小梅<sup>2</sup>, 张昭其<sup>1</sup>, 胡位荣<sup>2\*</sup>

(1. 华南农业大学园艺学院, 广州 510642; 2. 广州大学生命科学学院, 广州 510006)

**摘要:** 对柑橘类果实枯水过程中果皮、果肉的解剖结构和一些生理生化指标的变化, 以及导致枯水发生的原因及控制措施的研究进展进行了综述, 分析了柑橘枯水的可能机理。

**关键词:** 柑橘; 枯水; 机理; 防治; 综述

中图分类号: Q945.65

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)04-0453-06

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2010.04.022

## Advances in Mechanism and Control of *Citrus* Fruit

KONG Wei-na<sup>1,2</sup>, LIU Shun-zhi<sup>2</sup>, LI Xiao-mei<sup>2</sup>, ZHANG Zhao-qi<sup>1</sup>, HU Wei-rong<sup>2\*</sup>

(1. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;

2. School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

**Abstract:** The changes in physiology and biochemistry of *Citrus* fruits and morphology of peel and pulp during juice sacs granulation were reviewed. The major factors and control measures of granulation of *Citrus* fruit were discussed.

**Key words:** *Citrus*; Granulation; Mechanism; Control; Review

枯水是柑橘类果实在成熟和采后贮藏期间普遍发生的一种生理病害。枯水现象最先由美国的 Bartholomew 等报道, 逐渐受到各国研究者重视<sup>[1]</sup>; 但有关枯水的概念、类型和发生机理至今还没有统一的认识。枯水(granulation)、浮皮(puffiness)、粒化(granulation)常作为相近概念出现, 但也有学者认为它们是不同的概念, 反映柑橘果实枯水过程不同阶段的不同现象: 虽然它们的发生存在先后顺序, 但又具有不可分割的、互为因果的关系<sup>[2]</sup>。枯水症状为汁胞失水变硬、颜色变淡, 沙囊出现不规则膨大, 汁胞干枯、变大, 略呈灰色, 果肉汁液减少, 口感干燥而无味<sup>[1~3]</sup>。枯水严重影响了柑橘果实的品质和商品价值, 是贮藏保鲜的主要障碍之一, 成为柑橘产业亟待解决的问题。自上世纪 70 年代以来, 国内外有关柑橘果实枯水的研究已有较多报道<sup>[4~5]</sup>, 但对其发生的机理仍不够清楚, 有效防治技术也未解决。本文就柑橘果实枯水过程中相关生

理生化变化、发生机理及防治方法做一综述, 以期为进一步研究枯水机制提供理论参考。

## 1 枯水过程中果实相关结构与生理变化

### 1.1 枯水果实症状及解剖学、细胞学观察

柑橘果实在枯水过程中, 形态结构发生了显著变化。正常果实果皮结构紧密, 果皮与果肉紧连, 果心较小, 囊瓣间结合紧密, 沙囊饱满多汁, 化渣。枯水果实根据沙囊形状可分为粒化型(granulation)和皱缩型(vesicle collapse)。粒化型的沙囊细胞壁有增厚现象, 汁胞变硬、变大、变空、少汁; 皱缩型的汁胞萎缩、崩裂、少汁<sup>[6~8]</sup>; 红橘(*Citrus reticulata* 'Hongju')枯水果多为皱缩型; 而椪柑(*C. reticulata* 'Ponkan')、蕉柑(*C. reticulata* var. *tankan*)枯水果两种类型都有。接近成熟的琯溪蜜柚(*C. grandis* 'Guanximiyu')果实一般自囊瓣近蒂端的汁胞先

发生粒化症,汁胞异常膨大、变硬、木质化,汁味变淡,后渐向果心发展,以果心处长形汁胞最为严重;贮藏期表现为汁胞枯水、干瘪,果皮的海绵层变得疏松、绵烂,但外果皮与正常果无明显区别<sup>[9]</sup>。沙田柚(*C. grandis* ‘Shatianyou’)枯水(俗称“返生”)时果皮外表变化不大,枯水轻时的囊瓣和沙囊基本正常,但食用时有如沙粒状的颗粒(俗称“打渣”);枯水严重时沙粒状的颗粒变大,果汁明显减少,淡而无味,囊瓣皮变厚,汁胞粗硬,食之如嚼败絮,常伴有酒糟异味<sup>[10]</sup>。

磁振显影(MR)发现温州蜜柑(*C. unshiu*)浮皮果的果皮和汁胞有较大的空隙,宽度约为横切面的5%,明显大于正常果<sup>[11]</sup>。红橘随着贮藏期的延长,枯水果的皮肉之间及果心空隙增大,果实中固形物质不断减少,导致果实的密度降低<sup>[12]</sup>;因此,果实密度是鉴别红橘浮皮枯水的一个重要物理指标。

温州蜜柑严重枯水果的果皮原生质体逐渐解体、液泡化,细胞核着色比正常果浅<sup>[6]</sup>。电镜下枯水芦柑(*C. reticulate*)的果皮油胞层细胞扩大,细胞质含量下降<sup>[13]</sup>。张振珏等<sup>[14]</sup>通过徒手切片、石蜡切片、细胞化学跟踪观察,将琯溪蜜柚汁囊分化和粒化过程分为正常汁囊、凝胶化、粒化、粒化后期4个阶段;琯溪蜜柚汁胞粒化是从顶部逐渐向基部发展,汁胞外表面横纹由明显到消失是汁胞粒化的一个显著特征,同时,汁胞细胞壁加厚,纤维、半纤维增多,高尔基体增加,核体积增大;粒化汁胞的细胞出现多核现象<sup>[9]</sup>。粒化汁胞与正常汁胞的明显结构差异有待于从分子生物学水平深入研究。

## 1.2 呼吸强度、电导率的变化

柑橘属于无呼吸高峰类的果实,枯水果的呼吸强度高于正常果<sup>[3,8,12,15-16]</sup>。温州蜜柑和椪柑汁胞粒化前的乙醇含量出现明显高峰,且温州蜜柑的乙醇峰值出现晚于椪柑,汁胞粒化的发生也迟于椪柑<sup>[16]</sup>。胡西琴等<sup>[12]</sup>发现红橘枯水果乙醇含量是正常果的2.1倍,而不易粒化的锦橙(*C. sinensis* ‘Jincheng’)贮藏近半年的乙醇含量增加甚微,乙醇含量可作为预测枯水的生理指标。这表明果实在贮藏期间进行有氧呼吸的同时,可能由于果实结构变化和/或环境胁迫,促进了无氧呼吸。

枯水柑橘果皮的相对电导率高于正常果。汁胞枯水程度越严重,电导率越高<sup>[12,16]</sup>,说明枯水果细胞膜系统的完整性遭到破坏,引起果皮衰老。

## 1.3 含水量、果汁率、失重率的变化

枯水果实果肉的含水量、出汁率明显低于正常果<sup>[12,17]</sup>。自交、杂交琯溪蜜柚及四季柚(*C. grandis* ‘Sijiyou’)的果皮、果肉的含水量、束缚水含量峰值出现的时间和前期增幅与汁胞粒化指数密切相关<sup>[18]</sup>。宗汝静等<sup>[3]</sup>报道先锋橙(*C. sinensis* ‘Xianfeng’)初枯果的果汁率比正常果低10.1%,全枯时仅为正常果的1/3;但果实失重率仅比正常果高0.4%,即枯水果与正常果之间的失重率差异远小于果汁率的差异,表明枯水果水分损失一方面是由果实内的水分向外蒸发造成,另一方面可能是在枯水过程中,水分参与某些反应,生成了难溶性或不溶性物质。<sup>3</sup>H<sub>2</sub>O示踪沙田柚<sup>[19]</sup>和椪柑<sup>[20]</sup>表明,贮藏期间,果瓣之间、果肉和果皮之间的水分可相互流动;果实枯水时,整果向外蒸发及水分从果肉到果皮的转移速度大于正常果。也有研究表明,枯水果果肉和果皮的相对含水量增加<sup>[21]</sup>,甚至大于正常果<sup>[3]</sup>,但水分束缚在凝胶中,不能产生果汁,说明枯水不仅仅是囊瓣中胞汁水分的损失,还包含着干物质的迅速转化和消耗。

## 1.4 营养物质含量的变化

枯水过程中,柑橘果实呼吸强度提高,内部生理消耗加剧,导致汁胞中糖类、有机酸、维生素以及干物质量均明显减少,特别是可溶性糖、有机酸含量下降最多<sup>[3,11,17,22-24]</sup>。有机酸含量高或下降速率慢的柑橘类果实不易枯水粒化<sup>[25]</sup>,如HB柚(*C. grandis* ‘HB pummelo’)在贮藏中出现新的柠檬酸高峰(返酸),耐贮性非常好<sup>[26]</sup>。<sup>14</sup>C-葡萄糖同位素示踪表明,柑橘枯水过程中囊瓣之间对可溶性营养(如葡萄糖)的隔离性较差,相互之间容易扩散;且枯水果果肉中糖类可溶性营养消失的主要原因是其转化为不溶性物质、向果皮扩散和呼吸消耗<sup>[8,15]</sup>,枯水果果肉中营养物质向果皮转移的量较正常果少<sup>[24]</sup>。不过,营养物质的消耗是枯水的原因还是枯水的结果仍不明朗,只有具体分析不同糖、酸组分的含量变化与去向才可能揭示呼吸消耗在柑橘枯水中的作用。另一方面,细胞壁多糖(果胶、纤维素、半纤维素)的代谢是果实在成熟衰老和贮藏病害中细胞壁结构改变的生化基础。柑橘枯水汁胞出现木质素增加、细胞壁加厚现象也与这些多糖含量有关<sup>[3,5,9,27]</sup>,马叙葡萄柚(*C. paradisi* ‘Marsh’)枯水汁胞的果胶、纤维素、半纤维素等含量比正常果高2倍多<sup>[7]</sup>。

## 1.5 钙含量的变化

$\text{Ca}^{2+}$  含量降低明显加剧琯溪蜜柚果实粒化程度<sup>[28]</sup>, 红橘浮皮果的  $\text{Ca}^{2+}$  含量显著低于未浮皮果<sup>[29]</sup>。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 $\text{CaCO}_3$  采前处理可有效减轻温州蜜柑浮皮果和夏橙枯水果的发生<sup>[29-30]</sup>, 这可能与  $\text{Ca}^{2+}$  参与和调节许多酶活性及细胞分裂、延缓衰老有关。但  $\text{Ca}^{2+}$  在枯水中的作用还有待进一步研究。

## 1.6 酶活性的变化

**细胞壁代谢相关酶** 植物细胞壁中的原果胶在果胶甲酯酶(PME)催化下去甲酯化,然后多聚半乳糖醛酸酶(PG)进一步切断果胶的多聚半乳糖链,使原果胶转变为水溶性果胶。细胞壁代谢在柑橘枯水过程中呈现规律性变化<sup>[5,27,31]</sup>。Sigh 等报道粒化与 PME 的活性呈负相关,粒化程度高的 Kaula 宽皮柑橘(*C. reticulata*)的 PME 活性最低<sup>[32]</sup>;贮藏期间椪柑果皮、果肉的 PME、PG 各有 2 个活性高峰,高峰过后,果实开始出现枯水<sup>[17]</sup>;琯溪蜜柚粒化汁胞的纤维素含量、PG 活性上升,纤维素酶(CX)活性在粒化启动阶段下降,而可溶性果胶、纤维素、半纤维素含量上升,PME、PG、CX 活性在粒化加快阶段明显下降<sup>[5]</sup>。我们的研究结果也表明,枯水率差异明显的硬枝系和软枝系沙田柚果实的 PME、PG、CX 活性存在差异(待发表)。葡萄柚粒化沙囊中  $\alpha$ - 和  $\beta$ -半乳糖苷酶、 $\alpha$ - 和  $\beta$ -葡萄糖苷酶活性比正常果高 1~2 倍;虽然  $\alpha$ - 和  $\beta$ -甘露糖苷酶活性在正常汁胞中未能检测到,但在粒化汁胞中活性高<sup>[33]</sup>。这些糖苷酶可能与细胞壁异常加厚有关。

**活性氧清除酶** 正常情况下植物体内的活性氧处于产生与清除的动态平衡中,但当超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等保护酶系统的活性变化不同步时,导致活性氧大量积累,引起一系列生理生化紊乱。胡柚(*C. changshan* ‘Huyou’)、琯溪蜜柚在贮藏中后期,果皮的 SOD、POD 活性较高,果肉的 SOD 活性较低,SOD 和 POD 活性与果实枯水密切相关<sup>[18,22]</sup>。红橘枯水果的 POD 活性高于正常果<sup>[24,34]</sup>,但果皮和果肉的 CAT 活性均低于正常果<sup>[12]</sup>,较易粒化的自交琯溪蜜柚果皮保持较高的 POD 活性<sup>[35]</sup>。冰水冷激使垫江白柚[*C. grandis* ‘Dianjiang pummelo’]果皮保持较高 SOD 活性和较低 POD 活性,汁胞粒化发生推迟<sup>[36]</sup>;20℃ 预处理引起冷藏柑橘 POD 活性上升,提高了果皮木质素含量<sup>[37]</sup>。也有研究表明

POD 活性与果实枯水之间无明显关系<sup>[29]</sup>。琯溪蜜柚汁胞在成熟过程中,内源抗氧化物质(AsA, GSH)含量和 SOD 活性下降引起  $\text{H}_2\text{O}_2$  积累,从而诱导 POD、CAT、SOD 活性上升, $\text{H}_2\text{O}_2$  积累和 POD 活性的显著提高进一步促进了木质素合成,导致汁胞粒化的发生<sup>[38]</sup>。粒化过程中 POD、SOD 同工酶谱的变化明显<sup>[39]</sup>,从果肉中克隆得到了全长 1263 bp 的 POD cDNA<sup>[40]</sup>,这为从分子生物学角度研究粒化做了初步探索。

此外,Sharma 等<sup>[2]</sup>对 7 类 19 个柑橘品种的研究表明,正常果汁胞中的多酚氧化酶(PPO)活性和酚类物质含量高于枯水果。

## 1.7 内源激素含量的变化

椪柑枯水果的乙烯释放量和 ABA 含量极显著上升,IAA、CTK 含量显著下降,这种内源激素水平的改变可能是导致椪柑枯水的重要原因<sup>[8,24]</sup>。本地早(*C. succosa*)果实枯水过程中,果肉 ABA 含量持续降低,IAA 少量增加;而果皮 ABA 水平仍在提高,IAA 水平迅速上升<sup>[41]</sup>,表明枯水时果肉组织衰老和果皮组织相对再生长现象可能同时存在。甜橙种子败育后导致内源激素失衡而加重粒化<sup>[42]</sup>,单性结实的永嘉早香柚(*C. grandis* ‘Yongjiaoxiangyou’)、自交琯溪蜜柚果的汁胞粒化严重,而异花授粉产生的有籽果粒化程度低,这与异花授粉有籽果实中 ZT、IAA 等含量显著升高,促进子房发育有关<sup>[9,35,43]</sup>。温州蜜柑浮皮过程中游离多胺(PAs)总量减少,腐胺(Put)迅速积累,亚精胺(Spd)和精胺(Spm)含量持续降低<sup>[44]</sup>。

## 2 枯水机理

柑橘枯水机理有以下几种观点:(1)果肉营养物质的消耗<sup>[6,17,23]</sup>;(2)果皮组织结构上和生理上的过早衰老<sup>[28,33]</sup>;(3)果肉组织的衰老和果皮组织相对再生长同步进行<sup>[3,7,19,22,27,41]</sup>。目前大都倾向于柑橘果肉组织的衰老和果皮组织相对再生长是枯水的原因。柑橘果实枯水是一个复杂的生理过程,在细胞水平、酶水平、激素水平等方面受到复杂调控,同时也受贮藏环境的影响。同位素转运试验<sup>[8,15,19-20,24]</sup>表明柑橘枯水过程中存在糖分、水分从果肉向果皮转移;这种转移可能是贮藏中后期果肉组织的衰老和果皮组织相对再生长的结果,即果实贮藏期间,为了维持正常的生命活动,果肉中的糖分、有机酸等物质作为呼吸底物被缓慢消耗;随

贮藏时间延长和环境的变化,果肉糖分代谢出现了异常,呼吸代谢途径和呼吸链组分发生了变化,启动了果实的枯水。一方面无氧呼吸加强,在汁胞中积累乙醇等有害物质,反过来加剧代谢失调;另一方面糖代谢产物为汁胞的木质化提供了原料和能量,加剧了汁胞枯水的发展,同时果肉中糖分、水分向果皮转移速度加快,从而导致果实枯水。

### 3 柑橘果实枯水的影响因素及防治措施

果实枯水的发生、发展受多种因素的影响,包括采前生长发育情况、自然条件、采后处理措施、贮藏条件等,了解这些影响因素有助于制定科学的防治措施,有效控制枯水的发生。

#### 3.1 品种与砧木

柑橘种类、品种繁多,不同品种果实的枯水程度差异较大,如沙田柚软枝白肉系的枯水现象少,而硬枝白肉系严重;琯溪蜜柚的芽变品种红肉蜜柚也极易枯水<sup>[26]</sup>。砧木能影响果实枯水发生,Kinnow 蜜柑在矮化砧 Troyer 枳橙上的枯水果仅 5.9%,而在乔化砧 Sohsarkar 上的枯水率达到 38.3%<sup>[1]</sup>。因此,可通过选育种技术选育耐贮不粒化、性状优良(如高糖)的新品种,并选用适宜的砧穗组合。

#### 3.2 采前生长环境及栽培措施

**生长环境** 果园环境条件(土壤、气候)可以影响果实粒化程度。不同产地的琯溪蜜柚果实粒化指数差异显著<sup>[9]</sup>。冬季低于 10℃ 的持续地温可能是影响夏橙果实枯水的主要气象因素,地膜覆盖处理可降低夏橙贮藏枯水指数<sup>[30]</sup>。

**水分和营养** 壮果期的灌溉措施、氮肥施用量会影响到果实粒化指数<sup>[24]</sup>。初结果树上的果、大果易发生枯水,一般单果重 1.5 kg 以上的琯溪蜜柚汁胞粒化较严重,单果重 1.0~1.5 kg 的枯水粒化较少<sup>[9]</sup>。因此,在栽培上可适当增加树体挂果量来控制果实粒化现象。当琯溪蜜柚叶片 N、K、B、Zn 含量高、Ca 含量低时,果实粒化程度明显加剧<sup>[45]</sup>。应推广营养诊断、配方施肥技术,增施 Ca、Zn,重施有机肥,切忌滥施化肥。

**授粉** 无籽甜橙品种果实的汁胞粒化与种子的不断退化败育相伴发生<sup>[46]</sup>。适当配置授粉树,进行异花授粉能减轻琯溪蜜柚、永嘉早香柚果实发生汁胞粒化<sup>[35,43]</sup>。

**植物生长调节剂** 在花期和幼果期喷布

KT、2,4-D、NAA 可明显抑制琯溪蜜柚汁胞粒化的发生和发展;但果实膨大期喷布 GA<sub>3</sub> 有促进粒化的趋势<sup>[47]</sup>。幼果期果柄涂抹 300 mg L<sup>-1</sup> 6-BA + 100 mg L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub> + 10 mg L<sup>-1</sup> 2,4-D 对减轻琯溪蜜柚粒化的效果最好<sup>[48]</sup>。生产上可根据不同品种特性、不同发育时期,优化使用植物生长物质。

#### 3.3 采收成熟度

果实成熟期和采收时期是影响柑橘果实品质和贮藏性能的重要因素。较晚采收会增加葡萄柚的腐烂率,加剧枯水的发生<sup>[49]</sup>。适当早采可明显减少椪柑贮藏过程中枯水的发生<sup>[50]</sup>。

#### 3.4 采后贮藏及处理

**预贮处理** 预贮俗称“发汗”,具有使果实预冷、愈伤,并蒸发果表部分水分使果皮软化的作用,可减少枯水发生。沙田柚采后在常温下预贮 10 d,果实失重率达 3.5%,果皮气孔开度变小,可溶性固形物含量、固酸比高,枯水率与腐烂率较低<sup>[51]</sup>。

**保鲜药剂处理** A-型保鲜剂可使柚果皮、果肉 POD 活性维持相对较高水平,降低 CX 活性,减轻了汁胞粒化程度<sup>[52]</sup>。100 mg kg<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub> 处理减缓了胡柚果皮 SOD、POD 活性变化,推迟果肉中 SOD 活性峰的出现,显著减轻果实枯水程度<sup>[22]</sup>;但 GA<sub>3</sub> 洗果使红橘、琯溪蜜柚在贮藏中枯水粒化指数增加<sup>[29,47]</sup>。

**温度预处理** 高温高湿(如 30℃、湿度大于 90%)处理温州蜜橘 3~5 d,可降低果肉酸度,明显增大固酸比,最大程度减轻果实失重和浮皮<sup>[11]</sup>。0℃ 冰水冷激或冷激结合涂膜处理可显著抑制柚果的枯水<sup>[36,53]</sup>。

### 4 结语

虽然国内外对柑橘枯水开展了多方面研究,但对枯水机理仍不清楚。今后柑橘枯水的研究可从生理、生化和分子生物学角度,集中考察果实成熟、衰老过程中微环境的变化导致果肉呼吸代谢途径和呼吸链组分的异常,汁胞中糖、酸组分变化及其代谢相关关键酶(如蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、酸性转化酶、中性转化酶),以及与汁胞木质化密切相关酶的活性变化;应用 mRNA 差异显示技术研究柑橘汁胞粒化过程中未粒化和粒化汁胞基因的表达水平,分离、克隆与汁胞粒化有关的基因;进一

步寻求果皮组织相对再生长的直接证据。在研究中还需对实验材料、实验设计、实验手段方面加以改进,如选取琯溪蜜柚的芽变新品种、对枯水特别敏感的红肉蜜柚为研究材料,在同一株树上嫁接枯水敏感性不同的柑橘品种,或者采用离体方法诱导汁胞枯水发生等。同时,通过在选育种方面运用诱变、细胞融合,在栽培措施方面采取平衡施肥,在采后处理方面实时监控、调节贮藏温湿度、气调参数等,来探索预防和减轻柑橘果实枯水的新思路。

## 参考文献

- [1] Sharma R R, Saxena S K. Rootstocks influence granulation in Kinnow mandarin (*Citrus nobilis* × *C. deliciosa*) [J]. *Sci Hort*, 2004, 101(3): 235–242.
- [2] Sharma R R, Singh R, Saxena S K. Characteristics of citrus fruits in relation to granulation [J]. *Sci Hort*, 2006, 111(1): 91–96.
- [3] Zong R J(宗汝静), Shao P F(邵蒲芬), Hu X Q(胡西琴), et al. Preliminary study on fluctuations of component in the juice sac and rind of citrus fruit granulation [J]. *Sci Agri Sin(中国农业科学)*, 1979(3): 60–64.(in Chinese)
- [4] Singh R. 65-year research on citrus granulation [J]. *Ind J Hort*, 2001, 58(1/2): 112–144.
- [5] She W Q(余文琴), Zhao X L(赵晓玲), Pan D M(潘东明), et al. Relationship between cell wall metabolism and fruit juicy sac granulation during fruit mature stage of pummelo [*Citrus grandis* (L.) Osbeck 'Guanximiyou'] [J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, 2008, 16(6): 545–550.(in Chinese)
- [6] 刘淑娴, 陈绵达, 李月标. 宽皮柑桔果实采后枯水的形态结构及细胞显微变化的研究 [J]. 中国南方果树, 1988, 17(1): 11–12, 49.
- [7] Burns J K, Achor D C. Cell wall changes in juice vesicles associated with "section drying" in store late harvest grapefruit [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1989, 114: 283–287.
- [8] Wang X Y(王向阳). Studies on the difference of some physiological indexes of vesicle collapse and granulation of Ponkan mandarin fruit [J]. *J Fruit Sci(果树学报)*, 2005, 22(3): 216–219.(in Chinese)
- [9] Pan D M(潘东明), Zheng G H(郑国华), Chen G X(陈桂信), et al. Analysis of the reasons caused granulation of juice sacs in Guanximiyu pummelo variety [J]. *J Fruit Sci(果树科学)*, 1999, 16(3): 202–209.(in Chinese)
- [10] 朱瑜昌. 沙田柚果实枯水病的观察与控制 [J]. 福建果树, 1995 (1): 27.
- [11] Burdon J, Lallu N, Yearsley C, et al. Postharvest conditioning of Satsuma mandarins for reduction of acidity and skin puffiness [J]. *Postharv Biol Technol*, 2007, 43(1): 102–114.
- [12] Pang J(庞杰), Feng T(冯彤), Duan F(段芳). Determination of physiological biochemical indexes of puffy and granulated Tangerine fruit [J]. *Acta Agri Jiangxi(江西农业学报)*, 2000, 12(3): 50–53.(in Chinese)
- [13] 王少峰. 芦柑枯水病果皮细胞的电镜学研究 [J]. 福建果树, 1989(3): 9–11.
- [14] Zhang Z J(张振珏), Xie Z N(谢志南), Xu W B(许文宝). Anatomical observation on differentiation and granulation processes of juice sacs in *Citrus grandis* [J]. *Acta Bot Sin(植物学报)*, 1999, 41(1): 16–19.(in Chinese)
- [15] Wang X Y(王向阳), Xi Y F(席筠芳), Wang Y J(王央杰), et al. The transformation and translocation of <sup>14</sup>C-labelled glucose in the course of granulation development of Batangas mandarin fruits [J]. *Acta Agri Nucl Sin(核农学报)*, 1996, 10(4): 228–232.(in Chinese)
- [16] Hu X Q(胡西琴), Shao F F(邵蒲芬), Wang R K(王日葵), et al. Mandarin granulation related to some physiological characteristics during fruit storage [J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, 1997, 24(2): 133–136.(in Chinese)
- [17] Tan X J(谭兴杰), Chen F(陈芳), Zhou Y C(周永成), et al. Studies on the postharvest granulation of Ponkan (*Citrus reticulata* Blanco var. *ponkan*) fruit [J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, 1985, 12(3): 165–169.(in Chinese)
- [18] Zheng G H(郑国华), Pan D M(潘东明), Qiu Y P(丘友萍), et al. Water content of tissues, protective enzyme activity and their relationship to juice sac granulation in pummelo at postharvest stage [J]. *J Fujian Agri Univ(福建农业大学学报)*, 1999, 28(4): 428–433.(in Chinese)
- [19] Diao J M(刁俊明), Zhong C G(钟创光). Relation between moisture content and granulation of Shatianshaddock during storage [J]. *Acta Agri Nucl Sin(核农学报)*, 1999, 13(4): 223–228. (in Chinese)
- [20] 王日葵, 何首林, 胡西琴, 等. 柚柑果实贮期水分变化及其与枯水的关系 [J]. 中国南方果树, 1996, 25(4): 13.
- [21] Daulta B, Arora R K. Studies on granulation in different cultivars of sweet orange (*Citrus sinensis* Osbeck) [J]. *Haryana J Hort Sci*, 1990, 19(1/2): 18–21.
- [22] Chen K S(陈昆松), Zhang S L(张上隆), Li F(李方), et al. A study on the postharvest granulation of 'Huyou' fruit [J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, 1995, 22(1): 35–39.(in Chinese)
- [23] Shomer I, Chalutz E, Lomaniec E, et al. Granulation in pummelo [*Citrus grandis* (L.) Osbeck] juice sacs as related to sclerification. Citriculture [C]// The Sixth International Citrus Congress, Middle-East, Tel Aviv, Israel, 6–11 March, 1988 Volume 3. Rehovot: Balaban Publishers, 1988: 1407–1415.
- [24] 席筠芳, 王向阳, 余挺, 等. 柚柑枯水后几种生理生化指标的变化 [J]. 植物生理学通讯, 1998, 34(5): 345–347.
- [25] Ritenour M A, Albrigo L G, Burns J K, et al. Granulation in Florida Citrus [J]. *Proc Fla State Hort Sci*, 2004, 117: 358–361.
- [26] 伊华林, 邓秀新, 夏仁学, 等. 柚新品种—HB柚 [J]. 中国南方果树, 2003, 32(2): 3.
- [27] Hwang Y S, Huber D J, Albrigo L G. Comparison of cell wall components in normal and disordered juice vesicles of grapefruit [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1990, 115(2): 281–287.
- [28] Xie Z N(谢志南), Zhuang Y M(庄伊美), Wang R J(王仁玑), et al. Granulation and dehiscent segments of Guanxi honey pummelo fruits and their correlation to mineral nutrients [J]. *J Fujian Agri*

- Univ(福建农业大学学报), 1998, 27(1): 42–46.(in Chinese)
- [29] Chen X W(陈秀伟), Zhang B C(张百超). Studies on the rind puffing of the fruit of 'Hongju' (*Citrus reticulata* Blanco) [J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, 1988, 15(1): 13–17.(in Chinese)
- [30] Wang Y Y(王羽玥). Effects of fruit senescence and low winter temperature on the section-drying in Valencia orange [D]. Chongqing: Southwest University(西南大学), 2006:17–35. (in Chinese)
- [31] Chakrawar V R, Singh R J. Studies on citrus granulation II Physiological and biochemical aspects of granulation [J]. *Haryana J Hort Sci*, 1977, 6(3/4): 132–135.
- [32] Singh R, Sing R J. Pectinesterase activity in relation to granulation in citrus fruits [J]. *Sci Cult*, 1985, 51: 315–316.
- [33] Burns J K. Respiratory rate and glycosidase activities of juice vesicles associated with section-drying in citrus [J]. *Hort Sci*, 1990, 25: 544–546.
- [34] Li X(李献), Li X J(李效静). Studies on the mechanism of *Citrus reticulata* Blanco peel puffing and the effect of GA<sub>3</sub> treatment [J]. *J SW Agri Univ(西南农业大学学报)*, 1990, 12(5): 516–520.(in Chinese)
- [35] She Y Q(余文琴), Zhao X L(赵晓玲), Pan D M(潘东明). Effect of pollination on physiology and biochemistry in pericarp of Guanximiyu pummelo at the stage of granulation [J]. *J Fujian Agri For Univ(Nat Sci)(福建农林大学学报: 自然科学版)*, 2008, 37(4): 355–359.(in Chinese)
- [36] 文泽富, 曾顺德, 谢永红, 等. 冷激对柚果实酶活性变化及膜脂过氧化的影响 [J]. 果树科学, 1999, 16(2): 159–160.
- [37] Zhou C H(周春华), Hu X Q(胡西琴). Effects of temperature pre-treatment on the enzymes related to the metabolism of active oxygen in *Citrus* fruit [J]. *J Fruit Sci(果树学报)*, 2001, 18(4): 267–271.(in Chinese)
- [38] She W Q(余文琴), Pan D M(潘东明), Lin H T(林河通). Relationship between granulation and active oxygen metabolism of juice sac in pummelo fruit during maturation [J]. *Sci Agri Sin(中国农业科学)*, 2009, 42(5): 1737–1743.(in Chinese)
- [39] She W Q(余文琴), Zhao X L(赵晓玲), Pan D M(潘东明), et al. A study on the changes in isoenzymes in the process of 'Guanxi' pummelo juice sac granulation [J]. *Chin Agri Sci Bull(中国农学通报)*, 2008, 24(7): 294–298.(in Chinese)
- [40] Lin L(林琳), Guo Z X(郭志雄), Pan D M(潘东明). Cloning and sequence analysis of the *Citrus grandis* (L.) Osbeck flesh peroxidase cDNA [J]. *Chin Agri Sci Bull(中国农学通报)*, 2006, 22(7): 74–78.(in Chinese)
- [41] Chen K S(陈昆松), Chen Q J(陈青俊), Zhang S L(张上隆). The relationship between changes of endogenous ABA and IAA levels and granulation in 'Bendizao' (*Citrus reticulata*) citrus fruit during storage [J]. *Acta Hort Sin(园艺学报)*, 1997, 24(3): 291–292.(in Chinese)
- Chinese)
- [42] Harminir K, Chanana Y R, Kapur S P, et al. Effect of growth regulators on granulation and fruit quality of sweet orange cv. Mosambi [J]. *Ind J Hort*, 1991, 48(3): 224–227.
- [43] Chen Q X(陈秋夏), Xu C J(徐昌杰), Wang W J(王伟杰), et al. Effect of artificial pollination on fruit development and quality in storage of Yongjiazaixiangyou pomelo [J]. *J Fruit Sci(果树学报)*, 2005, 22(4): 412–415.(in Chinese)
- [44] Wei Y R(魏岳荣), Zhang Q M(张秋明), Zheng Y S(郑玉生). Changes of endogenous free polyamines levels during the fruit puffiness of extra-early-maturing cultivar Wakiyame-Wase satsuma mandarin [J]. *J Fruit Sci(果树学报)*, 2001, 18(6): 325–328.(in Chinese)
- [45] 黄育宗. 琦溪蜜柚果实粒化、裂瓣症的矫治研究 [J]. 福建热作科技, 2002, 27(2): 14–16.
- [46] Awasthi R P, Nauriyal J P. Studies on granulation of sweet orange (*Citrus sinensis* Osbeck) IV: Physical characteristics of granulated and non-granulated fruits [J]. *Ind J Hort*, 1972, 29(1): 40–44.
- [47] Pan D M(潘东明), Chen G X(陈桂信), Zheng G H(郑国华), et al. Effects of growth regulators on juice sac granulation in pummelo fruits [J]. *J Fujian Agri Univ(福建农业大学学报)*, 1998, 27(2): 155–159.(in Chinese)
- [48] Xie Z N(谢志南), Xu W B(许文宝), Huang Y Z(黄育宗), et al. Effects of three kinds of growth regulators on granulation in Guanxi honey pomelo fruits [J]. *Subtrop Plant Sci(亚热带植物通讯)*, 1999, 28(1): 1–4.(in Chinese)
- [49] Pailly O, Tison G, Amouroux A. Harvest time and storage conditions of 'Star Ruby' grapefruit (*Citrus paradisi* Macf.) for short distance summer consumption [J]. *Postharv Biol Techn*, 2004, 34: 65–73.
- [50] 陈昆松, 张上隆, 陈青俊, 等. 采期对金柚果实采后枯水的影响 [J]. 植物生理学通讯, 1994, 30(3): 196–198.
- [51] Diao J M(刁俊明), Peng Y H(彭永宏), Zhang Q M(章庆民). Effect of prestorage on peel structure, respiration rate and quality during storage of 'Shatianyou' (*Citrus grandis* Osbeck) [J]. *J Zhongkai Agrotechn Coll(仲恺农业技术学院学报)*, 1998, 11(3): 39–44.(in Chinese)
- [52] Zeng S D(曾顺德), Wen Z F(文泽富), Xie Y H(谢永红), et al. Effects of A-medication on the activity of pulp granulation-related enzymes in pummelo of fruits [J]. *J SW Agri Univ(西南农业大学学报)*, 2001, 23(5): 429–431.(in Chinese)
- [53] Peng S H(彭述辉), Xiao X R(肖小蓉), Huang Y M(黄泳梅). Effect of cold shock on physiology and lessening the granulation of pummelo (*Citrus grandis* (L.) Osbeck) fruit during the storage period [J]. *Guangxi Agri Sci(广西农业科学)*, 2005(6): 515–517. (in Chinese)