

陈瑶瑶, 严良文, 刘建汀, 等. 黄秋葵果实发育过程中细胞壁组成成分、糖代谢及相关酶活性的变化[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(5): 1217-1224.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.05.014

黄秋葵果实发育过程中细胞壁组成成分、糖代谢及相关酶活性的变化

陈瑶瑶¹, 严良文¹, 刘建汀², 刘智成¹, 余洁³, 郑作芸¹, 朱海生²

(1. 龙岩市农业科学研究所, 福建 龙岩 364000; 2. 福建省蔬菜遗传育种重点实验室, 福建 福州 350013; 3. 龙岩市新罗区农业局, 福建 龙岩 364000)

摘要: 以黄秋葵 (*Abelmoschus esculentus* L.) 卡里巴和油绿一号果实为试验材料, 测定果实发育过程中细胞壁组成成分、糖分积累及相关酶活性的变化, 并对纤维素含量与纤维素代谢酶活性进行了相关性分析。结果表明: 两个品种黄秋葵果实的适宜采收期为花后6~7 d, 在果实发育过程中木质素和半纤维素含量均先上升后下降, 纤维素含量不断上升, 纤维素合酶 (*CesA*) 和纤维素酶 (*Kor*) 活性不断上升, 蔗糖合酶 (*SS-I*)、内切葡聚糖酶 (*Cx*) 和外切葡聚糖酶 (*CI*) 活性先升高后降低, β -葡萄糖苷酶 (β -GC) 活性不断降低。卡里巴果实中木质素、半纤维素、纤维素含量和纤维素代谢相关酶活性均高于油绿一号。相关性分析结果表明, *CesA* 和 *Kor* 酶活性与纤维素含量呈显著正相关, β -GC 酶活性与纤维素含量呈极显著负相关。糖分含量测定结果显示, 两个品种果实中的蔗糖含量均呈上升趋势, 果糖与葡萄糖的含量均在花后6 d 达到峰值, 果实中蔗糖磷酸合成酶 (*SPS*) 和蔗糖转化酶 (*SAI*、*BAI*、*NI*) 活性的峰值期均出现在果实老化前。综上所述, 纤维素含量不断增加是影响黄秋葵果实老化的主要因素, *CesA*、*Kor* 和 β -GC 为参与纤维素代谢的关键酶类, 蔗糖代谢酶参与了黄秋葵果实的成熟老化过程。

关键词: 黄秋葵; 果实发育; 细胞壁组成成分; 糖代谢; 糖代谢酶活性

中图分类号: S649 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)05-1217-08

Developmental changes of okra fruits in cell wall composition, saccharo-metabolism and related enzymatic activities

CHEN Yao-yao¹, YAN Liang-wen¹, LIU Jian-ting², LIU Zhi-cheng¹, YU Jie³, ZHENG Zuo-yun¹, ZHU Hai-sheng²

(1. Longyan Institute of Agricultural Sciences, Longyan 364000, China; 2. Fujian Key Laboratory of Vegetable Genetics and Breeding, Fuzhou 350013, China; 3. Agricultural Bureau of Xinluo District, Longyan 364000, China)

Abstract: The fruits of two okra (*Abelmoschus esculentus* L.) varieties, Kariiba and Youlü 1, were used as experimental materials to determine the changes of cell wall composition, sugar accumulation and related enzyme activities during fruit development. The correlation between cellulose content and the activities of enzymes related to cellulose metabolism

收稿日期: 2023-01-10

基金项目: 福建省蔬菜遗传育种重点实验室开放基金项目 (FJVR-2022-01, FJVR-2023-03); 福建省科技项目 (2018N0060); 福建省个人科技特派员项目 (202335080191)

作者简介: 陈瑶瑶 (1983-), 女, 福建龙岩人, 硕士, 助理研究员, 从事蔬菜生理与栽培研究。 (E-mail) huanan_1983@163.com

通讯作者: 朱海生, (E-mail) zhs@163.com

was analyzed. The results showed that the suitable harvest time of the two varieties of okra was 6-7 days after anthesis. During the fruit development, the contents of lignin and hemicellulose increased first and then decreased, the content of cellulose increased continuously, the activities of cellulase synthase (*CesA*) and korrigan (*Kor*) increased, the activities of sucrose synthase (*SS-I*), endo-

β -1,4-glucanase (*Cx*) and exo- β -1,4-glucanase (*CI*) increased first and then decreased, and the activity of β -glucosidase (β -GC) decreased continuously. The contents of lignin, hemicellulose, cellulose and the activities of enzymes related to cellulose metabolism in Kariba fruit were higher than those in Youlü 1. The results of correlation analysis showed that the activities of *CesA* and *Kor* were positively correlated with the content of cellulose, and the activity of β -GC was negatively correlated with the content of cellulose. The results of sugar content determination indicated that the content of sucrose in the fruits of the two varieties showed an upward trend, the contents of fructose and glucose reached the peak values at six days after anthesis, and the activities of sucrose phosphate synthase (*SPS*) and invertase (*SAI*, *BAI*, *NI*) reached the peak values before fruit aging. In conclusion, the increasing cellulose content was the main factor affecting the aging of okra fruit. *CesA*, *Kor* and β -GC were the key enzymes involved in the metabolism of cellulose, and sucrose metabolism was involved in the aging of okra fruit.

Key words: okra; fruit development; cell wall composition; saccharometabolism; activity of enzymes related to saccharometabolism

黄秋葵是一种营养丰富、极具保健价值的药食两用新型蔬菜^[1],秋葵的荚果是主要的食用器官,且嫩荚果在高温季节采收。近年来,随着黄秋葵的功效不断被挖掘及科普,市场消费需求不断扩大,黄秋葵的栽培面积持续增加^[2]。但是黄秋葵嫩荚果的采收期很短,如采收不及时,果实就会快速老化,因果肉粗糙、韧度高而无法食用。老化程度是衡量果实品质的重要指标之一,因此,开展黄秋葵果实成熟老化相关研究对指导黄秋葵田间栽培具有重要的意义。

植物细胞壁代谢与果实质地息息相关,细胞壁成分主要包括木质素、纤维素、半纤维素等,果实老化离不开纤维素和木质素的作用^[3-5]。目前已有报道认为纤维素的聚合是导致黄秋葵果实老化的主要原因^[6-7],也有研究结果表明黄秋葵果实老化的主要原因是木质素积累^[8]。纤维素是地球上重要的生物大分子,其合成过程极为复杂^[9]。纤维素合酶(*CesA*)、纤维素酶(*Kor*)及蔗糖合酶(*SS-I*)等都与植物纤维素的合成有关^[10-12]。由于纤维素结构非常复杂,任何单一的酶都很难做到高效地将其彻底水解。随着生物技术的发展,普遍认为多组分纤维素代谢酶通过协同作用高效分解纤维素,主要包括外切葡聚糖酶(*CI*)、内切葡聚糖酶(*Cx*)和 β -葡萄糖苷酶(β -GC)这3种酶^[13-14]。

果实中糖的种类和含量是决定果实品质的重要指标,蔗糖代谢在果实质地变化中起着重要作用,蔗糖代谢平衡的维持有利于保持细胞膨压和细胞壁张力,从而延缓果实质地老化^[15]。蔗糖磷酸合成酶(*SPS*)参与植物体中的蔗糖合成,与果实风味及成熟有着密切关系^[16-17]。蔗糖转化酶(*Ivr*)催化蔗糖

不可逆地分解为果糖和葡萄糖,*Ivr*分为酸性转化酶(*AI*)和中性转化酶(*NI*)两种类型。其中*AI*又可分为两种类型,一类存在于液泡中,称为可溶性酸性转化酶(*SAI*);另一类固定在细胞壁上,称为细胞壁结合酸性转化酶(*BAI*)。可溶性酸性转化酶(*SAI*)、细胞壁结合酸性转化酶(*BAI*)、中性转化酶(*NI*)都是参与果实糖代谢的关键酶^[18-19]。

本试验以目前栽培较广、代表性强的品种卡里巴和油绿一号(荚果不易老化)为试验材料,开展对黄秋葵果实成熟老化过程中细胞壁组成成分和糖代谢的研究,探索细胞壁组成成分和糖代谢对黄秋葵果实成熟老化的影响,为黄秋葵大田栽培果实适时采收提供参考依据,也为黄秋葵果实延缓老化、改善质地品质等研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

田间种植试验于龙岩市农业科学研究所龙门赤水基地进行,供试品种为近年来中国广泛栽培、深受人们喜爱的黄秋葵品种卡里巴和油绿一号。采用随机区组试验,每小区种植黄秋葵 60 株,共 6 个小区,于 2022 年 3 月 28 日播种,4 月 30 日定植。种植管理措施参照黄秋葵生产的常规管理。

1.2 方法

1.2.1 采样 于 7 月 6 日至 7 月 15 日(盛果期)每个小区随机采收花后第 1 d、2 d、3 d、4 d、5 d、6 d、7 d、8 d、9 d、10 d 发育正常果实各 30 个。取样后立即测定果实长度、鲜质量、直径和老化率;同期每个小区随机采收花后第 2 d、4 d、6 d、8 d、10 d 的果实各 60 个,随机分成四组,第一、二组样品于 80 ℃烘

干至恒质量,粉碎果实并过 40 目筛网,测定果实中木质素、半纤维素含量。第三组取 0.3 g 样品,室温下快速匀浆,水浴、离心洗涤获得粗细胞壁后,通过浸泡、沉淀、干燥后获得细胞壁物质 (Cell wall substances, CWM),称取烘干的 CWM 5 mg,用于纤维素含量测定。第四组样品置于液氮中迅速冷冻,用于 *CesA*、*Kor*、*SS-I*、*Cx*、*Cl* 和 β -*GC* 酶活性的测定。

于 8 月 18 日至 8 月 22 日每个小区随机采收花后第 4 d、5 d、6 d、7 d、8 d 发育正常果实各 30 个,取样后测定可溶性糖含量和糖代谢酶活性等指标。

1.2.2 测试指标及方法 老化率:对开花后 1~10 d 的秋葵做出评价,将新鲜秋葵洗净在沸水中煮 2 min,后冷却至常温,样品随机排列。存在部分果实纤维难咀嚼即判定为老化,老化率=老化样本/总样本数 \times 100%。

果实生长发育性状:每个生物学重复选 10 个果实。用数显游标卡尺测定果实长度和直径;用高精度电子秤测定果实鲜质量。

果实生理指标:木质素、半纤维素、纤维素、蔗糖、葡萄糖、果糖含量以及 *SS-I*、 β -*GC*、*Cx*、*Cl*、*AI*、*BAI*、*NI* 酶活性的测定采用苏州科铭生物技术有限公司生产的检测试剂盒。*CesA* 和 *Kor* 酶活性的测定采用天津科维诺生物有限公司生产的检测试剂盒,利用酶联免疫吸附实验中双抗体夹心法的原理,依次向预先包被有 *CesA* 和 *Kor* 抗体的包被物微孔内添加标本、标准品及 HRP 标记的检测抗体,经温育、

彻底清洗后,再用 TMB 显色。颜色深浅与 *CesA* 和 *Kor* 酶活性呈正相关,用酶标仪测量 450 nm 波长下的 OD 值,计算酶活性。

1.3 数据处理

利用 SPSS 17.0 软件进行数据的方差分析与相关性分析,利用 WPS Office 2022 进行数据图表的绘制。

2 结果与分析

2.1 花后果实生长情况

由表 1 可知,花后 1~10 d 随着生长时间的延长,两个品种的果实直径和单果鲜质量均较前一天显著增加。花后 1~8 d 随着生长时间的延长,两个品种的果实长度均较前一天显著增加。花后 9~10 d,两个品种的果实长度无显著增长,说明,花后 8 d 后果实以横向生长为主。在花后 6 d 内,卡里巴果实均未老化,果实嫩度保持稳定。花后 7~9 d,果实老化率较前一天显著增加,花后 9 d、10 d 果实老化率达到 100%,果实难以咀嚼。在花后 7 d 内,油绿 1 号果实均未老化,果实嫩度保持稳定,花后 8~9 d,果实老化率较前一天显著增加,花后 9 d、10 d 果实老化率达到 100%,果实难以咀嚼。结合单果鲜质量,两个品种的合适采收期为花后 6~7 d。太早采收会使产量降低,采收太晚,果实老化则会导致商品价值下降。

表 1 花后果实生长情况
Table 1 Fruit growth after flowering

花后时间 (d)	果实长度 (cm)		果实直径 (mm)		单果鲜质量 (g)		果实老化率 (%)	
	卡里巴	油绿一号	卡里巴	油绿一号	卡里巴	油绿一号	卡里巴	油绿一号
1	1.29 \pm 0.02h	1.43 \pm 0.16h	7.52 \pm 0.41j	6.31 \pm 0.37j	1.48 \pm 0.03j	1.43 \pm 0.26j	0d	0d
2	3.16 \pm 0.11g	3.70 \pm 0.20g	9.42 \pm 0.22i	8.13 \pm 0.55i	3.58 \pm 0.30i	2.39 \pm 0.23i	0d	0d
3	5.91 \pm 0.37f	4.84 \pm 0.21f	10.64 \pm 0.43h	9.72 \pm 0.39h	4.22 \pm 0.17h	3.46 \pm 0.34h	0d	0d
4	8.79 \pm 0.35e	6.79 \pm 0.35e	13.82 \pm 0.37g	11.84 \pm 0.66g	10.44 \pm 0.69g	5.19 \pm 0.76g	0d	0d
5	13.30 \pm 0.41d	14.63 \pm 0.47d	16.93 \pm 0.54f	14.52 \pm 0.28f	12.14 \pm 0.52f	8.34 \pm 0.70f	0d	0d
6	14.01 \pm 0.29c	17.75 \pm 0.56c	20.81 \pm 0.45e	18.67 \pm 0.46e	14.38 \pm 0.58e	18.78 \pm 1.67e	0d	0d
7	14.88 \pm 0.16b	18.31 \pm 1.46b	23.61 \pm 0.77d	21.29 \pm 0.55d	18.09 \pm 0.56d	22.91 \pm 1.41d	5.57c	0d
8	15.67 \pm 0.48a	19.01 \pm 0.43a	24.77 \pm 0.57c	23.62 \pm 0.62c	24.24 \pm 0.82c	31.00 \pm 2.33c	96.00b	91.67b
9	15.93 \pm 0.48a	19.11 \pm 0.42a	27.48 \pm 0.48b	24.95 \pm 0.90b	32.95 \pm 1.39b	33.12 \pm 2.35b	100.00a	100.00a
10	15.94 \pm 0.20a	19.12 \pm 0.31a	28.41 \pm 2.89a	25.74 \pm 0.77a	41.34 \pm 1.04a	35.52 \pm 2.86a	100.00a	100.00a

同一列数据后不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

2.2 果实发育过程中细胞壁木质素、纤维素和半纤维素含量的变化

由表 2 可知,在花后 2~10 d 卡里巴果实中木质素、纤维素和半纤维素含量始终高于油绿一号。两个品种果实中的纤维素含量均随着生长时间延长呈增加的趋势,在花后 10 d 纤维素含量均达到最高。结合果实中纤维素含量和果实老化率来看,花后 6 d 是卡里巴果实中纤维素含量快速增长的关键时间节点,花后 8 d 是油绿一号果实中纤维素含量快速增

长的关键时间节点。两个品种果实中木质素和半纤维素含量都随着果实生长发育时间的延长先升后降,在花后 6 d 木质素和半纤维素含量达到最高。在花后同一时期,卡里巴果实中的木质素、半纤维素和纤维素含量均高于油绿一号。在花后同一时期,两个品种果实中木质素含量都远低于纤维素含量。结合果实中木质素和纤维素含量来看,花后 8~10 d 果实老化率较高的主要原因是纤维素含量大幅提高。

表 2 花后黄秋葵果实细胞壁中木质素、半纤维素和纤维素含量的变化

Table 2 Changes of the contents of lignin, hemicellulose and korrigan in cell wall of okra fruit after flowering

花后时间 (d)	木质素含量 (mg/g)		纤维素含量 (mg/g)		半纤维素含量 (mg/g)	
	卡里巴	油绿一号	卡里巴	油绿一号	卡里巴	油绿一号
2	44.57±3.26c	39.05±3.03c	296.47±19.27d	275.10±19.25d	111.85±3.74d	104.56±5.60d
4	99.12±2.07b	87.86±4.32b	316.54±9.18d	307.75±17.76cd	213.72±22.30b	201.59±18.19b
6	117.08±8.74a	116.48±11.60a	360.89±7.92c	338.88±7.86c	273.05±4.55a	257.78±13.11a
8	101.62±10.39b	98.01±10.66b	411.11±21.76b	393.03±18.96b	223.04±13.99b	214.62±15.99b
10	91.35±1.684b	82.69±7.63b	446.09±27.09a	428.02±26.00a	163.28±26.85c	147.12±26.72c

同一列数据后不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

2.3 果实发育过程中纤维素代谢酶活性变化

如图 1A 和 1C 所示,两个黄秋葵品种果实中 *CesA* 和 *Kor* 酶活性随着果实的生长发育快速增加,均在花后 10 d 达到最大值,卡里巴中 *CesA* 和 *Kor* 酶活性最大值分别为 2.79 U/L 和 3.00 U/L,油绿一号中 *CesA* 和 *Kor* 酶活性最大值为 2.50 U/L 和 2.88 U/L。2 个品种中 *SS-I* 酶活性随着果实的生长发育快速增加,卡里巴花后 4 d、油绿一号花后 6 d 果实中 *SS-I* 酶活性均达到峰值,分别为 297.29 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 231.84 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 。随着果实进一步成熟老化,花后 6~10 d *SS-I* 酶活性逐渐降低。在果实发育过程中,花后同一时期卡里巴果实 *CesA*、*Kor* 和 *SS-I* 酶活性均高于油绿一号。

如图 1D 和图 1E 所示,两个品种中 *CI* 和 *Cx* 酶活性随着果实的生长发育呈现先增加后降低的趋势,均在花后 6 d 达到峰值,卡里巴和油绿一号果实中 *CI* 酶活性最大值分别为 48.11 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 41.78 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$, *Cx* 酶活性最大值分别为 37.36 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 32.82 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$,之后酶活性逐渐降低。卡里巴和油绿一号中 β -GC 酶活性在花后 2 d 时最大,分别为 73.32 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 64.39 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$,随着果实生长发育 β -GC 酶活性均逐渐降低。花后同一时期,卡里巴果实中 *CI*、

Cx 和 β -GC 酶活性均高于油绿一号。

2.4 果实发育过程中纤维素含量与纤维素代谢酶活性的相关性

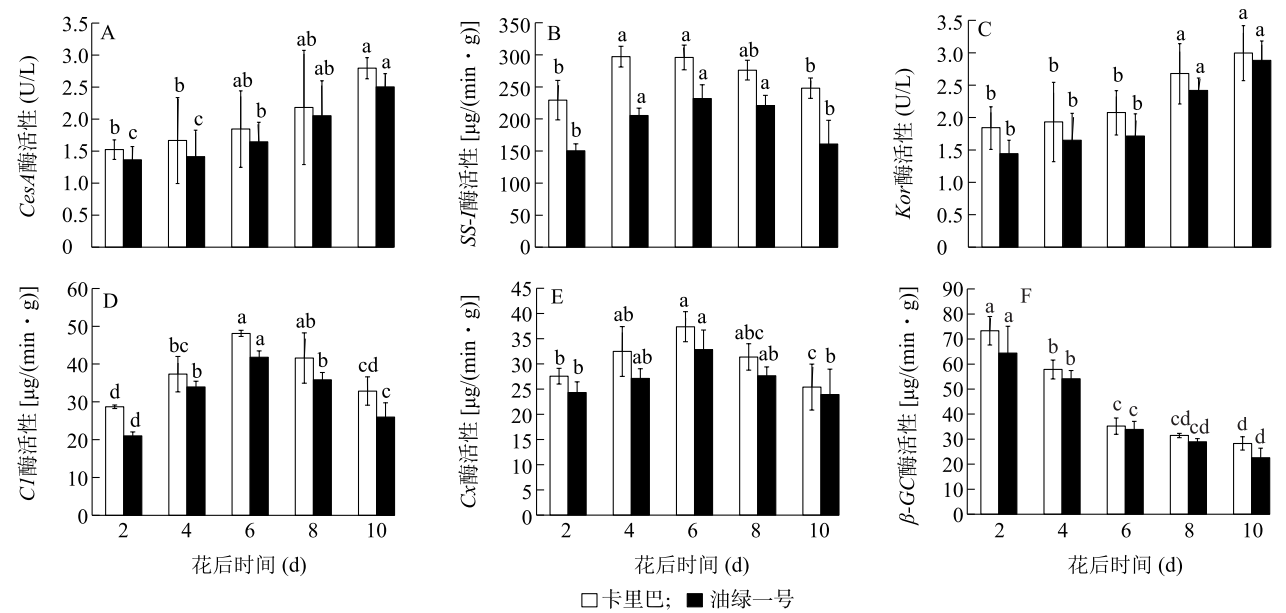
对两个品种果实中纤维素含量与 *CesA*、*Kor*、*SS-I*、*Cx*、*CI*、 β -GC 酶活性进行相关性分析。由表 3 可以看出,卡里巴果实中纤维素含量与 *CesA* 酶活性呈显著正相关,油绿一号果实中纤维素含量与 *CesA* 酶活性呈极显著正相关。卡里巴和油绿一号果实中纤维素含量均与 *Kor* 酶活性呈极显著正相关,均与 β -GC 酶活性呈极显著负相关。卡里巴和油绿一号果实中纤维素含量与 *SS-I*、*Cx* 和 *CI* 酶活性相关性不大,以上结果说明 *CesA*、*Kor* 和 β -GC 酶活性对黄秋葵果实中纤维素代谢起重要的调节作用。

2.5 果实发育过程中糖分含量的变化

从图 2A 可以看出,两个品种果实中蔗糖含量均随着果实的生长发育快速增加,在花后 8 d 达到最大值,卡里巴和油绿一号果实中蔗糖含量最大值分别为 12.29 mg/g 和 9.91 mg/g。在花后 4~8 d 果实生长发育过程中,卡里巴果实中蔗糖含量明显高于油绿一号。由图 2B 和 2C 可知,卡里巴果实在花后 4~5 d 果糖和葡萄糖含量较低,在花后 6 d 达到最大值,果糖和葡萄糖含量最大值分别为 16.35 mg/g 和 7.63 mg/g,之后含量降低。油绿一号果实

中果糖和葡萄糖含量在花后 6 d 达到最大值,果糖和葡萄糖含量最大值分别为 16.52 mg/g 和 7.63 mg/g。且在花后4~5 d 油绿一号果实中果糖和葡萄糖

含量高于卡里巴,而花后7~8 d 油绿一号果实中果糖和葡萄糖含量低于卡里巴。



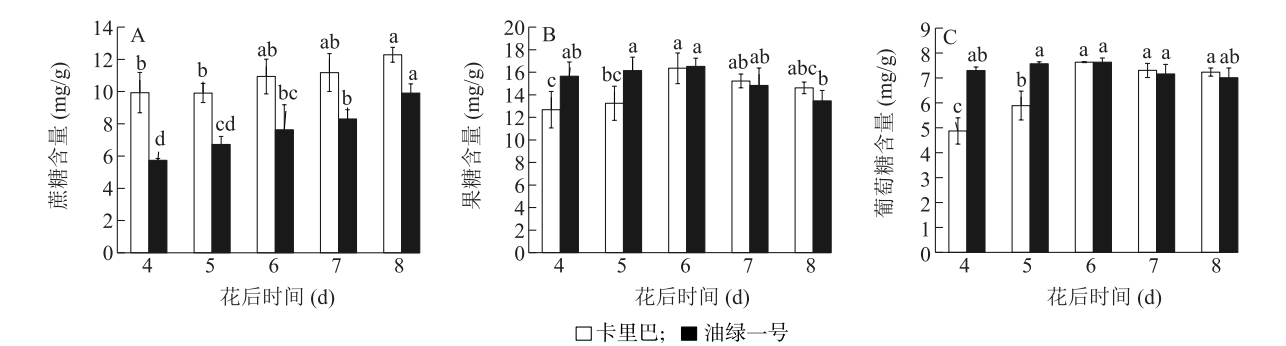
CesA:纤维素合酶;*SS-I*:蔗糖合酶;*Kor*:纤维素酶;*Cl*:外切葡聚糖酶;*Cx*:内切葡聚糖酶; *β -GC*: β -葡萄糖苷酶。同一品种不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

图 1 花后不同时间果实中纤维素代谢酶活性变化
Fig.1 Changes in the activities of enzymes related to cellulose metabolism in fruits at different days after flowering

表 3 果实发育过程中纤维素含量与纤维素代谢酶活性之间的相关系数
Table 3 Correlation coefficient between cellulose content and the activities of enzymes related to cellulose metabolism during fruit development

项目	品种	<i>CesA</i>	<i>Kor</i>	<i>SS-I</i>	<i>Cl</i>	<i>Cx</i>	<i>β-GC</i>
纤维素含量	卡里巴	0.601 *	0.769 **	-0.052	-0.189	-0.139	-0.884 **
	油绿一号	0.773 **	0.835 **	0.088	-0.063	0.185	-0.907 **

* 表示相关性达显著水平 ($P < 0.05$), ** 表示相关性达极显著水平 ($P < 0.01$)。



同一品种不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

图 2 花后果实糖分含量的变化
Fig.2 Changes of sugar content in fruits after flowering

2.6 果实发育过程中蔗糖代谢酶活性的变化

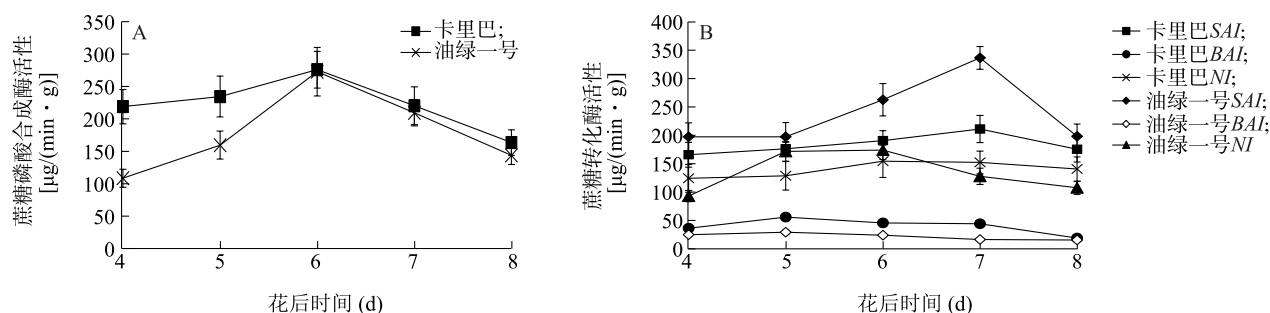
在果实发育过程中,卡里巴和油绿一号果实中

蔗糖磷酸合成酶 (*SPS*) 活性变化呈现低-高-低的变化趋势 (图 3A), 且峰值均出现在花后 6 d, 分别为

275.80 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 272.71 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 。这可能是嫩荚果期黄秋葵果实新陈代谢十分活跃, *SPS* 酶活性增强从而促进蔗糖合成, 后期随着果实的成熟老化新陈代谢减缓, *SPS* 酶活性降低。

果实中的蔗糖转化酶主要催化蔗糖不可逆地降解为果糖和葡萄糖。前期转化酶活性提升, 果糖和葡萄糖含量迅速增加(图 3B)。两个品种果实中 *SAI* 酶活性变化趋势基本一致, 呈先上升后下降的趋势。卡里巴和油绿一号果实中的 *SAI* 酶活性均于花后 7 d 达到峰值, 峰值分别为 211.25

$\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 336.53 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 。两个品种果实中的 *NI* 酶活性均于花后 6 d 达到峰值, 峰值分别为 154.41 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 和 174.13 $\mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 。两个品种果实中 *BAI* 酶活性远低于 *SAI* 和 *NI* 酶活性, *BAI* 酶活性均于花后 5 d 达到峰值。本研究结果表明, 花后同一时期, 卡里巴果实中 *SPS* 酶活性较油绿一号高, *SAI* 酶活性较油绿一号低, 结合卡里巴果实中蔗糖含量高于油绿一号, 表明 *SPS* 酶活性提高、*SAI* 酶活性降低是果实中蔗糖积累的前提。



SAI: 可溶性酸性转化酶; *BAI*: 细胞壁结合酸性转化酶; *NI*: 中性转化酶。

图3 花后果实中蔗糖代谢酶活性的变化

Fig.3 Changes in the activities of enzymes related to sucrose metabolism in fruits after flowering

3 讨论

目前,对瓜果蔬菜果实品质中营养成分的研究较多^[20-23],而对质地品质的研究甚少。本研究通过对黄秋葵果实长度、直径和鲜质量测定,结果发现,黄秋葵果实生长迅速,花后 8 d 开始以横向生长为主。对果实老化率评价结果发现,两个品种的果实的花后 8 d 开始老化率显著提高,果实无法食用,结合经济效益分析两个品种适宜采收期为花后 6~7 d。诸多研究结果表明,果实中纤维素和木质素含量影响果实质地^[24-25]。本研究结果表明,两个品种黄秋葵果实的纤维素含量在发育过程中均保持较高水平,表明纤维素的积累对黄秋葵果实成熟老化起主要作用。这与任健^[26]、李永平等^[6]研究结果一致,他们认为黄秋葵果实老化的过程与纤维素含量大幅增加的过程相一致,花后 2~10 d 卡里巴果实中木质素、半纤维素和纤维素的含量均高于油绿一号,这可能是油绿一号果实较卡里巴不易老化的原因。

CesA 参与植物细胞壁纤维素、半纤维素等物质的合成, *SS-I* 和 *Kor* 的酶活性也直接影响纤维素的

合成和累积速率^[27-28]。本研究结果表明, *CesA* 和 *Kor* 酶活性在两个品种果实发育过程中不断增加,且均在花后 10 d 时达到最高,而此时果实中的纤维素含量也达到最高,说明 *CesA* 和 *Kor* 可能通过参与黄秋葵果实细胞壁纤维素的合成,调控果实的生长发育。这与曹爱娟等^[29]关于桃内果皮木质素的研究结果相似。同时, *SS-I* 酶活性呈现先上升后降低的趋势,而并非和纤维素含量表现出简单的线性对应关系,这可能是由于纤维素合酶复合体结构复杂,植物体内纤维素生物合成过程中受较多因素调控。纤维素分解酶在不同植物果实纤维素代谢中的作用各不相同^[30]。本研究结果表明,两个品种果实中 *CI* 和 *Cx* 酶活性变化规律相似,在花后 4~6 d 达到最高,两个品种果实中 *CI* 和 *Cx* 酶活性变化规律与半纤维含量变化规律大体相同,但与纤维素含量变化规律不一致,这说明在黄秋葵果实发育过程中 *CI* 和 *Cx* 可能促进了半纤维素的降解和果实发育前期纤维素的降解,对果实发育后期纤维素降解没有太大作用。陈玉等^[31]认为 *Cx* 和 *CI* 通过将纤维素水解成小分子物质,进而降解果实细胞壁。因此 *CI* 和

Cx 在黄秋葵果实发育老化过程中的作用需进一步研究探讨。 β -GC 酶活性随着果实发育呈下降趋势,其原因可能是生长初期新陈代谢旺盛,较高的酶活性有利于纤维素的降解^[32],但是随着果实的发育成熟,新陈代谢下降,纤维素降解酶的活性降低则导致果实老化。卡里巴果实中纤维素代谢酶活性始终高于油绿一号,其原因可能是卡里巴果实中纤维素含量较多,而较高的酶活性有利于果实中纤维素的合成或降解,进一步印证了较高的 *CesA*、*Kor*、*SS-I*、*Cx*、*CI* 和 β -GC 酶活性促进了纤维素的代谢。相关性分析结果表明,*CesA*、*Kor* 和 β -GC 是影响黄秋葵果实中纤维素合成与分解的重要酶类,这与李永平等^[7]研究结果相似。其他纤维素代谢酶活性(*SS-I*、*Cx*、*CI*)和纤维素含量的变化趋势没有表现出明显的相关关系,这可能与这些酶还参与果实发育其他反应,而并非特异性参与果实中纤维素代谢有关。

糖代谢相关酶与果实糖分积累之间有着密切联系,但在果实不同发育阶段,不同品种果实糖分积累有差异。本研究中两个品种果实中蔗糖含量均呈现逐渐增加的趋势,卡里巴果实中果糖和葡萄糖含量均在果实发育前期较低,在花后 6 d 达到最大值,后趋于平缓,油绿一号果实中果糖和葡萄糖含量在果实生长发育过程中均变化不明显,最大值在花后 6 d,而这些差异与糖代谢相关酶活性密切相关。两个品种果实中 *SPS* 酶活性高峰期在蔗糖含量达到高峰前出现,*SPS* 酶活性的高峰期均出现在果实老化之前,说明 *SPS* 酶活性增强对于果实蔗糖积累起了很大作用,是促使果实成熟(纤维素积累)的重要前提条件之一,这与李雯等^[33]对香蕉成熟的研究结果相似。蔗糖转化酶活性均在黄秋葵果实成熟老化前达到最高,果糖和葡萄糖含量在花后 6 d 达到最大值,这和蔗糖转化酶将蔗糖催化分解为葡萄糖和果糖的进程相符,与张强等^[34]对甜瓜、彭丽桃等^[35]对油桃糖积累的研究结果相似。黄秋葵果实成熟老化过程中,*SPS* 酶活性与 *SAI* 酶活性变化显著,在此过程中,蔗糖含量迅速升高,果实也快速老化,这表明糖代谢参与了果实成熟老化。蔗糖合成酶(*SPS*)和蔗糖转化酶(*SAI*、*BAI*、*NI*)活性变化与果实纤维化存在不同步性,*SPS* 和转化酶活性峰值出现期要先于果实老化期,这说明果实成熟老化是糖代谢积累到一定程度所产生的结果。

卡里巴和油绿一号黄秋葵果实最适采收期为均

花后 6~7 d,在发育过程中纤维素含量的急剧增加是造成果实老化的主要原因,*CesA*、*Kor* 和 β -GC 酶活性均与纤维素含量呈显著相关,为参与纤维素代谢的关键酶类。卡里巴在果实发育过程中细胞壁组成成分木质素、纤维素、半纤维素含量和纤维素代谢相关酶的活性均高于油绿一号,两个品种在果实成熟老化过程中,蔗糖含量不断上升,蔗糖代谢参与了黄秋葵果实的成熟老化。在黄秋葵果实细胞壁组成成分变化和糖代谢过程中,还有很多非酶类、酶类等物质参与反应,而它们具体在黄秋葵果实老化中起了哪些作用,有待于今后的进一步研究。

参考文献:

- [1] 陈晓琪,李瑶晨,李璐瑶,等. 黄秋葵中黄酮类化合物提取方法优化及总黄酮抑菌效果研究[J].核农学报,2022,36(3):669-679.
- [2] 黄吉. 黄秋葵种质资源多样性及应用研究[D].长沙:湖南大学,2017.
- [3] ZHANG H, YING Y, WANG J, et al. Transcriptome analysis provides insights into xylogenesis formation in Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) shoot[J]. Scientific Reports,2018,8(1):3951.
- [4] LIU W L, ZHANG J, JIAO C, et al. Transcriptome analysis provides insights into the regulation of metabolic processes during postharvest cold storage of loquat (*Eriobotrya japonica*) fruit[J]. Horticulture Research,2019,6:49.
- [5] 李紫阳,杨克彬,高志民. 毛竹笋在快速生长期的木质化调控网络[J].世界竹藤通讯,2021,19(4):81-87.
- [6] 李永平,陈朝文,马慧斐,等. 黄秋葵果实老化与内切葡聚糖酶基因的关系分析[J].中国细胞生物学学报,2022,44(2):257-267.
- [7] 李永平,陈敏氨,刘建汀,等. 黄秋葵纤维素合酶基因家族鉴定及表达分析[J].园艺学报,2022,49(1):73-85.
- [8] 张国芹,牟建梅,陈虎根. 黄秋葵果实质地变化的生化和转录组联合分析[J].植物遗传资源学报,2023,24(1):282-295.
- [9] HAIGLER C H, MILKA I D, HOGAN P S, et al. Carbon partitioning to cellulose synthesis[J]. Plant Molecular Biology,2001,47:29-51.
- [10] 房经贵,朱旭东,贾海峰,等. 植物蔗糖合酶生理功能研究进展[J].南京农业大学学报,2017,40(5):759-768.
- [11] 李春秀,齐力旺,王建华,等. 植物纤维素合成酶基因和纤维素的生物合成[J].生物技术通报,2005(4):5-11.
- [12] JIANG Y J, GUO W Z, ZHU H Y, et al. Overexpression of Gh-SusA1 increases plant biomass and improves cotton fiber yield and quality[J]. Plant Biotechnol Journal,2012,10:301-312.
- [13] 辜青青,唐红英,魏清江,等. 南丰蜜橘果实纤维素代谢与化渣的关系研究[J].园艺学报,2016,43(5):867-875.
- [14] 张俊,许超,张宇,等. 纤维素酶降解机理的研究进展

- [J].华南理工大学学报(自然科学版),2019,47(9):121-130.
- [15] 齐秀东,魏建梅. 冷藏和乙烯处理对采后苹果果实糖代谢及关键基因表达的调控[J].现代食品科技,2015,31(7):137-145.
- [16] LUO T, SHUAI L, LAI T, et al. Up-regulated glycolysis, TCA, fermentation and energy metabolism promoted the sugar receding in 'Shixia' longan (*Dimocarpus longan* Lour.) pulp [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 281:109998.
- [17] LUO T, SHUAI L, LIAO L Y, et al. Soluble acid invertases act as key factors influencing the sucrose/hexose ratio and sugar receding in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) pulp [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 67(1):352-363.
- [18] WILLIAMS R S, BENKEBLIA N. Biochemical and physiological changes of star apple fruit (*Chrysophyllum cainito*) during different 'on plant' maturation and ripening stages [J]. Scientia Horticulturae, 2018, 236(6):36-42.
- [19] LATOCHA P, KRUPA T, JANKOWSKI P, et al. Changes in post-harvest physicochemical and sensory characteristics of hardy kiwifruit (*Actinidia arguta* and its hybrid) after cold storage under normal versus controlled atmosphere [J]. Postharvest Biology Technology, 2014, 88:21-33.
- [20] 刘伟,周龙飞,李会,等. 沙棘中三萜酸物质的提取及含量测定[J].生物加工过程,2023,21(1):50-56.
- [21] 夏智慧,崔文玉,丰程凤,等. 蒸汽爆破对从植物中提取的多酚含量及抗氧化活性影响的研究进展[J].江苏农业学报,2021,37(5):1352-1360.
- [22] 戴意强,吴寒,单成俊,等. 红茶菌发酵对黑莓汁理化性质的影响[J].生物加工过程,2021,19(6):686-692.
- [23] 刘晴晴,李勇,张明霞,等. 紫色桑葚和白色桑葚总酚含量、抗氧化能力及代谢指纹图谱差异分析[J].江苏农业学报,2022,38(3):813-820.
- [24] 沈颖,李芳东,王玉霞,等. 甜樱桃果实发育过程中细胞壁组分及其降解酶活性的变化[J].果树学报,2020,37(5):677-686.
- [25] 刘恋,唐志鹏,李菲菲,等. '融安金柑' '滑皮金柑' 及 '脆蜜金柑' 贮藏期品质、贮藏特性及果皮转录组分析[J].中国农业科学,2021,54(20):4421-4433.
- [26] 任健. 秋葵果实老化机理的初步研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [27] 张兴珍,康同洋,暴茹,等. 桃纤维素合成酶(*CesA/Csl*)基因超家族成员鉴定及表达分析[J].农业生物技术学报,2022,30(6):1096-1111.
- [28] SHIMIZU Y, AOTSUKA S, HASEGAWA O, et al. Changes in levels of mRNAs for cell wall-related enzymes in growing cotton fiber cells [J]. Plant Cell Physiology, 1997, 38(3):375-378.
- [29] 曹爱娟,王有年,葛水莲,等. 桃内果皮木质素沉积过程中酶活性的变化[J].北京农学院学报,2009,24(1):5-8.
- [30] GROSS K C, WALLNER S J. Degradation of cell wall polysaccharides during tomato fruit ripening [J]. Plant Physiol, 1979, 63(1):117-120.
- [31] 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.
- [32] 薛炳烨,束怀瑞. 肥城桃两品系果实细胞壁成分和水解酶活性的比较[J].园艺学报,2004(4):499-501.
- [33] 李雯,邵远志,庄军平,等. 蔗糖磷酸合成酶与香蕉果实成熟、衰老的关系[J].园艺学报,2006,33(5):1087-1089.
- [34] 张强,代文婷,李冀新,等. 糖代谢对甜瓜果实熟软化的影响[J].食品与发酵工业,2020,46(1):112-117.
- [35] 彭丽桃,杨书珍,任小林,等. 采后两种不同果肉类型油桃软化相关酶活性的变化[J].热带亚热带植物学报,2002,10(2):171-175.

(责任编辑:成纾寒)