

植物蜡质研究进展及其在果蔬贮藏中的应用

姚永花,李富军,张新华,李香玉

(山东理工大学 农业工程与食品科学学院,山东 淄博 255049)

摘要:介绍了植物蜡质的成分、性质、形态结构、合成和输出及其在果蔬贮藏中的作用,展望了表面蜡质在果蔬贮藏保鲜方面的应用,以期为充分利用表层蜡质提高果蔬贮藏质量提供参考。

关键词:植物蜡质;果蔬;贮藏

中图分类号:Q 946.4 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2011)02-0202-04

蜡质层是植物抵御外界环境伤害的最外保护层。近年来国内外专家对植物蜡质层的研究取得了重大成果,已经对多种植物表面蜡质的成分、性质、形态结构、合成与输出途径、作用等方面有了很大的认识,如何将蜡质层的研究成果应用于果蔬的保鲜中,更好的提高果蔬贮藏质量,是蜡质层研究和应用的一个重要方向。

1 植物蜡质成分、性质及形态结构

植物蜡质层是植物在生长发育过程中为适应外界环境而形成的一类成分复杂的有机混合物的总称,它覆盖在植物地上部分的最外层。通过质谱-气相色谱技术测定多个物种的表皮蜡质成分,已鉴定出了100多种组分,这些组分主要是脂肪族化合物、环状化合物以及甾醇类化合物等,其中脂肪族化合物是最常见的组分,包括长链脂肪酸、醛、伯醇和仲醇。构成植物蜡质的脂肪酸化合物的碳链与一般脂肪酸化合物的碳链不同,这些碳链的碳原子数超过18个,有的甚至达到60个,Lichtfouse E等^[1]研究发现,植物在土壤中腐败后,其蜡质残留的主要成分为无共价键形式的C₂₇~C₃₃烷烃类脂肪酸;猪笼草捕虫囊光滑区的表面蜡质成分的主要化学成分为C₃₀~C₃₃的醛类脂肪酸^[2];辣椒表面蜡质成分中39%的为C₂₀~C₃₅的烷烃脂肪酸,61%的为烯类脂肪酸,而茄子表面蜡质成分中77%为C₂₃~C₃₆的烷烃脂肪酸,23%的为烯类脂肪酸^[3];巴西棕榈蜡质结构成分主要为

多种脂肪酸,这类脂肪酸在生物体中具有广泛的生理功能^[4]。环状化合物和甾醇类等有机物在植物表皮蜡质中比较少见,但在某些植物中是表皮蜡质的主要成分。在复杂的自然环境中,植物只能被动的接受环境变化所带来的生存压力,所以它们必须通过自身的调节机制以适应环境变化。不同植物对外界环境变化的响应是不同的,环境变化后不同植物表皮蜡质变化也不相同,甚至同种植物不同基因型植株,在环境变化后蜡质的变化也不相同,所以外界环境变化导致蜡质的变化很可能是植物为适应外界环境进行自我调节的一种机制,但这种变化的作用机理还不明确^[5~10]。

由于植物蜡质是一类有机类混合物,所以具有不溶于水而溶于有机溶剂的性质。在植物蜡质提取方面多采用有机溶剂,如以氯仿作溶剂使用常温加热结合法提取稻叶表皮蜡质^[8],以及利用表面活性剂相互作用,采用局部加热的方法萃取植物表皮蜡质^[9]。

不同物种、同一物种的不同生长时期与不同组织器官的蜡质形态结构是不相同的^[10~14],多数植物表皮蜡质为独特的三维结构,一般分为外蜡质层和内蜡质层。内蜡质层为无定型态,包埋在角质层中,用电子显微镜不易观察到。外蜡质层一般会形成自我组装的蜡质晶体,用扫描电子显微镜观察,蜡质晶体微观形态结构呈多样性。Barthlott等^[15]利用扫描电子显微镜观察了13 000多种植物表皮蜡质的形态结构并对其进行了系统分类和命名。他们将蜡质的微观形态结构分为柱状、棒条状、垂直片状、线状、烟囱状等26类,同时他们发现内蜡质层(蜡质晶体下面的薄层)在植物中普遍存在,而片状和管状是所有蜡质晶体结构中最主要的类型。至此,蜡质的形态结构有了统一的命名和分类。这些微观形态不是固定的,在植物生长过程中因成分变化而相互转化。

2 植物蜡质合成与输出

植物蜡质的合成是在其表皮细胞中进行的,这是一

第一作者简介:姚永花(1984-),女,山东曹县人,在读硕士,研究方向为果蔬采后生理。

通讯作者:李富军(1977-),男,山东安丘人,博士,副教授,现主要从事果蔬采后生理与贮藏保鲜技术研究工作。E-mail:lifujun@sdut.edu.cn。

基金项目:山东省自然科学基金资助项目(Y2008D01)。

收稿日期:2010-11-08

个在不同的细胞器中由多种酶参与的复杂过程。大多数植物蜡质的合成主要是通过饱和酰基-CoA 合成途径来合成的:在脂肪酸延长酶(FAE)作用下,通过丙二酰二碳化合物的反复循环来合成超长链脂肪酸(C₂₀和更长链)。合成反应每循环 1 次,有 4 种脂肪酸延长酶:β-酮脂酰-CoA 合成酶(KCS)、β-酮脂酰-CoA 还原酶(KCR)、β-羟脂酰-CoA 脱水酶(HCD)、反烯脂酰-CoA 还原酶(ECR),依次作用从二酰-CoA 的 C 中夺取 2 个 C 使酰基链增加 2 个 C,接着通过缩合反应、脱水反应、再缩合反应,最后形成一个完整的饱和酰基-CoA(图 1)^[16-17]。该过程受多种因素的影响,主要包括植物生长发育状况^[14]、环境信号(如酸雨^[18]、水分供给^[19]、季节变化^[20]、光照^[21]、气体成分^[22]等)。Yu D M 等^[23]通过对水稻叶面表皮蜡质生物合成的研究发现,水稻叶面表皮蜡质的总量与成分和蜡质结晶面 1(WSL1)的参与有很大关系。

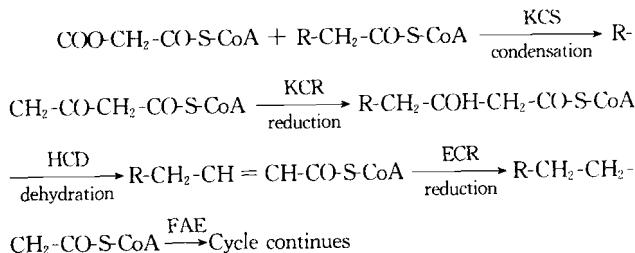


图 1 植物蜡质的饱和酰基-CoA 合成途径示意图

植物蜡质层输出的途径如图 2 所示。在质体中蜡质原体即脂酰基-ACP(Fatty acyl-ACP)被脂酰基-ACP 硫酯酶(FATB)催化释放脂肪酸(Fatty acid),脂肪酸被转运出质体,立即被结合在质体膜上的长链酰基-CoA 合成酶(LACS)催化合成脂酰基-CoA(Fatty acyl-CoA),然后被释放到细胞质中。在细胞质中,脂酰基-CoA 在包括图 1 中的 4 种脂肪酸延伸酶(CER6、KCR1、PAS2、CER10)催化作用脂肪酸延长体(FAE)合成超长链脂肪酸(VLCFAs),然后再形成脂肪族蜡质成分。在伯醇酶催化途径,通过脂肪酰基-CoA 还原酶(CER4)和蜡质合成酶(WSD1)催化 VLCFAs 生成伯醇(1°atcohol)和蜡脂(Wax ester)。VLCFAs 转化为烷烃(Aldehyde)过程中的酶和步骤还不清楚。中链烷烃羟化酶(MAH1)催化 VLCFAs 形成次级醇(2°alcohol)和酮(Ketone)。蜡质成分通过未知的途径从细胞质(ER)转运到质膜(PM),然后通过 ABC 转运酶从细胞中输出。最近发现序列结合脂转运蛋白(LTPG)也参与把蜡质输到表皮,但是它的确切作用还不清楚^[16-17]。

3 植物蜡质的作用

植物蜡质层是存在于植物最外的、与外界环境直接接触的一层保护屏障,对于植物的内部生理和抵御外部环境伤害都有重要意义。

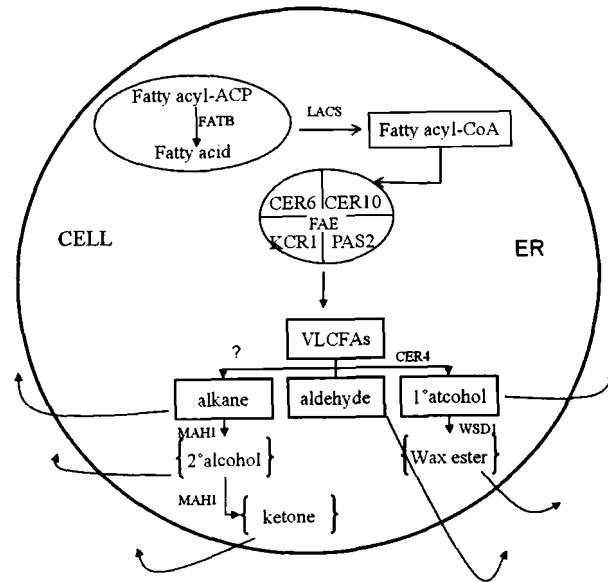


图 2 在表皮细胞内合成的蜡质向细胞外输出途径示意图

3.1 阻止水分散失

蜡质层阻止植物组织内水分的非气孔性散失,与蜡质有机成分和复杂的三维结构有很大关系,所以一般认为表皮蜡质的含量和厚度会影响角质的水分蒸腾。但在许多试验结果中发现,蜡质含量与角质蒸腾速率并没有相关性,Oliveira 等^[24]研究表明,表皮蜡质限制水分的散失与蜡质的厚度没有直接联系,而蜡质的化学成分是决定表皮水分散失程度的一个重要因子。Vogg 等^[16]的研究结果显示,去除番茄外层蜡质对表皮水分的散失影响较小,而去除内表层蜡质脂肪族化合物其水分散失远远高于未去除的,由此可见,限制角质蒸腾的因子可能是内表层蜡质的脂肪族化合物,而外表层蜡质则扮演着次要角色。

研究植物蜡质层的保水性对如何加强植物的抗旱性和充分利用水资源有重要意义。众多的研究结果表明,蜡质表型与作物产量和水分利用效率呈正相关,这为人为的改变植物蜡质层以达到抗旱节水的目的提供了很好的依据^[5,7]。

3.2 蜡质层阻止有害光线和有害物质的伤害

蜡质层在植物表面相当于 1 层有机玻璃,可以有效反射和吸收照射到植物表面的有害光,如高能短波的紫外线。Long 等^[25]用玉米的产蜡质缺陷突变体研究了植物叶表蜡层的抗辐射作用,结果表明,与正常植株相比,缺蜡的玉米植株叶受到紫外线的伤害显著增大,同时证明提取的叶表蜡质能吸收大量的紫外线,蜡质多的叶子比蜡质少的叶子能吸收更多的紫外线。Robberecht 等^[26]对豌豆等多种植物的研究结果表明,叶表蜡质均对紫外线的辐射有着屏障作用,只有不足 1% 的紫外线通过叶表蜡质进入叶肉。

植物蜡质在阻止有害物质(如有机农药和有害气体)进入植物内部中起着重要作用。陈宝梁等^[27]发现植物角质层的蜡质组分对甲萘酚有很强的吸附作用。周会玲等^[28]研究发现,在贮藏中对二氧化硫(SO_2)敏感的葡萄,其蜡质层大都较薄,蜡质排列松散,蜡层之间存在空隙;对 SO_2 抗性较强的葡萄,其表面蜡质层大都较厚,蜡质沉积致密,分布均匀,因此 SO_2 不易进入果皮中,表现出对 SO_2 较强的耐受性。

3.3 蜡质层保护植物避免被病毒侵入和某些昆虫蚕食

蜡质层是植物最大的与环境分离的界面,真菌在植物表面粘附与定植时首先接触到的是蜡层,然后孢子萌发产生萌发管,这些过程的完成常常需要湿润的环境,而液滴在蜡质层的表面很少聚集。因此,蜡质在植物最外层形成防水层,阻碍了真菌等病原菌附着、侵入、萌发和繁殖,有研究已经发现,某些苹果品种的叶片和果实上的蜡粉层可以迅速排除水滴从而抵抗苹果黑星病菌的侵染;田间生长的植物中有蜡质层的品种比没有蜡质层的品种发病轻;水稻抗病品种的叶片蜡质含量明显多于感病品种^[27~30]。郑喜清等^[31]发现,哈密瓜的抗病品种种皮的蜡质含量高于感病品种种皮蜡质。梁炫强等^[32]发现,种皮破损的花生其黄曲霉毒素含量显著高于种皮完整的,种皮对黄曲霉侵染和产毒起着重要的屏障作用。蜡质层对植物避免害虫危害也有作用。蜡质层中的酯类能影响昆虫的行为,光滑的蜡质表面可以使一些害虫难以立足,减少了害虫对植物的蚕食^[30]。

3.4 蜡质在果蔬贮藏中的意义

作为保护层的蜡质,由于其防止植物内部水分蒸发、阻止病菌进入植物内部的作用,因此,蜡质层在果蔬贮藏保鲜中也具有重要价值,果实表皮蜡质的厚薄、形态、结构等都会直接影响果蔬的贮藏性和抗病性。

刘剑锋等^[33]在对秋子梨的果皮结构与果实的贮藏性关系的研究中发现,花盖梨果皮表面粗糙,蜡质层厚而难以观察到气孔或皮孔;尖把酸梨果皮表皮局部易脱落形成大面积的表皮破损面,其上可观察到蜡质大面积脱落并暴露出果皮。对比这 2 个品种果实的耐贮藏性发现,尖把酸梨的腐烂率极高,硬度下降快,乙烯释放高峰来得早。李宏建等^[11]在对苹果不同品种果实组织结构研究发现,金冠苹果的表皮与角质层和蜡质层相互嵌合在一起,结构松散、交错排列不规则、表面呈片状翘起、呈现破碎状,其在贮藏期间容易失水、皱皮,这可能与其特殊结构导致果实不同部位水分散失率不均有一定关系。周会玲等^[28]和屈红霞等^[34]发现同一现象:耐贮藏的果实一般蜡质层较厚,蜡质沉积致密,分布均匀,而不耐贮藏的果实蜡质层大都较薄,蜡质排列松散,蜡质之间存在空隙。

苹果的表皮蜡质对果实贮藏后期虎皮病的发病率也有影响。苹果角质层中蜡质组分的含量为 44.7%,主要结构为 $\text{C}_{29} \sim \text{C}_{32}$ 的长碳链脂肪酸和聚亚甲基,这层蜡

质对苹果虎皮病发病程度的影响很大^[35~37]。通常认为苹果表皮蜡质的成分之一, α -法尼烯的氧化产物共轭三烯在贮藏后期含量的增高是导致苹果虎皮病的直接原因。张元湖和胡小松等^[38~39]研究发现, α -法尼烯在果实表皮角质层中大量合成,分别向外蜡质层和向内皮下细胞和果肉薄壁细胞双向转移,在果实表皮蜡质层或角质层中与氧接触,氧化生成共轭三烯和其它氧化产物,最终导致了虎皮病的发生。

鉴于果实表皮蜡质层在果蔬贮藏保鲜中的重要作用,人为改善果实表层蜡质层的组织结构或者性能,可明显提高果实贮藏品质和抗病性。大量的报道已经证实,果蔬表层涂膜可以影响果实的味道、质量、释放的芳香物质,延长果实的货架期^[36~37]。部分高效果蔬保鲜剂,其作用机制也涉及到了对果蔬表皮蜡质的影响,如近几年持续研究和应用的 1-甲基环丙烯(1-MCP)。有研究发现,经 1-MCP 处理的苹果其表皮蜡质与未处理的果实相比有明显不同。邵建萍等^[35]在 1-MCP 处理对冷藏红星苹果蜡质中酚类含量及其抗氧化活性的影响中发现,1-MCP 处理的果实蜡质具有更高的酚类物质含量和清除自由基的能力。Fan 等^[40]研究表明,1-MCP 处理延缓了果实表皮蜡质中 α -法尼烯氧化为共轭三烯及其他氧化物的速率,大大降低了苹果虎皮病的发生率。Curry^[41]发现经 1-MCP 处理的苹果,通过其蜡质的变化来影响苹果内部乙烯释放。1-MCP 处理也能影响其他园艺产品的蜡质,比如柿子^[42]。

4 展望

由于蜡质特殊的组织结构和形态特性对于果蔬耐贮性和抗病性具有重要的影响,研究其在贮藏过程中的变化及其影响因素(如温度、湿度、保鲜剂、包装方式、气体成分等),合理改善和运用到果蔬保鲜中,将成为提高果蔬贮藏保鲜质量的有益的尝试。对于部分果蔬保鲜剂或防腐剂(如 1-MCP, 乙氧基喹啉, 甲基托布津等)作用机理的研究中由于其直接与果蔬蜡质层接触,因此,考虑其对蜡质层的结构和成分的影响,将是对其作用机理的有益补充。

此外,对植物蜡质层结构的研究多依赖于电子显微镜,该方法精确性高,但存在前处理麻烦的不足,寻求一种简捷有效的预测果蔬表皮蜡质层发育质量的方法方法,将会为深入研究和评价蜡质层在果蔬贮藏保鲜中的作用提供帮助。

参考文献

- [1] Lichtfouse E, Wehrung P, Albrecht P. Plant wax n-alkanes trapped in soil humin by non-covalent bonds[J]. Naturwissenschaften, 1998, 85(9): 449~452.
- [2] Riedel M, Eichner A, Meimberg H, et al. Chemical composition of epicuticular wax crystals on the slippery zone in pitchers of five Nepenthes species and hybrids[J]. Planta, 2007, 225: 1517~1534.
- [3] Bauer S, Schulte E, Thier H P. Composition of the surface waxes from bell pepper and eggplant[J]. European Food Research Technology, 2005, 220:

- 5-10.
- [4] Johnson S C. The structural constituents of carnauba wax[J]. Vandenburg and Wilder, 1970, 11: 514-518.
- [5] 李魏强, 张正斌, 李景娟. 植物表皮蜡质与抗旱及其分子生物学[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(5): 505-512.
- [6] 李法连, 张森, 朱彩霞, 等. 植物表皮蜡质的研究进展及 WIN1 对植物表皮蜡质的影响[J]. 现代农业科技, 2008(11): 104-107.
- [7] 顾俊, 王飞, 张鹏, 等. 植物叶表皮蜡质的生物学功能[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(2): 144-148.
- [8] 周小云, 陈信波, 徐向丽, 等. 稻叶表皮蜡质提取方法及含量的比较[J]. 湖南农业学报, 2007, 33(3): 273-276.
- [9] Mark C P, Clive J R, David B, et al. Macro and Microthermal analysis of plant wax / surfactant interactions; plasticizing effects of two alcohol ethoxylated surfactants on an isolated cuticular wax and leaf model Applied Surface [J]. Science, 2005, 243: 158-165.
- [10] 倪郁, 郭彦军. 植物超长链脂肪酸及角质层蜡质生物合成相关酶基因研究现状[J]. 遗传, 2008, 30(5): 561-567.
- [11] 李宏建, 伊凯, 李宝江, 等. 苹果不同品种果实组织结构研究[J]. 中国果树, 2009(3): 13-17.
- [12] 李高阳, 王丽, 包维楷. 四种藓类植物叶片解剖结构观察[J]. 云南研究所, 2004, 26(3): 305-309.
- [13] 邵邻相, 张均平, 刘艳. 8种柏科植物表皮的扫描观察[J]. 浙江师范大学学报, 2008, 31(2): 195-200.
- [14] 朱命炜, 王红星, 李建军, 等. 木立芦荟发育过程中叶表皮角质膜和蜡质的变化[J]. 电子显微学报, 2004, 23(6): 670-673.
- [15] Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D. Classification and terminology of plant epicuticular waxes[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 126(3): 237-260.
- [16] Vogg G, Fischer S, Leide J, et al. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties; functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid β -ketoacyl-CoA synthase[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 40(55): 1401-1410.
- [17] Kunst L, Sarnuels L. Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export[J]. Plant Biology, 2009(12): 721-727.
- [18] 付晓萍, 田大伦, 黄智勇. 模拟酸雨对植物形态学效应的影响[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23(5): 521-526.
- [19] 李强, 曹建华. 黄荆叶表皮形态结构及其生态适应性研究[J]. 河南师范大学学报, 2008, 36(5): 131-134.
- [20] 崔景伟, 黄俊华, 谢树成. 湖北清江现代植物叶片正构烷烃和烯烃的季节性变化[J]. 科学通报, 2008, 11(53): 1318-1323.
- [21] 王金照, 张文辉. 不同生境下栓皮栎叶形态解剖的研究[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(2): 44-46.
- [22] Vanhalatalo M, Huttunen S, Bäck J. Effects of elevated $[CO_2]$ and O_3 on stomatal and surface wax characteristics in leaves of pubescent birch grown under field conditions[J]. Trees, 2001(15): 304-313.
- [23] Yu D M, Ranathunge K, Huang H S, et al. Wax Crystal-Sparse Leaf 1 encodes a-ketoacyl CoA synthase involved in biosynthesis of cuticular waxes on rice leaf[J]. Planta, 2008, 228: 675-685.
- [24] Oliveira A F M, Meirelles S T, Salatino A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 2003, 75(4): 431-439.
- [25] Long I M, Patel H P, Cory W C, et al. The maize epicuticular wax layer provides UV protection[J]. Functional Plant Biology, 2002, 30(1): 75-81.
- [26] Robberecht R, Caldwell M M, Flint S D. Internal filters; prospects for UV-acclimation in higher plants[J]. Physiologia Plantarum, 1983, 58(3): 445-450.
- [27] 陈宝梁, 周丹丹, 李月桂, 等. 植物角质层的蜡质组分对甲萘酚的吸附作用[J]. 环境科学, 2008, 29(6): 1671-1675.
- [28] 周会玲, 李嘉瑞. 葡萄果实组织结构与耐贮性的关系[J]. 园艺学报, 2006, 33(1): 28-32.
- [29] 颜世文, 倪宏涛, 冷艳华. 不同抗感灰斑病品种叶片蜡质含量、叶比重的比较研究[J]. 种子世界, 2000(2): 24-25.
- [30] 王美芳, 陈巨莲, 程登发, 等. 小麦叶片表面蜡质及其与品种抗蚜性的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(3): 341-346.
- [31] 郑喜清, 胡俊, 胡宁宝, 等. 不同哈密瓜品种对细菌性果斑病的抗性与蜡质的关系[J]. 内蒙古农业大学学报, 2007, 28(2): 132-134.
- [32] 梁炫强, 周桂元, 潘瑞炽. 花生种皮蜡质和角质层与黄曲霉侵染和产毒的关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(1): 11-14.
- [33] 刘剑锋, 李国怀, 彭抒昂, 等. 秋子梨的果皮结构与果实的贮藏性[J]. 园艺学报, 2007, 34(4): 1007-1010.
- [34] 屈红霞, 蒋跃明, 李月标, 等. 黄皮耐贮性与果皮超微结构的研究[J]. 果树学报, 2004, 21(2): 153-157.
- [35] 李云桂, 陈宝梁. 苹果角质层的组分特征及其对甲萘酚的吸附作用[J]. 环境科学学报, 2007, 27(11): 881-886.
- [36] Jacques F C, Luis G C, Ana V, et al. Epicuticular wax content and morphology as related to ethylene and storage performance of 'Navelate' orange fruit[J]. Postharvest Biology and Technology, 2010, 55: 29-35.
- [37] Porat R, Weiss B, Cohen L, et al. Effects of polyethylene wax content and composition on taste, quality, and emission of off-flavor volatiles in 'Mor' mandarins [J]. Postharvest Biology and Technology, 2005, 38: 262-268.
- [38] 邵建萍, 张元湖, 梁雅芹, 等. 1-MCP 处理对冷藏红星苹果蜡质中酚类含量及其抗氧化活性的影响[J]. 园艺学报, 2008, 35(8): 1189-1192.
- [39] 胡小松, 肖华志, 王晓雪. 苹果 α -法尼烯和共轭三烯含量变化与贮藏温度的关系[J]. 园艺学报, 2004, 31(2): 169-172.
- [40] Fan X, Argenta L, Mattheis J P. Development of apple superficial scald, soft scald, core flush, and greasiness is reduced by 1-MCP[J]. Postharvest Biology and Technology, 1999, 47(8): 3063-3068.
- [41] Curry E. Effects of 1-MCP applied postharvest on epicuticular wax of apples (*Malus domestica* Borkh.) during storage[J]. Science of Food Agriculture 2008, 88: 996-1006.
- [42] Muhamrem E, Steven A S, Fox A J, et al. Ripening and quality responses of mamey sapote fruit to postharvest wax and 1-methylcyclopropene treatments[J]. Postharvest Biology and Technology, 2005, 36: 127-134.

Study Progress of Plant Wax and its Applications on the Fruit and Vegetable Storage

YAO Yong-hua, LI Fujun, ZHANG Xin-hua, LI Xiang-yu

(School of Agriculture Engineering and Food Science, Shandong University of Technology, Zibo, Shandong 255049)

Abstract: This paper discussed the compositions, characters, structure feathers and its synthesis and export pathway of the plant wax. The functions of the wax on the storage of fruits and vegetables were also discussed and the application of wax on the storage of fruits and vegetables were forecast, which might be used to improve the storage quality of fruits and vegetables.

Key word: plant wax; fruits and vegetables; storage