

梨石细胞形成的控制因素及对果实质构影响研究进展

王 娅, 曹雪慧*, 年 蕊, 尤开艳, 朱丹实

(渤海大学食品科学与工程学院, 生鲜农产品贮藏加工及安全控制技术国家地方联合工程研究中心, 辽宁 锦州 121013)

摘 要: 石细胞作为评价梨品质的重要指标之一, 对果实具有支持作用, 能提高其耐贮藏性。然而, 梨果实中石细胞过多不利于营养成分积累, 影响梨的口感、风味和功效, 降低其市场价值。深入了解石细胞形成途径及其调控方法有助于改善梨果实品质、促进梨加工产品开发。本文针对梨石细胞形成过程, 从内部因素, 如酶类、木质素、维管束、基因等角度综述梨果实合成路径中石细胞产生的关键控制因素, 结合外源钙、激素和环境等外界因素干预梨果实石细胞分布、大小及含量, 并对石细胞对梨感官和营养品质的影响进行探讨, 旨在深入了解影响梨石细胞形成的因素, 以期为未来梨果实精深加工和应用提供借鉴。

关键词: 梨石细胞; 控制因素; 质构; 木质素; 酶

Research Progress on Factors Controlling the Formation of Stone Cells in Pear Fruits and Their Effects on Fruit Texture

WANG Ya, CAO Xuehui*, NIAN Rui, YOU Kaiyan, ZHU Danshi

(National and Local Joint Engineering Research Center of Storage, Processing and Safety Control Technology for Fresh Agricultural and Aquatic Products, College of Food Science and Technology, Bohai University, Jinzhou 121013, China)

Abstract: As one of the important indicators for evaluating the quality of pears, stone cells exhibit a supportive effect on pear fruits and improve its storability. However, excess stone cells in pear fruits are not conducive to the accumulation of nutrients, affecting the taste, flavor and health benefits, ultimately reducing the marketability of pears. Gaining insights into the formation pathways of stone cells and developing methods to regulate the formation of stone cells are beneficial to improve the quality of pear fruits and promote the development of processed pear products. In this article, we review the key internal factors controlling the development of stone cells in pear fruits such as enzymes, lignin, vascular bundles and genes and the external factors affecting the distribution, size and content of stone cells in pear fruits such as exogenous calcium, hormones, and the environment. Moreover, we also discuss the effects of stone cells on the sensory and nutritional quality of pear fruits. It is our hope that this review will provide a reference for the deep processing and utilization of pear fruits in the future.

Keywords: stone cells in pear fruits; control factors; texture; lignin; enzymes

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230816-107

中图分类号: TS255.2

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630(2024)07-0340-08

引文格式:

王娅, 曹雪慧, 年蕊, 等. 梨石细胞形成的控制因素及对果实质构的影响研究进展[J]. 食品科学, 2024, 45(7): 340-347.

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230816-107. <http://www.spkx.net.cn>

WANG Ya, CAO Xuehui, NIAN Rui, et al. Research progress on factors controlling the formation of stone cells in pear fruits and their effects on fruit texture[J]. Food Science, 2024, 45(7): 340-347. (in Chinese with English abstract)

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20230816-107. <http://www.spkx.net.cn>

梨属于蔷薇科 (Rosaceae) 梨属 (*Pyrus* L.), 5 个主要栽培品种包括砂梨 (*P. pyrifolia*)、新疆梨 (*P. sinkiangensis*)、白梨 (*P. bretschneideri*)、秋

子梨 (*P. ussuriensis*) 和西洋梨 (*P. communis*), 广泛应用于生产的栽培品种多达130余个, 如砀山酥梨、库尔勒香梨、鸭梨等^[1]。梨风味独特、营养丰富, 富含糖

收稿日期: 2023-08-16

基金项目: 辽宁省自然科学基金资助计划项目 (2022-MS-374)

第一作者简介: 王娅 (2000—) (ORCID: 0009-0000-5640-4360), 女, 硕士研究生, 研究方向为果蔬加工。

E-mail: yaya4015@163.com

*通信作者简介: 曹雪慧 (1978—) (ORCID: 0000-0002-5434-0938), 女, 教授, 博士, 研究方向为果蔬加工。

E-mail: caoxuehuisnow@126.com

类、维生素、矿物质、膳食纤维等有益成分，具有生津止渴、化痰止咳的功效，因此广受消费者喜爱。我国作为梨的原产国，梨树种植面积居于世界前列，因此，梨产业的发展与众多果农利益息息相关，也在一定程度影响着我国经济发展^[2]。近年来随着梨品种越来越丰富，人们对梨品质的要求也日益增高^[3]。

梨的主要果实品质评价指标包括果肉质、色泽、糖度、香气、石细胞含量等。梨石细胞含量是评价梨果实品质的重要指标之一，降低梨果实石细胞含量，对改善梨品质至关重要^[4]。石细胞是果实中的一种厚壁组织细胞，由薄壁组织细胞经木质素不断沉积形成。单个石细胞不影响口感，但石细胞聚集在一起形成较大的石细胞团时会严重影响梨的品质。因此，减少石细胞的大小和含量对提高梨果实内在品质极为重要。

木质素以苯丙烷途径为主要途径合成后沉积在薄壁细胞是梨石细胞形成的直接原因，而这一途径中参与的关键酶也对石细胞合成有调控作用；此外，梨果树的生长环境也一定程度影响着梨果实品质；同时为调控梨石细胞的形成，目前已有许多研究人员对梨果实进行外源物质处理，并获得一定进展。因此本文针对梨石细胞形成过程，结合内外因素，如酶类、木质素、外源钙、环境等，就其如何影响梨果实石细胞分布、大小、含量以及石细胞对梨感官和营养品质的影响进行归纳探讨，对改善梨果实品质、发展我国梨产业有重要参考意义。

1 梨石细胞形成过程及对梨品质的影响

1.1 梨石细胞形成过程

梨石细胞属于短石细胞，含有大量木质素和纤维素。梨石细胞是由薄壁细胞在发育时营养物质不足导致细胞壁次生加厚，最终发育而成。图1展示了梨石细胞由薄壁细胞发育为石细胞的过程：木质素以苯丙烷途径为主要途径合成，并在积累后沉积在薄壁细胞的细胞壁上，使细胞壁逐渐加厚形成次生壁；此外，在细胞壁加厚的同时，单个细胞聚簇在一起，原生质逐渐消失，最终形成实心石细胞团。在梨的发育过程中，石细胞在梨树开花后20 d左右开始分化，随后伴随花瓣脱落落在薄壁细胞中有个别细胞的细胞壁变厚，形成厚壁细胞，即石细胞团的原基细胞。以原基细胞为中心，周围的薄壁细胞细胞壁继续加厚，出现厚壁细胞聚簇现象。然后成团的厚壁细胞木质化，原生质消失，形成石细胞团，通常在落花后15 d开始出现大量石细胞团。石细胞在果肉的深部区域先发生，然后逐渐向外扩散^[4]。石细胞团周围果肉细胞呈椭圆形增长，在果实生长发育中后期，石细胞团逐渐解体、体积变小，果肉细胞持续增长直至成熟期。成熟

期时，石细胞团持续解体，果肉细胞壁厚显著降低^[5]；在盛花后期阶段，石细胞团趋于变小^[6]。田路明等^[7]研究发现，石细胞团发育快慢受成熟期影响，早熟品种发育快，中晚熟品种则发育较慢。石细胞含量由于梨品种不同而有些许差异，但在发育时总体上呈现先上升后下降的趋势。张倩等^[6]分别使用脱萹剂和植物三碘苯甲酸(2,3,5-triiodobenzoic acid, TIBA)进行处理，虽然二者都会使石细胞含量发生改变，但石细胞含量变化总体趋势大致相同。此外，有研究发现，使用氯化钙(CaCl₂)和硼酸处理后梨石细胞含量也呈现先上升后下降的趋势^[8-9]。

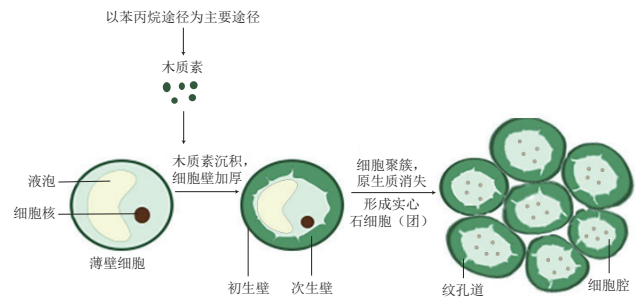


图1 梨石细胞形成过程

Fig. 1 Formation process of stone cells in pear fruits

1.2 石细胞对梨质构的影响

在成熟梨果实中，石细胞主要分布于果心和果皮处，果肉中石细胞含量较少。梨石细胞与梨果实品质密切相关，是判断果实品质的重要指标。有研究表明，石细胞(团)数量对梨果实中果糖、山梨醇和葡萄糖含量影响并不显著，但与蔗糖含量呈显著负相关^[10]。此外还有报道推测，梨石细胞的细胞壁会影响压榨果汁成分组成，如会影响糖、酸和VC含量，从而影响果汁质量和耐贮藏性^[11]。石细胞含量高会使梨果实相对较小、硬度较大，可溶性固形物含量相比石细胞少的果实也有所降低^[12]。由此可见，石细胞含量过高不仅造成鲜梨果实品质劣变，还会对加工的产品产生一定影响。

石细胞含量越多，果肉越粗糙、口感越差，田路明等^[7]分析319个品种梨石细胞团，发现梨果肉质地的粗糙程度与石细胞团含量总体呈正相关。除石细胞含量，石细胞团直径对质地特性也有较大影响，在对石细胞团直径的研究中发现，直径大于250 μm的石细胞团含量是影响梨果肉质地的因素，因此将直径大于250 μm的石细胞团含量作为评价梨果肉质地的指标^[12]。不同品种间石细胞的聚合力不同，石细胞团含量也存在差异^[13]。范净等^[14]在研究砂梨石细胞含量多样性时发现，砂梨种质资源石细胞含量性状遗传多样性丰富，同时提出优化砂梨石细胞含量(SC)7级标准分级为

SC < 0.1%、0.1% ≤ SC < 0.2%、0.2% ≤ SC < 0.4%、0.4% ≤ SC < 0.7%、0.7% ≤ SC < 1.1%、1.1% ≤ SC < 1.6% 和 SC ≥ 1.6%。Li Na等^[15]研究表明,与黄梨、巴特利特梨相比,丹山梨的石细胞密度、直径和径向分布较大,导致丹山梨果肉质地粗糙。

石细胞含量和形态除影响果肉质度外,与果皮和果肉的色泽也有一定关联。李含芬等^[16]对比硬化症梨果实与正常梨果实颜色差异,发现病果颜色发黄,正常果则偏绿,特别在果顶部差异最为明显。周金鑫^[17]通过对比‘二十世纪’和‘金二十世纪’梨果皮色泽差异,发现二者石细胞含量变化趋势相同,但由于‘二十世纪’梨的石细胞含量与木质素含量均高于‘金二十世纪’梨,因此认为除了叶绿素影响外,2种梨的果皮表面木栓化程度也是影响果皮色泽差异的原因之一。

梨的硬化症,即果肉硬化症、果顶硬化症、石裂症等,严重影响梨果实口感、耐贮藏性和商业价值。李文慧^[18]发现,库尔勒香梨粗皮果的木质素含量和石细胞含量显著高于正常果,并认为石细胞团裂解程度和裂解时间在一定程度上会影响石细胞含量和果皮厚度;同时,成熟期果肉薄壁细胞壁持续增厚也导致果肉粗糙程度增加。李含芬等^[16]也发现,在果肉硬化症‘黄金梨’的果实发病部位,石细胞含量远高于正常果,且发病部位果肉硬度大、糖分含量低,导致果实品质严重下降。而粗皮果石细胞团直径、密度和含量均较正常果高,可溶性固形物含量较低,说明粗皮果的果实品质较差^[19]。

2 梨石细胞形成影响因素

2.1 内部因素对梨石细胞形成的影响

2.1.1 基因的影响

与梨石细胞形成相关的基因可以正向或反向调控与石细胞形成相关酶类,进而影响梨果实的石细胞含量,因此,对梨石细胞相关基因的研究不仅能够更加深入认识梨石细胞形成机制,还能够启发研究人员有效地探索调节梨果实中石细胞含量与分布的方法。从当前研究趋势来看,对梨石细胞形成发育及木质素合成的相关基因调控的研究已经获得重要进展。

不同家族基因对石细胞的影响部分研究结果如表1所示。木质素合成途径以苯丙烷途径为主,但其具有众多其他支路,因此,其内在基因调控的路径复杂,需要进一步探究。Qi Kaijie等^[20]结合梨石细胞生理变化结果和转录组数据确定*PbrCAD1*、*PbrCAD20*、*PbrCAD27*和*PbrCAD31*等基因有可能参与梨果实中木质素合成的调控,但还需要进一步实验确认。

表1 调控石细胞、木质素形成的相关基因

基因名称	作用机制	过表达结果	参考文献
<i>POD42-like</i>	在果实发育前期高表达,促进木质素单体聚合	木质素含量增加	[17]
<i>POD16-like</i>		木质素含量增加	[17]
<i>Myb4-like</i>		对梨石细胞形成呈正向调控	[17]
长春碱合酶-like	催化羟基肉桂酰辅酶A与3种常规木质素单体发生酰基化反应,从而促进木质素单体合成	木质素含量增加	[17]
<i>CCR</i>	作为单木质酚生物合成特异性基因在梨果实关键期显著上调	木质素含量增加	[21]
<i>LAC</i>	催化单木质素醇氧化聚合成木质素聚合物	木质素和石细胞含量增加	[21]
<i>PbBGLU1</i>	对针叶树素、紫丁香苷具有催化作用	木质素和石细胞含量增加	[22]
<i>PbBGLU16</i>		木质素和石细胞含量增加	[22]
<i>PbUGT72AJ2</i>	催化单萜烯醇的葡萄糖偶联介导糖基化,并影响下游基因表达	过表达后无变化, RNA干扰沉默 <i>PbUGT72AJ2</i> 基因后,梨果实木质素和石细胞含量增加	[23]
<i>PbrMYB169</i>	<i>PbrMYB169</i> 蛋白结合并显著激活木质素基因 <i>C3H1</i> 、 <i>CCR1</i> 、 <i>CCOMT2</i> 、 <i>CAD</i> 、 <i>4CL1</i> 、 <i>4CL2</i> 、 <i>HCT2</i> 和 <i>LAC18</i> 启动子中的AC元件[ACC(TTA)ACC]	增强木质素基因表达,增加木质素沉积和细胞壁厚度,但没有改变丁香基和愈创木酰基木质素单体的比例	[24]
<i>PbrMYB24</i>	通过与不同的顺式元件[AC-I(连接)元件、AC-II(连接)元件和MYB结合位点(MBS)]结合,激活木质素和纤维素生物合成基因的转录;直接与 <i>PbrMYB169</i> 和 <i>NAC</i> 石细胞促进因子(<i>PbrNSC</i>)的启动子结合,激活基因表达	过表达增加木质素和纤维素的积累	[25]
<i>PbbZIP48</i>	可以激活梨石细胞中木质素生物合成基因转录	促进细胞壁木质化	[11]
<i>PsiCAD1</i>		木质素染色与含量均增加,且注射位点的 <i>PsiCAD1</i> 与 <i>PsiPRX6</i> 表达量也有所增加	[26]
<i>PsiPRX6</i>		表达量也有所增加	[26]
<i>PbCSE1</i>	催化木质素单体合成	木质素含量增加	[27]
<i>PbCML3</i>	间接调控木质素通路基因,促进木质素代谢	石细胞含量增加	[28]
<i>PbPIN2</i>	促进多酚氧化酶(polyphenol oxidase, POD)、苯丙氨酸裂解酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、肉桂醇脱氢酶(cinnamyl-alcohol dehydrogenase, CAD)3种相关木质素酶活性	木质素含量增加	[29]
<i>PbrARF13</i> 、 <i>PbrNSC</i> 、 <i>PbrMYB132</i>	<i>PbrARF13</i> 通过直接与其启动子结合抑制 <i>PbrNSC</i> 表达, <i>PbrNSC</i> 为 <i>PbrMYB132</i> 的正调控因子, <i>PbrMYB132</i> 激活了编码纤维素合酶和木质素漆酶基因的表达,三者调控级联介导梨果实石细胞中木质素和纤维素响应生长素信号的生物合成	过表达 <i>PbrMYB132</i> 、 <i>PbrARF13</i> 增加了梨果实中的石细胞含量和次生壁的厚度	[30]
<i>RBOH</i>	<i>RBOH</i> 介导的活性氧(reactive oxygen species, ROS)形成木质素化	ROS积累,促进木质化	[31]
<i>BPB1</i>	调控木质素和纤维素含量以及多个转录代谢途径	促进木质素合成,抑制纤维素合成	[32]
<i>4CL-CCR</i>	激活木质素相关基因MYB的表达,抑制生长素相关基因表达	显著促进4-羟基肉桂醇产生,显著降低酚酸含量,增加醛含量,导致木质素沉积增加	[33]
<i>DIGLPI1-5-1</i>	调控ROS相关酶活性	促进木质素积累,降低H ₂ O ₂ 含量	[34]

影响梨石细胞的基因繁多,需要进一步梳理统计,以便学者们进行研究。2023年,Wang Peng等^[35]构建了梨的基因组谱图。他们对花粉管生长等相关农艺性状的关键基因进行探索,并重建木质素合成的调控网络,同时指出此调控网络的核心因子为受体样激酶。此外,在线数据库PearEXP(<http://www.peardb.org.cn>)的构建可帮助获取梨的蛋白质基因组资源,将为木本植物蛋白质基因组的深入研究提供范例^[36]。

2.1.2 酶类的影响

梨石细胞是一种短石细胞，由薄壁细胞沉积木质素和纤维素形成次生增厚细胞壁，其形成主要分2个阶段：首先是具有较厚次生细胞壁的短囊状细胞的形成；其次是在木质素、纤维素合成过程有许多关键酶参与调控的木质化^[37]。

木质素合成途径中的核心酶主要包括CAD、POD、PAL、4-香豆酸:辅酶A连接酶(4-coumarate:CoA ligase, 4CL)等，CAD依赖于还原型辅酶II(NADPH)催化分解还原肉桂醛及其衍生物，将木质素前体和木质素类物质转化成木质素单体。POD是木质素合成过程中的主要酶，会影响组织木质化。PAL是苯丙氨酸途径的初始酶，也是木质素合成代谢的关键酶之一。在木质化前期，为实现木质素大量积累、促进木质素沉积，2种酶的活性较高。在对核桃^[38-39]及龙眼^[40]木质化的研究中也均表现出这一特点。

肉桂酰辅酶A还原酶催化肉桂酰辅酶A转化为相应的肉桂醛。作为木质素特异途径的限速酶，参与将松柏醇、香豆醇及芥子醇催化合成3种对应的木质素，即愈创木基木质素(G木质素)、对-羟基苯基木质素(H木质素)及紫丁香基木质素(S木质素)。

CAD在木质素合成的最后一步参与反应，能通过催化羟基肉桂醛还原为相应的醇类，调节木质素单体合成，因此，其活性是影响木质素含量和单体组成的关键因素之一^[41]。对砵山酥梨果实愈伤组织使用不同浓度钙处理，发现CAD活性持续下降，经0.50% CaCl₂处理的田间果实中的CAD活性被显著抑制^[41]。

4CL是连接苯丙烷途径各分支的枢纽，催化形成的对-香豆酸辅酶A是一种重要底物，可在多种酶的催化下进入苯丙烷代谢途径。Xie Pengdong等^[42]的研究中使用壳聚糖处理激活了4CL和CAD，促进了芥子醛、松柏醇和肉桂醇合成，从而加速木质素积累。在关于拟南芥的研究中发现，4CL1基因缺失会导致木质素含量减少，但无生长缺陷；At4CL1/4CL2和4CL1/4CL2/4CL3的突变体都出现矮化现象，但木质素含量没有发生变化^[43]。关于陆地棉的一项研究表明，与对照组相比，沉默Gh4CL7组的木质素含量降低约20%，而过表达Gh4CL7的拟南芥株系木质素含量增加约10%^[44]。

咖啡酰莽草酸酯酶(caffeoyl shikimate esterase, CSE)将咖啡酰莽草酸转化为咖啡酸，被认为是木质素产生的重要调节因子之一。CSE可以绕过羟基肉桂酰辅酶A，与4CL协同生成咖啡基辅酶A，从而合成G木质素和S木质素单分子醇。此外，CSE基因在梨及拟南芥中的过表达会增加木质素积累^[27]。而CSE表达下调导致木质素含量降低^[45]，敲除CSE基因可减弱木质素沉积^[46]。

咖啡酰辅酶A氧甲基转移酶(caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase, CCoAOMT)是植物木质素合

成中的关键酶，Zhang Xiaoshuang等^[47]从蕨类植物中分离出2个编码CCoAOMT的基因，其在拟南芥中的组成性表达提高了植物木质素含量，表明2种基因均参与木质素合成。CCoAOMT能催化咖啡酰辅酶A生成阿魏酰辅酶A^[43]，这是合成G木质素和S木质素单体的必要步骤。CCoAOMT基因可使G木质素和S木质素水平降低，同时G木质素较S木质素减少更为显著，因此使S/G木质素有所上升^[48]。

NADPH氧化酶又名呼吸爆发氧化酶同源物(respiratory burst oxidase homologue, RBOH)，能够产生ROS，而ROS与木质素沉积及石细胞形成关系密切。然而，RBOH在细胞壁木质化中的作用尚不清楚。Wang Xiaoqian等^[49]研究发现，PuRBOHF在石细胞中的时期特异性表达高于其他组织细胞，并且通过诱导胞外氧产生，促进过氧化氢(H₂O₂)转化，从而诱导PuPOD2和PuLAC2转录，促进木质素产生，是梨果实中单木质素聚合和石细胞形成的必要条件。Cheng Xi等^[50]从基因角度研究发现，PbRBOHA和PbRBOHD作为候选基因可能在梨石细胞木质素化过程ROS代谢中发挥重要作用。

2.1.3 木质素的影响

木质素主要存在于植物细胞壁中，在植物体中起到提供机械支撑、营养运输及抵御病虫害的作用。在梨果实中，木质素是形成石细胞的主要物质，木质素的沉积会促使石细胞形成，不利于果实食用品质及营养价值。

木质素是由香豆醇、松柏醇和芥子醇3种主要的苯丙烷单体(结构式如图2所示)构成的聚合物。植物木质素形成则是一种复杂的植物新陈代谢反应，包括维管束发育和植物胁迫等信号物质形成的反应，由苯丙氨酸起源，先经过各种复杂化学反应得到单一物质，再进行氧化与聚合反应得到植物木质素。

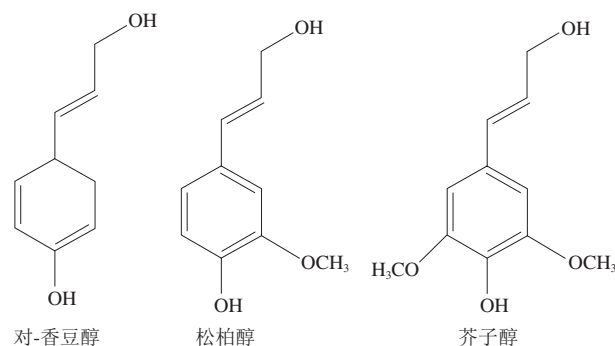


图2 3种木质素单体结构式

Fig. 2 Structure formulae of three lignin monomers

当前木质素的合成途径主要有3种，包括苯丙烷途径、羟基肉桂酰辅酶A-硫酸酯中间体合成途径和木质素特异合成途径。苯丙烷途径是植物生存所必需的，在干旱、重金属、盐碱、极端温度及紫外线辐射等非生物胁迫

迫因子刺激下被激活,主要是将苯丙氨酸转化为对香豆酰辅酶A,作为多种分支途径的前体物质。羟基肉桂酰辅酶A-硫酸酯中间体合成途径可以将各种羟基肉桂酸通过4CL催化形成对应的羟基肉桂酰辅酶A-硫酸酯。木质素特异合成途径则可将不同的羟基肉桂酰辅酶A-硫酸酯转化为相应的羟基肉桂醇,即木质素单体。

木质素在生物体内合成受基因和环境调控。木质素合成后在特定的细胞生长完成、细胞次生壁加厚的时期发生沉积,而后木质素在植物组织(主要为导管细胞壁和维管束间的纤维细胞壁)中沉积,这一过程即为木质化过程。随着果实生长发育,石细胞含量、木质素含量、木质素代谢过程中相关酶活性之间存在时序性和一致性,且趋势均为先升高后下降^[6]。成熟石细胞含有20%~30%木质素,其形成与木质素合成、转移和氧化过程密切相关^[21]。

2.1.4 维管束的影响

维管束周围能为石细胞形成提供更多糖、蛋白质、维生素等资源,因此,一些草本植物的石细胞主要分布在维管束附近^[51-52]。目前也有研究发现梨石细胞也在维管束附近分布,尤其是在梨果核的维管束周围^[9,13]。Gong Xin等^[11]通过多组学分析发现,基因转录、蛋白质丰度和代谢物积累的变化调节果核附近石细胞的形成。果核附近分布着许多维管束,这些维管束可能为木质素和石细胞的形成提供次生代谢产物。

任丹丹等^[53]研究发现,所有靠近果心的石细胞都和果心外围的维管束相连,单个石细胞有3~8条维管束相连,而石细胞团周围有数量不同的维管束相连。从解剖结构观察中进一步发现,香梨维管束发育时期维管束结构一直保持完整,且果实石细胞与维管束之间存在一定联系,二者之间产生联系的原因可能是维管束与石细胞存在一定连接,维管束的营养物质运输或生理代谢影响果实石细胞形成。

2.2 外源因素对梨石细胞形成的影响

2.2.1 外源钙的影响

为减少病虫害或预防一些果实病害、改善果实品质,许多研究人员会在采摘前后使用化学药物对果树或果实进行处理。研究表明,钙可以通过调控木质素单体合成影响石细胞产生。张伟等^[54]于花后不同时期对南果梨喷施不同含量的CaCl₂和糖醇螯合钙溶液,发现不同含量CaCl₂处理对南果梨果实品质及石细胞含量均有不同程度调节作用。其中,盛花期后20 d喷施5.0 g/L CaCl₂处理可显著增加南果梨单果质量和横纵径、提高果实总钙含量,同时有效降低石细胞含量,综合效果较好。宋小飞等^[41]利用愈伤组织为实验材料,验证田间实验的准确性,以减少自然环境变化对梨果实木质素合成的干扰,最终实验结果显示,0.50% CaCl₂能够在梨果实生长发育期间更有效抑制木质素合成,降低果实中石细胞

含量,是田间喷施的适宜钙浓度。刘畅^[55]于南果梨盛花期和盛花期20 d后喷施不同浓度CaCl₂和糖醇螯合钙,发现果实石细胞和木质素含量在不同发育时期均低于对照组,进一步验证钙信号通路与果实木质素代谢的关系发现,钙信号的阻断可通过影响ROS代谢进而干扰木质素聚合过程,表明钙也可以作为一种信号物质参与木质素聚合过程。

刘肖峰等^[56]发现,正常果实果肩与果顶游离钙离子含量均显著高于病果相应部位,而外源CaCl₂处理可以降低病果中木质素和石细胞堆积,在花期对患病果树连续喷施2% CaCl₂溶液,之后发现“铁头病”发病率显著降低,且经过处理的病果果肩与果顶游离钙离子含量均显著提高,石细胞含量、密度和木质素含量明显降低。Tao Xingyu等^[28]对影响机制进行深入研究,发现许多钙单体相关基因富集于次生代谢途径,特别是木质素合成途径,其中过表达*PbCML3*会增加梨石细胞含量。

2.2.2 外源激素的影响

褪黑素是一类吲哚类化合物,在植物中广泛存在。Li Shenge等^[57]使用0.1 mmol/L褪黑素对番茄进行处理,发现褪黑素能诱导ROS爆发,同时提高PAL、4CL和POD活性,通过调控苯丙素途径提高番茄的总酚、黄酮类化合物及木质素含量。张倩^[29]发现,在大蕾期喷洒100 mg/L植物TIBA可显著降低库尔勒香梨果实萼洼处石细胞和木质素含量,同时,PAL、POD和CAD酶活性总体呈下降趋势。染色后观察石细胞分布发现,与吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)处理相比,TIBA处理虽然总体石细胞数量趋势没有变化,但石细胞分布更加分散,同时染色面积随时间延长而减少。Shi Meiyang等^[58]发现,脱落酸可加速柚子果实中汁囊造粒形成,而IAA通过抑制参与木质素过度积累的关键基因*CgMYB58*的表达而抑制了粒化。

2.2.3 环境胁迫的影响

ROS主要包括氧的部分还原或活化衍生物,如单线态氧(¹O₂)、超氧阴离子自由基(O₂⁻·)、H₂O₂、羟自由基、烷氧自由基等,对植物生长发育有双重影响。ROS水平较低时,ROS作为信号分子会参与调节植物生长、发育,并在一定程度上有助于植物抵御非生物胁迫;而当ROS不断积累,到达一定浓度,ROS则会产生毒性,破坏植物细胞^[59]。

冷害、干旱、营养缺乏等环境胁迫因子出现都可促进ROS产生,使植物细胞氧化还原状态紊乱,甚至细胞死亡。ROS会与磷脂、膜受体蛋白发生脂质过氧化反应,严重破坏膜系统的完整性和流动性^[60],导致细胞内含物外渗。Guo Jian等^[61]也发现,灌浆期低温导致玉米中丙二醛(malondialdehyde, MDA)和ROS积累、具有ROS清除作用的酶(过氧化物酶等)活性降低,最终导

致玉米减产。Mohammed等^[62]为应对干旱胁迫下植物ROS积累引起的氧化损伤,将茉莉酸甲酯和水杨酸联合使用,使植物得以缓解干旱引起的氧化应激的不利影响。Wang Xiangling等^[63]则发现,甜菜缺乏硼时产量和质量都受到影响,MDA和ROS含量上升,而能高效利用硼的甜菜品种也能有效减缓MDA及ROS积累。

ROS在木质素合成及沉积过程中起关键作用,并能触发细胞程序性死亡。艾沙江·买买提等^[64]发现,在石细胞形成过程中,香梨果肉ROS含量升高,猜测香梨果实发育早期果肉细胞内ROS的积累导致细胞原有的氧化还原状态失衡,部分果肉细胞生长受限制,提前停止生长,这些细胞通过次生壁加厚分化为厚壁细胞,因此推测石细胞形成过程可能是一个ROS诱导的细胞程序性死亡过程,但其机制尚不清晰。而刘畅^[55]在验证钙信号通路与果实木质素代谢的关系时则发现,果实中ROS的变化与木质素含量变化密切相关,钙信号阻断可通过影响ROS代谢进而干扰木质素聚合过程。

2.2.4 光照的影响

光作为重要的环境因子之一,不仅作为能量来源,而且作为信号诱导,影响植物生长发育的许多方面,包括木质素生物合成。此外, PAL是木质素生物合成途径中的第1个酶,在紫外线^[65]和蓝光^[66]照射下均可促进其表达。Wang Qi等^[67]以梨果肉愈伤组织为材料,通过不同波长的光处理,探讨光对石细胞木质素生物合成的可能调控途径,最终发现蓝光对梨愈伤组织木质素有正向调节作用。蓝光诱导木质素合成相关基因的表达,并在梨中鉴定出4个蓝光受体隐花色素(cryptochromes, CRYs)。研究表明,CRYs在石细胞形成中起着至关重要的作用。*PbCRY1a*可以作为木质素合成的上游信号,通过调节下游基因的表达促进木质素化。此外,*PbMYB103* (Pbr038701.2)和*PbNAC83* (Pbr001259.1)可能是调控蓝光诱导木质素生物合成的关键转录枢纽^[66]。将果实进行套袋处理,不同颜色滤光膜会使内部光质组成、光照强度、温度及湿度产生差异,致使果实品质有所不同。Li Yukuo等^[68]发现,套袋处理可以通过抑制花青素合成与积累,进而影响猕猴桃果皮颜色。孔佳君等^[69]利用红、橙、绿、蓝、紫色滤光膜制作果袋(单层袋外套一层透明塑料袋),对砀山酥梨果实进行套袋处理,结果发现,紫色滤光膜下蓝光透过率高、红/蓝光比值较小,会抑制PAL活性、促进钙吸收,有利于抑制石细胞生长,同时其果实品质指标也较为理想。

赵菁等^[70]研究不同种植密度、不同结果部位对库尔勒香梨果实品质的影响。结果发现,由于光照影响,稀植果实可获得更充足光照,而密植果实获得光照不均。二者相比,稀植果实单果质量、可溶性固形物、可溶性糖及石细胞含量均更大。

2.2.5 授粉方式的影响

除套袋和光照因素对石细胞形成可产生影响,树形、授粉等也可使梨果实中石细胞含量、分布、密度等存在一定差异。梨是一种自交不亲和性果树,大部分梨品种自花授粉不结果或坐果率极低,并存在异花授粉不亲和现象,需人工授粉或配置授粉树。以不同品种为父本对梨授粉,所结果实大小、外形、糖酸含量、石细胞含量存在一定差异。杨君祎^[71]使用8个不同品种梨分别对砀山酥梨授粉,发现其石细胞情况与木质素合成相关酶基因在不同生长时期的表达情况各有不同。王宇^[72]将自然授粉与蜜蜂授粉对比发现,蜜蜂授粉下的果实中可溶性总糖、总酚及石细胞含量显著高于自然授粉。梅闯^[73]则从树形角度研究,发现开心形修剪果树果实石细胞含量极显著低于疏散形修剪,其他果实重要指标也均优于疏散形。

3 结论

梨果肉中的石细胞能够提高果实硬度与耐贮藏性,但当石细胞含量过多、直径较大,会使梨果实硬度过高、口感粗糙、适口性差;同时石细胞不利于梨中糖、酸及维生素等营养物质积累。因此梨石细胞过度积累会造成食用价值降低甚至丧失。

梨石细胞的形成和发展过程复杂,影响梨石细胞形成的因素很多。目前研究主要集中于酶、木质素、基因及外源处理等对梨石细胞形成的影响,并且已经取得一定成果。梨石细胞形成过程中不仅有众多中间产物合成并参与调控,还涉及梨细胞内POD、PAL、CSE、CAD、CCoAOMT等多种酶与内源激素的参与。然而,国内外对影响梨石细胞形成因素的研究仍相对较少,仍需要从关键物质的代谢途径、基因表达等多角度多方面结合对石细胞形成及其内、外界影响因素机制进行深入研究,从而实现对果实品质的调控,提高经济效益。

参考文献:

- [1] 张绍铃, 谢智华. 我国梨产业发展现状、趋势、存在问题与对策建议[J]. 果树学报, 2019, 36(8): 1067-1072. DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20190033.
- [2] 赵欣, 梁克红, 朱宏, 等. 不同品种梨营养品质及风味物质比较研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2020, 11(21): 7797-7805. DOI:10.19812/j.cnki.jfsq.2020.21.026.
- [3] 王阳, 佟伟, 王文辉, 等. 不同梨品种品质分析[J]. 中国南方果树, 2023, 52(5): 111-116. DOI:10.13938/j.issn.1007-1431.20230044.
- [4] 李红侠, 刘小阳. 砀山酥梨果实中的石细胞与果实品质之关系[J]. 安庆师范学院学报(自然科学版), 2003, 9(3): 48-49. DOI:10.3969/j.issn.1007-4260.2003.03.017.
- [5] 蒋明凤. 日本梨成熟过程中细胞壁组分变化及石细胞的形态学观察[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013: 8; 40.

- [6] 张倩, 任丹丹, 张天正, 等. 不同脱萼剂对库尔勒香梨石细胞、木质素及其关键合成酶的影响[J]. 中国果树, 2022, 7(1): 29-33. DOI:10.16626/j.cnki.issn1000-8047.2022.01.006.
- [7] 田路明, 曹玉芬, 高源, 等. 梨品种果肉石细胞团大小对肉质地的影响[J]. 园艺学报, 2011, 38(7): 1225-1234. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2011.07.003.
- [8] 宋小飞. 钙与肉桂醇脱氢酶对梨石细胞形成的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2015: 4-6; 59.
- [9] 刘盼盼. 硼肥对梨木质素代谢酶及石细胞合成的影响研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2013: 2-5; 17; 56.
- [10] CHOI J H, CHOI J J, HONG K H, et al. Cultivar differences of stone cells in pear flesh and their effects on fruit quality[J]. Horticulture Environment and Biotechnology, 2007, 48(1): 27-31.
- [11] GONG X, QI K J, CHEN J L, et al. Multi-omics analyses reveal stone cell distribution pattern in pear fruit[J]. The Plant Journal, 2022, 113(3): 626-642. DOI:10.1111/tpj.16073.
- [12] 王娟娟. 几个梨品种果实经济性状和石细胞研究[D]. 晋中: 山西农业大学, 2015: 7; 27.
- [13] 田路明, 董星光, 曹玉芬, 等. 10 个梨品种果肉石细胞的发育动态[J]. 浙江农业科学, 2015, 56(8): 1202-1206. DOI:10.16178/j.issn.0528-9017.20150822.
- [14] 范净, 陈启亮, 杨晓平, 等. 砂梨石细胞含量多样性及其分级指标[J]. 福建农业学报, 2021, 36(4): 433-439. DOI:10.19303/j.issn.1008-0384.2021.04.008.
- [15] LI N, MA Y F, SONG Y Q, et al. Anatomical studies of stone cells in fruits of four different pear cultivars[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2017, 19(4): 610-614. DOI:10.17957/ijab/15.0304.
- [16] 李含芬, 徐莹, 苏鹏, 等. 石细胞发育对“黄金梨”果肉硬化症的影响[J]. 北方园艺, 2017(10): 20-24. DOI:10.11937/bfy.201710005.
- [17] 周金鑫. 砂梨果实石细胞含量和果皮色泽差异的比较分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2020: 23-25.
- [18] 李文慧. 基于转录组和甲基化测序的库尔勒香梨粗皮果形成机制研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2020: 4-12.
- [19] 李疆, 任莹莹, 覃为铭, 等. 库尔勒香梨粗皮果的初步研究[J]. 塔里木大学学报, 2008, 20(3): 8-10. DOI:10.3969/j.issn.1009-0568.2008.03.002.
- [20] QI K J, SONG X F, YUAN Y Z, et al. CAD genes: genome-wide identification, evolution, and their contribution to lignin biosynthesis in pear (*Pyrus bretschneideri*)[J]. Plants, 2021, 10(7): 1444. DOI:10.3390/plants10071444.
- [21] WANG X Q, LIU S Q, LIU C, et al. Biochemical characterization and expression analysis of lignification in two pear (*Pyrus ussuriensis* Maxim.) varieties with contrasting stone cell content[J]. Protoplasma, 2020, 257(1): 261-274. DOI:10.1007/s00709-019-01434-7.
- [22] WANG H, ZHAN Y J, FENG X F, et al. Analysis of the β -glucosidase family reveals genes involved in the lignification of stone cells in Chinese white pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 852001. DOI:10.3389/fpls.2022.852001.
- [23] WANG H, FENG X F, ZHANG Y J, et al. PbUGT72AJ2-mediated glycosylation plays an important role in lignin formation and stone cell development in pears (*Pyrus bretschneideri*)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(14): 7893. DOI:10.3390/ijms23147893.
- [24] XUE C, YAO J L, XUE Y S, et al. PbrMYB169 positively regulates lignification of stone cells in pear fruit[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(6): 1801-1814. DOI:10.1093/jxb/erz039.
- [25] XUE Y S, SHAN Y F, YAO J L, et al. The transcription factor PbrMYB24 regulates lignin and cellulose biosynthesis in stone cells of pear fruits[J]. Plant Physiology, 2023, 192(3): 1-18. DOI:10.1093/plphys/kiad200.
- [26] 张倩, 贡鑫, 张天正, 等. ‘库尔勒香梨’ *PsiCAD1*和*PsiPRX6*基因的亚细胞定位和表达分析[J]. 分子植物育种, 2023, 21(18): 5947-5954. DOI:10.13271/j.mpb.021.005947.
- [27] XU J H, TAO X Y, XIE Z H, et al. PbcSE1 promotes lignification during stone cell development in pear (*Pyrus bretschneideri*) fruit[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 9450. DOI:10.1038/s41598-021-88825-0.
- [28] TAO X Y, LIU M, YUAN Y Z, et al. Transcriptome provides potential insights into how calcium affects the formation of stone cell in *Pyrus*[J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 831. DOI:10.1186/s12864-021-08161-5.
- [29] 张倩. 植物生长调节剂对‘库尔勒香梨’石细胞与木质素合成的影响及*PIN2*基因功能验证[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2022: 2-5; 35-37.
- [30] XU S Z, SUN M Y, YAO J L, et al. Auxin inhibits lignin and cellulose biosynthesis in stone cells of pear fruit via the PbrARF13-PbrNSC-PbrMYB132 transcriptional regulatory cascade[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21: 1408-1425. DOI:10.1111/PBI.14046.
- [31] QIAN C L, JI Z J, SUN Y, et al. Lignin biosynthesis in postharvest water bamboo (*Zizania latifolia*) shoots during cold storage is regulated by RBOH-mediated reactive oxygen species signaling[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71: 3201-3209. DOI:10.1021/acs.jafc.2c08073.
- [32] LI F, WANG K, ZHANG X H, et al. BPB1 regulates rice (*Oryza sativa* L.) panicle length and panicle branch development by promoting lignin and inhibiting cellulose accumulation[J]. Molecular Breeding, 2023, 43(5): 41. DOI:10.1007/S11032-023-01389-X.
- [33] SUN N, HU J Q, LI C, et al. Fusion gene *4CL-CCR* promotes lignification in tobacco suspension cells[J]. Plant Cell Reports, 2023, 42(5): 939-952. DOI:10.1007/S00299-023-03002-Z.
- [34] LI Z Y, FU Z R, ZHANG S T, et al. Genome-wide analysis of the *GLP* gene family and overexpression of *GLP1-5-1* to promote lignin accumulation during early somatic embryo development in *Dimocarpus longan*[J]. BMC Genomics, 2023, 24(1): 1-20. DOI:10.1186/S12864-023-09201-Y.
- [35] WANG P, WU X, SHI Z B, et al. A large-scale proteogenomic atlas of pear[J]. Molecular Plant, 2023, 16(3): 599-615. DOI:10.1016/J.MOLP.2023.01.011.
- [36] HU J, HUANG B S, YIN H, et al. PearMODB: a multiomics database for pear (*Pyrus*) genomics, genetics and breeding study[J]. Database, 2023, 2023: baad050. DOI:10.1093/DATABASE/BAAD050.
- [37] SMITH W W. The course of stone cell formation in pear fruits[J]. Plant Physiology, 1935, 10(4): 587-611. DOI:10.1104/PP.10.4.587.
- [38] ZHAO S G, WEN J, WANG H X, et al. Changes in lignin content and activity of related enzymes in the endocarp during the walnut shell development period[J]. Horticultural Plant Journal, 2016, 2(3): 141-146. DOI:10.1016/j.hpj.2016.08.003.
- [39] 李夕勃, 赵书岗, 王红霞, 等. 核桃坚果硬壳结构与木质素和纤维素相关性研究[J]. 湖北农业科学, 2012, 51(22): 5076-5079. DOI:10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2012.22.063.
- [40] SUN J Z, FAN Z Q, CHEN Y Z, et al. The effect of ϵ -poly-L-lysine treatment on molecular, physiological and biochemical indicators related to resistance in longan fruit infected by *Phomopsis longanae* Chi[J]. Food Chemistry, 2023, 416: 135784. DOI:10.1016/j.foodchem.2023.135784.
- [41] 宋小飞, 芮伟康, 陶书田. 不同浓度外源钙对梨果实石细胞的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(14): 148-152. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.14.034.
- [42] XIE P D, YANG Y G, OYOM W, et al. Chitoooligosaccharide accelerated wound healing in potato tubers by promoting the deposition of suberin polyphenols and lignin at wounds[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 199: 107714. DOI:10.1016/j.plaphy.2023.107714.

- [43] LI Y, KIM J I, PYSH L, et al. Four isoforms of arabadopsis 4-coumarate:CoA ligase have overlapping yet distinct roles in phenylpropanoid metabolism[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 169(4): 2409-2421. DOI:10.1104/pp.15.00838.
- [44] 孙士超. 绿色棉纤维转录组分析及*4CL*基因家族的鉴定[D]. 石河子: 石河子大学, 2020: 95-98.
- [45] MAN H C, LUIS E, SERRANI Y J C, et al. An essential role of caffeoyl shikimate esterase in monolignol biosynthesis in *Medicago truncatula*[J]. *The Plant Journal*, 2016, 86(5): 363-375. DOI:10.1111/tbj.13177.
- [46] JANG H A, BAE E K, KIM M H, et al. CRISPR-knockout of CSE gene improves saccharification efficiency by reducing lignin content in hybrid poplar[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(18): 9750. DOI:10.3390/ijms22189750.
- [47] ZHANG X S, NI R, WANG P Y, et al. Isolation and functional characterization of two caffeoyl coenzyme A 3-*O*-methyltransferases from the fern species *Polypodiodes amoena*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 136: 169-177. DOI:10.1016/j.plaphy.2019.01.021.
- [48] SU N N, LING F, XING A M, et al. Lignin synthesis mediated by CCoAOMT enzymes is required for the tolerance against excess Cu in *Oryza sativa*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 175: 104059. DOI:10.1016/j.envexpbot.2020.104059.
- [49] WANG X Q, LIU S Q, SUN H L, et al. Production of reactive oxygen species by PuRBOHF is critical for stone cell development in pear fruit[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 249. DOI:10.1038/s41438-021-00674-0.
- [50] CHENG X, LI G H, MANZOOR M A, et al. *In silico* genome-wide analysis of respiratory burst oxidase homolog (RBOH) family genes in five fruit-producing trees, and potential functional analysis on lignification of stone cells in Chinese white pear[J]. *Cells*, 2019, 8(6): 520. DOI:10.3390/cells8060520.
- [51] SUN Q, YODA K, SUZUKI H. Internal axial light conduction in the stems and roots of herbaceous plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(409): 191-203. DOI:10.1093/jxb/eri019.
- [52] RUGGEBERRG M, SPECK T, BURGERT I. Structure-function relationships of different vascular bundle types in the stem of the Mexican fanpalm (*Washingtonia robusta*)[J]. *New Phytologist*, 2009, 182(2): 443-450. DOI:10.1111/j.1469-8137.2008.02759.x.
- [53] 任丹丹, 张倩, 王睿, 等. 香梨果实维管束发育与石细胞关系的解剖学研究[J]. *现代园艺*, 2021, 44(15): 38-41. DOI:10.14051/j.cnki.xddy.2021.15.014.
- [54] 张伟, 刘畅, 杜国栋, 等. 喷施钙肥对梨果实品质和石细胞代谢的影响[J]. *中国果树*, 2022(1): 34-39. DOI:10.16626/j.cnki.issn1000-8047.2022.01.007.
- [55] 刘畅. 钙对南果梨果实品质及石细胞形成的影响研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019: 5-10; 29-32.
- [56] 刘肖烽, 李舒然, 李六林. 游离钙离子在‘砀山酥’梨“铁头病”发病过程中的作用研究[J]. *中国果树*, 2021(4): 46-51. DOI:10.16626/j.cnki.issn1000-8047.2021.04.009.
- [57] LI S G, XU Y H, BI Y, et al. Melatonin treatment inhibits gray mold and induces disease resistance in cherry tomato fruit during postharvest[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2019, 157: 110962. DOI:10.1016/j.postharvbio.2019.110962.
- [58] SHI M Y, LIU X, ZHANG H P, et al. The IAA- and ABA-responsive transcription factor CgMYB58 upregulates lignin biosynthesis and triggers juice sac granulation in pummelo[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 139. DOI:10.1038/s41438-020-00360-7.
- [59] PAN G Y, ZHANG H F, CHEN B Y, et al. Rapeseed calcium-dependent protein kinase CPK6L modulates reactive oxygen species and cell death through interacting and phosphorylating RBOHD[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2019, 518(4): 719-725. DOI:10.1016/j.bbrc.2019.08.118.
- [60] 祁伟亮, 孙万仓, 马骊. 活性氧参与调控植物生长发育和胁迫应激响应机理的研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2021, 39(3): 69-81; 193. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2021.03.09.
- [61] GUO J, WANG Z T, WEI Q, et al. Response of waxy maize (*Zea mays* L. var. *ceratina* Kulesh) leaf photosynthesis to low temperature during the grain-filling stage[J]. *Functional Plant Biology*, 2023, 50(4): 335-346. DOI:10.1071/FP22252.
- [62] MOHAMMED M U D, DIPA T, MOTIAR R, et al. Exogenous application of methyl jasmonate and salicylic acid mitigates drought-induced oxidative damages in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. *Plants*, 2021, 10(10): 2066. DOI:10.3390/plants10102066.
- [63] WANG X L, SONG B Q, WU Z Z, et al. Insights into physiological and molecular mechanisms underlying efficient utilization of boron in different boron efficient *Beta vulgaris* L. varieties[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 197: 107619. DOI:10.1016/J.PLAPHY.2023.02.049.
- [64] 艾沙江·买买提, 张校立, 梅闯, 等. ‘库尔勒香梨’果实发育过程中石细胞形成与细胞凋亡的关系研究[J]. *果树学报*, 2020, 37(1): 59-67. DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20180494.
- [65] ZHOU R, YANG H B, LU T, et al. Ultraviolet radiation promotes the production of hispidin polyphenols by medicinal mushroom *Inonotus obliquus*[J]. *Fungal Biology*, 2022, 126(11/12): 775-785. DOI:10.1016/J.FUNBIO.2022.10.001.
- [66] ENDO N F M, HIDEO Y, MIYAKO K. Effects of light quality, photoperiod, CO₂ concentration, and air temperature on chlorogenic acid and rutin accumulation in young lettuce plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 186: 290-298. DOI:10.1016/J.PLAPHY.2022.07.010.
- [67] WANG Q, GONG X, XIE Z H, et al. Cryptochrome-mediated blue-light signal contributes to lignin biosynthesis in stone cells in pear fruit[J]. *Plant Science*, 2022, 318: 111211. DOI:10.1016/j.plantsci.2022.111211.
- [68] LI Y K, QI X J, CUI W, et al. Restraint of bagging on fruit skin coloration in on-tree kiwifruit (*Actinidia arguta*)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40: 603-616. DOI:10.1007/s00344-020-10124-1.
- [69] 孔佳君, 曹鹏, 吴潇, 等. 不同颜色滤光膜套袋对‘砀山酥梨’果实品质及矿质元素含量的影响[J]. *园艺学报*, 2018, 45(6): 1173-1184. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2017-0861.
- [70] 赵菁, 李疆, 李龙飞, 等. 栽植密度对库尔勒香梨果实品质和光合特性的影响[J]. *西北农业学报*, 2015, 24(7): 75-83. DOI:10.7606/j.issn.1004-1389.2015.07.012.
- [71] 杨君祎. 砀山酥梨授粉品种亲缘关系的SCoT分析及对石细胞含量的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015: 35-40.
- [72] 王宇. 梨树不同授粉技术影响果实发育、品质形成的机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2014: 84-86.
- [73] 梅闯. 库尔勒香梨不同树形光合特性及果实品质的观测研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2012: 48-50.