

# 果实裂果影响因子研究进展\*

马雯彦 庞晓明\*\* 续九如 李颖岳

北京林业大学林木育种国家工程实验室/林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083

**摘要** 裂果是一类生理性病害,果实开裂后既影响外观,又容易受到病菌的侵染出现浆烂果,果实商品价值严重降低并造成重大经济损失。笔者从果实的表型特征、遗传因素、生理特性、矿质元素、环境、植物生长调节剂、栽培措施等方面对裂果的影响因子进行了分析,并就今后研究的方向进行了讨论。

**关键词** 裂果;角质膜;水分导度;膨压

**中图分类号** S 601 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2010)06-0798-07

裂果是果实对内部生长与外界环境不协调作出反应而使果实表面出现开裂的现象,属于生理性病害。当果实达到或接近完全成熟而遇到雨水时,因吸水膨胀而出现开裂。果实开裂后既影响外观,又因易受病菌侵染而出现浆烂果,以致果实商品价值严重降低并造成重大经济损失。因此,了解裂果影响因子是预防和减轻裂果的前提,对提高各种植物果实产量和品质具有重要的意义。本文综述了国内外关于果实裂果影响因子的研究进展,以期为今后的果实裂果预防和研究工作提供参考。

## 1 裂果类型和衡量指标

Opara<sup>[1]</sup>根据裂果的方式和程度,把苹果的裂果症状分为 3 种类型,即果皮裂(peel cracking)、星裂(star cracking)和果肉裂(flesh cracking, splitting)。果皮裂又称为皮孔开裂,或角质层开裂,果实表面出现大量的微小裂隙和片状剥落的表皮,使苹果外观出现果锈。星裂是果实萼端部位出现明显的星条状裂纹。果肉裂为深至果实、致使内部果肉组织暴露在空气中的裂口。Simon<sup>[2]</sup>则将櫻桃的裂果分为侧裂、梗端裂和顶部开裂 3 种方式。

在番茄上根据开裂的方式分为纵裂(radial cracking)、环裂(concentric cracking)、角质层裂(cuticle cracking, fruit bursting)等。在枣等果实上根据开裂的方式分为纵裂、环裂、不规则开裂、混合

型开裂等<sup>[3]</sup>,纵裂是裂口沿着果实纵径延伸;环裂是裂口沿果实横径延伸;不规则开裂的裂口纵横交错,方向无规律;果实具有 2 种以上的裂果方式,则为混合型开裂。如开裂的油桃多分布于树冠阳面中上部,开裂部位为果顶、胴部、缝合线等易受伤害处<sup>[4]</sup>。

对裂果的发生和影响程度进行量化是研究裂果遗传及其机理的重要环节之一,一般分为自然遇雨调查和室内人工诱导裂果 2 种方法。前者是在田间雨后统计裂果发生情况,此方法易反映真实情况,但常由于环境条件限制而不能及时得到数据;后者又分为直接在蒸馏水中浸泡和真空辅助浸水 2 种情况。目前广泛采用的一项衡量裂果的指标是由 Verner<sup>[5]</sup>提出,并经 Christensen<sup>[6]</sup>改进的裂果指数(cracking index)。在浸水试验中,裂果情况因持续浸水时间而变化,Vercaemmen 等<sup>[7]</sup>采用公式 $(5a + 3b + c) \times 100 / 250$ (其中  $a, b, c$  分别为浸水 2、4、6 h 后的裂果数)来衡量裂果情况,并根据裂果指数将裂果程度分为 5 至 6 级。Marshall 等<sup>[8]</sup>综合多年的田间数据发现,运用上述 2 种方法分析所得的蓝莓裂果率具有很强的相关性,并将果实浸水试验作为筛选裂果种质的依据,但 2 种方法所得裂果指数并不总是相对应的,而且经常矛盾。因为裂果受多个因素影响,所以对于同一品种来说,运用这 2 种方法所测得的裂果指数存在着差异,如 Roser<sup>[9]</sup>测得櫻桃裂果指数的相关性仅为 0.4。卢艳清<sup>[3]</sup>在不同年份

收稿日期:2010-03-06;修回日期:2010-09-09

\* 林业公益性行业科研专项(201004017)、中央高校基本科研业务费专项资金(No JD2010-5)和北京林业大学新进教师科研启动基金(BLX2007015)资助

\*\* 通讯作者. E-mail: xmpang@163.com

马雯彦,女,1985 年生,硕士研究生.研究方向:经济林遗传改良. E-mail: mawenyan1985@gmail.com

对3个不同地区资源圃中的多份枣品种进行裂果研究,结果表明大多数品种在不同年份的裂果指数存在显著差异,超过半数的品种在三地表现差异显著。

## 2 影响裂果的因素

### 2.1 果实的表型特征

1)果实形态。根据 Considine 等<sup>[10]</sup>的理论模型,球形果实的半径越大,或其形状越偏离规则的球体而趋向扁圆或扁长时,其外层包裹的膜所受的压力越大,因而,理论上来说大果型果实更易裂果。但实际上果实大小、形状与裂果间的相关性因树种不同而有差别,不同研究者的报道也有差异。Sekse<sup>[11]</sup>认为大果型樱桃更容易裂果,而 Christensen<sup>[6]</sup>的研究却发现裂果程度和果实大小之间无显著相关性。

2)果实硬度。关于果实硬度与裂果的关系也存在较大差异。Yamaguchi 等<sup>[12]</sup>通过38个樱桃样品的分析发现裂果与果实硬度(fruit firmness)和果实重量呈较强的正相关。

3)果实的解剖结构。果实的外表皮由角质层(cuticle)、表皮细胞(epidermal cell)和亚表皮细胞(subepidermal cell)组成。角质层是果实表面覆盖着的一层聚合脂类(polymerized lipids)的胞外结构,又称角质膜(cuticular membrane)。主要由角质基体(cutin matrix)和蜡两部分组成,此外还包括一些糖类和生物高聚物(cutan)。而 Lo'pez-Casado 等<sup>[13]</sup>的研究表明多糖主要决定角质层的弹性模量和硬度(stiffness),而角质层的黏弹性行为(viscoelastic behaviour)则由角质决定。Isaacson 等<sup>[14]</sup>对3个番茄角质突变体进行研究时发现,果实表面角质的硬度(stiffness)增加,角质的含量与角质膜的透水性之间无相关性。

关于气孔密度与裂果的关系,报道的结果也不一致。Knoche 等<sup>[15]</sup>发现在接近成熟的甜樱桃果实上,透过表皮气孔进入果实的水分很少,说明表皮气孔并不是水分吸收的主要途径。而有些气孔密度较高的植物材料吸水量较高,据此推测水分可能是透过气孔保卫细胞的微裂(cuticular fractures, microcracks)进入的<sup>[16]</sup>。Demirsoy 等<sup>[17]</sup>研究表明角质层的厚度与几个品种的裂果指数成负相关,而 Lane 等<sup>[18]</sup>却发现角质层厚度等解剖特征与不同品种裂果抗性无任何相关性。

在樱桃番茄上,Matas 等<sup>[19]</sup>发现,抗裂品种的

角质膜比易裂品种的更厚,而且向亚表皮层延伸得更长,这需要更多的能量才能使其破裂,因此角质膜的厚度可以作为衡量樱桃番茄裂果特性的指标,以用于育种。Matas 等<sup>[20]</sup>对成熟番茄果实角质膜进行单轴拉伸试验,证明角质膜的强度和硬度这2项指标与相对湿度和温度变化成反比。对抗裂、中度抗裂和易裂基因型的角质层研究结果表明,抗裂的基因型角质层明显较厚<sup>[21]</sup>。

辛艳伟等<sup>[22]</sup>对6个枣品种的抗裂性对比研究得出,果实角质层厚度与裂果性之间无明显相关性,果实角质层龟裂与否与品种的抗裂性无关;而一般耐裂和较耐裂的品种果实角质层细胞排列紧密,不耐裂的品种果实角质层细胞排列疏松。

果实角质层薄、表皮细胞较小且排列紧密,果肉细胞排列较紧密且果肉细胞间空腔少的果实较抗裂果。包括角质层在内的表皮细胞厚度对决定的抗裂能力具有重要作用。裂果率的高低由表皮细胞层的厚度和果皮的厚度共同决定。Demirsoy 等<sup>[17]</sup>研究表明不同樱桃品种表皮的厚度、亚表皮的厚度及细胞层数与裂果指数均无显著相关性。他们还发现亚表皮层细胞的形状和排列对裂果有影响,细胞具平整规则特征的品种裂果指数低,而具圆形不规则细胞的品种裂果指数高。Yamaguchi 等<sup>[12]</sup>发现甜樱桃的裂果与表皮细胞(尤其是果顶部分)的长度和宽度成正相关。

刘仲奇等<sup>[23]</sup>也发现易裂基因型番茄果皮细胞层数少、果皮薄。果皮厚度在80 μm以上、表皮厚度在18 μm以上的基因型,均具有较好的抗裂能力,他们认为机械组织的厚度是抗裂能力的基本保证,当机械组织达到一定厚度后,组织之间的黏性和机械组织的弹性可能成为决定果实抗裂能力的主要因素。油桃裂果发生在果实迅速膨大期,果实体积越大,果尖裂纹密度越大。裂果与果实着生部位关系很大,果实表面的裂纹面积与果实鲜质量之间呈正相关<sup>[24]</sup>。

在甜樱桃果实生长的第3阶段,角质膜上会出现小的裂纹即微裂,只有在显微镜下才能看见,微裂很可能是发生裂果的前奏。甜樱桃离体的外果皮切块的渗透吸水量与角质膜的气孔数和微裂数目成正比<sup>[25]</sup>。Knoche 等<sup>[26]</sup>认为生长期的欧洲李果实的表面积增长与角质层的积累之间不匹配而造成表皮的应变最终导致微裂,93%以上的微裂围绕着气孔出现。

裂果过程中存在着裂原与裂口的发生与消长,度尾元旦柚由于果顶拟脐(柱头残迹)处角质欠缺或稀薄,易受内源性裂原引发,在果皮内输导系统(中心柱或心皮维管束)木质部外缘,维管束鞘的薄壁细胞群体或中心柱髓心薄壁细胞群体发生,胞体扩大后又空泡化并受两侧拉力致使端壁的果胶层断裂、丝状体化,消失后胞腔扩张引发内裂,产生裂果<sup>[27]</sup>。

## 2.2 遗传因素

番茄裂果的遗传机制研究较深入,Cortes 等<sup>[28]</sup>对 62 个基因型的综合分析发现,裂果与遗传的相关性明显大于其与环境的相关性,大裂口与小裂口遗传具有高相关性( $r=0.89\sim 0.95$ ),由相同的遗传系统控制;而纵裂和环裂之间相关性较小( $r=0.53\sim 0.68$ ),这进一步证实了二者可能是由不同的遗传基因控制。江海坤等<sup>[29]</sup>对 14 个西瓜基因型在普通大棚和露地栽培条件下进行裂果鉴定时发现,不同基因型西瓜裂果性均呈显著性差异,在 2 种环境下的抗裂程度显著相关( $r=0.937$ ),说明环境的差异对果实裂果影响较小,裂果性具有较强的遗传稳定性。刘仲奇等<sup>[23]</sup>也发现番茄抗裂果特性具有较强的杂种优势。油桃裂果率与其亲本组合及遗传特性有关,同时与裂核关系密切,裂核率主要受遗传因素控制<sup>[30]</sup>。

对油桃、石榴、酸樱桃等的研究表明:果实裂果与遗传因素有关,果实品种间抗裂能力存在明显差异,一般表现为特早熟、早熟品种裂果少或轻,中、晚熟品种相对较重<sup>[4,30]</sup>。如特早熟品种中华光有裂果现象,裂果率为 10%,曙光很少有裂果发生;早熟品种 NJN76 裂果较重,裂果率为 34%,秦光有一定程度裂果的达 3%~5%;中晚熟品种中秦光 2 号基本不裂果,丽格兰特裂果重,裂果率 20%;极晚熟品种中秀峰裂果重达 60%,晴朗裂果较轻。而酸樱桃以早熟品种裂果最严重,比较酸樱桃果实的裂果情况,极抗裂品种有 Louis Philippe、Olivet、Montearly 等,裂果率仅为 5%;Pandy 114 等为中等抗裂品种;极易裂品种有 Dobraya(裂果率达 99%)、Bizighești(90%)等<sup>[31]</sup>。

近年来的研究发现细胞壁松弛蛋白 Expansin 与裂果发生关系密切。Wang 等<sup>[32]</sup>对荔枝果皮中 2 个扩张蛋白基因 *LcExp1* 和 *LcExp2* 的表达与果实生长发育和裂果的关系进行了研究,结果表明荔枝果皮中这 2 个扩张蛋白基因的表达与果实生长和裂果关系密切。

Kasai 等<sup>[33]</sup>发现富士苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. 'Fuji')在果实迅速膨大期能观察到内环裂,*MdEXPA3* 转录出现在成花后 30 d 的中果皮内,在 95 d 时达到最大值,随后逐渐降低,与果实生长速率平行发生;相反,外果皮的转录直到 50 d 才能检测到,然后持续增加至 109 d 达到较高水平并维持到最后。在果皮的 *MdEXPA3* 转录本水平增加前,内环裂才开始发生,外果皮和中果皮的差异性表达与内环裂启动相关。套袋不仅影响果实体积增大,亦能减小内环裂和梗端裂同时发生,同时诱导 *MdEXPA3* 在外果皮而非中果皮更早地表达。外果皮 *MdEXPA3* mRNA 的诱导累积能有效降低裂果率。因此,裂果的早期症状与 *MdEXPA3* 在中果皮表达超过外果皮的事实是相符的。

木葡聚糖内糖基转移酶(XET)通过分解细胞壁半纤维素多糖的主要成分——木葡聚糖而参与果实软化,是一类重要且与细胞的伸长密切相关的细胞壁松弛酶。Lu 等<sup>[34]</sup>分析荔枝抗裂品种淮枝和易裂品种糯米糍果实不同发育阶段果皮和假种皮组织中 XET 基因的表达图谱,发现糯米糍和淮枝在果皮和假种皮中 *LcXET1* 的差异性积累与裂果密切相关,较之 *LcXET2* 和 *LcXET3* 在防治裂果中发挥的作用更大。番茄细胞壁代谢酶  $\beta$ -半乳糖苷酶基因( $\beta$ -galactosidase gene, *TBG6*)的反义转基因株系果皮角质层厚度增加 1 倍且裂果率增加<sup>[35]</sup>。

## 2.3 生理作用

1)果实表面的水分吸收和蒸腾作用。果实表面吸收水分的过程是引起裂果的重要原因,在零压力时,水分吸收/压力关系表明成熟的未裂果将从果梗/果实联结处、角质膜以及一小部分浸润性的气孔吸收水分<sup>[16]</sup>。角质膜的渗透有 2 条平行对应路径:“亲脂性”路径(lipotropy path)和“极性”路径(polar path)。亲脂性路径的渗透包含对亲脂性分子的吸收、扩散和解吸附作用。由穿过角质膜的连续水体形成的极性路径是对极性和带电荷分子的渗透作用<sup>[36]</sup>。渗透系数与角质膜厚度之间无显著关系<sup>[37]</sup>。樱桃果实的极性路径与气孔器和外部气孔周围的角质膜有关<sup>[38]</sup>。水分吸收与气孔渗透率密切相关,水分吸收总电导值、由  $\text{FeCl}_3$  引起的动能增加均与气孔密度有关<sup>[39]</sup>。受 pH 影响形成的沉淀物使  $\text{FeCl}_3$  降低了有气孔的樱桃外果皮对水和其他极性物质的渗透势,从而减少了极性路径的传输。因此,通过沉淀反应降低极性路径的渗透势是防治

裂果的有效措施之一<sup>[40]</sup>。

水分通过角质膜(CM)的蒸腾作用有2条路径:气孔和角质层,但对于成熟的甜樱桃'sam'品种的果颊部位来说,绝大部分的蒸腾是通过角质层进行的,气孔的作用很小。

Knoche等<sup>[37]</sup>认为角质膜的水分导度是引起裂果的重要因素之一;Beyer等<sup>[39]</sup>指出樱桃果实表面吸收的水分电导值与裂果之间存在潜在关系。与液态水或高浓度水蒸气接触的果实角质膜会出现微裂纹<sup>[40]</sup>。一定温度范围内,樱桃果皮角质膜的透水通量(water flux)与温度变化成正比,同时还和活化能有关。果实通过水分扩散和/或极性路径的黏性流动吸收水分,果实极性路径以允许水分通过黏性流动的方式吸收进入果实内部,选择性“阻塞”路径能减少水分吸收和裂果。水分吸收相对于蒸腾作用有更高的渗透率的原因可能是:①角质膜(CM)的膨胀和/或②由类脂构成的角质膜极性区域为允许极性分子快速渗透的水连续体(“极性路径”)做准备:在水分吸收过程中而不是在蒸腾过程中,通过角质膜的这一“极性路径”形成连续水流。甜樱桃果实的角质层电导值和水分吸收电导值不同,但从果颊、腹缝线至果顶均呈递增趋势。电导值具有品种差异性,并且不受代谢抑制剂、贮藏期(<71 d)、果实部位、果皮厚度(0.1~4.8 mm)或果皮浸入扩展槽面积的影响。角质层电导值与角质膜厚度存在显著的反比关系。微裂的密度和大小对水分导度无显著影响<sup>[36-40]</sup>。

关于电导值的测定方法,Knoche等人均是从甜樱桃果实的果颊部位取一部分外果皮,将其置于不锈钢扩散槽中,根据不同的研究目标选择不同的生长期果实、供给液和接收液等,对外果皮部分进行失水监测以测量出水分导度,电导值的计算也根据测量内容的不同而异<sup>[37,39]</sup>。同时,用果实浸泡法可以测定流体静力学压力对水分吸收、选定的离子如FeCl<sub>3</sub>和CaCl<sub>2</sub>对水分吸收和裂果的影响等<sup>[15]</sup>。

2)果实的同化物供给与膨压。果实的同化物增加会导致更多的水分流向果实,从而导致更高的膨压。对葡萄、番茄、柠檬、苹果和樱桃等植物的研究发现,通过根系吸引由果柄流入果实内的树液,是果实膨压增大的主要来源,而膨压是裂果的主要驱动力,而通过果实表面吸收的水分仅造成表皮细胞和角质层的破裂<sup>[16]</sup>。Considine等<sup>[10]</sup>研究发现对于易裂的葡萄品种,当细胞的膨压在15万Pa时就会有

一半的果实裂果,而抗性品种需要40万Pa才会有

一半的果实裂果。果实表面失水能减小膨压<sup>[16,23]</sup>。在潮湿的气候条件下酸樱桃与甜樱桃果实表面的“湿润剂”、高GA<sub>3</sub>含量均能促进果实膨压的升高<sup>[31]</sup>。果肉膨胀产生的张力传递顺序依次为紧邻薄壁组织的皮下组织层、表皮组织、角质层,在果实发育过程中,出现裂状的顺序依次为放射裂、环裂、纵裂<sup>[23]</sup>。

3)激素调节与生长。樱桃品种Sam的水分吸收与赤霉素、萘乙酸有关,随着GA<sub>3</sub>量增加,水分吸收速率减小,渗透势降低。通过果实外果皮的NAA渗透随着时间和温度而增加<sup>[40]</sup>。GA<sub>3</sub>处理可以降低浸果试验时甜樱桃的裂果指数,可能是GA<sub>3</sub>有强化中果皮和外果皮组织的功能<sup>[41]</sup>。Knoche等<sup>[27]</sup>也发现赤霉素可以增加果实角质的沉积。但同样在甜樱桃上,Cline等<sup>[42]</sup>研究发现叶施10~40 mg/L GA<sub>3</sub>反而使裂果率升高。

4)力学性能与果皮强度。果皮的力学性能与裂果的发生有密切关系。荔枝中果皮内层形成的海绵组织与果实发育后期果皮延伸性关系密切,而果皮力学强度主要由内果皮和龟裂片裂谷之下的中果皮提供<sup>[43]</sup>。果皮强度是衡量果实裂果易感性的一个重要方面。果皮强度的物理指标包括果皮伸长率(elongation)和破裂应力(bursting stress)等。裂果率与果皮断裂应力呈显著负相关。柑桔果皮的水溶性果胶含量与果皮破裂应力呈负相关,与裂果率呈正相关,而盐酸溶性果胶含量则相反。除此之外,应力随着时间延长而增大,裂纹增多,并且裂纹变大。果实必须具有较强的耐损伤性(damage-tolerant)才能减缓开裂<sup>[44]</sup>。

果皮抗裂性形成与果皮强度和延伸性有关。Bargel等<sup>[21]</sup>选择甜樱桃果实建立新型液压双向拉伸装置,首次测量樱桃果皮双向拉力的弹性模量,以分析接近于应力-应变条件下的扁球形植物活体的机械性能,从而阐明易裂果实的机械基础。对2个樱桃番茄品种成熟的果皮进行纤维素酶/果胶酶酶解处理前后测定果皮的蠕变、塑性应变、瞬时弹性应变、断裂应力(强度)和断裂能,结果表明:2个品种的果皮均呈现明显的黏弹性和应变硬化特性,在流变性能和材料特性方面存在显著差异<sup>[19-20]</sup>。

## 2.4 自然环境条件

自然环境条件包括气象因子、土壤水分等都对裂果的发生有较大的影响,Opara等<sup>[45]</sup>有较详细的

总结,本文仅作简要介绍。

1) 气象因子。影响果实裂果的主要气候因素是果实成熟期前后的降雨量、温度和大气湿度等。降雨是引起裂果的原因之一。枣在白熟期经连续性降水、雨水在果实表面长时间停留以及根部大量积水,致使果实吸水,细胞膨胀产生裂果。但在新疆,即使在无降雨的情况下也发现部分枣裂果的现象(李根才,个人交流),这进一步证实了膨压作为裂果主要驱动力的理论。甜樱桃果实周围的空气湿度与果实吸水关系密切,空气湿度增加将促进水分进入果实并减少果面的水分蒸腾<sup>[41]</sup>。

2) 土壤水分。通常认为在果实发育后期土壤水分的急剧增加是导致裂果的主要因素。栽培土壤通透性差、干湿变化剧烈易引起裂果。在 20℃ 萌芽期子叶开裂程度随土壤含水量而变化,土壤水分的剧烈波动,即先干后涝容易引起果实开裂,而其在排水良好的坡地或积水少的地块裂果现象较轻。

### 2.5 人工栽培措施

1) 砧木的选取。以 F12/1 为砧木的樱桃品种果实要比以 Colt 为砧木的果实吸收更多水分,也更容易裂果<sup>[46]</sup>。Granger 等<sup>[47]</sup>报道 4 个甜樱桃品种的裂果差异有 40% 以上是砧木所引起的。

2) 矿质营养。一些矿物盐能显著减少水分吸收并减少裂果<sup>[37]</sup>。钙是构建细胞壁组织力学性能的重要成分。果皮钙素与荔枝裂果有一定的关系,在果实快速生长期,果皮钙为结构的形成提供了钙。果皮钙能谱信号的强度和富钙区域多少和大小的总体变化规律与果皮钙含量的变化趋势相一致。黄旭明等<sup>[48]</sup>研究表明,抗裂果的荔枝品种怀枝果皮钙水平明显高于易裂果的糯米糍。不同矿质元素对不同种植株的水分吸收和蒸腾作用的电导值有差异,同种元素的不同离子形式或与不同盐离子结合对水分吸收和蒸腾作用均有所不同。如  $\text{FeCl}_3$  对蒸腾作用的电导值无显著效果, $\text{Fe}^{3+}$  和  $\text{Al}^{3+}$  显著减少水分吸收电导值。盐溶液对从果颊分离的外果皮的水分电导值与水分吸收率密切相关<sup>[40]</sup>。矿质元素之间互不影响水分吸收作用,同种元素对不同品种或同一品种果实不同部位水分吸收作用有差异,如  $\text{FeCl}_3$  并不影响果柄/果蒂连接处水分的吸收,但能显著减少果实外果皮的水分吸收,这是由于  $\text{FeCl}_3$  降低了有气孔的外果皮的 NAA 和 2,4-D 的渗透势<sup>[40]</sup>。

3) 其他栽培因素。不同品种、不同成熟期裂果

差异很大,同一品种不同栽培条件下裂果程度也不相同。李建国等<sup>[49]</sup>对荔枝品种糯米糍的结果母枝和主枝进行环切处理后导致其果实显著减小,裂果率显著增加,可见环切在不同程度上促进了裂果的发生。樱桃番茄的裂果率还与采收时间有关,清晨采收裂果率最高,中午下降,在傍晚采收时达最低水平<sup>[50]</sup>。

## 3 展望

综上所述,裂果的发生是一个极为复杂的过程,是品种、环境因子和栽培管理措施等因素共同作用的结果。目前人们对裂果发生的影响因素、生理机制和分子机制的研究已取得了一些进展,但离揭开其控制机制还有很大的距离,笔者认为今后可从以下几个方面加强研究:

1) 对现有种质和品种的裂果进行鉴定。目前,选择抗裂品种是减轻裂果的最佳途径。受多重因子的综合影响,要准确测量一个材料的裂果指数具有相当的难度,而这又是进一步研究的基础。因此对某个具体的植物材料应该制定统一的裂果指数测定标准。与此同时,应该尽量提供一致的栽培和环境条件,排除环境因素的干扰。此外,综合多年的观测数据非常重要。

2) 揭示果实角质层的特征和功能。角质层的特征与果实裂果密切相关,在樱桃等果实上对其解剖特征有较深入的研究,但还有很多种果实的角质层特征并未得到揭示,角质层的具体功能也尚未得到充分了解。此外,对于角质层的极性路径,它允许水分通过黏性流动的方式进入果实内部,为减少水分吸收和裂果提供了一套能选择性“阻塞”路径的技术,但目前对极性路径的研究很少,机制并不清楚,今后应该作进一步的研究。

3) 裂果的遗传基础和分子机制研究。目前,仅对番茄等少数果实进行了若干裂果性状的遗传研究,分子机制的研究也刚刚起步。在今后的研究中应该加强果实抗裂果分子机制分析,阐明果树品种间果实抗裂能力在遗传本质上的差异,揭示裂果有关生理生化基础,为果树抗裂育种及有效控制果实裂果提供理论依据。

### 参 考 文 献

- [1] OPARA L U. Some characteristics of internal ring-cracking in apples[J]. Fruit Varieties J, 1996, 50: 260-262.

- [2] SIMON G. Review on rain induced fruit cracking of sweet cherries (*Prunus avium* L.), its causes and the possibilities of prevention[J]. International Journal of Horticultural Science, 2006, 12(3): 27-35.
- [3] 卢艳清. 枣抗裂种质筛选及其抗裂机理初步研究[D]. 保定: 河北农业大学图书馆, 2008.
- [4] 田玉命, 韩满玉, 张满让, 等. 油桃裂果研究进展[J]. 果树学报, 2008, 25(4): 572-576.
- [5] VERNER L. Reduction of cracking in sweet cherries following the use of calcium sprays[J]. Proc Am Soc Hort Sci, 1939, 36: 271-274.
- [6] CHRISTENSEN J V. Cracking in cherries V. Cracking susceptibility in relation to the growth rhythm of the fruit[J]. Acta Agric Scand, 1973, 23: 52-54.
- [7] VERCAMMEN J, DAELE G, VANRYKEL T. Cracking of sweet cherries: past tense[J]. Acta Hort ISHS, 2008, 795: 463-468.
- [8] MARSHALL D A, SPIERS J M, STRINGER S J, et al. Laboratory method to estimate rain-induced splitting in cultivated blueberries[J]. Hort Science, 2007, 42(7): 1551-1553.
- [9] ROSER I. Investigations on cracking susceptibility of sweet cherry cultivars[J]. Acta Hort, 1996, 410: 331-337.
- [10] CONSIDINE J, BROWN K. Physical aspects of fruit growth: theoretical analysis of distribution of surface growth forces in fruit in relation to cracking and splitting[J]. Plant Physiol, 1981, 68: 371-376.
- [11] SEKSE L. Fruit cracking in Norwegian grown sweet cherries [J]. Acta Agriculturae Scandinavica, 1987, 37(3): 325-328.
- [12] YAMAGUCHI M, SATO I, ISHIGURO M. Influences of epidermal cell size and flesh firmness on cracking susceptibility in sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars and selections[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2002, 71: 738-746.
- [13] LÓPEZ-CASADO G, MATAS A J, DOMÍNGUEZ E, et al. Biomechanics of isolated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit cuticles: the role of the cutin matrix and polysaccharides[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(14): 3875-3883.
- [14] ISAACSON T, DYLAN K, ANTONIO J. Cutin deficiency in the tomato fruit cuticle consistently affects resistance to microbial infection and biomechanical properties, but not transpirational water loss[J]. The Plant Journal, 2009, 60: 363-377.
- [15] KNOCHÉ M, PESCHEL S. Studies on water transport the sweet cherry fruit surface: V. Effect of hydrostatic pressure on water uptake[J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2002, 77(5): 609-614.
- [16] SEKSE L, BJERKE K L, VANGDAL E. Fruit cracking in sweet cherries—an integrated approach[J]. Acta Hort ISHS, 2005, 667: 471-474.
- [17] DEMIRSOY L, DEMIRSOY H. The epidermal characteristics of fruit skin of some sweet cherry cultivars in relation to fruit cracking[J]. Pakistan Journal of Botany, 2004, 36(4): 725-731.
- [18] LANE W D, MEHERIUK M, MCKENZIE D L. Fruit cracking of a susceptible, an intermediate and a resistant sweet cherry cultivar[J]. Hort Science, 2000, 35: 239-242.
- [19] MATAS A J, COBB E D, BARTSCH J A, et al. Biomechanics and anatomy of *Lycopersicon esculentum* fruit peels and enzyme-treated samples[J]. American Journal of Botany, 2004, 91(3): 352-360.
- [20] MATAS A J, LÓPEZ-CASADO G, CUARTERO J, et al. Relative humidity and temperature modify the mechanical properties of isolated tomato fruit cuticles[J]. American Journal of Botany, 2005, 92(3): 463-468.
- [21] BARGEL H, NEINHUIS C. Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit growth and ripening as related to the biomechanical properties of fruit skin and isolated cuticle[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56: 1049-1060.
- [22] 辛艳伟, 集贤, 刘和. 裂果性不同的枣品种果皮及果肉发育特点观察研究[J]. 中国农学通报, 2006, 22(11): 253-257.
- [23] 刘仲齐, 薛俊, 金凤媚, 等. 番茄裂果与果皮结构的关系及其杂种优势表现[J]. 华北农学报, 2007, 22(3): 141-147.
- [24] GIBERT C, CHADCEUF J, VERCAMBRE G, et al. Cuticular cracking on nectarine fruit surface: spatial distribution and development in relation to irrigation and thinning[J]. J Amer Soc Hort Sci, 2007, 132(5): 583-591.
- [25] PESCHEL S, KNOCHÉ M. Characterization of microcracks in the cuticle of developing sweet cherry fruit[J]. J Am Soc Hort Sci, 2005(130): 487-495.
- [26] KNOCHÉ M, PESCHEL S. Gibberellins increase cuticle deposition in developing tomato fruit[J]. Plant Growth Regulation, 2007, 51: 1-10.
- [27] 陈清西, 李小初, 彭建平, 等. 度尾文旦柚裂果发生过程中裂原的发生与消长[J]. 果树学报, 2008, 25(1): 69-72.
- [28] CORTES C, AYUSO M C, PALOMARES G, et al. Relationship between radial and concentric cracking of tomato fruit[J]. Scientia Horticulturae, 1983, 21: 323-328.
- [29] 江海坤, 袁希汉, 章镇, 等. 西瓜裂果性状的基因型研究[J]. 华北农学报, 2009, 24(增刊): 106-109.
- [30] 陈银朝. 不同品种油桃裂果比较及防治措施研究[J]. 西北农业学报, 2007, 16(2): 165-168.
- [31] BUDAN S. Evaluation of the natural susceptibility and artificially induced fruit cracking of hundred sour cherry cultivars [J]. Acta Hort ISHS, 2000, 538: 123-130.
- [32] WANG Y, LU W, LI J, et al. Differential expression of two expansin genes in developing fruit of cracking-susceptible and resistant litchi cultivars[J]. J Amer Soc Hort Sci, 2006, 131(1): 118-121.
- [33] KASAI S, HAYAMA H, KASHIMURA Y, et al. Relationship between fruit cracking and expression of the expansin gene *MdEXPA3* in 'Fuji' apples (*Malus domestica* Borkh.) [J]. Scientia Horticulturae, 2008, 116: 194-198.
- [34] LU W, WANG Y, JIANG Y, et al. Differential expression of litchi *XET* genes in relation to fruit growth[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44: 707-713.

- [35] MOCTEZUMA E, SMITH D L, GROSS K C. Antisense suppression of a  $\beta$ -galactosidase gene (*TBG6*) in tomato increases fruit cracking[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(54):2025-2033.
- [36] WEICHERT H, JAGEMANN C V, PESCHEL S, et al. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: VIII. Effect of selected cations on water uptake and fruit cracking[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2004, 129(6):781-788.
- [37] KNOCHE M, PESCHEL S, HINZ M, et al. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: II. Conductance of the cuticle in relation to fruit development[J]. *Planta*, 2001, 213:927-936.
- [38] WEICHERT H, KNOCHE M. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. X. Evidence for polar pathways across the exocarp[J]. *J Agric Food Chem*, 2006, 54:3951-3958.
- [39] BEYER M, KNOCHE M. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: V. Conductance for water uptake[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2002, 127(3):325-332.
- [40] WEICHERT H, KNOCHE M. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface. XI.  $\text{FeCl}_3$  decreases water permeability of polar pathways[J]. *J Agric Food Chem*, 2006, 54:6294-6302.
- [41] SEKSE L. Fruit cracking in sweet cherries—some recent advances[J]. *Acta Horticulturae ISHS*, 2008, 795:615-624.
- [42] HUANG X M, WANG H C, LI J G, et al. Pericarp structure in relation to fruit cracking resistance in litchi (*Litchi Chinese Sonn.*)[J]. *Acta Horticulturae*, 2004, 632:131-137.
- [43] CLINE J A, TROUGHT M. Effect of gibberellic acid on fruit cracking and quality of Bing and Sam sweet cherries[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2007, 87:545-550.
- [44] FARQUHAR T, ZHAO Y. Fracture mechanics and its relevance to botanical structures[J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93(10):1449-1454.
- [45] OPARA L U, STUDMAN C J, BANKS N H. Physico-mechanical properties of 'Gala' apples and stem-end splitting as influenced by orchard management practices and harvest date[J]. *Journal of Agricultural Engineering Research*, 1997, 68:139-146.
- [46] CLINE J A, SEKSE L, MELAND M, et al. Rain-induced fruit cracking of sweet cherries: I. Influence of cultivar and rootstock on fruit water absorption, cracking and quality[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*, 1995, 45:213-223.
- [47] GRANGER A R, FRENHAM A B. Effects of three rootstocks on the yield and fruiting of four sweet cherry (*Prunus avium* L.) varieties[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1991, 31:567-573.
- [48] 黄旭明, 袁炜群, 王惠聪, 等. 抗裂性不同的荔枝品种果皮发育过程中钙的分步动态研究[J]. *园艺学报*, 2005, 32(4):578-583.
- [49] 李建国, 黄辉白, 黄旭明. 环切对糯米糍果实大小和裂果的影响[J]. *果树学报*, 2004, 21(4):379-381.
- [50] LICHTER A, DVIR O, FALLIK E, et al. Cracking of cherry tomatoes in solution[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2002, 26:305-312.

## Advances in Research on the Factors Influencing Fruit Cracking

MA Wen-yan PANG Xiao-ming XU Jiu-ru LI Ying-yue

*National Engineering Laboratory for Tree Breeding/Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*

**Abstract** The cracking of fruit skin and the splitting of underlying flesh is a kind of fruit physiological disorder, which downgrades the fruit appearance quality and causes the infection of disease, thereby reducing the commercial value and resulting in serious economic loss. Herein recent studies on fruit cracking were reviewed, mainly focusing on the influence of phenotypic characteristics, genetic factor, physiological characters, mineral nutrients, environmental conditions, plant growth regulators and cultivation practices. The prospect of research was discussed.

**Key words** cracking; cuticular membrane; water conductance; turgor pressure