

罗友进,陈霞,胡佳羽,等.柑橘枯水发生机制研究进展[J].江苏农业科学,2019,47(1):31-34.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.01.007

# 柑橘枯水发生机制研究进展

罗友进,陈霞,胡佳羽,程玥晴,王武,谢永红

(重庆市农业科学院,重庆 401329)

**摘要:**柑橘枯水是柑橘类果实在成熟和采摘后贮藏期间常发生的一种生理病害,严重影响着果实的品质和贮藏性能。目前,关于柑橘枯水产生的原因还未有结论性报道,也未有完全有效的解决方法。笔者概述了柑橘枯水的发生机制、主要影响因素及防治措施等,探讨了今后研究的重点及应用前景。

**关键词:**柑橘枯水;粒化;浮皮;机制;调控

**中图分类号:** S436.661.1<sup>+</sup>1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)01-0031-04

柑橘枯水是柑橘类果实在成熟和采摘后贮藏期间常发生的一种生理病害,严重影响着果实的品质和贮藏性能。枯水是指柑橘果实失质量明显、果皮果肉相分离、囊瓣变厚变硬、汁胞粒化、营养物质大量减少、果汁减少、甜香味丧失等现象。柑橘枯水最早由 Sharma 等提出,并逐渐受到各国学者的重视<sup>[1]</sup>。枯水、浮皮、粒化常伴随着发生,几乎在所有柑橘种类果树中都会发生,发生严重枯水时几乎丧失其食用价值,影响其商品价值。柑橘枯水是一个复杂的生理过程,与细胞发育、营养物质代谢、矿质元素含量、内源激素水平等密切相关,同时与种类、品种、砧木、采前环境、采前管理、采收成熟度、采后贮藏与处理等因素相关。自 20 世纪 60 年代以来,国内外关于柑橘果实枯水的研究已有较多的报道,主要集中于生理生态变化、细胞形态学、栽培管理防治措施、采后贮藏与处理措施以及发生机制等方面<sup>[2-8]</sup>,但对其发生机制仍不清楚,有效防治措施尚未解决。笔者将从柑橘枯水的发生机制、主要影响因素及防治措施等进行综述,为今后进一步深入开展柑橘枯水机制研究提供理论参考。

## 1 柑橘枯水发生机制的研究进展

### 1.1 细胞形态学

柑橘果实发生枯水现象,其形态结构发生了明显变化。正常的果实果皮结构紧密,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。果实发生浮皮时,果皮海绵层的细胞壁结构变弱,组织变软,果皮细胞层和海绵层的细胞间隙不断增大。浮皮形成过程中存在果皮不同部位生长不协调和发育进程不同步的现象,白皮层内侧细胞分裂停止最早,外侧次之,油胞层最迟,从而使得白皮层组织孔隙扩大、疏松、断裂<sup>[9]</sup>。Shiraishi 等指出,果皮细胞胞间层的崩解也可造成细胞间的连接松散及细胞壁的肿胀,使得孔隙变大<sup>[10]</sup>。果皮细胞排列疏松无序,间隙大,细胞层数远大于正常果<sup>[11]</sup>。Burdon 等通过磁共振显影技术发现,温州蜜柑浮皮果的果皮与

汁胞之间存在着约占横切面 5% 的空隙,明显大于正常果<sup>[12]</sup>。王少峰通过电镜发现,枯水芦柑果皮的油胞层细胞扩大,细胞质含量下降<sup>[13]</sup>。

粒化果实则表现为汁胞异常膨大、变硬、木质化。潘东明等研究指出,琯溪蜜柚果实一般自囊瓣近蒂端的汁胞发生粒化,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>[14]</sup>。张振珏等通过徒手切片、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 4 个阶段,分别为正常汁囊阶段、凝胶化阶段、粒化阶段和粒化后期<sup>[15]</sup>。沙田柚枯水严重时沙粒状颗粒变化,果汁明显减少,囊瓣皮变厚。

### 1.2 生理生化指标

1.2.1 营养物质 枯水过程中,果实的呼吸强度提高,内部生理消耗加剧,汁胞中糖类、有机酸、维生素及干物质都明显减少,特别是可溶性糖、有机酸<sup>[12,16]</sup>。而 Ibáñez 等则在浮皮果中发现,棉子糖含量增加<sup>[17]</sup>。同时,果实生理消耗的剧增是否与其呼吸强度增加有直接的联系,还需进一步研究证实。<sup>14</sup>C 同位素示踪表明,柑橘枯水过程中囊瓣之间对可溶性营养的隔离性较差,相互之间容易扩散,且枯水果果肉中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>[18]</sup>。王向阳用同位素示踪表明,椪柑粒化果的可溶性物质大量转化为不溶性物质,认为粒化过程细胞壁加厚主要是细胞壁合成和合成物质吸附造成<sup>[18]</sup>。席琦芳等研究指出,枯水果果肉中营养物质向果皮转移的量较正常果少<sup>[16]</sup>。张世怡等认为,果实浮皮的重要原因之一是果皮的二次生长引起果肉营养物质向果皮转移,导致果实中营养物质减少<sup>[4]</sup>。Awasthi 等研究发现,粒化果和非粒化果植株矿物质组成存在差异,叶片和果肉中的 Ca、Zn、B 含量与粒化率存在密切关系,果肉中可溶性固形物和单糖的含量降低可能是由于从聚合多糖向可溶性碳水化合物的转化受到抑制,淀粉或水溶性碳水化合物在粒化果实中转化为聚合多糖<sup>[19]</sup>。

### 1.2.2 酶活性

1.2.2.1 水解酶类 果胶是植物细胞壁的重要组成部分。在果实成熟时,细胞壁上的果胶在半乳糖醛酸酶的作用下分解成可溶性果胶,细胞彼此分离,果实变软。柑橘枯水过程中,细胞壁代谢呈规律性变化。浮皮果中果胶甲基酯酶活性

收稿日期:2017-09-11

基金项目:重庆市基本科研业务费(编号:2013cstc-jbky-00536)。

作者简介:罗友进(1984—),男,浙江玉环人,博士,助理研究员,主要从事果园生态与环境研究。E-mail:luoyoujin1984@163.com。

升高,果胶降解加快<sup>[20]</sup>。张秋明等研究发现,温州蜜柑果实发生浮皮时,多聚半乳糖醛酸酶、果胶甲基酯酶、羧甲基纤维素酶等相关水解酶活性均比正常果高<sup>[21]</sup>。Sharma 等研究发现,在稍微粒化的 Kinnow 柑中,果胶甲基酯酶比其他 2 个品种(考拉宽皮橘和凤梨橙)稍微高些<sup>[22]</sup>。而 Singh 报道,粒化和果胶甲基酯酶活性呈负相关,粒化程度高的 Kaula 宽皮橘的果胶甲基酯酶活性最低<sup>[5]</sup>。瑄溪蜜柚在粒化加快阶段,多聚半乳糖醛酸酶、果胶甲基酯酶、羧甲基纤维素酶活性均明显下降<sup>[15]</sup>。谭兴杰等对贮藏期间椪柑果皮、果肉中的果胶甲基酯酶、多聚半乳糖醛酸酶进行研究,指出其各有 2 个活性高峰,高峰过后,则开始出现枯水<sup>[23]</sup>。此外,Burns 发现,葡萄柚粒化汁胞中的  $\alpha$ -半乳糖苷酶、 $\beta$ -半乳糖苷酶、 $\alpha$ -葡糖苷酶与  $\beta$ -葡糖苷酶的活性是正常果的 2~3 倍,同时  $\alpha$ -甘露糖苷酶和  $\beta$ -甘露糖苷酶活性水平也很高,认为这些糖苷酶的活性可能与细胞壁加厚有关<sup>[24]</sup>。

1.2.2.2 自由基代谢相关酶 果实成熟过程是一个衰老的过程,许多参与自由基代谢的酶均与柑橘果实的枯水过程相关。正常情况下,植物体内的活性氧处于产生和清除的动态平衡过程中,但当 SOD、POD、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<sup>[3]</sup>。张秋明等发现,温州蜜柑果实浮皮过程中,果皮中的丙二醛逐渐积累,果皮和果肉中的超氧化物歧化酶活性急剧下降,膜脂过氧化作用加剧引起了果皮的早衰<sup>[21]</sup>。红橘枯水果中 POD 活性高于正常果,果皮和果肉中的 CAT 活性低于正常果。郑国华等研究指出,果皮和果肉的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的变化直接导致果肉组织的衰老和果皮组织的二次生长,内部代谢调节着组织衰老过程中内含物的积累、转移和消耗,从而导致汁胞粒化<sup>[25]</sup>。胡柚在贮藏过程中,在前 60 d 内果皮的 SOD 活性下降,接着又开始上升并超过原有水平,果汁中的 SOD 则先升后降,在 120~130 d 时,囊瓣开始出现粒化。此外,Sharma 等研究指出,柑橘枯水果中的多酚氧化酶活性和酚类物质低于正常果<sup>[22]</sup>。

1.2.3 内源激素 果实生理性病害的发生往往与内源激素的不平衡有密切关系,如柑橘枯水<sup>[26]</sup>。王向阳认为,椪柑枯水果中的乙烯释放量和 ABA 含量极显著上升与 IAA、CTK 含量显著下降可能是导致椪柑枯水的重要原因<sup>[18]</sup>。特早熟温州蜜柑“肋山”果实浮皮过程中内源游离多胺总量减少,腐胺迅速积累,亚精胺和精胺含量持续降低,腐胺/(亚精胺和精胺)比值逐渐增大<sup>[27]</sup>。粒化椪柑中 CTK、IAA 含量较正常果低,而 ABA 含量较高,且乙烯含量增加<sup>[28]</sup>。甜橙种子败育后导致内源激素失衡而加重粒化。

### 1.3 分子生物学

近年来,分子生物学手段逐渐被应用到柑橘枯水研究中。许兰珍等以刚采摘果实的果肉为驱动方,采用抑制性差减杂交技术成功构建了贮藏果实差减 cDNA 文库,共获得 656 个阳性克隆,成功对 213 个克隆进行测序,获得有效序列 143 条,经序列分析,共得到 53 个 uni ESTs 序列,在 NCBI 基因库中对这 53 个 uni ESTs 进行 BLAST 分析,比对结果参照 MIPS 的分类标准,按功能分为 14 类,其中参与代谢、能量及蛋白合成的 ESTs 最多,分别占全部 ESTs 的 17%、11% 和 13%<sup>[29]</sup>。杨明等以椪柑为试材,构建了椪柑枯水相关基因的抑制差减

杂交 cDNA 文库,通过对文库的筛选、克隆测序、功能分析及实时定量 RT-PCR 验证,获得了椪柑枯水应答基因,发现编码  $\beta$ -微管蛋白与衰老相关蛋白的基因上调表达 8 倍左右;编码细胞色素 c、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶的基因上调表达 5 倍多;编码半胱氨酸蛋白酶、转运蛋白的基因上调表达 2 倍左右;而编码天冬氨酸蛋白酶前体、转录因子的基因表达量均有极明显的上升,分别上升了 350 倍、120 倍<sup>[30]</sup>。贺明阳等系统比较了椪柑和纽荷尔脐橙果实枯水相关基因的抑制差减杂交 cDNA 文库,分析发现 2 种柑橘枯水相关基因主要与能量代谢、衰老和抗逆相关,但 2 个文库的枯水相关基因分属不同代谢节点,抗坏血酸过氧化物酶、过氧化物酶和液泡加工酶基因在椪柑果皮和果肉中均随枯水程度加重而上调表达,而纽荷尔脐橙中的表达水平随枯水程度增加而降低;谷氧还蛋白在椪柑果肉中的表达水平随枯水程度增加而降低,而纽荷尔脐橙果肉变化趋势相反<sup>[31]</sup>。Ibáñez 等利用基因芯片技术分析发现浮皮果中与淀粉输出、糖类转化相关的基因表达增强,糖酵解的改变导致整个植株库源关系发生改变,与赤霉素和细胞分裂信号传导关联的大部分基因都在浮皮果的白皮层中下调,推断成熟早期参与初始代谢基因表达丰度的改变,减少了对果皮细胞生长所需能量的供给<sup>[17]</sup>。利用转录组数据,发现浮皮主要影响初级代谢如脂肪酸、戊糖磷酸、甘油酯等途径<sup>[32]</sup>。余文琴利用差异显示技术研究瑄溪蜜柚汁胞粒化过程中粒化和未粒化汁胞基因的表达,得到了 25 个差异 cDNA 片段,并从其中的 2 条 EST 获得 cDNA 全长<sup>[33]</sup>。钟凤林利用双向电泳技术分析果实发育阶段粒化汁胞和非粒化汁胞的蛋白差异,发现 Germin 基因和 APX 基因与汁胞粒化相关<sup>[34]</sup>。丁健构建了朋娜脐橙果实与其粒化突变体果实的抑制性差减文库,然后采用反向 Northern 技术从文库中筛选在果实发育过程中差异表达的基因,分析发现与细胞代谢、初生代谢、定位以及大分子代谢等相关的基因数目最多,这些基因所属代谢途径包括丙酮酸代谢途径、淀粉和蔗糖代谢途径、三羧酸代谢途径及糖酵解代谢途径;同时还发现 12 个与粒化性状可能相关的酶和蛋白候选基因,分别为果胶甲基酯酶抑制蛋白、果胶酸盐水解酶、几丁质酶、葡聚糖酶、 $\beta$ -半乳糖苷酶、扩展蛋白、过氧化物酶、超氧化物歧化酶、谷胱甘肽过氧化物酶、赤霉素调节蛋白、翻转转录座子和钙离子结合蛋白<sup>[35]</sup>。张晶以易发生汁胞粒化的甜橙为研究对象,采用生物信息学分析与分子生物学验证相结合的方法,获得与甜橙汁胞粒化相关的 miRNA,并通过 miRNA 的靶基因功能注释结合采后贮藏结果来对所得到的 miRNA 在采后汁胞粒化过程中的功能进行分析,从转录后水平揭示甜橙贮藏过程中汁胞粒化的分子调控机制<sup>[36]</sup>。

## 2 柑橘枯水发生的主要影响因素

### 2.1 外界环境因素

果园环境条件影响果实的枯水(粒化和浮皮)程度。Singh 等认为,气候和地区差异对柑橘汁胞粒化的发生有影响,春季高温容易导致粒化症状的发生,生长在潮湿气候下的柑橘粒化发生率要高于干燥地区,沿海地区的柑橘粒化症状也要比内陆地区更为严重<sup>[5,37]</sup>。不同产地的瑄溪蜜柚果实粒化指数差异显著。柑橘壮果期遇天气干旱,或果实着色期雨

量偏多、高温、高湿,易发生浮皮。温州蜜柑在低氧和高二氧化碳浓度的贮藏条件下,果实浮皮率和浮皮程度会明显提高。强旺树、树龄较小树体所结果实与树冠顶部的果实以及朝天果、粗柄果,其因营养条件较好,多为粗皮大果,易出现浮皮<sup>[4]</sup>。潘东明等研究发现,琯溪蜜柚初结果树上的果、大果易发生枯水,单果质量达1.5 kg以上的果实汁胞粒化严重<sup>[14]</sup>。果实膨大期缺钙,会致使果皮细胞之间的连接松散,易发生浮皮。柑橘缺硼也会引起钙的缺乏,进而导致果实浮皮的发生<sup>[38-39]</sup>。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。柑橘浮皮危害随着采收期推迟而加剧,氮肥施用过多、施用太迟可能导致果实二次膨大,助长浮皮发生<sup>[39]</sup>。

## 2.2 品种与砧木

枯水几乎在所有柑橘种类和品种中都会发生,不同种类、不同品种果实的枯水程度差异较大。Sharma等认为,柑橘不同种及同一种内的不同品种的枯水发生率和范围有所不同,同品种会因时间、地点不同而对枯水反应也不同,甜橙比宽皮柑橘、橘柚和葡萄柚更易枯水、考拉和Dancy宽皮橘次之,Kinnow密柑枯水最轻<sup>[22]</sup>。沙田柚软枝白肉系枯水现象少,硬枝白肉系严重;红肉蜜柚也极易枯水。温州蜜柑、椪柑等容易发生浮皮,而皮硬难剥的甜橙、柠檬不易发生枯水<sup>[4]</sup>。

砧木能影响果实枯水发生,Kinnow密柑在矮化砧Troye枳橙上的枯水果仅5.9%,而在乔木砧Sohsarkar上的枯水率达到38.3%<sup>[1]</sup>。Sharma等认为,不同砧木影响芽接在其上的不同属种柑橘栽培种粒化的发生率和程度,按粒化严重程度由低到高依次为酸橙、Sevelle甜橙、粗柠檬和野葡萄柚<sup>[22]</sup>。

## 3 柑橘枯水发生的防治措施

目前,关于柑橘枯水产生的原因没有结论性报道,也没有完全解决的方法,但是提出了一些减轻发生程度的措施,包括合理采用砧木、调控肥水供应、喷施矿质元素与生长调节剂、适时采收等。

对于成熟的柑橘栽培园,地膜覆盖、树冠加盖白色薄膜及大棚设施栽培等措施都可减少因雨水过多引起的浮皮率增加的危害。强壮树体可以不施或少施壮果肥,施用时期宜早,以7月为佳,最好不迟于8月上旬<sup>[4]</sup>。在幼果期和果实膨大期喷钙是提高果实品质、延长采后果实贮藏保鲜期的重要措施<sup>[40]</sup>。在果实膨大期喷施吡啶酯对提高果实品质和抑制浮皮均有一定的效果。土施或喷施复合钙肥可促进柑橘树对钙元素的吸收,延缓果实衰老,抑制浮皮发生。梁和等对胡柚进行叶面喷施硼加钙溶液,结果发现明显改善了果实的内外观品质<sup>[41]</sup>。

利用1.0%硝酸钾、2.0%氧化钙、0.5%硫酸锌、0.5%硫酸铜、0.4%硫酸亚铁、0.4%硫酸锰、0.1%硼酸、0.15%碳酸钙能有效地降低粒化的发生<sup>[3]</sup>。使用如GA<sub>3</sub>、2,4-D等不同浓度的生长调节剂对减轻粒化非常有效,果实成熟期喷施500 mg/L的乙烯不仅能降低考拉橘的粒化,同时也改善果实质量。如用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。100 mg/kg 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活性峰出现,显著减轻果实枯水程度。刁俊明等发现,沙田柚采后用100~200 mg/kg GA<sub>3</sub>处

理,在抑制呼吸作用的同时还降低了果实枯水的发生<sup>[42]</sup>。潘东明等认为,在果实花期和幼果期喷施KT、2,4-D、NAA明显地抑制了汁胞粒化的发生与发展,但是在果实膨大期用GA<sub>3</sub>喷施或采后洗果有促进粒化作用的趋势<sup>[43]</sup>。刘淑娴等采用GA<sub>3</sub>处理,虽然对柑橘枯水有明显的抑制效果,但会引起果皮产生褐斑或转色减缓及着色不均等负面影响<sup>[44]</sup>。柚类果实对GA<sub>3</sub>的不同反应与植物对激素的敏感性不同有关,可能还与植物细胞对外源激素的呼吸率及在植物体内的运输量和代谢率不同有关,同时还可能与其他内源激素浓度的变化有关。王日葵等发现,温州蜜柑在果实开始着色时喷赤霉素,能有效地降低果实在贮藏期的腐烂率、枯水率及呼吸强度,延迟果实衰老速度<sup>[45]</sup>。赤霉素与延缓果实外皮叶绿素的丧失和防止果实浮皮有密切的联系,但作用效果取决于赤霉素施用的时间是否得当。采收后进行浸钙处理或防腐剂处理,可以结合单果包装以减轻粒化,延长贮藏期<sup>[46]</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。高温高湿处理温州蜜橘3~5 d可降低果肉酸度,最大程度减轻果实失重和浮皮<sup>[47]</sup>。

合理调节果树的负载量,控制果实大小,适时采收。温明霞等对温州蜜柑果实大小与枯水指数、失重率及保护酶的关系进行了研究,指出大果易发生枯水,建议在贮藏时选择中小型果实进行贮藏<sup>[40]</sup>。

## 4 结语

随着柑橘基因组测序的完成,为研究基因组结构特征及基因-性状之间的联系等方面提供了强有力的数据平台,可利用转录组测序等高通量分析技术来进行枯水机制研究。通过分析特征转录本的结构、基因转录水平和全新转录区域,分离枯水相关功能基因,揭示其分子调控途径。

同时,从生理生化和分子生物学角度进一步深入研究果实各时期(尤其是成熟至衰老期)中微环境变化对果肉、果皮呼吸代谢过程途径和呼吸链组分异常的影响,加强汁胞中糖、酸组分及其相关代谢酶(如蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、酸性转化酶、中性转化酶等)、汁胞木质化相关酶等变化的研究,为调控枯水措施提供依据。

预防和减轻柑橘果实枯水措施上,应从以下几方面进行探索:(1)选种育种运用离体培养、诱变、细胞融合,筛选出不易枯水柑橘品种,并选用适宜的砧穗组合;(2)栽培措施在平衡施肥的基础上,加强果实幼果期和膨大期的肥水管理,同时在果实成熟期适宜使用矿质元素和生长调节剂;(3)留树保鲜应加强树体营养管理和园区微环境调节;(4)采后处理加强贮藏预处理、保鲜药剂研究,对贮藏实行实时监控,调节贮藏温湿度、气调参数。

## 参考文献:

- [1] Sharma R R, Saxena S K. Rootstocks influence granulation in Kinnow mandarin (*Citrus nobilis* × *C. deliciosa*) [J]. Scientia Horticulturae, 2004, 101(3): 235-242.
- [2] 孔维娜, 刘顺枝, 李小梅, 等. 柑橘类果实枯水机理及防治研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(4): 453-458.
- [3] 丁健, 邓秀新. 柑橘果实粒化研究进展[J]. 湖北农业科学,

- 2011,50(18):3677-3680.
- [4]张世怡,柯甫志,赵迪,等. 柑橘果实浮皮发生机理的研究进展[J]. 园艺学报,2016,43(9):1719-1725.
- [5]Singh R. 65-year researches on citrus granulation[J]. J Hort, 2001,58(1/2):112-144.
- [6]余文琴,赵晓玲,潘东明,等. 细胞壁代谢与琯溪蜜柚果实成熟过程汁胞粒化的关系[J]. 热带亚热带植物学报,2008,16(6):545-550.
- [7]王青云,龚吉军,钟海雁. 柑橘果实采后热处理研究进展[J]. 食品科学,2010,31(11):316-319.
- [8]马培怡,吴文,唐小浪,等. 采前喷水水杨酸(SA)和赤霉素(GA<sub>3</sub>)对采后贡柑果实生理及贮藏效果的影响[J]. 果树学报,2009,26(6):891-894.
- [9]蒋跃明,刘淑娴,陈芳. 采后柑橘果实脱水及控制[J]. 植物学通报,1991,8(2):9-12.
- [10]Shiraishi M, Mohammad P, Makita Y, et al. Effects of calcium compounds on fruit puffing and the ultrastructural characteristics of the subepidermal cell walls of puffy and calcium-induced non-puffy satsuma mandarin fruits[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science,1999,68(5):919-926.
- [11]刘芳,刘永忠,彭抒昂. 温州蜜柑粗皮大果形成过程的解剖学研究[J]. 果树学报,2012,29(5):789-793.
- [12]Burdon J, Lallu N, Yearsley C, et al. Postharvest conditioning of satsuma mandarins for reduction of acidity and skin puffiness[J]. Postharvest Biology and Technology,2007,43(1):102-114.
- [13]王少峰. 芦柑桔水果皮细胞电镜学研究[J]. 福建果树,1989(3):9-11.
- [14]潘东明,郑国华,陈桂信,等. 琯溪蜜柚汁胞粒化原因分析[J]. 果树学报,1999,16(3):202-209.
- [15]张振珏,谢志南,许文宝. 琯溪蜜柚汁囊分化和粒化过程解剖学观察[J]. 植物学报,1999,41(1):16-19.
- [16]席巧芳,王向阳,余挺,等. 椪柑桔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.
- [17]Ibáñez A M, Martinelli F, Reagan R L, et al. Transcriptome and metabolome analysis of citrus fruit to elucidate puffing disorder[J]. Plant Science,2014,217/218(1):87-98.
- [18]王向阳. 椪柑萎缩型枯水病和粒化型枯水病几种生理指标差异的研究[J]. 果树学报,2005,22(3):216-219.
- [19]Awasthi R P, Nauriyal J P. Studies on granulation in sweet orange. VI. Differences in moisture, total soluble solids and ascorbic acid of juice vesicles in different stages of granulation [J]. Punjab Horticultural Journal,1972,12:203-211.
- [20]陈秀伟,张百超. 红橘果实浮皮的研究[J]. 园艺学报,1988,15(1):13-17.
- [21]张秋明,魏岳荣,郑玉生. 柑橘果实浮皮发生机理及控制途径研究Ⅱ. 特早熟温州蜜柑果实浮皮与衰老的关系[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2001,27(1):32-34.
- [22]Sharma R R, Singh R, Saxena S K. Characteristics of citrus fruits in relation to granulation [J]. Scientia Horticulturae,2006,111(1):91-96.
- [23]谭兴杰,陈芳,周永成,等. 椪柑果实采后枯水的研究[J]. 园艺学报,1985,12(3):165-169.
- [24]Burns J K.  $\alpha$  and  $\beta$ -Galactosidase activities in juice vesicles of stored Valencia oranges[J]. Phytochemistry,1990,29(8):2425-2429.
- [25]郑国华,潘东明,丘友萍,等. 柚果采实后组织含水量、保护酶活性与汁胞粒化的关系[J]. 福建农业大学学报,1999,28(4):1-7.
- [26]刘涛. 柑橘贮藏过程中植物内源激素以及理化性质的研究[D]. 重庆:西南大学,2010.
- [27]魏岳荣,张秋明,郑玉生. 特早熟温州蜜柑‘胁山’果实浮皮过程中内源游离多胺含量的变化[J]. 果树学报,2001,18(6):325-328.
- [28]王向阳,王央杰. 柑粒化型枯水与内源激素的关系[J]. 浙江农业学报,1997,9(2):48-50.
- [29]许兰珍,刘小丰,何永睿,等. 纽荷兰脐橙贮藏枯水相关 ESTs 分离与初步分析[J]. 园艺学报,2011,38(6):1153-1160.
- [30]杨明,王日葵,周炼,等. 应用抑制性差减杂交技术分离椪柑桔水相关基因[J]. 中国农业科学,2012,45(5):917-925.
- [31]贺明阳,韩冷,王日葵,等. 柑橘采后枯水相关基因的挖掘与表达分析[J]. 园艺学报,2015,42(增刊1):26-36.
- [32]Martinelli F, Ibanez A M, Reagan R L, et al. Stress responses in citrus peel: comparative analysis of host responses to Huanglongbing disease and puffing disorder[J]. Scientia Horticulturae,2015,192:409-420.
- [33]余文琴. 琯溪蜜柚汁胞粒化过程中生理变化与基因差异表达分析[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- [34]钟凤林. 琯溪蜜柚汁胞发育过程的差异蛋白质组学研究[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- [35]丁健. 柑橘果实粒化变异体的遗传背景及其性状形成的机理研究[D]. 武汉:华中农业大学,2009.
- [36]张晶. 柑橘贮藏过程中汁胞粒化相关 miRNA 的筛选及功能分析[D]. 北京:中国农业科学院,2016.
- [37]Ritenour M A, Albrigo L G, Burns J K, et al. Granulation in Florida citrus[J]. Proc Fla State Hort Soc,2004,117:358-361.
- [38]石学根,沈光献. 温州蜜柑果实浮皮的发生及其预防[J]. 浙江柑橘,2003,20(2):17-18.
- [39]颜送贵. 柑橘浮皮果的防治[J]. 湖南农业,2013(3):16.
- [40]温明霞,石孝均. 生长期喷钙提高锦橙果实品质及延长贮藏期[J]. 农业工程学报,2013,29(5):274-281.
- [41]梁和,马国瑞,石伟勇,等. 硼钙营养对胡柚果实品质的影响[J]. 广东微量元素科学,2001,8(7):21-26.
- [42]刁俊明,彭永宏,章庆民. 预贮处理对沙田柚果皮结构、呼吸强度与贮藏品质的影响[J]. 仲恺农业技术学院学报,1998,11(3):39-44.
- [43]潘东明,陈桂信,郑国华,等. 植物生长调节剂对琯溪蜜柚汁胞粒化的影响[J]. 福建农业大学学报,1998,27(2):155-159.
- [44]刘淑娴,陈芳,蒋跃明,等. 对用赤霉素控制柑橘枯水的探讨[J]. 中国柑桔,1999,19(3):28-29.
- [45]王日葵,胡西琴,邵蒲芬,等. 防止温州蜜柑、椪柑贮藏果实腐烂和枯水的药剂筛选试验[J]. 中国柑桔,1995,15(4):29-30.
- [46]张名福,陈传培,廖伟原. 甜春橘柚粒化、椪柑桔水与塑膜单果包的关系[J]. 福建果树,2010(4):43-44.
- [47]文泽富,黄国评,曾顺德,等. 冷激对柚果实酶活性变化及膜脂过氧化影响[J]. 果树科学,1999,16(2):159-160.