

果实开裂研究进展

李泓利, 刘港帅, 田慧琴, 傅达奇

中国农业大学 食品科学与营养工程学院, 北京 100083

李泓利, 刘港帅, 田慧琴, 等. 果实开裂研究进展. 生物工程学报, 2021, 37(8): 2737-2752.

Li HL, Liu GS, Tian HQ, et al. Fruit cracking: a review. Chin J Biotech, 2021, 37(8): 2737-2752.

摘 要: 裂果是果实中普遍发生的一种生理性病害, 如番茄、甜樱桃、苹果、枣、石榴、荔枝等均易开裂, 这会造成巨大的经济损失和农业资源浪费。裂果是由多种因素综合导致, 内因主要为遗传和果实的自身特性, 如果实大小、形状、生长速度、含水量、果皮特性、果实开裂相关基因表达情况等; 外因主要为生长环境条件, 如温度、光照、降水等, 以及栽培管理方式, 如灌溉、防晒、矿物质和生长调节剂的施用等。文中从以上方面对果实开裂的研究进展进行综述, 以期对裂果机理的进一步研究和裂果的防控提供参考。

关键词: 裂果, 影响因素, 遗传, 基因, 水, 果皮特性, 环境, 栽培管理

Fruit cracking: a review

Hongli Li, Gangshuai Liu, Huiqin Tian, and Daqi Fu

College of Food Science and Nutritional Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China

Abstract: Fruit cracking is a common physiological disease. Many fruits such as tomato, sweet cherry, apple, jujube, pomegranate, and litchi are liable to crack, causing considerable economic loss and agricultural resources waste. The mechanisms of fruit cracking are comprehensive. Some correlations have been observed between susceptibility of fruit cracking and some fruit traits (genetic, fruit size, fruit shape, fruit growth rate, water content, fruit skin characteristics, related gene expression, etc). Also, environmental condition (temperature, light, rainfall, etc) and orchard management (irrigation, sun-shade, mineral, growth regulator, etc) can influence fruit cracking. Here, progress in studies on fruit cracking is reviewed to provide a reference for prevention and control of fruit cracking.

Keywords: fruit cracking, influencing factors, genetic, gene, water, pericarp traits, environment, orchard management

果实开裂是果实在生长发育至成熟过程中发生的生理性病害, 往往是由果实自身特性、环境因素和培育方法等综合因素引起。开裂导致果实外观破坏、品质降低, 而且显著增加了果实受病原菌和寄生虫侵害的风险, 导致其保质期缩短,

易发生腐败变质, 从而对果实的商品特性和销售特性造成严重的负面影响; 并且, 裂果现象普遍存在于各类果实中, 如番茄、甜樱桃、苹果、枣、石榴、荔枝等^[1-6], 裂果问题的普遍性和严重性常常会给果农造成巨大的经济损失。但裂果现象在

Received: August 30, 2020; Accepted: November 19, 2020

Corresponding author: Daqi Fu. Tel: +86-10-62737538-102; E-mail: daqifu@126.com

网络出版时间: 2020-12-31

网络出版地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1998.Q.20201231.0831.001.html>

生产中有时也被生产者加以利用,以提高生产效率和产品品质,如开心果、核桃、板栗等核果类果实。目前,国内外许多研究人员对不同果实的开裂方式、机理和防控进行了大量研究,但缺乏诱导开裂的有效方法和研究果实开裂的模式材料为研究工作增加了难度,本文将对近年来果实开裂的研究情况进行综述。

1 裂果概况

1.1 裂果症状

裂果主要表现为果皮表面呈现发丝样的裂纹,这种裂纹会覆盖整个果实或部分果实^[1],裂纹的形状主要有纵裂、横裂、半圆形裂纹(环裂)、放射状裂纹和混合型裂纹等^[7]。以番茄和甜樱桃

为例,如图1所示。番茄的主要裂果类型为环裂与射裂,一般发生在绿熟期之后,随果实成熟裂缝增加且深入,在果实的绿熟期和转色期,多于棱沟部位出现放射状裂纹、果肩部位出现环裂纹,进一步发育至红熟期后会出现贯穿整个果实的纵向裂纹并逐渐加深^[8-9]。甜樱桃裂果的特点是角质层开裂产生微裂纹,这种裂纹不易通过观察发现,不影响外表皮和皮下细胞层^[10-11];若微裂纹进一步发展可产生肉眼可见的宏观裂纹,这种裂纹会延伸并破坏外表皮和皮下细胞,裂纹的位置通常分布在3处:脸颊处(果实侧面)、尖端处和茎腔处(果柄周围),裂纹通常首先出现在尖端和茎腔处,随着果实成熟逐渐延伸至脸颊两侧^[2,10]。



图1 番茄 (A, B)、甜樱桃 (C)^[12]果实裂纹形状和位置

Fig. 1 Shape and location of cracks in tomato (A, B) and sweet cherry (C)^[12] fruits.

1.2 裂果时期

不同地区、不同种属的水果发生裂果的时期不同,大多数的水果开裂主要发生在果实的转色期和红熟期,套袋水果摘袋后也是裂果的高发期。番茄果实从绿熟期开始就会发生裂果,随着果实的成熟,开裂的概率也会显著升高^[13-14];而樱桃番茄的裂果仅会发生在完全成熟的时期^[15],采收后的成熟番茄在适宜环境下贮藏不会发生开裂^[16];石榴裂果从幼果期至成熟期均会发生,以果实完全成熟后、采收前10-15 d最为严重^[17];葡萄裂果一般发生在着色成熟期,如‘巨峰’葡萄^[18];‘红富士’苹果在所有成熟阶段均会发生裂果,在果实完

全成熟后、采前1个月尤为严重^[19-20];枣一般在转色期至红熟期遇雨裂果严重,白熟期除个别品种外一般不发生裂果,完全成熟后的果实均不裂果^[4];另外如若环境条件控制不当,果实也会在采后贮藏和运输过程中发生开裂^[12]。

2 裂果的影响因素

果实的开裂是由内因和外因综合导致,内因主要为遗传和果实的自身特性,如果实大小、形状、生长速度、含水量、果皮特性、果实开裂相关基因表达情况等;外因主要为生长环境条件,如温度、光照、降水等,以及栽培管理方式,如灌溉、防晒、

矿物质和生长调节剂的施用等^[1-6,12-13,16]。

2.1 遗传与基因

果实开裂具有一定的遗传性,很多同属不同种的水果开裂率或易开裂部位存在很大差异^[21-22],但这些差异产生的生理基础还需要大量的研究工作。苹果中不易裂果的品种有‘金冠’‘秦冠’‘元帅’系等;易裂果品种有‘国光’‘大国光’‘红富士’等,‘国光’苹果的裂果率一般在20%左右,而红富士的亲本是‘国光’和‘元帅’,因此‘红富士’裂果敏感性与亲本的遗传存在一定的相关性^[19,23]。葡萄中果皮薄、果肉脆的欧亚种葡萄易裂果,如‘牛奶’葡萄;着色期果实吸水速度快、吸水量大的品种也易裂果,如‘里扎马特’(Riza Matt)‘布朗无核’(Brown seedless)等^[18];‘火焰无核’葡萄(Flame seedless)具有很高的果实开裂敏感性,‘瑞必尔’葡萄(Ribier)易在花端发生开裂^[20]。不同品种的荔枝开裂率也不同,‘妃子笑’很少发生裂果现象,而‘白糖罂’的开裂率约为10%,严重时可达40%以上^[6]。Yonemori等^[24]指出柿子中完全甜柿(Pollination constant non-astringent, PCNA)品种果实开裂情况严重,并且易开裂的子代数量通常与亲本开裂的严重程度成正比,PCNA品种之间的杂交不可避免地会产生较高比例的子代果实开裂。

遗传性状均由基因决定,这也是不同品种果实开裂敏感性不同的根本原因,但目前对于基因调控果实开裂的研究相对较少。番茄是研究果实成熟与品质形成的模式植物,存在较为普遍的裂果问题;甜樱桃果实在生长过程中也常伴有明显的开裂现象,故二者是研究果实开裂机理的理想材料。 β -半乳糖苷酶是一个糖基水解酶大家族,在番茄中至少有7个 β -半乳糖苷酶(Tomato β -galactosidases, TBG)家族的基因在果实发育过程中具有特殊的表达模式,其中TBG6能够编码减少成熟果实细胞壁半乳糖残基的糖基水解酶,反义抑制TBG6会降低番茄果实硬度,增加果实

的开裂^[25]。Capel等^[26]通过对番茄 *Solanum lycopersicum* 与野生亲缘种 *S. pimpinellifolium* 杂交获得的重组自交系 (Recombinant inbred line, RIL) 种群进行了数量性状基因座 (Quantitative trait locus, QTL) 分析,鉴定出位于番茄染色体1、3、8、10和12号上与番茄开裂相关的QTL,并且发现位于3号染色体上来自 *S. lycopersicum* 的等位基因 *Ck3* 在不规律的灌溉、高温或强光照等多环境条件下均促进果实破裂。Xue等^[27]分析了抗裂、易裂品种番茄在不同时长的饱和灌溉处理下果实的mRNA和lncRNA表达,lncRNA会调节激素-氧化还原-细胞壁网络,包括植物激素(生长素、乙烯)、活性氧(Reactive oxygen species, ROS)(如 H_2O_2)信号转导以及许多与细胞壁相关的mRNA(*EXP*, *PG*, *XTH*)等。Garcia等^[21]在对甜樱桃抗开裂的QTL的研究中发现了在不同的基因连锁群中每个果实区域抗开裂的QTL,并且果实尖端和茎端抗裂性的QTL均显著高于果实侧面,这个结果表明了不同的遗传机制和果实开裂的部位具有一定的相关性。Breia等^[28]首次表征了甜樱桃(*Prunus avium* L.)中水通道蛋白PaPIP1;4的功能,其是能够转运水和过氧化氢的质膜蛋白,在果实收获前外源施用 $CaCl_2$ 可以上调该蛋白的基因表达,减少果实开裂。

基因对裂果的影响在其他品种果实中也有报道。Liao等^[29]发现了与西瓜果皮硬度、抗开裂特性相关的乙烯响应因子4(Ethylene response factor 4, ERF4)基因的定位及基因分型,证明了不同基因型的硬度关系是 $aa > ab > bb$,美国西瓜品种‘查里斯顿’(Charleston gray)为 aa 高硬度抗开裂基因型,中国西瓜品种‘97103’为 bb 低硬度易开裂基因型,另外对32个品种西瓜*CIERF4*基因进行测定后发现果皮硬度较低的 bb 基因型和果皮硬度较高的 aa 基因型在瓜农种植过程中分别属于保护型种植和露天生态型种植,这充分显示了*CIERF4*基因在赋予西瓜果皮硬度和抗开裂性状方面的重要性。富士苹果膨胀素基因*MdEXPA3*

的 mRNA 在外果皮中积累,降低果实开裂敏感性,果实发育早期其 mRNA 在中果皮的含量高于外果皮则促进开裂^[30]。Wang 等^[6]对抗裂品种“妃子笑”荔枝果实与易裂品种“白糖罂”的开裂、未开裂果实的转录组数据进行对比,分析得到“白糖罂”果实的开裂敏感性与果皮的光合特性和该品种的不饱和脂肪酸的氧化有关,从而导致其表皮结构的变化,易于开裂。Liu 等^[31]对开裂与未开裂的枣 *Ziziphus jujuba* Mill.果实进行转录组分析,在 1 036 个差异表达基因中,开裂的枣果实中有 785 个基因被上调,251 个基因被下调,这些基因主要包括生长激素和蜡产生途径的相关蛋白质基因。其他裂果影响因子相关基因对果实开裂的调控将在下文各部分中分别介绍。

2.2 果实的大小和形状

一些果实的开裂敏感性与其大小和形状存在一定的相关性。随着果实尺寸的增加以及形状变化,果皮中的机械应力会增加并且改变分布,在应力最大的区域容易产生裂缝^[32]。Peet^[33]指出易裂品种番茄的一个解剖学特征为果实较大,并且番茄在花萼附近的果皮压力最大。在甜樱桃中,通过修剪可以增加果实的大小,但也增加了果实的开裂敏感性,大果较小果更容易开裂^[34-35];果实高度与宽度的比率以及茎腔的深度是决定果实形状的两个重要因素,在樱桃果实的所有形状中肾脏形和心形果实有较深的茎腔,雨水后在茎腔中会储存水分,使表皮保持较长时间的湿润,并且会增加该部位的水分吸收率,从而增加果实的开裂率^[35-37]。Zhang 等^[38]分析了 53 种葡萄种质中裂果与果实解剖结构之间的关系,发现葡萄果实的开裂率与其纵向直径和形状指数(纵向直径与横向直径之比)呈正相关,而与果实横向直径和单个果实重量没有明显的相关性;Son 等^[39]的研究中也得到类似结论,易裂品种的葡萄果实具有更大的横向和纵向果径。

2.3 果实的生长速率

果实的生长速率是影响果实开裂的重要因素,因为果实开裂敏感品种的生长速率往往高于果实抗裂品种,而果实的生长速率也与相对湿度、辐照等环境因素密切相关^[12]。在番茄中,果实的快速生长促进了开裂的发生^[12];Yang 等^[13]的研究中发现易裂品种番茄的横向直径的绝对增长率总是大于纵向直径的绝对增长率,而在抗裂品种中两直径的绝对增长率极为相近;另外,我们通常认为果实的膨大主要发生在绿熟期,Dominguez 等^[16]的研究中使用特殊的线性可变位移传感器检测到了樱桃番茄果实的生长并没有在绿熟阶段就停止,而是继续增长直到过度成熟,这种增长可以用一个简单的线性函数精确地建模,并且在该时期易裂品种的果实生长速率显著高于抗裂品种。Gine-Bordonaba 等^[40]的研究中分析了易裂和抗裂两个品种的甜樱桃在生长过程中的形态变化与开裂的关系,指出果实质量与直径之间存在高度正相关关系,并且易裂品种果实的质量和大小(直径)较抗裂品种增加更快。易裂品种的葡萄果实直径增长率高于抗裂品种,且易裂品种果实的横向直径增长速率大于纵向直径增长速率^[39]。从番茄和葡萄中可以看出,当果实的横向直径和纵向直径生长速率发生较大偏差时,在生长较快的方向或部位,果皮将承受更大的压力,就会更容易产生开裂。

2.4 果实的含水量

果实开裂敏感性与果实含水量也密切相关。果实通过根系吸收大量的水分会导致细胞膨胀,膨胀压升高,从而引起细胞和组织破裂^[7,12,41]。在甜樱桃中,果实的持水能力和吸水膨胀对开裂的影响显著,水分摄取过多是甜樱桃果实发生裂果的主要原因之一^[11,37,41]。Huang 等^[42]的研究中对比了易裂和抗裂荔枝品种的果实特征,发现易裂品种果实含水量更高。苹果、枣、石榴等果实也会由于短时间内吸收大量水分而产生开裂^[4,17,20]。

另外,果实还会通过果皮吸收水分,当果实表面某个部位持续暴露于水中,就会增加该部位的水分吸收,从而增加开裂率。甜樱桃果实的茎腔和尖端是优先吸水部位,表面的微裂纹就可由果皮表面水分诱发产生,而微裂纹会进一步增加吸水量,使微裂纹转化为宏观裂纹^[11,36,43-44];通过将樱桃果实浸入蒸馏水中评估其开裂敏感性也可证明樱桃会通过果皮吸水引起果实开裂^[45]。黑淑梅等^[46]在研究‘四不像’枣、‘金丝’小枣、‘梨枣’和‘骏枣’4种枣果浸水后的裂果敏感性中发现,4种枣果的吸水率随着浸水时间的增加而增大,并且随着浸水时间的增加,裂果率和裂果指数均增大,枣裂果敏感性与吸水率呈正相关,其中‘四不像’枣裂果率达到90%。果实含水量的增加与多方面因素有关,如可溶性糖、可滴定酸等可溶性物质的增加、蒸腾作用减少、气孔吸水、降水、灌溉等,在后续内容中会进行详细介绍。

2.5 可溶性固形物含量

关于可溶性固形物含量对果实裂果的影响目前尚无确切定论,仍存在不同的看法。通常含糖量高的水果被认为更容易开裂,高浓度的内容物造成了较低的渗透势,这为水分向果实移动提供了驱动力,会增加果实的开裂率^[7,12]。Richardson^[47]在对‘皇家安娜’甜樱桃开裂的研究中提出果实的开裂与可溶性固形物的含量相关。李建国等^[48-49]也认为随着果实成熟,同化产物及其他养分的积累会导致果肉渗透势下降,这是果实吸水的动力之一,即果实内可溶性固形物的增多降低了渗透势从而诱发裂果。在苹果中,‘富士’苹果开裂果实的可溶性固形物含量显著高于未开裂果实^[50];Lu等^[51]的研究中发现开裂的蜡苹果的可溶性固形物和可滴定酸含量较未开裂果高20%,渗透势低40%,膨压高60%,这导致了细胞及组织的胀破。

但也有很多学者认为虽然果实可溶性固形物含量和裂果率均是随着果实成熟而不断增加,但二者之间并无明显的相关性,即可溶性固形物

含量不影响裂果。例如在多聚半乳糖醛酸酶(Polygalacturonase, PG)和膨胀素(Expansin, EXP)的功能缺失番茄突变体中,抗开裂的突变株可溶性固形物含量高于未突变的野生型^[52]。在李果实中,裂果严重的‘绥李3号’开裂果实可溶性固形物含量虽然显著高于未开裂果实,但抗裂品种‘吉林6号’果实却较‘绥李3号’开裂果实具有更高的可溶性固形物含量^[53]。此外, Schumann等^[54]证明了在樱桃生长的第III阶段,由于可溶性物质在质外体中的积累降低了渗透势,进而降低了水势,使得果实内部的膨压降低。Wada等^[55-56]在葡萄中也观察到渗透性物质在质外体中积累,降低了共质体和质外体之间的渗透势梯度,从而降低了膨压。

2.6 果皮和叶片的气孔

植株叶片和果实果皮表面的气孔是植物特有的结构,是呼吸和蒸腾作用等气体代谢过程中空气、水蒸气等的通道,另外,水还会通过气孔进入果实,说明气孔在调节植物的含水量以及水与裂果的关系中起着至关重要的作用^[57-58]。Jiang等^[52]通过喷洒脱落酸(Absciscic acid, ABA)增大番茄果实的开裂率(扩大表型)以更好地研究裂果,ABA降低了番茄叶片的气孔导度从而降低了蒸腾作用,使更多的水分流向果实,放大大裂现象。Li等^[59]在对枣的气孔特性与果实开裂之间关系的相关性研究中发现,枣抗裂品种的气孔孔径小于易裂品种,即气孔大小与裂果率呈正相关,果实通过表皮气孔吸收大量的水分是裂果的主要原因,在宋宇琴等^[60]的研究中也得出了类似的结论。石榴果实开裂也与植株叶片持水性、气孔导度和蒸腾作用强度密切相关^[61]。Yamaguchi等^[62]指出果实表面的气孔密度随外果皮细胞的增大而减小,桃果实表面积指数与气孔密度之间的回归曲线斜率可用来评估开裂敏感性,说明果实开裂与气孔密度存在相关性。在樱桃中同样发现叶片会通过气孔吸收水分,而水分也可通过果皮气孔

被吸收进入果实,但气孔密度对开裂发生前水分吸收的影响并不显著^[12]。

2.7 果皮

2.7.1 果皮特性

果实的果皮由角质层、表皮和皮下细胞层组成,果皮的机械性能对于整个果实的完整性十分重要,并且在抵抗内部膨胀压、控制开裂方面起主要作用^[7,12,33,35,63]。以荔枝和番茄果实为例。荔枝的果皮特征是评估不同品种易裂性的重要指标,即可以用来推测荔枝果实的开裂敏感性。果皮表面纹路宽且浅、连接处薄弱且无序的果实更易开裂^[12,42,49,64];中果皮是荔枝果皮中的最主要的组成部分,开裂率高,具有规则的中果皮细胞、整齐的下中果皮海绵组织、较小的细胞间隙和清晰的内果皮边缘的果皮有着更高的弹性以应对内部压力、抵抗开裂^[65]。番茄果皮可以更细致地分为角质层、表皮层、皮下层和薄壁细胞,角质层具有蜡样质感,是透明膜状的薄层,对于果实抵御内部膨压起着重要作用,其厚度随着番茄果实的生长远超表皮细胞壁的厚度,易裂果实的角质层更薄;表皮细胞是一层相对规则排列的细胞层,细胞之间存在蜡渗透性,易裂果实表皮细胞数量相对较少;皮下层由2~6个整齐、紧密排列的细胞层组成,易裂果实细胞层更少、更薄、排列更松散;原果胶、纤维素、半纤维素、硼、钙离子等能为果皮细胞壁提供强度,这些物质在易裂果实细胞壁中含量更低^[13,63]。

2.7.2 果皮细胞形态和排列情况

对于果皮细胞与裂果之间的关系目前普遍认为:果皮细胞层数多、排列紧密、间隙小可以增加果皮的强度以抵抗果肉细胞的迅速膨胀从而起到抗开裂的作用。番茄易裂品种果实皮下层和薄壁细胞层数较少、排列无序且松散,并且果皮细胞的层数、果皮的厚度和表皮细胞厚度与裂果率呈显著负相关^[9,13]。Zhang等^[38]在对葡萄解剖结构的观察中发现,在表皮细胞排列方面,排列致密

的果实中观察到最高的开裂率;在皮下细胞排列方面,排列松散的果实开裂率最高;当表皮厚度 $<12\text{ }\mu\text{m}$ 或皮下层厚度 $<230\text{ }\mu\text{m}$ 时果实开裂率最高,可分别达到57.78%和61.45%;当表皮厚度 $>24\text{ }\mu\text{m}$ 或皮下层厚度 $>350\text{ }\mu\text{m}$ 时果实开裂率最低,分别为7.04%和14.58%。田玉命等^[66]对比了易开裂的油桃与普通新疆白桃的果皮结构,指出白桃果皮细胞多为横向排列且排列紧密、间隙小、层数多;而油桃果皮细胞多为纵向排列、薄且松散、间隙大、层数少,因此在果肉细胞膨大时油桃更易开裂。Grimm等^[67]通过水浸泡处理诱导樱桃果实开裂,发现果实主要通过不可见的微裂纹吸收水分,外层中果皮细胞体积在宏观裂缝形成前增大,并在宏观裂缝形成后增大速度加快,随着水孵育时间的延长发生破裂,甜樱桃果实外层中果皮细胞体积的膨大推动了微裂纹向宏观裂纹的发展。Ding等^[68]报道在杏的发育后期,短柔毛的退化使果皮表面出现间隙,一些间隙直接与皮下细胞相连,同时表皮细胞部分死亡、表皮细胞层数减少,导致了杏果实的开裂。

2.7.3 果皮细胞细胞壁及相关蛋白质活性

果皮细胞细胞壁在维持果皮的机械强度方面起重要作用,可同时抵抗果皮细胞原生质体膨胀压和果实内部膨胀压,故细胞壁结构的完整性与果实的开裂情况密切相关。Brüeggewirth等^[69]在甜樱桃果皮的双轴拉伸试验中,抗开裂品种‘Regina’果皮弹性模量(E)和硬度较易裂品种‘Burlat’更高,并且在果皮细胞体积没有差异的情况下,‘Regina’每单位鲜重果皮中的细胞壁质量高于‘Burlat’,由此提出细胞壁的物理性质(也可能是化学性质)决定了不同品种表皮力学性质的差异,从而影响了开裂敏感性。

果实细胞壁主要由纤维素、半纤维素、果胶网络组成,该网络是赋予强度的主要成分;另外还包含许多酶、结构蛋白和钙等物质,如PG、EXP、果胶甲酯酶(Pectin methylesterase, PME)、

β -半乳糖苷酶 (β -galactosidase, β -gal) 和纤维素酶 (Cellulase, Cx) 等, 这些蛋白质协同作用导致细胞壁的降解和果实的软化^[13,52,70]。在番茄、甜樱桃、荔枝、苹果、西瓜等果实中均已证实这些蛋白质与裂果的关联性, 开裂果实的细胞壁结构机械强度往往较弱, 并且已被部分分解, 具有较低的纤维素、半纤维素、原果胶和较高的水溶性果胶含量, 同时上述细胞壁酶的基因表达量较高, 通过基因编辑技术抑制这些基因的表达可以有效降低裂果率^[13,30,52,71-76]。

2.7.4 角质层 (Cuticle)

植物角质层是由表皮细胞分泌并附着于植物表面的一层脂性物质, 在植物的气生器官表面均有覆盖, 如叶子、果实、花朵、种子、茎等, 其主要成分为生物聚酯角质 (Biopolyester cutin)、角碳 (Cutan)、蜡 (Wax)、酚类物质 (Phenolics) (主要为肉桂酸和类黄酮物质)^[77]。角质层是一种会应变硬化的粘弹性材料, 通过改变表皮细胞壁的化学和机械性质使弹性较高的细胞壁变硬, 在植物与环境的相互作用以及控制器官的生长膨大中起着关键作用, 因此对于角质层的研究在探究裂果机理方面至关重要^[77]。番茄中的抗裂品种果实角质层明显较厚, Bargel 等^[63,78]对比了野生型 (Wild type, wt) 番茄和 *nor* (Nonripening mutant, *nor*) 番茄突变体果实角质层的力学特性, 在果实发育和成熟的过程中, wt 果实的角质膜在干燥和水化两种状态下均表现为刚度和强度的增加, 而 *nor* 果实的角质膜在完全成熟时则表现为硬度和强度的减弱; 并且该研究认为在果肉膨胀压较小的情况下, 角质层的张力起主要平衡作用, 当膨胀压较大时, 皮下细胞层的张力开始发挥作用。葡萄果实的开裂率与其角质层的厚度和形状相关, 当角质层厚度 $< 2.5 \mu\text{m}$ 时, 裂果率高达 78.10%, 当角质层厚度 $> 3.7 \mu\text{m}$ 时, 裂果率仅有 4.67%; 另外, 具有局部栓化的角质层形状的果实裂果率最高, 而较平坦形状的果实裂果率最低^[38]。水分通过角

质层渗透导致的角质层与表皮细胞壁分离被认为是甜樱桃果实开裂的主要原因^[10]; Demirsoy 等^[79]通过对比 8 个甜樱桃品种果实开裂敏感性, 确定了角质层厚度与果实开裂呈负相关。在枣果实中也得到类似的结论^[80], 但高京草等^[81]报道枣果实的抗裂性与表皮厚度呈正相关, 与果实角质层厚度无明显相关性, 这可能是因为不同的果实具有不同的开裂倾向性, 自身的特性使不同因素对果实开裂的影响程度不同, 部分品种的枣果实更易由厚度较低导致开裂。

2.8 矿物质

植物中含有多种矿物质元素, 它们参与果实的结构组成, 满足植物生长和代谢的需要, 无论是缺失还是过剩均会对果实的开裂产生影响。

2.8.1 钙 (Calcium)

钙是植物细胞壁的重要组成部分, 超过 60% 的钙化合物和果胶结合在一起, 在初生壁基质中, 钙离子与相邻半乳糖醛酸聚糖 (Homogalacturonan, HG) 果胶上未酯化的 GalA 残基的羧基桥联形成“蛋盒”结构, 并且细胞壁强度随着钙含量的提升而增强, 破裂应力增加, 从而降低裂果的发生^[42,82]。在对甜樱桃、苹果和荔枝等许多水果的研究中均发现裂果果实的果皮中钙含量较正常果实低^[50,83-84]; Li 等^[76]对开裂和未开裂的荔枝果实的果皮进行转录组分析发现, 参与钙转运的 *LcTPC*、 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 交换因子、 Ca^{2+} -ATPases、*LcCDPK* 和 *LcCBL* 等共 13 个基因在开裂果实中的表达量均低于未开裂果实, 由此导致的钙含量下降降低了果皮的力学性能, 从而引发裂果。另外, 外源喷施 CaCl_2 等钙盐溶液或施加钙肥也可有效降低裂果率^[84-88]。

2.8.2 其他矿物质元素

硼 (Boron) 对于细胞壁的完整性也非常重要, 硼的单独施用可降低甜樱桃、苹果、石榴、柿子、杏等果实的裂果率, 与钙和 GA_3 等其他植物生长调节剂的共同施用可获得更好的抗裂效果^[12,89-91]。镍 (Nickel)、硒 (Selenium) 和纳米硒 (Nano-selenium)

的施用可以有效降低石榴的裂果率^[92-93]。施用钾肥能明显提高骏枣果实的产量、品质和叶片光合效率,降低果实裂果率^[94]。虽然矿物质可以降低果实的开裂,但由于某些矿物质之间的吸收存在拮抗作用,比如钙和钾,其中任何一种的含量高于另外一种时,裂果率反而会增加^[95]。

2.9 环境条件

适宜的环境条件有利于果实的生长和优良品质的形成;相反,环境条件不适宜或剧烈变化会影响果实的正常发育,加剧果实的开裂。影响裂果的环境因子主要有温度、光照、降水等,它们的综合效应往往会影响果实的开裂。

2.9.1 温度

持续高温和温度骤降会增加果实的开裂率^[95-96]。其原因在于高温会影响植物的水分流动,如果实的水分吸收、蒸腾速率等;另外,角质层(主要是角质基质)的生物力学特性受温度影响,温度的升高会使角质层强度和刚度降低;外部果皮的冷却较果实核心进行得更快,温度的急剧下降导致果皮收缩,这些均可能导致裂果发生^[97-98]。番茄、荔枝、甜樱桃、柑橘、葡萄等许多果实均会受高温的影响而增加开裂^[12,95-100]。

2.9.2 光照

光照会引起果面温度升高,导致由上述原因引发的裂果;强光条件使果实可溶性固形物积累和生长速率加快,进而引发裂果;强烈的光照可能会对果皮造成损伤,影响果皮和角质层的完整性和机械强度,增加果实开裂概率。例如,阳光直射会显著提高‘嘎啦’苹果内部环裂的发生率^[101]。枣果实阳面即先着色部位更容易开裂,产生日灼伤痕后遇雨首先在伤痕处开裂^[4]。无论是在温室还是在田间,番茄裂果经常发生在光照最强、温度最高的下午3时左右^[12]。阳面的樱桃果实的角质层较阴面的弹性弱,更易开裂,而弱光更利于保持角质层的完整性,减少果实开裂^[95]。针对光照,遮阳网的应用可以有效地降低番茄的裂果率,提

升果实的品质^[102]。

2.9.3 降水

目前,普遍认为大量或不规律的降水会导致裂果,原因主要是植物瞬间吸收大量的水分导致果实含水量发生变化;雨水在果实表面的聚集导致局部果皮细胞吸水胀破^[2,4,7,12,17,33,49,95]。另外,Mitra等^[96]报道若降水或灌溉过少,即干旱情况会减少石榴和荔枝的坐果并增加果实的开裂。

2.10 植物生长调节剂

植物生长调节剂可以调控植物的生长发育,并且对果实的开裂有一定影响,常用的植物生长调节剂有赤霉素、脱落酸、油菜素内酯、萘乙酸、氯吡脲等。

2.10.1 赤霉素

赤霉素(Gibberellin, GA)具有促进植物根系生长、保花保果、促进果皮发育、增加果重、提高产量的作用。这些作用也赋予了赤霉素降低果实开裂率的功效,具体机制主要有:延迟果实成熟度;增加果皮弹性;增加角质层组成成分的沉积从而增加角质层弹性;降低PG和PME的活性以延缓果实软化,增加细胞壁的可塑性,维持果实硬度等^[103-109]。GA的应用可以降低大多数植物的裂果率,例如GA₃可以使‘Justyna’、‘Tamara’和‘Regina’樱桃由降雨导致的开裂降低9%–11%^[110]。其对Dehradun荔枝也有类似的效果^[111]。Lal等^[112]发现由40 mg/L GA₃、2 000 mg/L CaSO₄和50 mg/L 硼组成的混合制剂可以有效减少石榴裂果。在苹果发育早期,共同施用GA(4+7)和细胞分裂素6-苄腺嘌呤可以增加表皮细胞密度,增强表皮强度和裂纹修复,以此降低苹果裂果率^[113]。GA和2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D)的混合物可以显著减轻柑橘果实的裂果^[114]。

2.10.2 脱落酸

脱落酸(Abscisic acid, ABA)是一种抑制植物生长的植物激素,在植物中广泛分布,具有促

进种子休眠、叶脱落、器官衰老的作用, 它也与果实的开裂密切相关。ABA 可以通过降低叶片气孔导度、减少水分流失、增加水分流入果实增加番茄果实开裂率^[52,115]。石榴开裂果实果皮中的 ABA 含量高于未开裂果实^[116]。李建国等^[48]报道 ABA 的喷洒处理增大了荔枝果实的膨大率和开裂率。但 Balbontin 等^[117]的研究中, ABA 和茉莉酸甲酯 (Methyl jasmonate, MeJA) 的共同施用在不影响果实重量和大小的情况下降低了樱桃的裂果率, 表明二者的配合使用对于减少果实开裂具有一定意义。

2.10.3 其他生长调节剂

与上述 GA、ABA 配合使用的生长调节剂 2,4-D、MeJA 均具有降低裂果的作用^[114,117]。另外, 40 mg/L 萘乙酸 (Naphthalene acetic acid, NAA) 可以有效减少柠檬的开裂^[118]; 氯吡脲 (1-(2-chloro-4-pyridyl)-3-phenylurea, CPPU) 可以减少番茄的放射状开裂和石榴的开裂^[119-120]。

2.11 栽培管理

良好的栽培管理可以有效地降低裂果发生的概率, 并且在果实品质形成方面也至关重要。栽培管理主要包括灌溉、修剪、套袋、遮阳、避雨、防病虫害、涂膜以及一些新的栽培方式等。

2.11.1 灌溉

适时规律的灌溉对植株的生长发育至关重要, 因为这与植株水分的摄入直接相关, 不规律灌溉、频繁或不频繁灌溉、过量灌溉都会使果实突然或持续地摄入大量的水分, 增加果实内部膨压, 从而增加裂果发生率。频繁灌溉会增加‘嘎啦’苹果的茎端开裂和内部环裂^[121]; 当对荔枝的灌溉间隔时间由 3 d 增加至 9 d 时, 果实和果皮的重量、果皮强度和钙含量会下降, 同时裂果率显著上升。灌溉间隔时间的增加改变了果实含水量及果皮特性从而增加了裂果的发生^[64]; 不规律灌溉同样会增加番茄、石榴的开裂率, 尤其是当植物处于干旱状态时突然给予灌溉, 使果实瞬间吸收大量水分导致开裂^[33,122]; 另外, 对樱桃的调亏

灌溉有效地降低了裂果率^[123]; 对茂谷柑的合理灌溉, 将土壤含水量保持在临界值以上, 同样可以降低裂果率^[124]。

2.11.2 避雨

一些避雨措施同样也是为了防止植物过快或过多地摄入水分, 并且也可防止雨水在果实表面积累所导致的果皮水分摄入增加, 从而减少裂果的发生, 在樱桃、葡萄、枣中应用广泛^[125-127]。除避雨作用外, 一些塑料覆盖物也具有减少太阳辐射、保温、保湿的作用, 可以为植物生长提供适宜的微环境, 从而提高果实品质^[126,128]。

2.11.3 套袋

果实套袋既可以保护果实免受生物和非生物胁迫, 还可以降低果实开裂概率, 改善果实品质。对于菠萝, 牛皮纸外加锡箔纸的套袋方式可以有效降低其果实内部的分裂^[129]。

2.11.4 涂膜

现代农业为了减少对农药的依赖、简化操作提高效率, 涂膜制剂应运而生, 它可以有效抵御由昆虫、疾病、强日光、低温等生物和非生物胁迫, 并改善果实的光泽、颜色、碳同化率、产量及开裂情况^[130]。对石榴喷洒基于高岭土的涂膜——Surround WP[®]可以有效地减少晒伤和果实开裂, 并且可以促进石榴中总花色苷含量、总酚含量、可溶性固形物含量的积累, 同时增强果实的抗氧化活性^[131]; 基于纤维素纳米纤维 (CNF) 的疏水涂料 (Innofresh[™]) 为樱桃提供了高湿润性、弹性和耐水性, 有效地减少了由于降雨引起的樱桃果实开裂^[132]。

3 总结与展望

本文综述了关于果实开裂的研究进展, 裂果的影响因素主要包括内因 (遗传和果实的自身特性, 如果实大小、形状、生长速度、含水量、可溶性固形物含量、果皮特性等) 和外因 (环境条件、矿物质和激素的施用、栽培管理等方面), 其具体关系概括如图 2 所示。

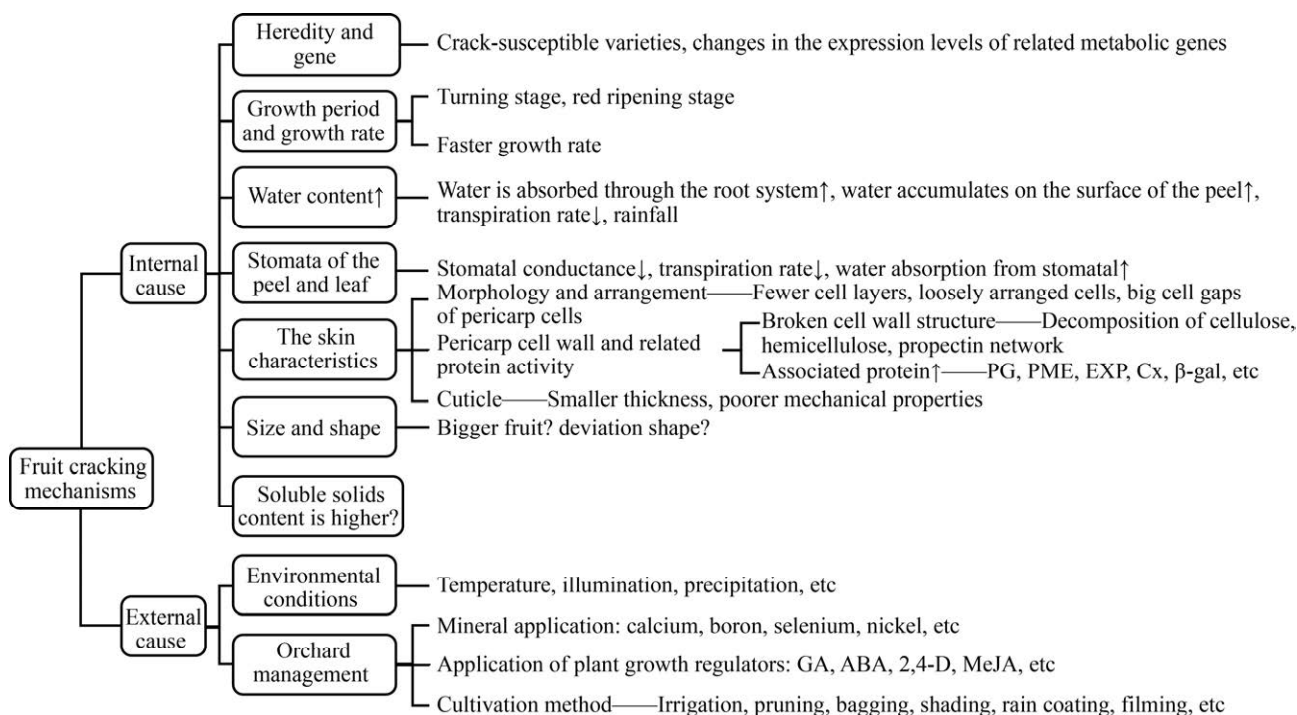


图2 裂果影响因素概要

Fig. 2 Summary of fruit cracking influencing factors.

目前, 已有许多关于裂果的研究, 但仍不够深入和全面, 主要依靠已有的果皮生物力学、裂果相关的细胞壁、水、矿物质等代谢通路的研究, 而在基因层面的研究进展较慢; 不同品种水果裂果原因不尽相同, 目前的研究主要围绕番茄、甜樱桃、荔枝等水果, 对于其他水果的开裂机理还需完善; 另外, 诱导裂果的主要方式为浸泡, 还缺乏更加有效的诱导方法。因此, 关于裂果的机理还需进一步探索。

根据现有的研究基础, 为减少和预防果实开裂造成的损失, 应培育和选用抗开裂的品种, 选择合适的栽种地, 并进行合理的栽培管理, 全面提高果实品质, 减少经济损失与农业资源的浪费。

REFERENCES

- [1] Emmons CLW, Scott JW. Environmental and physiological effects on cuticle cracking in tomato. *J Amer Soc Hort Sci*, 1997, 122(6): 797-801.
- [2] Schumann C, Knoche M. Swelling of cell walls in mature sweet cherry fruit: factors and mechanisms. *Planta*, 2020, 251(3): 65.
- [3] Opara LU. Some characteristics of internal ring-cracking in apples. *Fruit Variet J*, 1996, 50(4): 260-264.
- [4] 于继洲, 马丽萍, 张秀梅, 等. 枣树裂果机理研究. *山西农业科学*, 2002, 30(1): 76-79.
Yu JZ, Ma LP, Zhang XM, et al. Mechanism of fruit cracking in Chinese jujube. *J Shanxi Agric Sci*, 2002, 30(1): 76-79 (in Chinese).
- [5] Davarpanah S, Tehranifar A, Davarynejad G, et al. Effects of foliar applications of zinc and boron nano-fertilizers on pomegranate (*Punica granatum* cv. Ardestani) fruit yield and quality. *Sci Hortic*, 2016, 210: 57-64.
- [6] Wang JG, Gao XM, Ma ZL, et al. Analysis of the molecular basis of fruit cracking susceptibility in *Litchi chinensis* cv. Baitangying by transcriptome and quantitative proteome profiling. *J Plant Physiol*, 2019, 234/235: 106-116.
- [7] 于泽源, 霍俊伟. 果树裂果研究进展. *北方园艺*,

- 2000(6): 28-30.
- Yu ZY, Huo JW. Research progress on dehiscent fruit. *North Hortic*, 2000(6): 28-30 (in Chinese).
- [8] 王傲雪, 苗爽, 陈秀玲, 等. 不同裂果类型番茄成熟过程果皮组织衰老研究. *东北农业大学学报*, 2019, 50(4): 19-28.
- Wang AX, Miao S, Chen XL, et al. Study on pericarp tissue senescence of different fruit cracking types of tomato during ripening process. *J Northeast Agric Univ*, 2019, 50(4): 19-28 (in Chinese).
- [9] 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. *华北农学报*, 2007, 22(3): 141-147.
- Liu ZQ, Xue J, Jin FM, et al. Relationship between fruit crack and fruit skin architecture and their heterosis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Acta Agric Bor-Sin*, 2007, 22(3): 141-147 (in Chinese).
- [10] Correia S, Schouten R, Silva AP, et al. Sweet cherry fruit cracking mechanisms and prevention strategies: a review. *Sci Hortic*, 2018, 240: 369-377.
- [11] Knoche M, Peschel S. Water on the surface aggravates microscopic cracking of the sweet cherry fruit cuticle. *J Amer Soc Hortic Sci*, 2006, 131(2): 192-200.
- [12] Khadivi-Khub A. Physiological and genetic factors influencing fruit cracking. *Acta Physiol Plant*, 2015, 37: 1718.
- [13] Yang ZE, Wu Z, Zhang C, et al. The composition of pericarp, cell aging, and changes in water absorption in two tomato genotypes: mechanism, factors, and potential role in fruit cracking. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38(9): 215.
- [14] Barker JC. Russeting (cuticle cracking) in glasshouse tomatoes in relation to fruit growth. *J Hortic Sci*, 1988, 63(3): 459-463.
- [15] Ehret DL, Helmer T, Hall JW. Cuticle cracking in tomato fruit. *J Hortic Sci*, 1993, 68(2): 195-201.
- [16] Domínguez E, Fernández MD, Hernández JCL, et al. Tomato fruit continues growing while ripening, affecting cuticle properties and cracking. *Physiol Plant*, 2012, 146(4): 473-486.
- [17] 张建成, 屈红征, 张晓伟. 石榴裂果机理及防治措施. *河北果树*, 2004, (6): 29-30.
- Zhang JC, Qu HZ, Zhang XW. Pomegranate crack mechanisms and control. *Hebei Fruits*, 2004, (6): 29-30 (in Chinese).
- [18] 鞠远刚. 葡萄裂果的原因及预防. *中国南方果树*, 1998, 27(2): 38.
- Nie YG. Grape fruit cracking causes and prevention. *South China Fruits*, 1998, 27(2): 38 (in Chinese).
- [19] 赵建戟. 浅析红富士苹果裂果. *西北园艺*, 2000(4): 12-13.
- Zhao JJ. Analysis of red 'Fuji' apple fruit cracking. *Northwest Hortic*, 2000(4): 12-13 (in Chinese).
- [20] 万欣, 赵省. 红富士苹果发生裂果的原因及预防. *烟台果树*, 1998(2): 42.
- Wan X, Zhao S. Cracking causes and prevention of red 'Fuji' apple fruit. *Yantai Fruits*, 1998(2): 42 (in Chinese).
- [21] Garcia JQ, Campoy JA, Joly J, et al. QTL detection for fruit weight, fruit firmness, and fruit cracking tolerance in sweet cherry[C]. *International Plant and Animal Genome X X Conference*, San Diego, California, USA: 2012.
- [22] Abbott JD, Peet MM, Willits DH, et al. Effects of irrigation frequency and scheduling on fruit production and radial fruit cracking in greenhouse tomatoes in soil beds and in a soil-less medium in bags. *Sci Hortic*, 1986, 28(3): 209-217.
- [23] 郝庆, 车玉红, 杨波. 苹果裂果的原因及防治技术. *北方园艺*, 2007(4): 112-114.
- Hao Q, Che YH, Yang B. Apple fruit cracking causes and control technology. *Northern Hortic*, 2007(4): 112-114 (in Chinese).
- [24] Yonemori K, Sugiura A, Yamada M. Persimmon genetics and breeding//*Plant Breeding Reviews*[M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 19: 191-225.
- [25] Moctezuma E, Smith DL, Gross KC. Antisense suppression of a β -galactosidase gene (*TBG6*) in tomato increases fruit cracking. *J Exp Bot*, 2003, 54(390): 2025-2033.
- [26] Capel C, Yuste-Lisbona F, López-Casado G, et al. Multi-environment QTL mapping reveals genetic architecture of fruit cracking in a tomato RIL *Solanum lycopersicum* $\times$ *S. pimpinellifolium* population. *Theor Appl Genet*, 2017, 130(1): 213-222.
- [27] Xue LZ, Sun MT, Wu Z, et al. lncRNA regulates tomato fruit cracking by coordinating gene expression via a hormone-redox-cell wall network.

- BMC Plant Biol, 2020, 20: 162.
- [28] Breia R, Mósca AF, Conde A, et al. Sweet cherry (*Prunus avium* L.) PaPIP1;4 is a functional aquaporin upregulated by pre-harvest calcium treatments that prevent cracking. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(8): 3017.
- [29] Liao NQ, Hu ZY, Li YY, et al. *Ethylene-responsive factor 4* is associated with the desirable rind hardness trait conferring cracking resistance in fresh fruits of watermelon. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18(4): 1066-1077.
- [30] 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.). *Sci Hortic*, 2008, 116(2): 194-198.
- [31] Liu YL, Zhang PF, Geng YP, et al. Cracking of jujube fruits is associated with differential expression of metabolic genes. *FEBS Open Bio*, 2020, 10(9): 1765-1773.
- [32] Considine J, Brown K. Physical aspects of fruit growth. Theoretical analysis of distribution of surface growth forces in relation to cracking and splitting. *Plant Physiol*, 1981, 68(2): 371-376.
- [33] Peet MM. Fruit cracking in tomato. *Hort Technol*, 1992, 2(2): 216-223.
- [34] Sekse L. Fruit cracking in Norwegian grown sweet cherries. *Acta Agric Scand*, 1987, 37(3): 325-328.
- [35] Sekse L. Fruit cracking in sweet cherries - some recent advances. *Acta Hortic*, 2008, 795: 615-625.
- [36] Beyer M, Peschel S, Knoche M, et al. Studies on water transport through the sweet cherry fruit surface: IV. Regions of preferential uptake. *Hort Science*, 2002, 37(4): 637-641.
- [37] Beyer M, Hahn R, Peschel S, et al. Analysing fruit shape in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Sci Hortic*, 2002, 96(1/4): 139-150.
- [38] Zhang C, Guan L, Fan XC, et al. Anatomical characteristics associated with different degrees of berry cracking in grapes. *Sci Hortic*, 2020, 261: 108992.
- [39] Son IC, Kim SK, Kim HH, et al. Physiological and histological characteristics of berry cracking in grapes (*Vitis* spp.). *Hortic Environ Biotechnol*, 2007, 48(5): 291-297.
- [40] Giné-Bordonaba J, Echeverria G, Ubach D, et al. Biochemical and physiological changes during fruit development and ripening of two sweet cherry varieties with different levels of cracking tolerance. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 111: 216-225.
- [41] Kertesz ZI, Nebel BR. Observations on the cracking of cherries. *Plant Physiol*, 1935, 10(4): 763-772.
- [42] Huang XM, Wang HC, Gao FF, et al. A comparative study of the pericarp of litchi cultivars susceptible and resistant to fruit cracking. *J Hortic Sci Biotechnol*, 1999, 74(3): 351-354.
- [43] Glenn GM, Poovaiah BW. Cuticular properties and postharvest calcium applications influence cracking in cherries. *J Am Soc Hortic Sci*, 1989, 114(5): 781-788.
- [44] Measham PF, Gracie AJ, Wilson SJ, et al. Vascular flow of water induces side cracking in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Adv Hortic Sci*, 2010, 24(4): 243-248.
- [45] Christensen JV. Cracking in Cherries-III. Determination of cracking susceptibility. *Acta Agric Scand*, 1972, 22(2): 128-136.
- [46] 黑淑梅, 曹娟云, 冯晓东, 等. 枣果水分代谢变化与裂果之间的关系研究. *云南师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 36(1): 62-65.
- Hei SM, Cao JY, Feng XD, et al. The relationship between water metabolic changes and fruit cracking in jujube. *J Yunnan Normal Univ (Nat Sci Ed)*, 2016, 36(1): 62-65 (in Chinese).
- [47] Richardson DG. Rain-cracking of 'Royal Ann' sweet cherries: fruit physiological relationships, water temperature, orchard treatments, and cracking index. *Acta Hortic*, 1998, 468: 677-682.
- [48] 李建国, 黄辉白, 袁荣才, 等. 荔枝裂果与果实生长及水分吸收动力学的关系. *华南农业大学学报*, 1992, 13(4): 129-135.
- Li JG, Huang HB, Yuan RC, et al. Litchi fruit cracking in relation to fruit growth and water-uptake kinetics. *J South China Agric Univ*, 1992, 13(4): 129-135 (in Chinese).
- [49] 李建国, 黄辉白. 荔枝裂果研究进展. *果树科学*, 1996, 13(4): 257-261.
- Li JG, Huang HB. Advance of litchi cracking. *J Fruit Sci*, 1996, 13(4): 257-261 (in Chinese).
- [50] 赵丹, 苏彦苹, 李保国, 等. "富士"苹果果肉开裂

- 型裂果发生机理研究. 北方园艺, 2015(17): 15-21.
Zhao D, Su YP, Li BG, et al. Study on the mechanism of 'Fuji' apple flesh cracking. North Hortic, 2015(17): 15-21 (in Chinese).
- [51] Lu PL, Lin CH. Physiology of fruit cracking in wax apple (*Syzygium samarangense*). Botan Orient J Plant Sci, 2011, 8: 70-76.
- [52] Jiang FL, Lopez A, Jeon S, et al. Disassembly of the fruit cell wall by the ripening-associated polygalacturonase and expansin influences tomato cracking. Hortic Res, 2019, 6: 17.
- [53] 张林静, 桂明珠. 李的裂果机制及防止措施. 园艺学报, 2006, 33(4): 699-704.
Zhang LJ, Gui MZ. Cracking mechanism of *Prunus salicina* and related preventions. Acta Hortic Sin, 2006, 33(4): 699-704 (in Chinese).
- [54] Schumann C, Schlegel HJ, Grimm E, et al. Water potential and its components in developing sweet cherry. J Amer Soc Hort Sci, 2014, 139(4): 349-355.
- [55] Wada H, Shackel KA, Matthews MA. Fruit ripening in *Vitis vinifera*: apoplastic solute accumulation accounts for pre-veraison turgor loss in berries. Planta, 2008, 227(6): 1351-1361.
- [56] Wada H, Matthews MA, Shackel KA. Seasonal pattern of apoplastic solute accumulation and loss of cell turgor during ripening of *Vitis vinifera* fruit under field conditions. J Exp Bot, 2009, 60(6): 1773-1781.
- [57] 王晶晶, 莫伟平, 贾文锁, 等. 干旱条件下葡萄叶片气孔导度和水势与节位变化的关系. 中国农业科学, 2013, 46(10): 2151-2158.
Wang JJ, Mo WP, Jia WS, et al. The relationship of grape leaf stomatal conductance and water potential with leaf position under drought conditions. Sci Agric Sin, 2013, 46(10): 2151-2158 (in Chinese).
- [58] Kanayama Y, Kochetov A. Abiotic stress biology in horticultural plants. Tokyo, Japan: Springer, 2015: 147-166.
- [59] Li N, Fu LJ, Song YQ, et al. Water entry in jujube fruit and its relationship with cracking. Acta Physiol Plant, 2019, 41(9): 162.
- [60] 宋宇琴, 李洁, 付丽娇, 等. '壶瓶枣'果实表面特征变化及其与吸水和裂果的关系. 林业科学, 2018, 54(12): 52-59.
Song YQ, Li J, Fu LJ, et al. Change of fruit surface characteristics and its relationship with water absorption and fruit cracking in *Ziziphus jujuba* 'Huping'. Sci Silvae Sin, 2018, 54(12): 52-59 (in Chinese).
- [61] Akath S, Burman U, Santra P, et al. Relationship of plant water status and leaf gas exchange with fruit cracking of pomegranate. Indian J Hortic, 2019, 76(2): 289-293.
- [62] Yamaguchi M, Haji T, Yaegaki H. Relationship between fruit cracking and varietal differences of exocarp cell length and stomatal density of nectarine cultivars. Bull Natl Inst Fruit Tree Sci, 2003, 2: 77-84.
- [63] 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 Exp Bot, 2005, 56(413): 1049-1060.
- [64] Rab A, Ihsanul H. Irrigation intervals affect physicochemical quality attributes and skin cracking in litchi fruit. Turkish J Agric For, 2012, 36(5): 553-562.
- [65] Li JG, Huang HB, Gao FF, et al. An overview of litchi fruit cracking. Acta Hortic, 2001, 558: 205-208.
- [66] 田玉命, 韩明玉. 油桃果实细胞组织结构与裂果的关系. 西北农业学报, 2000, 9(1): 108-110.
Tian YM, Han MY. Relation of fruit cell tissue structure with splitting in nectarine. Acta Agric Bor-Occid Sin, 2000, 9(1): 108-110 (in Chinese).
- [67] Grimm E, Hahn J, Pflugfelder D, et al. Localized bursting of mesocarp cells triggers catastrophic fruit cracking. Hortic Res, 2019, 6: 79.
- [68] Ding GX, Wang BM, Fu BC, et al. Water adhered on the fruit surface during maturation period is the main cause of apricot cracking. Acta Hortic, 2018, 1214: 137-143.
- [69] Brüeggenwirth M, Knoche M. Mechanical properties of skins of sweet cherry fruit of differing susceptibilities to cracking. J Amer Soc Hort Sci, 2016, 141(2): 162-168.
- [70] Keegstra K. Plant cell walls. Plant Physiol, 2010, 154(2): 483-486.
- [71] Huang XM, Wang HC, Lu XJ, et al. Cell wall modifications in the pericarp of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) cultivars that differ in their resistance to

- cracking. J Hortic Sci Biotechnol, 81(2): 231-237.
- [72] 高美玲, 于长宝, 魏晓明, 等. 抗裂与易裂果西瓜果皮解剖结构及酶活性比较. 北方园艺, 2016, (20): 92-96.
- Gao ML, Yu CB, Wei XM, et al. Comparison of anatomic structure and enzyme activity of fruit rinds in crack-resistant and crack-prone watermelons. North Hortic, 2016, (20): 92-96 (in Chinese).
- [73] 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. Planta, 2001, 213(6): 927-936.
- [74] Wang Y, Lu WJ, Li JG, et al. Differential expression of two expansin genes in developing fruit of cracking-susceptible and -resistant litchi cultivars. J Amer Soc Hort Sci, 2006, 131(1): 118-121.
- [75] 李建国, 黄旭明, 黄辉白. 裂果易发性不同的荔枝品种果皮中细胞壁代谢酶活性的比较. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(2): 141-146.
- Li JG, Huang XM, Huang HB. Comparison of the activities of enzymes related to cell-wall metabolism in pericarp between litchi cultivars susceptible and resistant to fruit cracking. J Plant Physiol Mol Biol, 2003, 29(2): 141-146 (in Chinese).
- [76] Li WC, Wu JY, Zhang HN, et al. *De novo* assembly and characterization of pericarp transcriptome and identification of candidate genes mediating fruit cracking in *Litchi chinensis* Sonn. Int J Mol Sci, 2014, 15(10): 17667-17685.
- [77] Domínguez E, Cuartero J, Heredia A. An overview on plant cuticle biomechanics. Plant Sci, 2011, 181(2): 77-84.
- [78] Bargel H, Neinhuis C. Altered tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit cuticle biomechanics of a pleiotropic non ripening mutant. J Plant Growth Regul, 2004, 23(2): 61-75.
- [79] Demirsoy L, Demirsoy H. The epidermal characteristics of fruit skin of some sweet cherry cultivars in relation to fruit cracking. Pakist J Bot, 2004, 36(4): 725-731.
- [80] 李克志, 高中山. 枣裂果机理的初步研究. 果树科学, 1990, 7(4): 221-226.
- Li KZ, Gao ZS. Preliminary study on the mechanism of fruit cracking in Chinese jujube. J Fruit Sci, 1990, 7(4): 221-226 (in Chinese).
- [81] 高京草, 王长柱, 高华. 影响枣裂果因子的研究. 西北林学院学报, 1998, 13(4): 23-27.
- Gao JC, Wang CZ, Gao H. Affecting factors of jujubes fruit cracking. J Northwest For College, 1998, 13(4): 23-27 (in Chinese).
- [82] Braccini I, Pérez S. Molecular basis of Ca^{2+} -induced gelation in alginates and pectins: the egg-box model revisited. Biomacromolecules, 2001, 2(4): 1089-1096.
- [83] Fernandez RT, Florez JA. Intermittent application of CaCl_2 to control rain cracking of sweet cherry. Acta Hortic, 1998, 468: 683-690.
- [84] Huang XM, Wang HC, Li JG, et al. An overview of calcium's role in lychee fruit cracking. Acta Hortic, 2005, 665: 231-240.
- [85] 崔守尧, 吴震, 吕海萌, 等. 外源 CaCl_2 缓解番茄裂果的生理机制. 南京农业大学学报, 2019, 42(1): 59-65.
- Cui SY, Wu Z, Lv HM, et al. The physiological mechanism of exogenous CaCl_2 relieving tomato fruit cracking. J Nanjing Agric Univ, 2019, 42(1): 59-65 (in Chinese).
- [86] 郭红彦, 白晋华, 段风琴, 等. 钙处理对“壶瓶枣”裂果细胞壁降解酶活性及组织结构的影响. 园艺学报, 2019, 46(8): 1486-1494.
- Guo HY, Bai JH, Duan FQ, et al. Effect of CaCl_2 treatment on cell wall degrading enzymes activities and microstructure of fruit cracking of *Ziziphus jujuba* 'Huping Zao'. Acta Hortic Sin, 2019, 46(8): 1486-1494 (in Chinese).
- [87] 陈秀文, 陈吉宝, 蔡德宝, 等. 钙肥不同用量对巨峰葡萄产量及品质的影响. 中国农业科技导报, 2019, 21(8): 140-146.
- Chen XW, Chen JB, Cai DB, et al. Influences of calcium fertilizer on Jufeng grape yield and quality. J Agric Sci Technol, 2019, 21(8): 140-146 (in Chinese).
- [88] Bakeer SM. Effect of ammonium nitrate fertilizer and calcium chloride foliar spray on fruit cracking and sunburn of Manfalouty pomegranate trees. Sci Hortic, 2016, 209: 300-308.
- [89] Hosein-Beigi M, Zarei A, Rostamini M, et al. Positive effects of foliar application of Ca, B and GA_3 on the qualitative and quantitative traits of pomegranate (*Punica granatum* L.) cv. 'Malase-Torshe-Saveh'. Sci Hortic, 2019, 254:

- 40-47.
- [90] Ferri VC, Rombaldi CV, Silva JA, et al. Boron and calcium sprayed on 'Fuyu' persimmon tree prevent skin cracks, groove and browning of fruit during cold storage. *Ciênt Rural*, 2008, 38(8): 2146-2150.
- [91] 宋永宏, 杨晓华, 李静江, 等. 肥料对杏果实裂果的预防效果. *山西农业科学*, 2018, 46(1): 62-64.
Song YH, Yang XH, Li JJ, et al. Control effect of fertilizer on fruit cracking of *Armeniaca vulgaris* Lam. *J Shanxi Agric Sci*, 2018, 46(1): 62-64 (in Chinese).
- [92] Dichala O, Therios I, Koukourikou-Petridou M, et al. Nickel effect on pomegranate cracking, nutrient concentrations, and biochemical parameters of pomegranate peel. *HortScience*, 2018, 53(11): 1677-1682.
- [93] Zahedi SM, Hosseini MS, Meybodi NDH, et al. Foliar application of selenium and nano-selenium affects pomegranate (*Punica granatum* cv. Malase Saveh) fruit yield and quality. *South Afr J Bot*, 2019, 124: 350-358.
- [94] 朱祖雷, 黄华梨, 张露荷, 等. 不同施钾量对'骏枣'产量、品质及光合特性的影响. *果树学报*, 2019, 36(12): 1693-1703.
Zhu ZL, Huang HL, Zhang LH, et al. Effect of potassium application on yield, quality and photosynthetic characteristics in 'Junzao' jujube. *J Fruit Sci*, 2019, 36(12): 1693-1703 (in Chinese).
- [95] 廖月枝, 严金娥, 刘敬学, 等. 果树裂果原因及防治技术研究进展. *河北果树*, 2018, (5): 23-25, 27.
Liao YZ, Yan JE, Liu JX, et al. Advance of fruit cracking causes and control techniques. *Hebei Fruits*, 2018, (5): 23-25, 27 (in Chinese).
- [96] Mitra SK. Climate change: impact, and mitigation strategies for tropical and subtropical fruits. *Acta Hort*, 2018, 1216: 1-12.
- [97] Matas AJ, López-Casado G, Cuartero J, et al. Relative humidity and temperature modify the mechanical properties of isolated tomato fruit cuticles. *Am J Bot*, 2005, 92(3): 462-468.
- [98] Koumanov KS. On the mechanisms of the sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit cracking: swelling or shrinking? *Sci Hort*, 2015, 184: 169-170.
- [99] Mandal D, Mitra S. Cracking of lychee fruits: responsible factors and control. *Acta Hort*, 2018, 1211: 35-44.
- [100] Li J, Chen JH. Citrus fruit-cracking: causes and occurrence. *Hortic Plant J*, 2017, 3(6): 255-260.
- [101] Opara LU, Studman CJ, Banks NH. Sunlight affects the incidence of internal ring cracking and other physical attributes of 'Gala' apples. *J Tree Fruit Product*, 1997, 2(1): 45-52.
- [102] Ilić ZS, Milenković L, Stanojević L, et al. Effects of the modification of light intensity by color shade nets on yield and quality of tomato fruits. *Sci Horticult*, 2012, 139: 90-95.
- [103] Choi C, Wiersma PA, Toivonen P, et al. Fruit growth, firmness and cell wall hydrolytic enzyme activity during development of sweet cherry fruit treated with gibberellic acid (GA₃). *J Hort Sci Biotechnol*, 2002, 77(5): 615-621.
- [104] Demirsoy L, Bilgener S. The effect of chemical applications on cuticular and epidermal properties of some sweet cherry cultivars with respect to fruit cracking susceptibility. *Turkish J Agric For*, 2000, 24(5): 541-550.
- [105] Knoche M, Peschel S. Gibberellins increase cuticle deposition in developing tomato fruit. *Plant Growth Regul*, 2007, 51(1): 1-10.
- [106] Byers RE, Carbaugh DH, Presley CN. 'Stayman' fruit cracking as affected by surfactants, plant growth regulators, and other chemicals. *J Amer Soc Hort Sci*, 1990, 115(3): 405-411.
- [107] Andrews PK, Li SL. Cell wall hydrolytic enzyme activity during development of nonclimacteric sweet cherry (*Prunus avium* L.) fruit. *J Hort Sci*, 1995, 70(4): 561-567.
- [108] Usenik V, Kastelec D, Štampar F. Physicochemical changes of sweet cherry fruits related to application of gibberellic acid. *Food Chem*, 2005, 90(4): 663-671.
- [109] Sekse L, Bjerke KL, Vangdal E. Fruit cracking in sweet cherries—An integrated approach. *Acta Hort*, 2005, 667: 471-474.
- [110] Suran P, Vávra R, Zelený L. Effectiveness of potential products to reduce rain cracking of cherry fruit. *Acta Hort*, 2016, 1137: 183-186.
- [111] Munish A, Kahlon PS, Mahajan BVC. Effect of exogenous application of growth regulators on fruit drop, cracking and quality of litchi (*Litchi chinensis* sonn.) cv. Dehradun. *Agric Sci Digest*, 2003, 23(3): 191-194.

- [112] Lal S, Ahmed N, Mir JI. Effect of different chemicals on fruit cracking in pomegranate under karewa condition of Kashmir Valley. *Indian J Plant Physiol*, 2011, 16(3/4): 326-330.
- [113] Ginzberg I, Stern RA. Control of fruit cracking by shaping skin traits—apple as a model. *Crit Rev Plant Sci*, 2019, 38(5/6): 401-410.
- [114] Aliviela V, Zaragoza S, Primo-Millo E, et al. Hormonal control of splitting in ‘Nova’ mandarin fruit. *J Hortic Sci*, 1994, 69(6): 969-973.
- [115] De Freitas ST, Shackel KA, Mitcham EJ. Absciscic acid triggers whole-plant and fruit-specific mechanisms to increase fruit calcium uptake and prevent blossom end rot development in tomato fruit. *J Exp Bot*, 2011, 62(8): 2645-2656.
- [116] Yılmaz C, Özguven AI. Hormone physiology of preharvest fruit cracking in pomegranate (*Punica granatum* L.). *Acta Hortic*, 2006, 727: 545-550.
- [117] Balbontín C, Gutiérrez C, Wolff M, et al. Effect of abscisic acid and methyl jasmonate preharvest applications on fruit quality and cracking tolerance of sweet cherry. *Chil J Agric Res*, 2018, 78(3): 438-446.
- [118] Devi K, Kumar R, Wali VK, et al. Effect of foliar nutrition and growth regulators on nutrient status and fruit quality of Eureka lemon (*Citrus limon*). *Indian J Agric Sci*, 2018, 88(5): 704-708.
- [119] Sano O, Hikawa M, Imanishi S. Reduction of radial fruit cracking by single spraying of forchlorfenuron (1-(2-chloro-4-pyridyl)-3-phenylurea) of fruit clusters in tomato production under rain shelter. *Hortic Res*, 2018, 17(1): 87-93.
- [120] Sharma N, Belsare C. Effect of plant bio-regulators and nutrients on fruit cracking and quality in pomegranate (*Punica granatum* L.) ‘G-137’ in Himachal Pradesh. *Acta Hortic*, 2011, 890: 347-352.
- [121] Opara LU, Hodson AD, Studman SP. Stem-end splitting and internal ring-cracking of ‘Gala’ apples as influenced by orchard management practices. *J Hortic Sci Biotechnol*, 2000, 75(4): 465-469.
- [122] Prasad RN, Mali PC. Effect of drip irrigation on physico-chemical characteristics of pomegranate fruits in arid region. *Ann Arid Zone*, 2002, 41(1): 65-68.
- [123] Blanco V, Torres-Sánchez R, Blaya-Ros PJ, et al. Vegetative and reproductive response of ‘Prime Giant’ sweet cherry trees to regulated deficit irrigation. *Sci Hortic*, 2019, 249: 478-489.
- [124] 赖呈纯, 黄贤贵, 王琦, 等. 果实生长与果园土壤含水量的变化对‘茂谷柑’裂果的影响. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2019, 48(4): 434-439.
- Lai CC, Huang XG, Wang Q, et al. Effect of fruit growth and soil moisture content on fruit cracking for ‘Murcott’ tangerine. *J Fujian Agric For Univ: Nat Sci Ed*, 2019, 48(4): 434-439 (in Chinese).
- [125] Tian T, Qiao G, Deng B, et al. The effects of rain shelter coverings on the vegetative growth and fruit characteristics of Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* Lindl.). *Sci Hortic*, 2019, 254: 228-235.
- [126] De Palma L, Limosani P, Marasovic I, et al. Vineyard protection with rain-shelter: relationships between radiometric properties of plastic covers and table grape quality. *BIO Web Conf*, 2019, 13(2): 04007.
- [127] Ozturk B, Bektas E, Aglar E, et al. Cracking and quality attributes of jujube fruits as affected by covering and pre-harvest Parka and GA₃ treatments. *Sci Hortic*, 2018, 240: 65-71.
- [128] Mika A, Buler Z, Wójcik K, et al. Influence of the plastic cover on the protection of sweet cherry fruit against cracking, on the microclimate under cover and fruit quality. *J Hortic Res*, 2019, 27(2): 31-38.
- [129] Jiang YL, Yang YT, Yang WJ, et al. Occurrence of cracking and methods to reduce fruit splitting in pineapple. *J Taiwan Soc Hortic Sci*, 2018, 64(3): 147-158.
- [130] Sharma RR, Reddy SVR, Datta SC. Particle films and their applications in horticultural crops. *Appl Clay Sci*, 2015, 116/117: 54-68.
- [131] Sharma RR, Datta SC, Varghese E. Effect of Surround WP[®], a kaolin-based particle film on sunburn, fruit cracking and postharvest quality of ‘Kandhari’ pomegranates. *Crop Prot*, 2018, 114: 18-22.
- [132] Jung J, Deng ZL, Simonsen J, et al. Development and preliminary field validation of water-resistant cellulose nanofiber based coatings with high surface adhesion and elasticity for reducing cherry rain-cracking. *Sci Hortic*, 2016, 200: 161-169.

(本文责编 陈宏宇)