



外源赤霉素对香蕉果皮解剖结构和化学组成的影响及果锈防治效应

赵明, 龙芳, 莫天利, 黄相, 武鹏, 何海旺, 邹瑜*

(广西农业科学院生物技术研究所, 广西南宁 530007)

摘要:【目的】研究外源赤霉素(GA)对香蕉果皮解剖结构和化学组成的影响及果锈防治效应,为香蕉生产栽培技术完善及香蕉产业可持续健康发展提供理论参考。【方法】以抗枯萎病香蕉品种宝岛蕉为试验材料,在散梳期均匀喷布100 mg/L GA₄₊₇于果实表面,以喷清水为对照(CK),田间对比观察果锈的发生情况,通过光学显微镜、荧光显微镜及理化分析果皮组织结构、化学物质含量、相关酶活性和果实品质的差异。【结果】香蕉果锈发生时期是抽蕾后60 d,且随果实膨大程度而加重,外源GA₄₊₇处理采收期果锈指数较CK降低18.0%(绝对值);果锈的产生与果皮组织结构及胞壁木质化强烈相关,GA₄₊₇处理采收期香蕉果皮角质层厚度较CK增加63.6%,表皮细胞大小和宽长比分别增加79.69 μm²和0.14,表皮细胞壁厚度降低28.4%;GA₄₊₇处理果皮苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性平均提高55.3%,多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)活性平均降低29.2%和18.0%,木质素含量与CK相比降低4.1%~41.3%,从而提高果皮细胞柔韧性,抑制果锈的发生。GA₄₊₇处理对果肉总糖、可溶性固形物、蛋白质和钾含量及可食率无显著影响($P>0.05$),可显著提高总酸和维生素C含量($P<0.05$),增幅分别为40.0%和11.8%。【结论】外源喷施100 mg/L GA₄₊₇可有效降低果锈发生程度,且对果实品质无不良影响,在高品质香蕉栽培生产上具有潜在使用价值。

关键词: 香蕉; 赤霉素; 果锈; 解剖结构; 木质素

中图分类号: S668.1

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2022)12-3460-09

Effects of exogenous gibberellin on anatomical structure and chemical composition of banana pericarp and fruit rust control

ZHAO Ming, LONG Fang, MO Tian-li, HUANG Xiang, WU Peng,
HE Hai-wang, ZOU Yu*

(Bio-technology Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China)

Abstract:【Objective】To study effects of exogenous gibberellin(GA) on anatomical structure and chemical composition of banana pericarp and fruit rust control, and to provide theoretical reference for banana production and cultivation technological improvement and sustainable and virtuous development of banana industry. 【Method】Baodao banana with resistance to *Fusarium wilt* was used as experimental material. 100 mg/L GA₄₊₇ was sprayed on fruit surface of Baodao banana during combing period, and banana fruits sprayed with clean water was taken as the control (CK). Fruit rust occurrence was observed in the field. Differences in pericarp tissue structure, chemical content, related enzyme activities and fruit quality were analyzed by optical microscope, fluorescence microscope and physicochemical analysis. 【Result】Banana fruit rust occurred 60 d after budding, and the disease increased as fruit swelled, the fruit rust index of GA₄₊₇ treatment was 18.0%(absolute value) lower than that of CK. Fruit rust occurrence was closely related to pericarp tissue structure and cell wall lignification, and compared to CK, in GA₄₊₇ treatment, cuticle thickness significantly increased by 63.6%, epidermal cell size and width-length ratio increased by 79.69 μm² and 0.14, but cell wall thickness decreased by 28.4%; compared to CK, in GA₄₊₇ treatment, phenylalanine ammonia lyase (PAL) activity of pericarp increased by 55.3%, activity of polyphenol oxidase (PPO) and peroxidase (POD) decreased by 29.2% and 18.0%, and lignin content

收稿日期:2022-04-13

基金项目:广西自然科学基金项目(2021GXNSFBA075045, 2022GXNSFAA035543);广西科技重大专项(桂科AA22068090);国家香蕉产业技术体系项目(CARS-31)

通讯作者:邹瑜(1965-), <https://orcid.org/0000-0002-5916-868X>, 研究员, 主要从事果树育种与栽培研究工作, E-mail: zy@gxaas.net

第一作者:赵明(1985-), <https://orcid.org/0000-0003-1872-5037>, 副研究员, 主要从事果树育种与栽培研究工作, E-mail: zhaoming@gxaas.net

decreased by 4.1%-41.3%, thus enhancing cell flexibility and inhibiting fruit rust. GA_{4+7} treatment had no significant effect on total sugar, soluble solids, protein, potassium content and edible rate ($P>0.05$), but significantly increased total acid content and vitamin C ($P<0.05$), with an increase of 40.0% and 11.8% respectively. 【Conclusion】Spraying exogenous 100 mg/L GA_{4+7} can effectively reduce fruit rust occurrence and has no adverse effect on fruit quality, showing potential application value in high-quality banana fruit cultivation and production.

Key words: banana; gibberellin; fruit rust; anatomical structure; lignin

Foundation items: Guangxi Natural Science Foundation(2021GXNSFBA075045, 2022GXNSFAA035543); Guangxi Science and Technology Major Project (Guike AA22068090); National Banana Industry Technology System Project (CARS-31)

0 引言

【研究意义】香蕉(*Musa spp.*)是全球鲜果产量及消费量最大的水果之一,在我国鲜果产业中占有支柱性地位。香蕉果肉细腻香甜,具有极高的营养价值,深受广大消费者喜爱(王天果等,2022)。随着人们对香蕉果实品质要求的不断提高,外观品质同时成为客观评价和引导消费趋向的重要指标,是香蕉栽培措施领域的研究重点。然而,由于自然条件及管理技术等诸多不利因素影响,香蕉果实采收期果锈问题有不同程度发生,症状表现为果实表面出现条状或不规则状锈斑,严重时连成片并伴随果裂,降低果实商品性。外观品质的不足造成香蕉采收销售时的大量丢弃,给生产经营者带来经济损失。因此,阐明香蕉果锈形成机制及其防治技术,对改善香蕉果实外观品质和提高商品价值具有重要意义。【前人研究进展】果锈是一种生理紊乱现象,在梨、苹果、枣、葡萄等果树生产栽培中有关果锈的研究较突出(李健花等,2014;李凡松等,2017;王慧等,2017;娄玉穗等,2020)。果锈的产生是内外因素综合作用的结果,果实表皮组织结构是果锈敏感性产生的内因(聂继云等,2001;吴江等,2006;王慧等,2017),气候条件、营养失调、产量负载、病虫害和机械损伤等是诱发锈斑生成的外因(孙智广和王伟杰,2008;季兴禄等,2020)。有关果锈的形成有多种观点,一般认为果锈形成与木质素的积累有关(Amarante et al., 2001);王继灿(2007)认为表皮细胞的角质层在外界因子作用下破裂损伤,形成愈伤组织,经木栓化形成果锈;陈建中等(2008)提出果锈的本质是一层木栓化次生保护组织,木栓层形成与木质素、酚类物质的含量相关;Wang等(2014)研究表明有锈部位的果皮角质膜会出现不规则状皴裂,表皮细胞壁次生加厚形成锈斑;王慧等(2017)提出果锈主要是破碎的角质膜、木质化加厚的表皮和亚表皮细胞及果点上易剥落的物质。诸多学者研究果实外观品质提升的方法,套袋栽培被认为是防止果锈形成的有效方法(朱世江等,2009;陆丹等,2012;赵小云等,2019);大量

研究表明,外源赤霉素(Gibberellins acid, GAs)能显著提高苹果、梨等水果果面光洁度,缓解果锈发生程度(郝婕等,2014;Ananie, 2015;Atay and Koyuncu, 2015;冯娇等,2018)。【本研究切入点】抗枯萎病香蕉品种宝岛蕉(热带作物品种审定编号:2021010)被国家农业农村部列为热带南亚热带作物主导品种,为目前国内香蕉生产中的新主栽品种,近年来不少学者对其生长特性、丰产栽培技术等方面进行了大量研究(张欣等,2014;黄丽娜等,2017;王雯清等,2020),但果锈问题鲜被关注,至今鲜见针对香蕉果锈形成及相关机制的研究报道。【拟解决的关键问题】本课题组于宝岛蕉抽蕾后20 d用GA处理蕉果,可有效减缓果锈形成。在此基础上,以宝岛蕉为试验材料,在散梳期均匀喷布100 mg/L GA_{4+7} 于果实表面,田间持续对比观察果锈的发生情况,通过光学显微镜、荧光显微镜及理化分析果皮组织结构、化学物质含量及相关酶活的差异,探讨香蕉果实生长发育过程中果皮解剖结构特征和化学组分变化,初步阐明香蕉果锈形成的内部因素及外源GA对香蕉果锈发生的防治效应,并从果实品质角度进一步评价其应用价值,为香蕉生产栽培技术完善,助力抗枯萎病香蕉新品种宝岛蕉推广,以及香蕉产业可持续健康发展提供理论参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试材料为宝岛蕉,宿根第3年,种植密度1995株/ha,株行距2.0 m×2.5 m,田间管理同常规。本试验条件下,抽蕾后20 d为蕉果散梳期,此时蕉果水平展开未反梳;抽蕾后30 d为果梳定型期,蕉果完成反梳;抽蕾后50 d为果实膨大后期,果指长度基本稳定,停止明显增长,果实为4~5成饱满;抽蕾后90 d为果实成熟采收期,头梳果7.5成饱满,尾梳6.5成饱满。

GA_{4+7} 购自上海伊卡生物技术有限公司,苯丙氨酸解氨酶(PAL)、多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)活性试剂盒购自南京建成生物工程研究所,木质素含量试剂盒购自苏州科铭生物技术有限公

司,其他试剂购自杭州华东医药化学试剂有限公司。

1.2 试验方法

1.2.1 试验处理 试验在国家香蕉产业技术体系南宁综合试验站武鸣里建试验基地内进行。2020年7月,在宝岛蕉散梳期均匀喷布100 mg/L GA₄₊₇于果实表面,以喷清水处理为对照(CK),各处理重复30次,随机排列。处理后开始采样,每20 d采样1次,随机选取饱满度基本一致的30个蕉果,进行相关数据统计和理化指标测定,持续采样4次。

1.2.2 田间观察 从处理开始,每10 d进行果锈发生情况调查1次,田间观察判定果锈的发生程度,统计不同处理果面的果锈情况,并计算果锈指数,持续调查8次。按照果锈面积占蕉果表面积百分比将蕉果分为0~4级:果锈面积占比>30%为4级,21%~30%为3级,10%~20%为2级,<10%为1级,无果锈为0级。根据果锈等级计算果锈指数,即果锈指数=[\sum (各级代表数值×该级果数)]/(总果数×最重级代表数值)×100(Jones et al., 1991)。

1.2.3 表皮组织结构观察 采回果实冲洗干净,在果实中部垂直果皮切取1.0 cm×1.0 cm×0.2 cm的方块。用FAA固定液(70%酒精90 mL+冰醋酸5 mL+38%甲醛5 mL)固定;垂直果皮切成厚8~12 μm切片;二甲苯梯度脱蜡后,番红—固绿二重染色,中性树胶封片;在光学显微镜下观察果皮形态,利用Image J测量角质层厚度、表皮细胞大小、表皮细胞长、宽及表皮细胞壁厚度,并拍照记录。

1.2.4 木质素和木栓质观察 抽蕾后80 d果皮组织样品,用OTC包埋,冷冻5~10 min后切片,切片厚度为10 μm。切片组织经1.5%酸性间苯三酚酒精溶液染色后,DSX100光学数码显微镜(日本Olympus Corporation)下观察果皮木质化细胞分布情况。切片组织经0.01%荧光黄088溶液染色,DM2500荧光显微镜(德国Leica)绿色荧光(488 nm)观察荧光差异,以此观察果皮木栓质脂肪族组分的积累情况。

1.2.5 理化指标测定 称取果皮干粉,采用木质素含量试剂盒测定果皮木质素含量。取果皮鲜样,按照试剂盒说明书测定PAL、PPO和POD活性。选择不同处理相同成熟度的蕉果催熟后进行果实品质指标测定,总糖测定参照GB/T 5009.8—2016《食品安全国家标准 食品中果糖、葡萄糖、蔗糖、麦芽糖、乳糖的测定》,总酸测定参照GB/T 12456—2021《食品安全国家标准 食品中总酸的测定》,可溶性固形物测定参照NY/T 2637—2014《水果和蔬菜可溶性固形物含量的测定 折射仪法》,蛋白质测定参照GB 5009.5—2016《食品安全国家标准 食品中蛋白质的

测定》,维生素C测定参照GB 5009.86—2016《食品安全国家标准 食品中抗坏血酸的测定》,钾测定参照GB/T 15402—1994《水果、蔬菜及其制品 钠、钾含量的测定》,可食率测定参照GB 9827—1988《香蕉》的方法。

1.3 统计分析

采用Excel 2019和SPSS 18.0进行数据统计与分析,并经单因素方差分析及Duncan's显著性测定。

2 结果与分析

2.1 GA₄₊₇处理对香蕉果锈指数的影响

随着香蕉果实的生长发育,不同处理间的果锈指数变化动态规律如图1所示。在香蕉抽蕾后20~60 d,CK和GA₄₊₇处理幼果表面几乎均未见锈斑发生。抽蕾后60 d调查显示,CK果面肉眼可见少量锈斑出现,伴随着果实饱满度逐渐增加,锈斑数量增多、面积增大,果锈指数呈逐渐上升趋势,果实成熟采收期的果锈指数达21.5%,锈斑形状、大小、褐色深浅不同,大量的褐色果锈斑驳分布严重影响果实外观品质。根据此结果,可将CK果锈发生过程分为3个阶段:抽蕾后60 d以前为未发生期;抽蕾后60~70 d为开始发生期;抽蕾后70 d至果实采收为大量发生期。GA₄₊₇处理果面仅在果实接近采收期(抽蕾后70 d)才有少数果实表面出现极少量锈斑,锈斑面积小,伴随果实逐渐饱满,果锈指数虽有上升,但上升趋势相对缓慢,果实成熟采收期果锈指数达最高值,仅为3.5%,与CK相比降低18.0%(绝对值)。表明外源GA₄₊₇处理可显著延缓和抑制果锈的发生及增长,极大地提高香蕉的外观品质。

2.2 GA₄₊₇处理对香蕉果皮组织结构的影响

通过石蜡切片显微观察抽蕾后80 d时香蕉果皮组织结构,结果(图2)显示,香蕉果皮垂周面特征总体具有一致性,香蕉果皮是多层细胞结构,均由角质层、表皮、外果皮和中果皮4部分典型性结构组成。

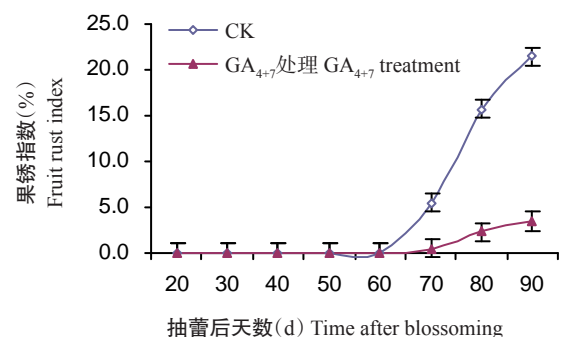


图1 不同处理香蕉果锈指数变化动态

Fig.1 Dynamic change of fruit rust index between different treatments

香蕉表皮外层有明显的角质层,角质层为一条透明的带状,角质层较薄,填充在表皮细胞外部和细胞间隙;表皮细胞位于角质层下面,为单层结构,多呈长条形,横向砌墙式排列;外果皮细胞由8~12层细胞不规则排列组成,细胞间大小不一、形状相差较大;中果皮由较大的细胞松散排列组成,细胞大小、形状不齐。这种外层细胞小而密、内层细胞大而疏的果皮

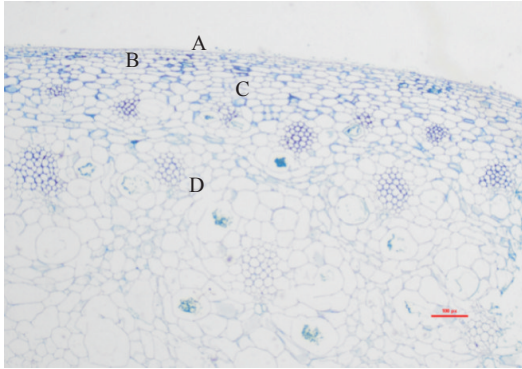


图 2 香蕉果皮组织显微结构(40×)
Fig.2 Microstructure of pericarp tissue of banana(40×)
A:角质层;B:表皮;C:外果皮;D:中果皮
A: Cuticle; B: Epidermis; C: Exocarp; D: Mesocarp

组织结构排列方式可能与果锈形成相关。

由果皮解剖结构差异(表1)及表皮石蜡切片观察结果(图3)可看出,果锈的产生与果皮组织结构有密切的关系,外源GA₄₊₇处理后香蕉果皮结构发生明显变化。从果锈未发生期到开始发生期,再到大量发生期,CK香蕉果皮角质层厚度逐渐变薄,其中抽蕾后60 d与抽蕾后20 d相比,下降21.1%,抽蕾后80 d与抽蕾后60 d相比,下降37.8%,角质层厚度变薄对果实的保护作用降低,构成致锈的一个重要原因;与CK果实相比,外源GA₄₊₇处理的角质层厚度均不同程度增加,抽蕾后80 d,CK果实的角质层厚度为6.13 μm,而外源GA₄₊₇处理果实的角质层厚为10.03 μm,增幅为63.6%,二者之间的差异达显著水平(P<0.05,下同)。随着果实的发育,表皮细胞层数未发生变化,但表皮细胞大小随着果实的发育膨大呈逐渐增大趋势,形状从抽蕾后20 d的近圆形,逐渐变扁平、狭长,表皮细胞宽长比变小;抽蕾后60~80 d,外源GA₄₊₇处理果实表皮细胞近似长方形,排列较CK均匀、有序,表皮细胞大小和宽长比均显著大于CK,抽蕾后80 d时较CK分别增加79.69 μm²和0.14,这种

表 1 不同处理香蕉果皮解剖结构的差异

Table 1 Difference in anatomical structure of banana pericarp between different treatments

抽蕾后天数(d) Time after blossoming	处理 Treatment	角质层厚度(μm) Cuticle thickness	表皮细胞大小(μm ²) Epidermal cell size	表皮细胞宽长比 Width-length ratio of epidermal cell	表皮细胞壁厚度(μm) Cell wall thickness
20	GA ₄₊₇	12.45±0.35	235.46±2.20	0.45±0.02	2.25±0.12
	CK	12.50±0.33	239.35±2.05	0.47±0.01	2.21±0.10
40	GA ₄₊₇	12.07±0.36a	303.56±3.50	0.40±0.01	2.63±0.08
	CK	10.63±0.41b	296.71±2.80	0.41±0.01	2.36±0.08
60	GA ₄₊₇	11.54±0.33a	440.37±4.00a	0.39±0.02a	2.57±0.13b
	CK	9.86±0.45b	363.56±3.70b	0.30±0.03b	3.75±0.12a
80	GA ₄₊₇	10.03±0.25a	541.41±4.00a	0.38±0.05a	2.50±0.14b
	CK	6.13±0.21b	461.72±4.00b	0.24±0.04b	3.49±0.12a

同列数据后不同小写字母表示同一抽蕾后天数不同处理间差异显著(P<0.05)。表2同

Different lowercase letters in the same column indicated significant difference between different treatments(P<0.05). The same was applied in Table 2

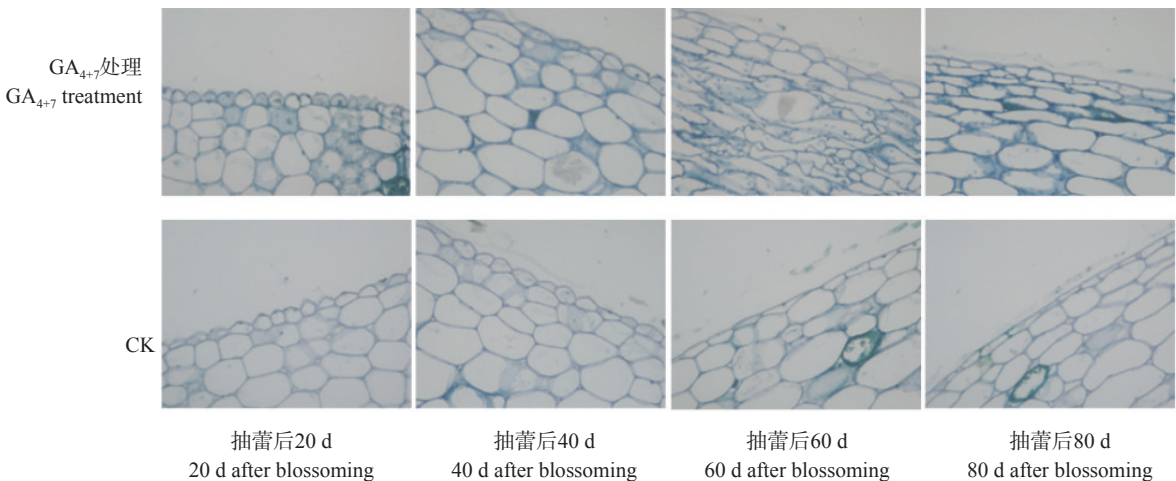


图 3 不同处理香蕉表皮石蜡切片结果(200×)

Fig.3 Paraffin slice of banana pericarp in different treatments(200×)

表皮结构的改变在一定程度上延缓和抑制锈斑的产生,说明外源GA₄₊₇处理可能通过改变角质层厚度、表皮细胞大小和表皮细胞宽长比,实现其对果实锈变发生调控的果皮细胞结构基础。随着果实的发育,表皮细胞侧壁厚度存在一定差异,抽蕾后60 d,CK果实表皮细胞壁出现强烈的加厚现象,与抽蕾后40 d相比,增加58.9%;抽蕾后60和80 d,与CK果实相比,外源GA₄₊₇处理果实表皮细胞壁厚度显著降低,降幅分别为31.5%和28.4%。

2.3 GA₄₊₇处理对香蕉果皮组织化学物质含量及相关酶活性的影响

成熟期香蕉果皮细胞木质化、木栓化程度及木质素含量分析结果如图4所示。果皮化学组成存在明显差异,CK果实有锈部位果皮角质膜下可观察到明显的黄褐色积累(图4-B),细胞木质化程度高;外源GA₄₊₇处理果皮角质膜下仅有少量黄褐色积累(图4-A),说明该区域的木质素含量较少或几乎没有。CK果实有锈部位果皮经荧光黄088染色,在荧光显微镜下可观察到果皮木栓质荧光层数较多,3~4层细胞发出绿色荧光,呈网状结构,同时观察到表皮外层形成一圈可能具有保护作用的组织,呈淡红色荧光(图4-D);外源GA₄₊₇处理果皮部位只有淡绿色荧光,且荧光条带较单一(图4-C),说明CK有锈部位果皮木栓质含量明显高于外源GA₄₊₇处理。木栓质是疏水性的生物聚合物,栓质化程度加深易导致细胞窒息死亡,说明香蕉果锈发生很可能与木栓质沉积存在一定联系。不同处理之间的果皮木质素含量变化动态规律(图5)表明,抽蕾后20~80 d,CK果皮的木质素含量呈先升高后降低的变化趋势,在抽蕾后60 d木质素含量达最大值,为34.7 mg/g。外源GA₄₊₇处理抽蕾后40 d木质素含量与抽蕾后20 d相比明显下降,且外源GA₄₊₇处理木质素含量与CK相比均明显降低,降幅为4.1%~41.3%。说明香蕉果锈形成与木质素积累有着密切关联,且外源GA₄₊₇处理对果皮木质素的积累有明显抑制作用。

由表2可看出,外源GA₄₊₇处理后香蕉果皮次生物质代谢相关酶活性发生明显的变化。在香蕉果实生长发育过程中,外源GA₄₊₇处理果皮PAL活性与CK变化趋势一致,均为先增加后逐渐下降,整个果实发育过程中外源GA₄₊₇处理均能在一定程度上提高果皮PAL活性,抽蕾后40、60和80 d的PAL活性较CK分别显著提高51.8%、49.3%和64.8%,平均为55.3%,表明外源GA₄₊₇处理对果皮PAL活性有促进效应。CK果皮PPO活性在抽蕾后40 d达峰值,为3730 U/g,之后始终保持较高水平。外源GA₄₊₇处理在不同程度

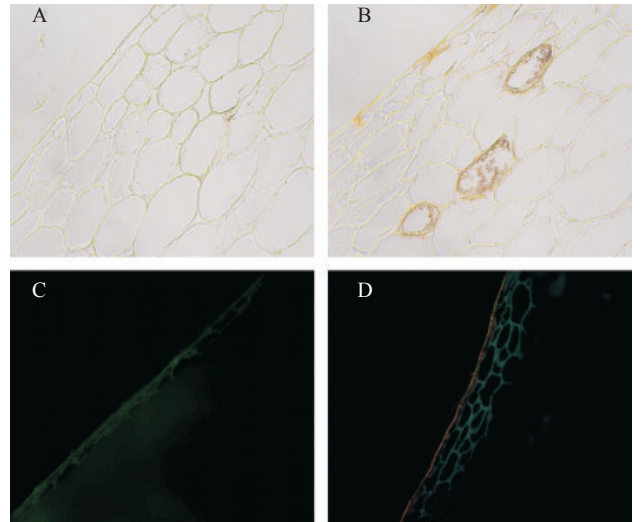


图4 不同处理香蕉果皮组织化学分析结果

Fig.4 Chemical analysis on banana pericarp tissue in different treatments

A和C为GA₄₊₇处理,B和D为CK,A和B为间苯三酚染色结合光学显微镜观察结果(400×),C和D为荧光黄088染色结合荧光显微镜观察结果(200×)

A and C were GA₄₊₇ treatment; B and D were CK; A and B were optical microscopic observation after phloroglucinol staining (400×); C and D were optical microscopic observation after fluorescent yellow 088 staining (200×)

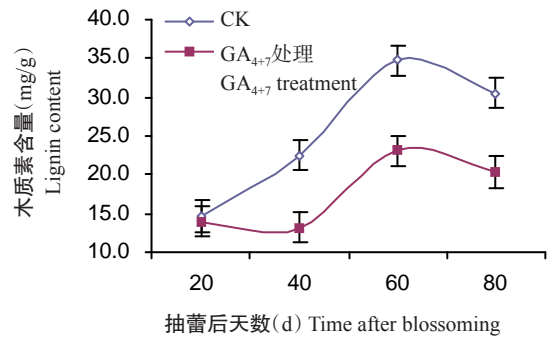


图5 不同处理香蕉果皮组织木质素含量的比较

Fig.5 Lignin content in banana pericarp tissue between different treatments

上抑制果皮PPO活性,随着果实发育果皮PPO活性整体呈降低趋势,外源GA₄₊₇处理抽蕾后40、60和80 d PPO活性较CK分别显著降低20.6%、33.9%和33.2%,平均为29.2%。外源GA₄₊₇处理果皮POD活性与CK变化趋势一致,均先缓慢下降后快速上升,抽蕾后60 d CK果皮POD活性达最高值,为8500 U/g;外源GA₄₊₇处理显著抑制果皮POD活性,抽蕾后60和80 d的POD活性与CK相比分别显著降低18.8%和17.1%,平均为18.0%,表明外源GA₄₊₇处理对果皮POD活性也有抑制效应。

2.4 GA₄₊₇处理对香蕉果肉品质的影响

果实成熟采摘后,测定不同处理间香蕉果实食用品质的变化,结果如表3所示。各处理成熟果实均

表 2 不同处理香蕉果皮次生物质代谢相关酶活性的差异

Table 2 Differences in activity of enzymes related to secondary product metabolism in banana pericarp between different treatments

抽蕾后天数(d) Time after blossoming	处理 Treatment	PAL活性(U/g) PAL activity	PPO活性(U/g) PPO activity	POD活性(U/g) POD activity
20	GA ₄₊₇	150±11	3350±200	5200±310
	CK	152±10	3390±210	5400±310
40	GA ₄₊₇	255±22a	2960±180b	4200±270
	CK	168±13b	3730±220a	4100±260
60	GA ₄₊₇	218±21a	2400±170b	6900±240b
	CK	146±10b	3630±210a	8500±400a
80	GA ₄₊₇	206±20a	2410±170b	6800±430b
	CK	125±11b	3610±220a	8200±450a

表 3 不同处理香蕉成熟期品质的比较

Table 3 Quality comparison of banana between different treatments at maturity stage

处理 Treatment	总糖含量(g/100 g) Total sugar content	总酸含量 (g/100 g) Total acid content	维生素C含量 (mg/100 g) Vitamin C content	可溶性固形物含量 (g/100 g) Total soluble solid content	蛋白质含量 (g/100 g) Protein content	钾含量 (mg/100 g) Potassium content	可食率 (%) Edible rate
GA ₄₊₇	15.40±0.23	0.56±0.02a	11.00±0.12a	16.80±0.30	1.66±0.02	309.00±10.50	67.23±2.50
CK	14.90±0.30	0.40±0.02b	9.84±0.15b	15.20±0.25	1.66±0.03	301.00±12.10	65.72±2.50

同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

Different lowercase letters in the same column represented significant difference between treatments($P<0.05$)

易剥皮,果肉象牙色,质地软滑细腻,口感香甜。外源GA₄₊₇处理对香蕉果实总糖、可溶性固形物、蛋白质和钾含量及可食率无显著影响($P>0.05$),外源GA₄₊₇处理果实总酸和维生素C含量显著高于CK,增幅分别为40.0%和11.8%。综合而言,在本研究条件下,外源GA₄₊₇处理对香蕉果实内在品质无不良影响,并能较好地提高果实风味品质。

3 讨论

GA是植物体内自然存在的一种激素,GA₄和GA₇是20世纪60年代被学者从尚未成熟的苹果种子中分离出来(Lin et al., 1991)。相关部门已对植物生长调节剂的残留量制定了严格的执行标准,本研究条件是在遵循食品安全的标准上进行(朱杰丽等, 2013),因而其食品安全性没有问题。GA作为植物生长调节剂已广泛应用于香蕉栽培中,可显著提高香蕉产量和果皮亮度(魏守兴等, 2013; 刘林等, 2018),但目前未见利用外源植物生长调节剂防治香蕉果锈形成的相关报道。本研究首次从果皮组织结构及生理组成角度分析香蕉果锈形成的可能原因,课题组前期试验结果表明,于抽蕾后20 d利用100 mg/L外源GA₄₊₇处理香蕉果实能有效抑制果锈形成,且对果品品质无不良影响,在香蕉高品质生产上具有潜在使用价值。

果实的表皮结构组成是引发锈斑产生的内在因素。解剖学观察发现,表皮细胞及角质膜出现断裂是果锈形成的形态学基础(王慧等, 2017)。香蕉

与其他水果不同,为便于贮藏和运输未成熟即采收,采收成熟度通常为7~8.5成饱满。本研究田间调查发现香蕉果锈发生程度随果实饱满度增加而加重,且常伴随果皮开裂,推测香蕉果皮细胞断裂与果锈形成存在一定的相关性。张振铭等(2007)研究表明,表皮细胞大小形状不一、排列不整齐及角质膜厚薄不均,果实细胞膨大引起角质膜呈不规则裂沟,在外界不良环境因子刺激下,表皮细胞裸露部位易发生锈斑。本研究显微观察结果与之相似,即香蕉果锈形成与其果皮组织结构有一定的关系,表皮细胞体积小,而其内部细胞体积大,果锈发生的时间为抽蕾后60 d,正是香蕉果实快速膨大时期,表皮细胞增长速度不及果肉组织膨大速度,引起表皮细胞被挤压、宽长比降低,细胞壁加厚,进一步降低细胞柔韧性。果实角质层厚、表皮细胞排列紧密能更好地保持果实完整性,抵御病原菌的侵入和机械损伤(Dominguez et al., 2011; Konarska, 2012),外源GA₄₊₇处理正是通过改变香蕉果皮角质层厚度和表皮细胞宽长比,实现其对果实锈变发生调控的果皮细胞结构基础。此外,高温、高湿的蕉园环境促进水分吸收、运输到果实,果实大量吸水加速膨胀,引起果实中与锈斑发育代谢相关酶活性的改变,进而加剧果锈形成。俞波等(2021)研究结果也指出高温、高湿是果锈形成的诱因。因此,香蕉生产中普遍应用的常规套袋技术无法根治果锈,很可能还加剧果锈发生程度,下一步将对香蕉果实套袋技术进行优化和完善。

角质层在外界不良因子作用下破裂损伤形成愈伤组织,表皮木栓化形成果锈(王继灿,2007)。王慧等(2017)认为梨果表皮由表皮层、木栓层、木栓形成层和栓内层等组分组成。本研究在荧光显微镜下可观察到香蕉果皮细胞含有木栓质组分,且CK有锈果皮表皮外层形成一圈呈淡红荧光的组织,其结构特征非常明显;但本研究并未观察到香蕉果皮存在有分生能力的木栓形成层和栓内层,说明此淡红荧光组织并非前人报道的木栓层(王继灿,2007;魏志峰等,2018)。从果皮组织结构显微观察及木质素含量测定结果可看出,大量的木质素存在于果皮组织结构中,暗示着香蕉果皮组织细胞壁木质化加厚,柔韧性和延展性下降,脆度上升,在受到内部细胞压力时,细胞易溃裂,导致果锈形成,与李健花等(2014)报道苹果果锈的形成相似。木质素是植物细胞壁在次生加厚过程中形成的主要结构物质,合成通过莽丙烷类代谢途径进行,PAL、POD和PPO是木质素合成过程中的关键性酶,其活性与木质素合成密切相关(张华云等,1996)。陶书田等(2004)提出,POD和PPO参与木质素合成特异途径,木质素含量随其活性的上升而上升。本研究中,外源GA₄₊₇处理促进香蕉果皮PAL活性的上调,同时抑制POD和PPO活性,且抑制果皮木质素合成,从而提高表皮细胞的柔韧性、延展性和拉伸强度,降低脆度,最终有效防治果锈发生,提高果实外观品质。

本研究外源GA₄₊₇处理香蕉果实仍存在极少量的果锈,且受限于品种特性、生长环境差异及栽培管理条件对试验结果的影响,还需进一步探究,使得这一技术达到实用水平。香蕉果实锈斑的发生是内外因子综合作用的结果,而非单因素作用所致。培育健壮的树势是生产优质香蕉的前提,通过适当的栽培管理措施提高树体抗逆性能力,同时建议香蕉生产上切不可盲目追求产量而过肥采收,应适当控制产量,果实饱满度达7成后及时采收,综合运用栽培技术手段才能有效地降低或避免果锈的发生。

4 结论

香蕉表皮细胞增长速度不及果实膨大速度,而使细胞壁木质化加厚,这种“内压外限”是香蕉果锈形成的内部因素。散梳期喷施GA₄₊₇可显著增加果皮角质层厚度、表皮细胞大小和宽长比,降低胞壁厚度;并通过调控果皮细胞壁成分相关酶(PAL、POD和PPO)活性的变化,在一定程度上抑制木质素合成,有效降低果锈程度;且对果实品质无不良影响,为香蕉果实无锈化栽培提供一种简便的技术参考。

参考文献:

- 陈建中,葛水莲,王有年,叶嘉. 2008. 桃内果皮木质化与其相关酶的关系[J]. 河南农业科学, 37(9): 100-103. [Chen J Z, Ge S L, Wang Y N, Ye J. 2008. Relationship between lignification of peach fruit endocarp and the activities of related enzyme[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 37(9): 100-103.] doi: 10.3969/j.issn.1004-3268.2008.09.027.
- 冯娇,侯旭东,董礼花,陶建敏. 2018. GA₃与CPPU对葡萄果锈相关物质合成及基因表达的影响[J]. 江苏农业学报, 34(3): 642-650. [Feng J, Hou X D, Dong L H, Tao J M. 2018. Effects of GA₃ and CPPU on the synthesis of related substances and gene expression of berry russet of grapes [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 34(3): 642-650.] doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.03.024.
- 郝婕,蒋艳霞,李学营,索相敏,吕德智. 2014. 苹果果锈病害及赤霉素防控果锈技术[J]. 现代农村科技, (24): 22. [Hao J, Jiang Y X, Li X Y, Suo X M, Lü D Z. 2014. Apple rust and control techniques with gibberellin[J]. Modern Rural Science and Technology, (24): 22.] doi: 10.3969/j.issn.1674-5329.2014.24.017.
- 黄丽娜,程世敏,赵增贤,谢子四,魏守兴. 2017. 宝岛蕉氮磷钾养分累积与分配规律[J]. 江苏农业科学, 45(21): 123-127. [Huang L N, Cheng S M, Zhao Z X, Xie Z S, Wei S X. 2017. Accumulation and distribution of nitrogen, phosphorus and potassium in banana of Baodao[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 45(21): 123-127.] doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2017.21.033.
- 季兴禄,周慧,王平,马明德,徐月华. 2020. 红富士苹果果锈的成因及综合预防对策[J]. 落叶果树, 52(6): 70-71. [Ji X L, Zhou H, Wang P, Ma M D, Xu Y H. 2020. Cause of Fuji apple fruit rust and comprehensive prevention measures[J]. Deciduous Fruits, 52(6): 70-71.] doi: 10.13855/j.cnki.lygs.2020.06.022.
- 李凡松,陈建华,王森,邵凤侠,张自强,唐艳. 2017. 不同套袋处理对中秋酥枣果实品质的影响[J]. 经济林研究, 35(4): 242-247. [Li F S, Chen J H, Wang S, Shao F X, Zhang Z Q, Tang Y. 2017. Effects of different bagging treatments on fruit quality of Zhongqiu crisp jujube[J]. Nonwood Forest Research, 35(4): 242-247.] doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2017.04.038.
- 李健花,高晶晶,冯新新,师忠轩,高付永,徐秀丽,杨丽媛,汪良驹. 2014. ‘金冠’苹果与其无锈芽变的果皮性状比较和防锈技术研究[J]. 园艺学报, 41(1): 35-43. [Li J H, Gao J J, Feng X X, Shi Z X, Gao F Y, Xu X L, Yang L Y, Wang L J. 2014. Comparison of peel characteristics between ‘Golden Delicious’ and its non-russet sport ‘Fengshuai’ apples to explore a method to prevent fruit russeting [J]. Acta Horticulturae Sinica, 41(1): 35-43.] doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2014.01.008.
- 刘林,王斌,韦义波,马翠凤,李宝深. 2018. 喷施植物生长调节剂对香蕉产量和外观品质的影响[J]. 中国南方果树, 47(4): 59-64. [Liu L, Wang B, Wei Y B, Ma C F, Li B

- S. 2018. Effect of exogenous spraying plant growth regulators on banana yield and appearance quality[J]. South China Fruits, 47(4):59-64. doi:10.13938/j.issn.1007-1431.20180051.
- 娄玉穗, 尚泓泉, 吕中伟, 王鹏, 张晓锋, 吴文莹, 张柯, 樊红杰. 2020. ‘阳光玫瑰’葡萄果锈发生规律调查与防治建议[J]. 中国果树, (1):124-127. [Lou Y S, Shang H Q, Lü Z W, Wang P, Zhang X F, Wu W Y, Zhang K, Fan H J. 2020. Investigation on occurrence regularity of fruit rust in Sunshine Rose grape and suggestions on its control [J]. China Fruits, (1):124-127. doi:10.16626/j.cnki.issn.1000-8047.2020.01.030.
- 陆丹, 刘厚铭, 欧桂兰, 莫凯琳, 粟继军. 2012. 香蕉抹花、疏果、垫把及套袋技术在南宁市的应用研究[J]. 南方农业学报, 43(12):2020-2024. [Lu D, Liu H M, Ou G L, Mo K L, Su J J. 2012. Applied research on flower-wiping, fruit-thinning, fruit-padding and fruit-bagging techniques of banana[J]. Journal of Southern Agriculture, 43(12):2020-2024. doi:10.3969/j.issn.2095-1191.2012.12.2020.
- 聂继云, 重雅凤, 马智勇, 张红军, 李静. 2001. 金冠苹果果锈的发生原因及防治[J]. 北方果树, (3):3-4. [Nie J Y, Chong Y F, Ma Z Y, Zhang H J, Li J. 2001. Causes and control of Golden delicious apple fruit rust[J]. Northern Fruits, (3):3-4. doi:10.3969/j.issn.1001-5698.2001.03.002.
- 孙智广, 王伟杰. 2008. 苹果果锈形成的原因及预防措施[J]. 落叶果树, 40(4):50-51. [Sun Z G, Wang W J. 2008. Causes of apple rust formation and preventive measures [J]. Deciduous Fruits, 40(4):50-51. doi:10.13855/j.cnki.lygs.2008.04.012.
- 陶书田, 张绍铃, 乔勇进, 盛宝龙. 2004. 梨果实发育过程中石细胞团及几种相关酶活性变化的研究[J]. 果树学报, 21(6):516-520. [Tao S T, Zhang S L, Qiao Y J, Sheng B L. 2004. Study on sclereids and activities of several related enzymes during the development of pear fruit[J]. Journal of Fruit Tree, 21(6):516-520. doi:10.3969/j.issn.1009-9980.2004.06.003.
- 王慧, 安玉艳, 汪良驹. 2017. ‘翠冠’梨果锈形成的形态解剖学观察[J]. 果树学报, 34(11):1415-1425. [Wang H, An Y Y, Wang L J. 2017. Morphological and anatomic observation on fruit russet formation of pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai ‘Cuiguan’)[J]. Journal of Fruit Science, 34(11):1415-1425. doi:10.13925/j.cnki.gsx.20170067.
- 王继灿. 2007. 翠冠梨果锈形成原因及栽培措施预防技术[J]. 浙江柑桔, 24(4):40-41. [Wang J C. 2007. Cause of formation of fruit rust of Cuiguan pear and prevention techniques of cultivation measures[J]. Zhejiang Citrus, 24(4):40-41. doi:10.3969/j.issn.1009-0584.2007.04.017.
- 王天果, 胡会刚, 孙德权, 梁楠松, 胡玉林. 2022. 5个新品系香蕉的果实品质分析及模糊综合评判[J]. 热带作物学报, 43(2):271-276. [Wang T G, Hu H G, Sun D Q, Liang N S, Hu Y L. 2022. Fruit quality analysis and fuzzy comprehensive evaluation of five new banana strains[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 43(2):271-276. doi:10.3969/j.issn.1000-2561.2022.02.006.
- 王雯清, 黄丽娜, 程世敏, 赵增贤, 魏守兴. 2020. 有机氮替代部分无机氮下减氮对宝岛蕉苗期生长及肥料氮素去向的影响[J]. 南方农业学报, 51(8):1917-1924. [Wang W Q, Huang L N, Cheng S M, Zhao Z X, Wei S X. 2020. Effects of organic nitrogen replacing part of inorganic nitrogen and reducing nitrogen application on the growth and nitrogen fate of *Musa acuminata* L. AAA Cavendish. cv. Formosana at seedling stage[J]. Journal of Southern Agriculture, 51(8):1917-1924. doi:10.3969/j.issn.2095-1191.2020.08.016.
- 魏守兴, 谢子四, 罗石荣, 陈业渊. 2013. 植物生长调节剂在香蕉生产中应用研究进展[J]. 中国热带农业, (5):48-50. [Wei S X, Xie Z S, Luo S R, Chen Y Y. 2013. Application of plant growth regulators in banana production[J]. China Tropical Agriculture, (5):48-50. doi:10.3969/j.issn.1673-0658.2013.05.016.
- 魏志峰, 李秋利, 高登涛, 杨文佳, 刘军伟, 韩园园. 2018. 果实套袋对果实品质影响研究进展[J]. 江苏农业科学, 46(24):36-41. [Wei Z F, Li Q L, Gao D T, Yang W J, Liu J W, Han Y Y. 2018. Research progress on the effect of bagging on fruit quality[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 46(24):36-41. doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.24.008.
- 吴江, 程建徽, 张月华, 蒋飞荣. 2006. 黄绿色葡萄品种果皮锈斑问题及防治措施[J]. 中外葡萄与葡萄酒, (6):41-42. [Wu J, Cheng J H, Zhang Y H, Jiang F R. 2006. Skin rust of green grape and the corresponding control methods[J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, (6):41-42. doi:10.13414/j.cnki.zwpp.2006.06.014.
- 俞波, 郑鹏华, 李火良. 2021. 不同类型果袋对浙北地区“阳光玫瑰”葡萄的影响[J]. 中国南方果树, 50(3):114-117. [Yu B, Zheng P H, Li H L. 2021. Effects of different types of fruit bags on Sunshine Rose grape in northern Zhejiang[J]. South China Fruits, 50(3):114-117. doi:10.13938/j.issn.1007-1431.20210065.
- 张华云, 王善广, 牟其芸, 姜明星, 孙凤兰. 1996. 套袋对莱阳茌梨果皮结构和PPO、POD活性的影响[J]. 园艺学报, 23(1):23-26. [Zhang H Y, Wang S G, Mou Q Y, Jiang M X, Sun F L. 1996. Effects of bagging on the peel structure and PPO, POD activity of *Pyrus bretschneideri* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 23(1):23-26.]
- 张欣, 谢艺贤, 漆艳香, 喻群芳, 谢子四, 马小东. 2014. 抗香蕉枯萎病品种宝岛蕉关键生产技术[J]. 热带农业科学, 34(11):6-9. [Zhang X, Xie Y X, Qi Y X, Yu Q F, Xie Z S, Ma X D. 2014. Key production techniques of Baodao banana variety resistant to *Fusarium wilt*[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 34(11):6-9. doi:10.3969/j.issn.1009-2196.2014.11.002.
- 张振铭, 施泽斌, 张绍铃, 乔勇进, 陶书田. 2007. 砀山酥梨不同发育时期套袋对石细胞发育的影响[J]. 园艺学报, 34(3):565-568. [Zhang Z M, Shi Z B, Zhang S L, Qiao Y

- J, Tao S T. 2007. Bagging at different development stages on sclereid formation in 'Dangshansu' pear fruit[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 34(3):565-568. doi:10.16420/j.issn.0513-353x.2007.03.006.
- 赵小云, 谢德芳, 田海. 2019. 套袋微环境对香蕉中苯醚甲环唑和噻呋酰胺内吸性和降解速率的影响及机制[J]. *江苏农业科学*, 47(3):154-159. [Zhao X Y, Xie D F, Tian H. 2019. Effect of bagging microenvironment on the endosorption and degradation rate of difenoconazole and thifuroamide in banana and its mechanism[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 47(3):154-159.] doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.03.039.
- 朱杰丽, 杨柳, 柴振林, 蒋步云, 尚素微. 2013. 国内外植物生长调节剂限量标准分析研究[J]. *生物灾害科学*, 36(2):232-236. [Zhu J L, Yang L, Chai Z L, Jiang B Y, Shang S W. 2013. Analysis of maximum permissible concentrations of plant growth regulators[J]. *Biological Disaster Science*, 36(2):232-236.] doi:10.3969/j.issn.2095-3704.2013.02.025.
- 朱世江, 马丽艳, 刘少群. 2009. 不同套袋对香蕉主要品质和耐贮性的影响[J]. *农业工程学报*, 25(7):304-307. [Zhu S J, Ma L Y, Liu S Q. 2009. Effects of different bagging treatments on main quality indices and storability of banana fruit[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 25(7):304-307.] doi:10.3969/j.issn.1002-6819.2009.07.055.
- Amarante C, Banks N H, Ganesh S. 2001. Relationship between character of skin cover of coated pears and permeance to water vapour and gases[J]. *Postharvest Biology & Technology*, 21(3):291-301. doi:10.1016/S0925-5214(00)00176-9.
- Ananie P. 2015. Effect of application with Gibberellin GA₄₊₇ on russetting of 'Golden Delicious' apples[J]. *Bulletin of the University of Agricultural Sciences & Veterinary Medicine Cluj-Napoca. Horticulture*, 72(2):395-401. doi:10.15835/buasvmcn-hort:11345.
- Atay N A, Koyuncu F. 2015. Effects of plant growth regulator treatments on bitter pit and russet development in Golden Delicious apple[J]. *Tarim Bilimleri Dergisi-Journal of Agricultural Sciences*, 21:516-524. doi:10.22067/jhorts4.v29i4.32401.
- Dominguez E, Heredia-Guerrero J A, Heredia A. 2011. The biophysical design of plant cuticles: An overview[J]. *New Phytologist*, 189(4):938-949. doi:10.1111/J.1469-8137.2010.03553.X.
- Jones K M, Koen T B, Bound S A, Oakford M J. 1991. Some reservations in thinning 'Fuji' apples with naphthalene acetic acid(NAA) and ethephon[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 19(3):225-228. doi:10.1080/01140671.1991.10421805.
- Konarska A. 2012. Differences in the fruit peel structures between two apple cultivars during storage[J]. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*, 11(2):105-116. doi:10.1080/01140671.2012.661744.
- Lin J T, Stafford A E, Steffens G L. 1991. Identification of endogenous gibberellins in immature apple seeds[J]. *Agricultural and Biological Chemistry*, 55(8):2183-2185. doi:10.1080/00021369.1991.10870896.
- Wang L J, Li J H, Gao J J, Feng X X, Shi Z X, Gao F Y, Xu X L, Yang L Y. 2014. Inhibitory effect of chlorogenic acid on fruit russetting in 'Golden Delicious' apple[J]. *Science Horticulture*, 178:14-22. doi:10.1016/j.scienta.2014.07.038.

(责任编辑 罗 丽)