

还原型谷胱甘肽对‘王林’苹果果实采后贮藏品质的影响

苏一帆¹, 张久成^{1*}, 王 迪², 裴翡翡³, 王文燕¹, 胡大刚^{1**}

1. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 国家苹果工程技术研究中心, 农业部黄淮地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 山东省果蔬种质创新与利用重点实验室, 山东 泰安 271018
2. 平邑县检验检测中心, 山东 临沂 273300
3. 山东商业职业技术学院, 山东 济南 250103

摘 要: 苹果作为典型的呼吸跃变型果实, 采后贮藏期间易因乙烯大量释放与活性氧(ROS)积累而导致软化、腐烂及品质下降, 严重影响其贮藏期与经济价值。本研究以‘王林’苹果为试材, 系统探讨了不同浓度外源还原型谷胱甘肽(GSH, 10、20、40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$)处理对其采后贮藏性能的影响, 测定了果实硬度、乙烯释放量、可溶性固形物含量、可溶性蛋白含量、丙二醛(MDA)含量及抗氧化酶活性等指标。结果表明, 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH处理显著延缓了果实软化, 贮藏30、60和90 d时的硬度分别较对照提高8.9%、11.5%和14.9%; 同时显著抑制乙烯释放, 在呼吸高峰(30 d)和贮藏末期(90 d)分别降低25.7%和53.6%。此外, 该处理维持了较高的可溶性固形物含量(90 d时为16.8%, 对照为15.9%), 并轻微提升了可溶性蛋白含量。贮藏15 d后, 处理组MDA含量显著低于对照, 且超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均显著增强, 90 d时分别较对照提高35.6%、42.1%和50.6%。综上, 外源GSH处理可有效延缓苹果采后衰老、改善贮藏性能并维持果实品质, 为苹果采后保鲜技术的优化提供了理论依据与实践参考。

关键词: 还原型谷胱甘肽; ‘王林’苹果; 采后衰老; 贮藏品质; 抗氧化酶

中图法分类号: S661.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-2324(2026)05-0844-10

Effect of Reduced Glutathione on Post-harvest Storage Quality of ‘Orin’ Apple Fruits

SU Yi-fan¹, ZHANG Jiu-cheng^{1*}, WANG Di², PEI Fei-fei³, WANG Wen-yan¹, HU Da-gang^{1**}

1. College of Horticultural Science and Engineering/Shandong Agricultural University, National Engineering Research Center for Apple, Key Laboratory of Biology and Germplasm Creation of Horticultural Crops in Huang-Huai Region/Ministry of Agriculture, Shandong Provincial Key Laboratory of Fruit and Vegetable Germplasm Innovation and Utilization, Tai'an 271018, China
2. Pingyi County Inspection and Testing Center, Linyi 273300, China
3. Shandong Institute of Commerce and Technology, Jinan 250103, China

Abstract: As a typical climacteric fruit, apples are prone to postharvest softening, decay, and quality deterioration during post-harvest storage due to excessive ethylene release and reactive oxygen species (ROS) accumulation, which severely limit their storage life and economic value. This study uses ‘Orin’ apples as the experimental material to systematically evaluate the effects of different concentrations of exogenous reduced glutathione (GSH, 10, 20, and 40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$) on their post-harvest storage performance. Parameters including fruit firmness, ethylene production, soluble solids content (SSC), soluble protein content, malondialdehyde (MDA) content, and antioxidant enzyme activities are measured. The results show that treatment with 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH significantly delays fruit softening, increasing firmness by 8.9%, 11.5%, and 14.9% compared to the control after 30, 60, and 90 days of storage, respectively. It also markedly suppresses ethylene release, reducing it by 25.7% at the respiratory climacteric peak (30 days) and by 53.6% at the end of storage (90 days). Furthermore, this treatment maintains a higher SSC (16.8% vs. 15.9% in the control at 90 days) and slightly enhanced soluble protein content. After 15 days of storage, the MDA content in the treated group is significantly lower than that in the control, while the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), and ascorbate peroxidase (APX) are significantly enhanced, increasing by 35.6%, 42.1%, and 50.6% respectively after 90 days. In conclusion, exogenous GSH treatment effectively delays post-

收稿日期: 2025-10-10

修回日期: 2026-09-10

基金项目: 泰山学者特聘专家项目(NO.tstp20250723); 国家自然科学基金项目(32572986)

第1作者简介: 苏一帆(2002-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 苹果果实品质育种创新研究。E-mail: 1218075188@qq.com

*同等贡献作者: 张久成(1993-), 男, 博士研究生, 研究方向: 苹果果实品质育种创新。E-mail: zhangjcedu@163.com

**通讯作者: Author for correspondence. E-mail: fap_296566@163.com

harvest senescence, improves storage performance, and maintains fruit quality in apples, providing a theoretical basis and practical reference for optimizing post-harvest preservation technology.

Keywords: Reduced glutathione; 'Orin' apple; postharvest senescence; storage quality; antioxidant enzymes

苹果(*Malus domestica* Borkh.)是全球重要的经济果树,在温带农业生产中占据核心地位^[1,2]。苹果富含膳食纤维、维生素及多种矿物质,深受消费者青睐^[3,4]。然而,作为典型的呼吸跃变型水果,苹果在采后会出现呼吸代谢显著增强及乙烯大量释放的现象,极易引发果实软化和腐烂,从而严重制约其贮藏保鲜和市场流通^[5,6]。统计数据显示,‘嘎啦’苹果的总贮藏损耗率为3.9%~12.1%,而‘富士’苹果为6.6%~8.4%^[7]。因此,探索高效、安全的苹果采后保鲜技术,对于提升苹果产业的经济效益和保障市场供应具有重要意义。

过去几十年中,苹果果实保鲜研究已取得显著进展。低温贮藏可通过降低呼吸代谢速率有效延缓果实衰老,但长期低温易导致冷害,影响果实品质^[8]。气调贮藏(CA)通过调控贮藏环境中气体比例(如氧气、二氧化碳和氮气),抑制呼吸作用和乙烯合成,从而延长贮藏期^[9-11]。化学保鲜剂如1-甲基环丙烯(1-MCP)能与乙烯受体竞争结合,阻断乙烯信号转导,显著抑制果实的成熟和衰老^[12-16],但其残留问题引发了消费者对食品安全的担忧。生物保鲜技术如利用拮抗菌抑制果实表面病原菌生长,具有安全、环保的优势^[17],但其效果易受环境因素影响,稳定性有待提高^[18]。此外,不同苹果品种因遗传及生理生化代谢差异而表现出不同的贮藏特性与保鲜反应^[19,20]。例如,‘金冠’苹果采后呼吸强度和乙烯释放量较高,易快速成熟、耐贮性差;而‘富士’苹果呼吸代谢相对较低,耐贮性较强^[21]。深入了解不同品种的贮藏特性及保鲜机理,是实现精准保鲜、提升果实贮藏品质的关键。

还原型谷胱甘肽(GSH)是由谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸组成的三肽,在动植物及微生物细胞中广泛存在^[22,23]。作为重要的细胞内抗氧化物,GSH可通过氧化还原反应清除过量的活性氧(ROS),维持细胞内氧化还原平衡^[24-27]。已有研究表明,GSH处理能够有效延缓芒果、甜椒等园艺作物的采后衰老,从而提高其贮藏品质^[28,29]。例如,在芒果保鲜中,GSH可维持较高的抗氧化能力和采后品质^[28];在甜椒中,外源GSH通过调节抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH cycle)缓

解冷害^[29]。然而,GSH在苹果采后贮藏中的应用研究尚属有限,其作用效果和机制仍需进一步明确。鉴于苹果采后保鲜面临的挑战及GSH在其他果实中的优异表现,探索GSH对苹果采后贮藏性能的影响具有重要的理论意义和应用价值。

本研究以‘王林’苹果为材料,系统评估不同浓度外源GSH处理对其采后贮藏过程中多项生理生化指标的影响,旨在阐明GSH在苹果采后保鲜中的作用效果及机理,为苹果采后保鲜技术的创新与应用提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 材料与处理方法

实验材料取自山东省烟台市果园的‘王林’苹果。选取开花后150 d(DPA)、成熟度一致、无机械损伤和病虫害的果实,于采收当日运回实验室。试验于2024—2025年在小麦育种全国重点实验室(36°179' N, 117°088' E)进行。合格果实随机分为四组:对照组(蒸馏水浸泡)及三组GSH处理组(浓度分别为10、20和40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$)每组包含45个合格果实。

实验中,GSH粉末溶解于无菌蒸馏水制备高浓度储备液,经0.22 μm 微孔滤膜过滤灭菌后稀释至所需浓度。各组果实均浸泡30 min,自然风干后,对照组果实同样浸泡蒸馏水30 min。所有果实先在(20 $\pm$ 1) $^{\circ}\text{C}$ 、(85 $\pm$ 5)%相对湿度条件下密闭预处理12 h,再装箱于相同条件下贮藏。生理生化指标分别在贮藏0、15、30、60和90 d测定,每组设3~8个生物学重复。有研究表明,在芒果、甜椒等呼吸跃变型果蔬中,1.5~5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源GSH处理可有效维持采后品质^[29,30]。据此,本研究设定了10~40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 的GSH浓度梯度,以验证其在苹果保鲜中的相似效应并筛选最佳浓度。

1.2 果实硬度的测定

采用数字式果实硬度计(YT-GY-4,云唐,潍坊,中国)测定果实硬度。沿果实赤道去皮后,选取三个等距点作为测定点,使用直径8 mm的探头以1 mm/s的速度垂直插入果肉10 mm,仪器

自动记录硬度值,结果以 $\text{kg}\cdot\text{cm}^{-2}$ 表示^[31]。

1.3 乙烯释放量的测定

取 2 个果实称重后置于 1.1 L 密闭玻璃容器中,于室温平衡 2 h 后,用 5 mL 注射器取上部气体 1 mL,经气相色谱仪(GC-2014,岛津,日本)检测乙烯浓度。色谱条件:火焰离子化检测器(FID),Porapak QS 填充柱(2 m×3 mm, 80~100 目),柱温 80 °C,进样口温度 120 °C,检测器温度 150 °C,载气为氮气,流速 30 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ ^[32]。

计算公式:

$$\text{乙烯释放量} [\mu\text{L}\cdot(\text{kg}\cdot\text{h})^{-1}] = (\phi_1 \times V) / (m \times t \times 1000)$$

式中, ϕ_1 为气相色谱测得的乙烯浓度 ($\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$), V 为容器体积 (mL), m 为果实质量 (kg), t 为密封时间 (h)。

1.4 可溶性固形物含量的测定

称取 5.0 g 果肉样品,经两层无菌纱布压榨取汁,使用数字手持折光仪(ATAGO PAL-1,日本东京)测定可溶性固形物含量,结果以 %Brix 表示,测定前用蒸馏水调零^[33]。

1.5 可溶性蛋白含量的测定

采用考马斯亮蓝 G-250 法(Bradford 法)测定可溶性蛋白含量^[34]。取样液 100 μL 与 5 mL 新配制的考马斯亮蓝 G-250 染液混合,于 25 °C 反应 2 min 后,在紫外可见分光光度计(UV-1800,岛津,日本)下测定 595 nm 吸光度。蛋白浓度通过牛血清白蛋白(BSA, Sigma-Aldrich, 美国)标准曲线换算(浓度范围 0~1 000 $\mu\text{g}/\text{mL}$)。

计算公式:

$$\text{可溶性蛋白含量} (\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}) = (C \times V) / (a \times W)$$

式中, C : 提取液蛋白质含量 ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$); V : 提取液总体积 (mL); a : 测定时所吸取的体积 (mL); W : 样品重量 (g)。

1.6 丙二醛(MDA)含量的测定

参考 Wang 等的改良方法^[35]。取 1.0 g 冻存果肉,于预冷研钵中加入 5 mL 冰冷 10% (w/v) 三氯醋酸(TCA)研磨匀浆,12 000 $\times\text{g}$ 、4 °C 离心 20 min。取上清液 2 mL,与 2 mL 0.67% (w/v) 硫代巴比妥酸(TBA,溶于 10% TCA)混合,沸水浴加热 15 min,迅速冰浴冷却后再以 4 000 $\times\text{g}$ 离心 10 min 去除沉淀。测定上清液在 450、532 和

600 nm 的吸光值(UV-2600,岛津,日本),MDA 含量按以下公式计算,并以 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜重(FW)表示:

$$\text{MDA} (\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}) = 6.45 \times (A_{532} - A_{600}) - 0.56 \times A_{450}$$

式中, A_{450} 、 A_{532} 、 A_{600} 分别为对应波长下的吸光值。

1.7 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定

SOD 活性参照 Wang 等(2022)的氮蓝四唑(NBT)光化学还原法^[36]。称取 1.0 g 冻存果肉,于预冷研钵中加入 5 mL 冰冷 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.8,含 1% PVP)研磨。12 000 $\times\text{g}$ 、4 °C 离心 20 min,取上清为酶粗提液。反应体系(3 mL)包括:50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液、13 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 甲硫氨酸、75 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NBT、20 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 核黄素及 2 μL 酶液。对照为空白反应(无酶液)。在 4 000 lux 光照下反应 20 min,560 nm 测定吸光值(UV-2600,岛津,日本)。定义 1 个单位(U)为抑制 50% NBT 光化还原所需的酶量,结果以 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ FW 表示。

计算公式:

$$\text{SOD 总活性} (\text{U}\cdot\text{g}^{-1}) = (A_{\text{ck}} - A_{\text{s}}) \times V / (A_{\text{ck}} \times 0.5 \times W \times V_1)$$

式中, A_{ck} : 照光对照管的吸光度; A_{s} : 为样品管的吸光度; V : 样品总体积 (mL); W : 样品重量 (g); V_1 : 测定时样品的用量 (mL)。

1.8 过氧化氢酶(CAT)活性的测定

CAT 活性通过监测 H_2O_2 在 240 nm 的分解速率测定。称取 1.0 g 果肉,于 5 mL 冰冷的 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.0)中研磨,12 000 $\times\text{g}$ 、4 °C 离心 20 min。取 20 μL 上清液加入含 50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液和 30 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ H_2O_2 的 3 mL 反应体系,每隔 10 s 记录 240 nm 吸光度,持续 2 min。CAT 活性以 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ FW 表示,其中 1 U 定义为每分钟吸光值下降 0.01^[37]。

计算公式:

$$\text{CAT 活性} (\text{U}\cdot\text{g}^{-1}) = (\Delta OD_{240} \times V) / (\epsilon \times W \times t)$$

式中, ΔOD_{240} : 每分钟吸光度的变化值; V : 反应体系总体积 (mL); ϵ : H_2O_2 的摩尔消光系数 (0.039 4 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$); W : 样品重量 (g); t : 反应时间 (min)。

1.9 抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的测定

APX 活性通过测定 290 nm 下抗坏血酸

(AsA)氧化速率确定。称取1.0 g果肉,于5 mL冰冷的50 mmol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH 7.0,含0.5 mmol·L⁻¹ AsA和1% PVP)研磨。12 000 ×g、4 °C离心20 min。取20 μL上清液加入含50 mmol·L⁻¹磷酸缓冲液、0.5 mmol·L⁻¹ AsA、0.1 mmol·L⁻¹ EDTA和10 mmol·L⁻¹ H₂O₂的3 mL反应体系。监测2 min内290 nm吸光值下降速率,定义1 U为每分钟吸光值变化0.01,结果以U·g⁻¹ FW表示^[38]。

计算公式:

$$\text{APX活性(U} \cdot \text{g}^{-1}) = (\Delta OD_{290} \times V) / (\varepsilon \times W \times t)$$

式中,ΔOD₂₉₀:每分钟吸光度的变化值;V:反应体系总体积(mL);ε:抗坏血酸的摩尔消光系数(2.8 mmol·L⁻¹·cm⁻¹);W:样品重量(g);t:反应时间(min)。

1.10 主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)

为综合评价不同浓度GSH处理对‘王林’苹果采后贮藏期间多项生理指标的综合影响,并揭示各指标间的内在关联,本研究进行了主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)。分析所纳入的变量包括:果实硬度、乙烯释放量、可溶性固形物(TSS)含量、丙二醛(MDA)含量以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性。所有数据在分析前均进行Z-score标准化处理以消除量纲影

响。PCA分析使用R语言(R version 4.4.2)完成。

1.11 统计分析

试验数据经Microsoft Excel整理后,采用DPS 7.05软件进行单因素方差分析(ANOVA),并以Duncan多重比较检验差异显著性($P < 0.05$),利用GraphPad Prism 9.5软件完成图表绘制。

2 结果与分析

2.1 GSH处理对果实硬度的影响

为探究还原型谷胱甘肽(GSH)对采后贮藏品质的影响,本研究采用10 μL·L⁻¹、20 μL·L⁻¹和40 μL·L⁻¹浓度的还原型谷胱甘肽对‘王林’苹果果实进行处理(图1A)。结果表明,20 μL·L⁻¹ GSH处理能显著维持果实硬度,在贮藏30、60和90 d时,果实硬度较对照组分别提高了8.9%、11.5%和14.9%。10 μL·L⁻¹与40 μL·L⁻¹ GSH处理组之间无显著差异(图1B),说明20 μL·L⁻¹ GSH可有效保持果实采后贮藏期间的质地特性。

2.2 GSH处理抑制贮藏期间乙烯的生成

乙烯在调控苹果果实采后衰老过程中起关键作用^[39-41]。为探究GSH对该衰老进程的影响,我们监测了乙烯释放的动态变化。结果显示,所有处理组均呈典型的呼吸跃变模式,乙烯释放量

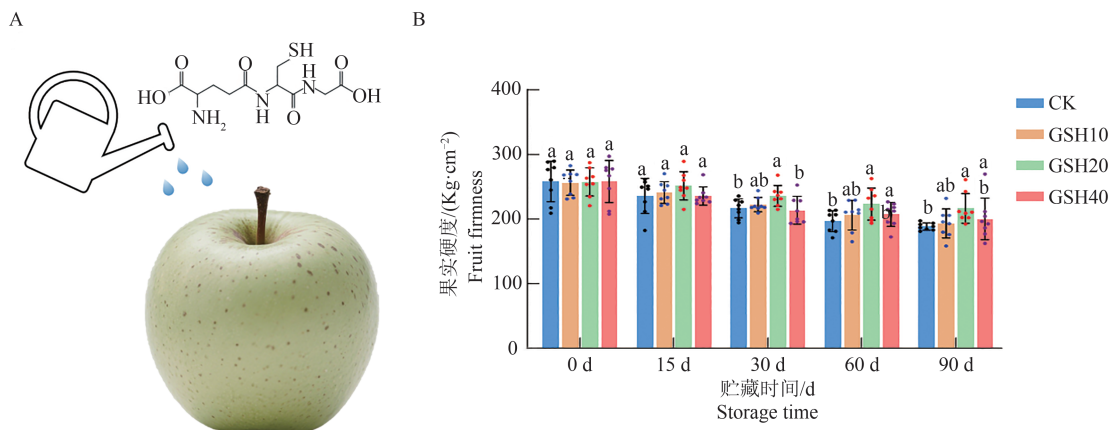


图1 (A)外源谷胱甘肽处理‘王林’苹果果实的示意图(B)不同浓度谷胱甘肽处理对贮藏期间苹果果实硬度的作用

Fig. 1 (A) Schematic diagram of ‘Orin’ apple fruits treated with exogenous GSH (B) Effects of GSH treatments at different concentrations on firmness of apple fruits during storage

注:不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). The same below.

在贮藏 30 d 达到峰值。在该阶段, 10、20 和 40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理组的乙烯释放量较对照分别降低 11.7%、25.7% 和 16%。在贮藏中后期(60~90 d), 各处理组的乙烯释放量均持续低于对照, 其中 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 组在 90 d 时降低了 53.6% (图 2)。表明 GSH 可通过抑制乙烯合成延缓果实衰老进程。

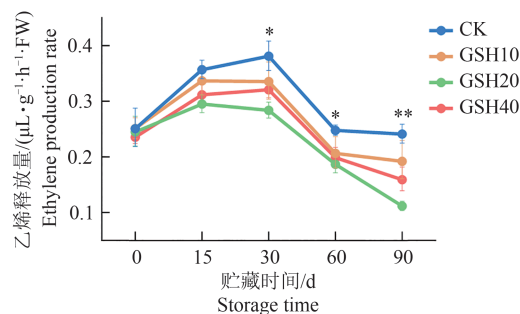


图 2 外源谷胱甘肽处理对不同贮藏期苹果果实乙烯生成量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous GSH treatment on ethylene production in apple fruits during different storage periods

2.3 GSH 处理有效保持采后果实贮藏期间的品质

为探究 GSH 对果实贮藏品质的影响, 我们测定了可溶性固形物(TSS)含量的变化。结果显示, 对照组果实的 TSS 在贮藏初期小幅上升后逐渐下降, 而 GSH 处理组的 TSS 在整个贮藏期间保持相对稳定。贮藏 90 d 时, 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理组的 TSS 含量为 16.8%, 显著高于对照组的 15.9% (图 3A)。此外, 我们检测了 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理对苹果果实可溶性蛋白含量的影响。结果表明, 虽然各贮藏阶段 GSH 处理组与对照组的可溶性蛋白含量无显著差异, 但整体上 GSH 处理组略高于对照组 (图 3B)。表明 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理有助于保持果实 TSS 稳定性, 并在一定程度上维持果实风味品质。

2.4 GSH 处理增强苹果贮藏期间的抗氧化能力

为评估 GSH 对膜脂过氧化的抑制效应, 我们测定了丙二醛(MDA)含量。结果显示, 贮藏 90 d 后, 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理组的 MDA 含量显著低于对照组 (图 4A)。同时, 自贮藏 15 d 起, 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理组的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性在各时间点均显著高于对照组

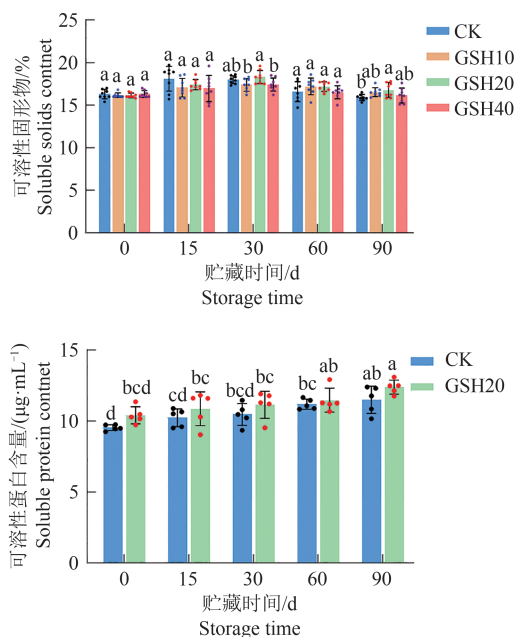


图 3 GSH 处理对苹果果实贮藏期间可溶性固形物含量(A)、可溶性蛋白含量(B)的影响

Fig. 3 Effects of GSH treatments on soluble solids content (A) and soluble protein content (B) of apple fruits during storage

(图 4B-D)。表明 GSH 能有效增强抗氧化酶活性, 提升活性氧(ROS)清除能力, 从而减轻苹果贮藏过程中的氧化损伤。

2.5 主成分分析综合评价 GSH 处理效果

为从整体上揭示 GSH 处理对苹果果实采后生理代谢的综合调控效应, 以及各关键品质和生理指标之间的相互关系, 我们对所有处理组在整个贮藏期的数据进行了主成分分析(PCA)。PCA 结果显示, 前两个主成分(Dim1 和 Dim2)共同解释了数据总变异的 84.9% (图 5)。其中, Dim1 贡献率为 60%, Dim2 贡献率为 24.9%。不同浓度 GSH 处理组的样本点在 PCA 得分图上呈现明显的分离趋势。特别是 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理组, 其样本点主要集中在图的右上象限, 与对照组(CK)、低浓度处理组(10 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH)和高浓度处理组(40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH)实现了有效区分, 这表明 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理对果实生理状态产生了显著影响。

综上所述, 20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH 处理能有效地影响苹果果实的采后代谢网络, 通过协同抑制乙烯生成和增强抗氧化防御系统, 从而延缓果实衰老进程。

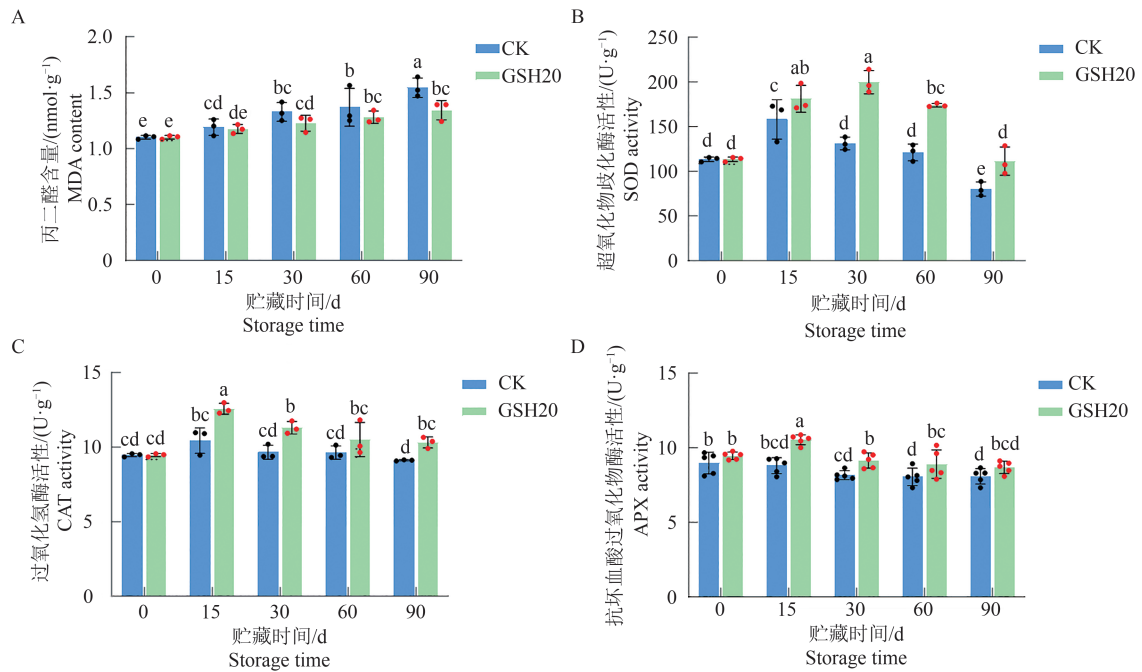


图 4 20 $\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH 处理对苹果果实贮藏期间(A)MDA 含量,(B)SOD 活性,(C)CAT 活性和(D)APX 活性的影响
Fig. 4 Effects of 20 $\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ GSH treatment on (A) MDA content, (B) SOD activity, (C) CAT activity, and (D) APX activity in apple fruits during storage

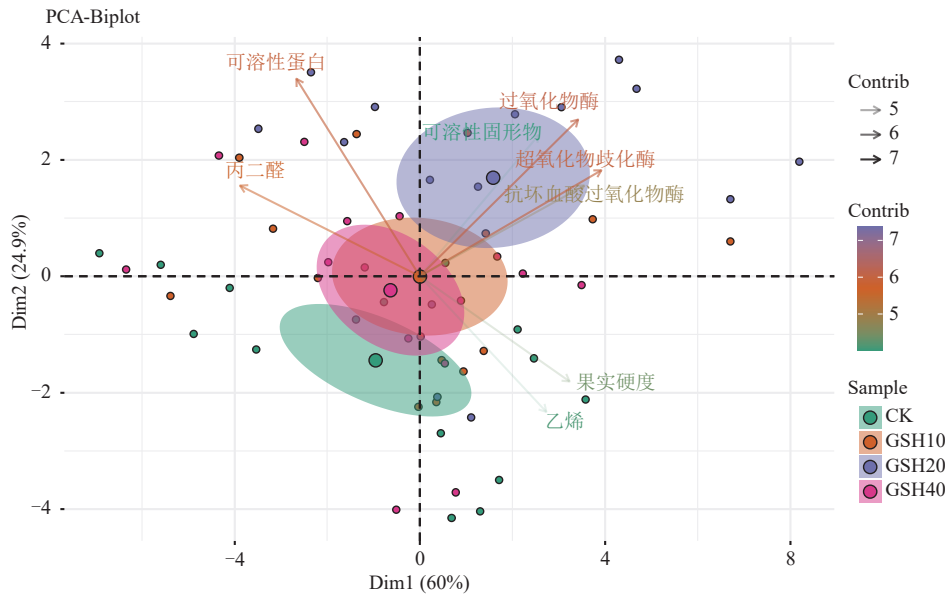


图 5 外源 GSH 处理后,苹果果实品质特性与抗氧化能力相关的主成分分析(PCA)
Fig. 5 Principal component analysis (PCA) of apple fruit quality attributes and antioxidant capacity after exogenous GSH treatment

3 讨论

还原型谷胱甘肽(GSH)是一种由谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸组成的三肽,其分子结构中的巯基(-SH)赋予其强大的抗氧化特性^[42]。这一独

特性使 GSH 能够作为关键的细胞内氧化还原缓冲剂,有效清除自由基并保护生物膜完整性^[24,43]。作为一种天然生物活性分子,GSH 在果实保鲜方面具有显著优势。它通过抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环等复杂代谢途径,协调

调控果实的抗氧化防御系统和衰老进程,表现出高度特异性和效率^[28,43,44]。此外,GSH的保鲜效果已在草莓^[45,46]和葡萄^[47,48]等多种水果中得到证实,表明其在采后管理中的广泛适用性。

本研究的结果表明,GSH处理对‘王林’(Orin)苹果的采后衰老产生了尤为显著的调控效果。这种突出的效果可能与‘王林’品种自身采后生理代谢旺盛的特性密切相关。与‘瑞雪’(RX)、“瑞香红”(RXH)等耐贮性强的品种相比,‘王林’苹果在贮藏期间表现出最高的乙烯释放峰值和呼吸强度,同时其果实硬度下降最快,且细胞壁降解酶活性及相关基因表达水平也显著更高^[49]。这些数据明确表明,‘王林’苹果属于采后衰老进程启动更快、更剧烈的类型。因此,外源GSH的介入,恰好靶向了其衰老过程中的关键驱动因子——乙烯。鉴于乙烯在苹果果实软化中的核心调控作用^[31],通过GSH抑制其旺盛的乙烯合成系统,能够直接且有效地“刹车”其快速的衰老轨迹。本研究观察到GSH处理后乙烯释放量被抑制超过50%,正是这一“靶向干预”效果的体现。本研究为GSH在苹果保鲜中的作用提供了新见解。20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH处理显著增强了果实硬度,在贮藏90 d时较对照组提高14.9%(图1)。这一发现与猕猴桃研究结果相呼应,证实了GSH在维持细胞壁完整性方面的保守功能^[50]。在乙烯调控方面,20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH处理使乙烯释放峰值降低25.7%,并在90 d时达到53.6%的抑制率(图2),其通过抑制ACC氧化酶活性的作用机制与芒果中的研究一致^[28]。此外,GSH处理导致丙二醛(MDA)含量显著降低,同时超氧化物歧化酶(SOD,+35.6%)、过氧化氢酶(CAT,+42.1%)和抗坏血酸过氧化物酶(APX,+50.6%)活性在90 d时显著上升(图4),表明其通过激活抗氧化酶系统来减轻活性氧(ROS)诱导的细胞损伤。GSH处理组可溶性固形物(TSS)的稳定性(图3)进一步证明了GSH在维持采后果实品质方面的多维度调控能力,强化了其作用机制在不同水果品种中的保守性。

进一步的机制分析揭示了乙烯与抗氧化系统之间的复杂互作关系。乙烯作为果实成熟的关键调控因子,其升高会加速细胞衰老^[51-53];而GSH通过抑制乙烯生成有效延缓了苹果衰老进程。另一方面,氧化胁迫也是果实衰老的重要原

因,表现为MDA水平升高和膜脂过氧化加剧。GSH通过激活抗氧化酶体系有效抵消了这一过程。主成分分析(PCA)结果显示,乙烯释放量与MDA含量呈显著负相关,而TSS与SOD、CAT、APX活性呈显著正相关,尤其在20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH处理下表现最为明显(图5)。这些结果提示,乙烯与抗氧化系统之间可能存在一种互作关系:乙烯可能通过下调抗氧化酶基因表达而削弱果实抗氧化能力,而GSH则通过抑制乙烯生成间接增强抗氧化防御体系^[53]。这种“乙烯抑制—抗氧化增强”的双重协同调控模式,为同时延缓果实成熟与提升抗氧化能力提供了新思路,从而实现延长贮藏期、保持果实品质的目标。

4 结论

本研究系统评估了外源还原型谷胱甘肽(GSH)处理对‘王林’苹果采后贮藏性能的影响。结果表明,在所测试的10、20和40 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度中,20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH的保鲜效果最为显著。具体表现为:贮藏90 d后果实硬度比对照高出14.9%;乙烯释放在呼吸高峰期下降25.7%,90 d时下降53.6%,显著延缓了果实衰老进程。同时,20 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ GSH能够维持较稳定的可溶性固形物水平,轻微提高可溶性蛋白含量,并通过降低丙二醛(MDA)积累、增强超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,显著提升抗氧化能力。综合来看,外源GSH可通过抑制乙烯合成、增强抗氧化防御和维持细胞壁完整性等多种机制延缓苹果采后衰老。本研究为GSH在苹果采后保鲜中的应用提供了理论依据和实践指导,显示其作为一种高效的保鲜策略具有良好的应用前景。鉴于GSH是一种天然存在于生物体中的三肽,且已被广泛应用于食品和医药领域^[54,55],该处理在采后保鲜中的安全性值得期待。

参考文献

- [1] Kellerhals M Introduction to Apple (*Malus × domestica*) [M]//FOLTA K M, GARDINER S E. Genetics and Genomics of Rosaceae. New York: Springer, 2009: 73-84.
- [2] 陈学森,王楠,张宗营,等.富营养强风味轻简化宜机化苹果育种研究进展[J].园艺学报,2025,52(06): 1661-1676.

- [3] Spengler R N. Origins of the apple: The role of megafaunal mutualism in the domestication of *Malus* and rosaceous trees[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 617.
- [4] Josimuddin S K, Kumar M, Rastogi H. A review on nutritional and medicinal value of *malus domestica* with various activity[J]. *International Journal of Health Sciences*, 2022, 6: 7251-7265.
- [5] Alonso-Salinas R, López-Miranda S, Pérez-López A J, et al. Strategies to delay ethylene-mediated ripening in climacteric fruits: Implications for shelf life extension and postharvest quality[J]. *Horticulturae*, 2024, 10(8): 840.
- [6] Zhang J H, Cheng D, Wang B B, et al. Ethylene control technologies in extending postharvest shelf life of climacteric fruit[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2017, 65(34): 7308-7319.
- [7] Argenta L C, de Freitas S T, Mattheis J P, et al. Characterization and quantification of postharvest losses of apple fruit stored under commercial conditions[J]. *HortScience*, 2021, 56(5): 1-9.
- [8] Shu C, Liu B D, Zhao H D, et al. Effect of near-freezing temperature storage on the quality and organic acid metabolism of apple fruit[J]. *Agriculture*, 2024, 14(7): 1057.
- [9] Bodbodak S, Moshfeghifar M. 2-Advances in controlled atmosphere storage of fruits and vegetables. In *Eco-Friendly Technology for Postharvest Produce Quality*[M]//Siddiqui, M. W. Academic Press, 2016: 39-76.
- [10] Cukrov D, Brizzolara S, Tonutti P. Chapter 20-physiological and biochemical effects of controlled and modified atmospheres. In *postharvest physiology and biochemistry of fruits and vegetables*[M]// *Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetables*. Cambridge: Woodhead Publishing, 2019: 425-441.
- [11] 程傲峰, 肖明君, 张 耸, 等. 苹果采后气调贮藏保鲜新技术研究进展[J]. *食品与发酵工业*, 2025, 51(01): 1-12.
- [12] Valero D, Guillén F, Valverde J M, et al. 5-Recent developments of 1-methylcyclopropene (1-MCP) treatments on fruit quality attributes[M]//Amsterdam: Siddiqui MW *Eco-Friendly Technology for Postharvest Produce Quality*. Cambridge: Academic Press, 2016: 185-201.
- [13] Xu F X, Liu S Y, Feng X Q. Effect of 1-octylcyclopropene on physiological responses and expression of ethylene receptors gene in harvested tomato fruit[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016, 117: 30-37.
- [14] Xu F X, Xu Q F, Wang Y H. Effect of 1-pentylcyclopropene on physiological responses and gene expression of ethylene receptors in post-harvest bananas[J]. *Food Biotechnology*, 2014, 28(2): 162-182.
- [15] Tian M S, Prakash S, Elgar H J, et al. Responses of strawberry fruit to 1-Methylcyclopropene (1-MCP) and ethylene[J]. *Plant Growth Regulation*, 2000, 32(1): 83-90.
- [16] Zhang J, Ma Y C, Dong C, et al. Meta-analysis of the effects of 1-methylcyclopropene (1-MCP) treatment on climacteric fruit ripening[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7: 208.
- [17] Huang X Q, Ren J, Li P H, et al. Potential of microbial endophytes to enhance the resistance to postharvest diseases of fruit and vegetables[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(5): 1744-1757.
- [18] Muthuvelu K S, Ethiraj B, Pramnik S, et al. Biopreservative technologies of food: an alternative to chemical preservation and recent developments[J]. *Food Science and Biotechnology*, 2023, 32(10): 1337-1350.
- [19] Ding X Y, Zheng Y J, Jia R J, et al. Comparison of fruit texture and storage quality of four apple varieties[J]. *Foods*, 2024, 13(10): 1563.
- [20] Brizzolara S, Manganaris G A, Fotopoulos V, et al. Primary metabolism in fresh fruits during storage[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 80.
- [21] Gong D, Bi Y, Jiang H, et al. A comparison of postharvest physiology, quality and volatile compounds of ‘Fuji’ and ‘Delicious’ apples inoculated with *Penicillium expansum*[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2019, 150: 95-104.
- [22] Meister A, Anderson M E. Glutathione[J]. *Annual Review of Biochemistry*, 1983, 52(1): 711-760.
- [23] Li Y, Wei G Y, Chen J. Glutathione: a review on biotechnological production[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2004, 66(3): 233-242.
- [24] Aquilano K, Baldelli S, Ciriolo M R. Glutathione: new roles in redox signaling for an old antioxidant [J]. *Frontiers in Pharmacology*, 2014, 5: 196.
- [25] Filomeni G, Aquilano K, Civitareale P, et al.

- Activation of c-Jun-N-terminal kinase is required for apoptosis triggered by glutathione disulfide in neuroblastoma cells[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2005, 39(3): 345-354.
- [26] Rauhala P, Andoh T, Chiueh C C. Neuroprotective properties of nitric oxide and S-nitrosoglutathione[J]. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 2005, 207(2): 91-95.
- [27] Jozefczak M, Remans T, Vangronsveld J, et al. Glutathione is a key player in metal-induced oxidative stress defenses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(3): 3145-3175.
- [28] Zhou Y, Liu J M, Zhuo Q Y, et al. Exogenous glutathione maintains the postharvest quality of mango fruit by modulating the ascorbate-glutathione cycle[J]. *PeerJ*, 2023, 11: e15902.
- [29] Yao M M, Ge W Y, Zhou Q, et al. Exogenous glutathione alleviates chilling injury in postharvest bell pepper by modulating the ascorbate-glutathione (AsA-GSH) cycle[J]. *Food Chemistry*, 2021, 352: 129458.
- [30] Zhou Y, Liu J M, Zhuo Q Y, et al. Exogenous glutathione maintains the postharvest quality of mango fruit by modulating the ascorbate-glutathione cycle [J]. *PeerJ*, 2023, 11: e15902.
- [31] Zhao Y W, Zhao T T, Sun Q, et al. Enrichment of two important metabolites d-galacturonic acid and d-glucuronic acid inhibits MdHb1-mediated fruit softening in apple[J]. *Nature Plants*, 2025, 11(6): 891-908.
- [32] Wang J H, Gu K D, Zhang Q Y, et al. Ethylene inhibits malate accumulation in apple by transcriptional repression of aluminum-activated malate transporter 9 via the WRKY31-ERF72 network[J]. *New Phytologist*, 2023, 239(3): 1014-1034.
- [33] Zhang J C, Du M H, Liu G Z, et al. Lignin sulfonate-chelated calcium improves tomato plant development and fruit quality by promoting Ca^{2+} uptake and transport[J]. *Horticulturae*, 2024, 10(12): 1328.
- [34] Wang X N, Zhang J C, Wang X F, et al. The growth-promoting mechanism of *Brevibacillus laterosporus* AMCC100017 on apple rootstock *Malus robusta*[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2022, 8(1): 22-34.
- [35] Wang W Y, Yu J Q, Du M C, et al. Basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factor MdbHLH3 negatively affects the storage performance of postharvest apple fruit[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2022, 8(6): 700-712.
- [36] Wei M M, Sun Q, Wang A R, et al. Octacosanol preserves postharvest apple quality by delaying senescence through coordinated regulation of cuticular wax biosynthesis and antioxidant defense mechanisms [J]. *Food Quality and Safety*, 2025, 9: fyaf015.
- [37] Hu L Y, Hu S L, Wu J, et al. Hydrogen sulfide prolongs postharvest shelf life of strawberry and plays an antioxidative role in fruits[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2012, 60(35): 8684-8693.
- [38] Tucker B M. Editorial[J]. *Journal of Teaching and Learning for Graduate Employability*, 2012, 3(1): 1-2.
- [39] Tokala V Y, Singh Z, Kyaw P N. Postharvest fruit quality of apple influenced by ethylene antagonist fumigation and ozonized cold storage[J]. *Food Chemistry*, 2021, 341: 128293.
- [40] Li F J, Min D D, Song B C, et al. Ethylene effects on apple fruit cuticular wax composition and content during cold storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2017, 134: 98-105.
- [41] Narayanankutty A, Job J T, Narayanankutty V. Glutathione, an antioxidant tripeptide: dual roles in carcinogenesis and chemoprevention[J]. *Current Protein and Peptide Science*, 2019, 20(9): 907-917.
- [42] Georgiou-Siafis S K, Tsiftoglou A S. The key role of GSH in keeping the redox balance in mammalian cells: Mechanisms and significance of GSH in detoxification via formation of conjugates[J]. *Antioxidants*, 2023, 12(11): 1953.
- [43] Jin Y H, Tao D L, Hao Z Q, et al. Environmental stresses and redox status of ascorbate[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(7): 795-801.
- [44] Pan Y G, Jiang Y, Huang Q, et al. Abnormal chilling injury of postharvest papaya is associated with the antioxidant response[J]. *Journal of Food Biochemistry*, 2022, 46(10): e14272.
- [45] Manda-Hakki K, Hassanpour H. Effect of L-glutathione treatment on biochemical properties, antioxidant capacity and antioxidant enzymes activity in strawberry fruits during storage[J]. *Heliyon*, 2024, 10(18): e38046.
- [46] Ge C, Luo Y, Mo F, et al. Effects of glutathione on the ripening quality of strawberry fruits[J]. *AIP Conference Proceedings*, 2019, 2079(1): 020013.
- [47] Pons A, Lavigne V, Darriet P, et al. Glutathione

- preservation during winemaking with *Vitis vinifera* white varieties: Example of Sauvignon blanc grapes [J]. *American Journal of Enology and Viticulture*, 2015, 66(2): 187-194.
- [48] Giménez P, Just-Borras A, Pons P, et al. Biotechnological tools for reducing the use of sulfur dioxide in white grape must and preventing enzymatic browning: glutathione; inactivated dry yeasts rich in glutathione; and bioprotection with *Metschnikowia pulcherrima*[J]. *European Food Research and Technology*, 2023, 249(6): 1491-1501.
- [49] Ding X, Zheng Y, Jia R, et al. Comparison of fruit texture and storage quality of four apple varieties[J]. *Foods*, 2024, 13(10): 1563.
- [50] Xia Yu, Wu Dingtao, Ali M, et al. Innovative postharvest strategies for maintaining the quality of kiwifruit during storage: An updated review[J]. *Food Frontiers*, 2024, 5(4): 1933-1950.
- [51] Forlani S, Masiero S, Mizzotti C. Fruit ripening: the role of hormones, cell wall modifications, and their relationship with pathogens[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(11): 2993-3006.
- [52] 王志华, 贾朝爽, 谭焕光, 等. 采收期结合 1-MCP 对苹果采后生理和贮藏品质的影响[J]. *农业工程学报*, 2022, 38(05): 284-292.
- [53] Zhu Z, Chen Y L, Shi G Q, et al. Selenium delays tomato fruit ripening by inhibiting ethylene biosynthesis and enhancing the antioxidant defense system[J]. *Food Chemistry*, 2017, 219: 179-184.
- [54] Joint FAO/WHO Expert Committee on Food Additives (JECFA). Specifications for Flavourings-Glutathione[M]// Combined Compendium of Food Additive Specifications. FAO JECFA Monographs 14. Rome: FAO, 2013.
- [55] 杜明, 赵谋明. 谷胱甘肽在食品体系中的多功能角色及其应用[J]. *食品科学*, 2010, 31(17): 428-433.