

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОЗРЕВАНИЯ
И ПРОДЛЕНИЯ СРОКА ХРАНЕНИЯ СОЧНЫХ ПЛОДОВ

О.Ф. ПАНФИЛОВА, Н.В. ПИЛЬЩИКОВА

(Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева)

В статье обсуждаются физиологические аспекты созревания сочных плодов в связи с проблемой продления срока хранения садоводческой продукции. Используются достижения молекулярной биологии в области генетической регуляции процессов формирования качества урожая. Особое внимание обращено на гормональную регуляцию накопления питательных и биологически активных веществ в плодах. Показана роль рецепторных белков ARF/IAA и DELLA во взаимодействии сигнальных путей ауксина и ГК во время роста плодов томата, земляники и винограда. Отмечено участие белков DELLA в интеграции функционирования других фитогормонов: цитокинина, этилена, абсцизовой кислоты, brassinosterоидов и жасмоновой кислоты. Приведены свидетельства взаимодействия цитокинина с ауксином и ГК в регуляции раннего развития и размера плодов. Рассмотрено сочетание факторов транскрипции и эпигенетических модификаций при формировании и старении плодов. Показано включение механизмов старения и утраты лежкости плодов в отсутствие внешних признаков. Рассмотрены особенности созревания климактерических и неклимактерических плодов. Одним из ключевых регуляторов процесса созревания как климактерических, так и неклимактерических плодов является MADS-доменный транскрипционный фактор RIPENING INHIBITOR (RIN). Регулировка созревания неклимактерических плодов представлена на примере винограда и земляники. Особое внимание уделено ростовым процессам, водному обмену, фотосинтезу, первичному и вторичному метаболизму формирующихся и созревающих плодов. Рассмотрены вопросы формирования покровов и клеточных стенок как структурной основы физических свойств продукции. Приведены перспективные способы применения регуляторов процессов жизнедеятельности в послеуборочный период для замедления старения плодов. Углубление знаний генетических, гормональных и метаболических сетей открывает широкие перспективы для улучшения и сохранения качества сочной продукции садоводства.

Ключевые слова: генетическая регуляция, гормональная регуляция, первичный метаболизм, вторичный метаболизм, формирование сочных плодов, созревание, старение.

Введение

Послеуборочные потери продукции садоводства являются серьезной проблемой, стоящей перед человечеством. В соответствии с ростом населения в ближайшие 50 лет производство продуктов питания должно удвоиться. При этом в центре внимания глобальной продовольственной безопасности обычно находятся зерновые культуры. Тем не менее особое место в растениеводческой продукции занимают скоропортящиеся плоды. Фрукты и овощи обеспечивают человека не только питательными, но и биологически активными веществами (витаминами, антиоксидантами),

а также обогащают жизнь множеством положительных эмоций, столь необходимых для здоровья и комфортной жизни. Однако примерно 1/3 этой продукции никогда не потребляется по причине потерь и отходов. Как указывают многие авторы, эти цифры могут достигать 75%, и только с недавнего времени необходимости сокращения послеуборочных потерь садовых культур стали уделять должное внимание [30].

Причины послеуборочных потерь и отходов сложны и весьма разнообразны. Прежде всего сочные плоды содержат много воды и часто являются метаболически активными. После сбора урожая продолжается клеточное дыхание, связанное с использованием углеводов, происходит испарение воды, у климактерических плодов – выделение этилена. Во время транспортировки и хранения необходимо управление этими биологическими процессами, которые могут различаться в видовом и сортовом разрезах.

Качество продукции определяется большим количеством как внутренних, так внешних условий. В первую очередь, имеют значение наследственные признаки сорта. Большое влияние оказывает технология возделывания, в том числе такие агротехнические приемы, как внесение удобрений и орошение, а также стадия развития плодов во время уборки. Сбор плодов до полной зрелости обычно увеличивает срок их хранения, но ухудшает качество во время созревания в отсутствие контакта с материнским растением. Плоды, собранные в зрелом виде, имеют ограниченный срок хранения. Существенное влияние оказывают также климатические факторы, поражение патогенами, механические повреждения при уборке. Все это делает садоводческую продукцию скоропортящейся, что становится проблемой, с учетом того, какое расстояние плоды и декоративные растения могут преодолевать в глобальной цепочке поставок.

Настоящий обзор современной литературы посвящен формированию качества урожая сочной сельскохозяйственной продукции и условиям его сохранения в цепочке поставки потребителю.

Генетическая регуляция развития плодов. Плоды покрытосеменных растений предназначены для защиты развивающихся семян и их распространения. Развитие сочного плода включает в себя рост путем деления и растяжения клеток, созревание до стадии биологической зрелости и старения. При этом для повышения лежкости и транспортабельности плодов очень важно замедлить процессы их старения. Прохождение этапов онтогенеза органов растения содержится в последовательных блоках программы развития.

Перспективной моделью изучения процессов старения органов растения являются лепестки цветков, так как время их жизни строго детерминировано. Показано, что некоторые физиологические индикаторы запрограммированной смерти клеток проявляются уже на ранних стадиях развития цветка. Они включают в себя возрастание экспрессии генов цистеиновых протеаз, снижение липоксигеназной активности и накопление фенольных соединений [6, 7]. Изучение роли активных форм кислорода и редокс-сигнализации в этой связи будет способствовать разработке способов управления этими процессами для продления жизни продукции садоводства.

Сочные плоды различаются по характеру изменения интенсивности дыхания и образованию этилена в процессе развития. Их подразделяют на климактерические и неклимактерические. У климактерических плодов интенсивность дыхания на протяжении роста постепенно снижается. При достижении конечных линейных размеров наблюдается вспышка дыхания – временный климактерический подъем, который по мере старения плода затухает. Климактерическому подъему дыхания сопутствует возрастание синтеза этилена. При этом скачок синтеза этилена необходим для активации многих генов созревания плодов. Блокировка синтеза этилена приводит к торможению созревания [9]. К типичным климактерическим плодам относятся томаты, яблоки, бананы. У

неклимактерических плодов не наблюдается подъема интенсивности дыхания и содержания этилена при созревании. Такие плоды имеют виноград, цитрусовые, земляника.

К типичным климактерическим плодам относятся томаты, яблоки, бананы. У неклимактерических плодов не наблюдается подъем интенсивности дыхания и содержания этилена при созревании. Такие плоды имеют виноград, цитрусовые, земляника. Генетическая регуляция развития плодов начинается в цветочной меристеме (FM), где определяются архитектура и организация этой ткани, и продолжается до более поздних стадий развития плода. На примере томатов показано, что на начальном этапе развития плода активность и размер цветочной меристемы петля обратной связи CLAVATA-WUSCHEL (CLV-WUS) контролирует активность меристемы и регулирует размер FM, который в свою очередь определяет окончательное число плодолистиков в цветках и, следовательно, семенных локул в плодах.

Изменение морфологии плодов томатов зависит не только от генов, связанных с сигнальным путем CLV-WUS, но также от OVATE и SUN, которые оказывают большое влияние на форму плодов. Было обнаружено, что среди регуляторов массы плода регулятор количества клеток (CNR) лежит в основе локуса количественного признака (QTL) fw2.2, действуя на ранних стадиях развития гинецея для увеличения размера завязи и увеличивая ткани плода плаценты и колумеллы. Растяжение клеток околоплодника является ответственным за резкое увеличение размера плода от гинецея 1–2 мм до плода томата размером 5–10 см. Ген *CELL SIZE REGULATOR (CSR)* контролирует размер клеток перикарпия и лежит в основе QTL fw11.3. Экспрессия *CSR* начинается примерно через 5 дней после опыления и снижается в начале созревания. Наряду с увеличением размера клеток исследования коэкспрессии предполагают, что *CSR* также участвует в гистогенезе проводящей системы плода [26].

Одним из ключевых регуляторов процесса созревания как климактерических, так и неклимактерических плодов является MADS-доменный транскрипционный фактор RIPENING INHIBITOR (RIN). Функциональные гены-мишени RIN включают регуляторные гены, большое количество структурных генов, контролирующих биосинтез этилена и его рецепторов, метаболизм сахаров, антоцианов, флавоноидов и каротиноидов, модификацию клеточной стенки. В обзоре М.А. Слугиной [3] рассмотрены особенности транскрипционного фактора RIN и его гомологов MADS-белков подсемейства SEPAL-LATA (SEP) у различных видов двудольных и однодольных растений. Показана их роль в эпигенетических модификациях ДНК и гистонов при участии микро РНК и днкРНК.

В качестве моделей регуляции формирования плодов обычно используются томаты, виноград, земляника садовая. Семена томата и винограда погружены в желеобразную ткань и эндокарпий соответственно. Плоды земляники состоят из сухих нескрывающихся плодов – семян и основной съедобной части разросшегося цветоложа. Несмотря на то, что плод формируется разными тканями, ключевые механизмы регуляции этого процесса являются сходными. Формирование ягод начинается при цветении, когда цветки приобретают способность к опылению. Оплодотворение активирует деление и рост клеток завязи. У винограда пик активности клеточного деления приходится на первую неделю после опыления. После этого интенсивное клеточное деление ограничивается только периферическими клетками. У томата деление клеток происходит в течение первых двух недель, у яблоки (*Malus domestica*) – четырех недель [14]. Вакуолизация и растяжение клеток обеспечивают быстрое увеличение размеров плода. Развитие плодов может происходить и без оплодотворения и эмбриогенеза. Это явление, известное как партенокарпия, привлекает внимание исследователей и практиков ввиду ценности бессемянных плодов для потребителей.

Гормональная регуляция развития плодов. Формированию и росту сочных плодов способствует выработка формирующимися семенами фитогормонов – ауксина (ИУК)

и гиббереллинов (ГК). В настоящее время успехи молекулярной биологии позволяют рассматривать пути гормональной регуляции инициации и роста плодов. Детальный анализ секвенирования РНК в динамике от цветения до завязывания плодов винограда показал, что самый высокий процент индуцированных/подавленных в категории связанных с гормонами генов приходится на гены, связанные с ауксином. Применение ингибитора действия ауксина IAA-Тгр подтвердило участие ауксина в регуляции деления и растяжения клеток на ранних стадиях формирования ягод винограда [14].

ИУК и ГК воспринимаются рецепторными белками для регуляции нижестоящих путей метаболизма. Регуляция экспрессии генов ауксином напрямую контролируется белками факторов транскрипции ARF (auxin response factor). Белки ARF образуют большие семейства и действуют как активаторы или репрессоры транскрипции своих генов-мишеней. У рецессивного мутанта *arf8* арабидопсиса рост плодов не зависит от сигнала оплодотворения. Передача сигналов ГК отрицательно регулируется белками-репрессорами DELLA, которые обеспечивают тонкую настройку роста плодов. На различную роль этих гормонов в формировании плодов указывает и тот факт, что развитие железистой ткани почти отсутствовало в партенокарпических плодах томата, индуцированных ГК, тогда как ИУК способствовала формированию псевдоэмбрионов и увеличивала количество сосудистых пучков в партенокарпических плодах. В обзоре He H. и Yamamuro Ch. [15] приводятся молекулярные и генетические доказательства того, что белки ARF/IAA и DELLA взаимодействуют и регулируют сигнальные пути ИУК и ГК во время роста плодов томата, земляники и винограда. Кроме того, белки DELLA являются важными интеграторами функционирования других фитогормонов: цитокинина, этилена, абсцизовой кислоты, брассиностероидов и жасмоновой кислоты.

Сообщалось о двух пиках накопления цитокинина (ЦК) в завязях при цветении и через 5 дней после цветения томата, что позволяет предположить участие ЦК в завязывании и раннем развитии плодов. В трансгенных плодах с дефицитом ЦК наблюдалось уменьшение толщины околоплодника за счет уменьшения клеточных слоев, числа и размера клеток. Влияние ЦК на деление клеток в тканях перикарпа опосредовано функционированием циклинов и циклинзависимых протеинкиназ. Получены свидетельства взаимодействия ЦК с ауксином и ГК в регулировке толщины околоплодника и размера плода томата [13].

Установлено, что созревание плодов томата начинается со зрелой зеленой стадии во внутренней ткани. Экспрессия RIN и других генов факторов транскрипции (TF) усиливается эпигенетически за счет деметилирования ДНК и удаления метилирования гистона H3K27me3. Затем RIN вместе с другими TF индуцирует биосинтез этилена, чтобы регулировать основные процессы созревания. TF также стимулируются сигналами этилена, создавая цепь регуляции с положительной обратной связью.

Анализ пространственно-временного транскриптома с высоким разрешением показал, что градиенты экспрессии генов в разных тканях моделируют признаки, связанные с созреванием плодов. Иницирующие сигналы созревания пока остаются неизвестными. Коммуникации между клетками в развивающихся тканях обычно опосредуются рецептороподобными киназами (RLK) или рецептороподобными белками (RLP) плазматической мембраны. Воспринимая внеклеточные сигнальные молекулы, эти рецепторы передают сигналы в цитоплазму для регуляции клеточной активности. RLK и RLP широко изучаются в отношении иммунитета, полового размножения и развития семян. Высказана вероятность того, что пептиды из зрелых семян запускают инициацию созревания плодов посредством RLK и последующей передачи сигнала [23].

Продемонстрирована регуляторная роль факторов ответа на этилен ERF D7 (SIERF.D7) в созревании плодов томата. Экспрессия *SLERF.D7* положительно

реагировала на экзогенные обработки этиленом и ауксином. Сверхэкспрессия *SLERF.D7* способствовала созреванию, а ее подавление имело противоположный эффект. *SLERF.D7* позитивно регулирует количество *SlARF2A/B* для объединения сигнальных путей ауксина и этилена для контроля созревания плодов томата [12].

С использованием сравнительной транскриптомики исследовались процессы, которые коррелируют с закладкой и развитием мясистых плодов двух видов розоцветных, яблони (*Malus domestica*) и персика (*Prunus persica*) [21]. Изучение экспрессии генов пути ауксина и гиббереллина выявило их биосинтез в плодообразующих тканях в дополнение к семенам и их индукцию при опылении. Бокс-гены *MADS* типа II *PI*, *TM6* и *FBP9* идентифицированы, соответственно, как потенциальные негативные и позитивные регуляторы образования плодов. Предложена модель пошаговой спецификации и индукции развития сочных плодов. На этапе 1 гены класса *ABC* (*API*, *AP2*), *B* (*PI*, *AP3*) и *C* (*TAG* и *TAGL1*) определяют идентичность органов цветка. На этапе 2 во время цветения определенные органы цветка становятся компетентными, экспрессируя *FBP9*. Тычинки и лепестки являются недееспособными по причине отсутствия фотосинтеза. На этапе 3 при опылении/оплодотворении экспрессия *PI/TM6* выключается/понижается в определенных органах цветка, дополнительно придавая плодообразующую способность конкретным органам цветка. При этом индуцируется синтез ауксина (ИУК) и гиббереллина (ГА). На этапе 4 компетентные цветочные органы реагируют на ИУК/ГА и приступают к увеличению размера плодов.

Установлено, что в отличие от земляники, у которой семена являются местом индуцированного оплодотворением синтеза фитогормонов, у персика и яблони значительные изменения экспрессии генов вызывает опыление.

В качестве модели изучения неклиматических плодов используются земляника садовая (*Fragaria × ananassa*, октоплоидный вид) и диплоидная земляника лесная (*Fragaria vesca*). Плод земляники представляет собой псевдокарпий, состоящий из цветоложа и множества семян, встроенных в эпидермис первого. Развитие цветоложа зависит от ауксина, вырабатываемого семенами, а созревание – от абсцизовой кислоты (АБК), синтезируемыми в основном в клетках цветоложа. Решающее значение для процесса созревания плодов земляники имеет соотношение ИУК/АБК. Увеличение содержания АБК начинается на стадии белого цветоложа и резко увеличивается до стадии полностью красного.

В дополнение к изменениям эндогенной АБК во время развития плодов доказательства ее важности во влиянии на признаки созревания плодов земляники также получены в результате применения экзогенной АБК и ингибиторов ее биосинтеза. Убедительно показана роль ГК в регуляции развития плодов *F. Vesca* на ранней стадии. Существует несколько возможных взаимодействий ГК и АБК на генном уровне, однако участие ГК в созревании остается неясным и требует дальнейшего изучения. Также дискуссионным остается вопрос участия этилена в созревании плодов земляники. Авторы склонны считать, что у неклиматических плодов взаимодействие этилена и АБК имеет значение только в послеуборочном созревании и старении. Помимо фитогормонов, на накопление АБК могут оказывать влияние другие эндогенные вещества – такие, как сахара, полиамины. Существует и ярко выраженная экологическая регуляция содержания АБК, который считают гормоном стресса. Засуха, солевой стресс, повышенная температура способствуют более быстрому созреванию плодов, положительно регулируя биосинтез АБК или ее сигнальные пути. Особенно серьезная проблема заключается в послеуборочном повышении содержания АБК в результате дегидратационного стресса плодов, приводящего к перезреванию, потере качества и порче.

Установлено, что ключевыми компонентами механизма созревания плодов, опосредованного АБК, являются транскрипционные факторы *MADS*-box и *NAC*,

аналогичные тем, которые действуют в климактерических плодах [20]. Несмотря на сложность работы с аллополиплоидной формой и разнообразие генотипов культурных сортов земляники, она остается перспективной платформой исследования механизмов регуляции созревания неклимактерических плодов. Тем не менее нужно учитывать, что существенное отличие земляники от других неклимактерических плодов заключается в том, что сочная часть плода представлена цветоложем, на котором располагаются сухие плоды-семянки. Проведенное исследование экзогенного введения АБК и удаления семянок показало автокаталитический механизм биосинтеза АБК и его синергическое взаимодействие с ауксином для регулирования созревания. При этом биосинтез АБК является самоиндуцированным в семянках, а не в цветоложе. Было обнаружено, что АБК регулирует как биосинтез, так и транспорт ИУК, тем самым моделируя содержание ИУК во время как раннего роста, так и созревания [22].

Водообмен и рост плодов. Рост плодов обусловлен сложным взаимодействием биохимических и биофизических процессов, приводящих к накоплению сухой массы или новообразованию веществ и накоплению воды. В статье Federica Rossi с соавт. [29] анализируются стратегии роста плодов различных культур в течение сезона. Важнейшей переменной как для развития плодов, так и для их качества является проводимость поверхности эпидермиса, поскольку она регулирует потерю воды на транспирацию, тем самым – водный потенциал тканей, от которого зависят ксилемный и флоэмный потоки. Особенно это касается молодых плодов. Ксилемный поток напрямую зависит от градиента водного потенциала и гидравлической проводимости тканей. В случае, если потребность листьев в воде настолько возрастает, что снижается водный потенциал побегов до более отрицательных значений, чем у плодов, у яблони, винограда и киви, наблюдается обратный ксилемный поток воды и минеральных веществ в плодах. Это явление наблюдается обычно в середине сезона, когда ксилема все еще функционирует. Впоследствии ближе к сбору урожая виду утраты функциональности ксилемы плодов потеря воды прекращается.

Утрата функциональной активности ксилемы может быть связана как с отсутствием градиента водного потенциала, так и с закупоркой и эмболией сосудов. Ассимиляты обычно загружаются из флоэмы и пременяются в симпласте через плазмодесмы массовым током. Однако когда градиенты водного потенциала между флоэмой и клетками-акцепторами нулевые или ограниченные, для разгрузки флоэмы необходим активный транспорт с участием трансмембранных переносчиков углеводов. Таким образом, несмотря на то, что транспирация снижает водный баланс плода, она положительно влияет на поступление воды и питательных веществ в формирующийся плод.

Потери воды на транспирацию обычно увеличиваются с рассвета до середины дня, когда достигаются дневные пики. Молодые плоды имели самые высокие показатели интенсивности транспирации: $0,512 \text{ мг г}^{-1} \text{ мин}^{-1}$ у груши при водном потенциале $-1,0 \text{ Мпа}$; $0,268 \text{ мг г}^{-1} \text{ мин}^{-1}$ у вишни при $-0,8 \text{ Мпа}$; $0,218 \text{ мг г}^{-1} \text{ мин}^{-1}$ у яблони при $-1,2 \text{ Мпа}$; $-0,178 \text{ мг г}^{-1} \text{ мин}^{-1}$ для киви при $-1,7 \text{ МПа}$. Суточные пики флоэмного тока в основном наблюдались около полудня, тогда как более низкие скорости потока регистрировались с вечера до раннего утра. В целом поток ксилемы сохраняет низкие значения в ранние утренние часы, но увеличивается с полудня, достигая максимума ближе к вечеру, после того, как транспирация уже достигла своего пика. Это связано с тем, что утром градиент водного потенциала от стебля к плодам обычно ниже, чем от стебля к листьям, и большая часть воды направляется непосредственно на испаряющиеся листья. У некоторых видов в это время суток величины притока ксилемы недостаточны даже для компенсации транспирационных потерь воды. Суточный ритм роста плодов является результатом баланса между суммарным поступлением за счет

ксилемного и флоэмного транспорта и расходом воды на транспирацию, а иногда и ксилемного оттока. Увеличение линейных размеров плода обычно происходит ближе к вечеру и ночью [29].

Стратегия роста плодов имеет видовые особенности и меняется со временем. У яблони транспирация и ксилемный поток снижаются по мере развития плода, при этом апоплазматическая разгрузка флоэмы сохраняется в течение всего сезона. Наоборот, плоды персика сохраняют очень высокие потоки воды за счет транспирации и ксилемы вплоть до сбора урожая. Для многолетних плодовых культур негативные последствия засухи и теплового стресса имеют особое значение. Поэтому понимание механизмов, лежащих в основе роста плодов, является необходимым для разработки стратегии эффективного производства садоводческой продукции.

Физиологическим нарушением является стекловидность плодов, которая проявляется в виде пропитанной водой полупрозрачной ткани мякоти, прилегающей к сосудистой сердцевине. Стекловидные плоды обладают усиленно сладким и насыщенным медовым вкусом. В таких плодах во время хранения обычно наблюдается потемнение внутренних тканей. Склонность к стекловидности является сортовым признаком. В нашей стране эти сорта встречаются только в любительских садах. В большинстве азиатских стран им отдают предпочтение по причине ярко выраженных органолептических свойств, и они считаются коммерчески ценными [33]. Тем не менее до сих пор существует мало информации о том, как складывается водообмен клеток при формировании таких плодов.

Исследования, проведенные на сорте Фудзи, склонным к стекловидности, показали, что здесь общее количество растворимых твердых веществ было ниже, чем в области внешней паренхимы. Однако не наблюдалось пространственной разницы по осмотическому потенциалу тканей, измеренному криоскопическим методом. Наблюдался крутой градиент водного потенциала от нормальной области внешней паренхимы к области водяной сердцевины, что обеспечивало транспорт воды. На границе раздела произошли заметные метаболические изменения, следствием чего стало накопление летучих соединений – таких, как спирты и сложные эфиры. Спирты, в том числе этанол, имеют низкие коэффициенты отражения, быстро проникают через мембраны, накапливаются в апопласте и способствуют уменьшению газовой фазы и высокой прозрачности тканей. В апопласте водного ядра также наблюдалось значительное накопление сорбита и сахарозы, что тоже может индуцировать поток воды в апопластическое пространство. На сдвиговые изменения гликолиза указывают уровни экспрессии генов, связанных с пируватдекарбоксилазой (PDC), алкогольдегидрогеназой (ADH), пектинметилэстеразой (PME) и полигалактуронозой (PG). Не было значительных изменений в MdADH1–1, хотя уровни экспрессии обоих генов MdADH1–2 и MdADH2–1 были выше в стекловидных плодах, чем в нормальных, что свидетельствует об активации ферментации. Это согласуется с данными метаболома, обнаруженными на уровне клеток с использованием пикоPPESI–MS. Кроме того, не было значительных изменений в MdPME2, тогда как MdPG1 резко подавлялась в стекловидных плодах. Это позволяет предположить, что может происходить частичная модификация структуры клеточной стенки [33].

Масса плода является важным агрономическим признаком, с которым тесно связаны урожайность и экономическая ценность. Форма и окончательный размер плода определяются как количеством делений клеток, так и степенью их растяжения. Проведенное фенотипирование популяции F1 сорта яблони Zisai Pearl (*Malus asiatica*) × Red Fuji (*M. domestica*) и Sue *Malus baccata* показало, что разница между мелкими (масса меньше 40 г) и крупными (масса больше 120 г) плодами заключается в количестве делений клеток, окончательное количество которых устанавливается

в первые 28 дней после полного цветения. РНК-секвенированием обнаружено в этот период 5043 новых активных гена, между двумя фенотипами обнаружено 538 различий, в основном связанных с гормональной регуляцией [31].

Рост как интегральный процесс новообразования веществ зависит от температурных условий. При формировании урожая наибольшее влияние оказывают повышенные температуры. На землянике (*Fragaria × ananassa* Duch.) показано, что высокие температуры во время развития цветков уменьшают их размеры ($8,5 \times 4,8$ мм при 15°C и $6,0 \times 3,7$ мм при 25°C), количество плодолистиков на цветок, процент проросших пыльцевых зерен. Высокие температуры ускоряют развитие цветков. Кроме того, при повышении температуры с 10 до 36°C происходит экспоненциальное усиление дыхания как растения в целом, так и плодов. Все это приводит к формированию более мелких плодов и снижению урожайности. В условиях глобального потепления проблема приобретает особое значение. Необходимы генетические исследования крупноплодных популяций и отдельных особей в этих условиях [24].

Созревание плодов

Когда семена созреют и готовы к распространению, плоды проходят созревание – сложную программу развития, включающую в себя скоординированную регуляцию многочисленных физиологических и биохимических изменений, определяющих вкус, цвет, текстуру и аромат. Эти изменения включают активацию или подавление многочисленных генов в различных метаболических путях. Созревание – регулируемый фитогормонами каскад сложных биохимических и физиологических изменений, включающих в себя содержание и состав сахаров, пигментов, ароматических соединений, модификацию клеточных стенок.

Первичный метаболизм в плодах. Углеводный обмен. Особенно важную роль в формировании и созревании плодов играют сахара. Сахара являются источником энергии и строительного материала для биосинтетических процессов, обеспечивают осмотический актив клеток, необходимый для налива плодов, а также определяют вкусовые качества продукции. Источником сахаров являются не только листья, но и сами зеленые плоды. Зеленые плоды могут производить до 20% фотосинтетов плодов, оставшаяся часть импортируется листьями [26]. N. Ntagkas с соавт. показали, что фосфосинтетически активные плоды, способные реагировать на свет, могут запускать синтез аскорбата, в то время как нефотосинтетические красные созревающие плоды томата не могут вырабатывать этот антиоксидант в ответ на свет [25].

Основной транспортной формой углеводов в растении является сахароза. В плодах она трансформируется в крахмал или моносахариды. Крахмал обычно накапливается в незрелых плодах, а его гидролиз при созревании обеспечивает накопление моносахаридов – глюкозы и фруктозы. Активное участие в превращении сахаров принимают инвертазы и их ингибиторы, сахарозофосфатсинтетазы, гексокиназы и фруктокиназы. Изучение профилей экспрессии двух изоформ гена RIN (RIN1i и RIN2i) в процессе созревания плодов у 5 сортов и дикорастущего вида томата показало, что именно изоформа RIN2i осуществляет основную регуляцию метаболизма сахарозы, фруктозы и глюкозы [4]. У персика и яблони выявлена коррелятивная экспрессия генов созревания и фотосинтеза [21]. При этом увеличение содержания сахаров влияет на экспрессию RIN2i. Таким образом, сахара могут играть роль сигнальных молекул, что подтверждено в опытах с экзогенным воздействием сахарозы.

Метаболизм сахаров имеет большое значение в формировании клеточных стенок. Полисахариды клеточной стенки в основном происходят из сахара

и сахарофосфатов, а в мясистых плодах, в основном образованных клетками паренхимы, пектиновые и гемицеллюлозные полисахариды составляют почти 95% клеточной стенки. Деление и растяжение клеток во время роста напрямую связаны с их превращениями, что влияет на твердость и текстуру плодов.

Метаболизм органических кислот. Содержание органических кислот в фруктах является одним из наиболее важных свойств с коммерческой точки зрения и оказывает сильное влияние на органолептические качества продукта. Для благоприятного вкуса требуются высокое содержание сахара и относительно высокое содержание кислоты. Наилучшим при органолептической оценке плодов считается отношение сахаров к органическим кислотам, равное 15–20.

Органические кислоты также играют важную роль в регулировании осмотического потенциала, гомеостаза pH, стрессоустойчивости, являются дыхательными субстратами. В зрелых плодах органические кислоты локализованы в основном в плодовой мякоти, их мало в плодовых оболочках и семенах. Преобладающие органические кислоты в плодах варьируют в зависимости от вида. Основными, присутствующими в большинстве спелых плодов, являются яблочная и лимонная кислота. Термины «малат» и «цитрат» используют для обозначения всех физиологических форм этих органических кислот. Накопление малата и цитрата связано с их сложным метаболизмом и накоплением в вакуолях. За метаболизм этих кислот ответственными являются 4 типичных пути: цикл ди- и трикарбоновых кислот в митохондриях, цикл глиоксилата в глиоксисомах, катаболизма цитрата и декарбоксилирование малата и оксалоацетата в цитозоле.

Не менее сложными процессами являются транспорт органических кислот в вакуоли и их хранение. Вакуолярный транспорт в основном обеспечивается переносчиками, каналами и протонными насосами [26]. Важную роль в регуляции транспорта органических кислот играет семейство генов ALMT, кодирующее трансмембранные белки в качестве анионных каналов. Яблоко имеет два гомологичных гена ALMT – Ma1 и Ma2. При этом только экспрессия Ma1, потенциального гена признака кислотности плодов, положительно коррелирует с образованием малата. Лocus состоит из двух аллелей – Ma1 и ma1, последняя непосредственно связана с низким содержанием малата. Для нормального функционирования Ma1 необходима высококонсервативная структура C-концевого домена в ALMT. Любое его усечение, как естественное, так и искусственное, значительно снижает транспортную активность малата. У томата также повышение структурированности промоторной области SIALMT9 приводило к фенотипу с высоким содержанием малата [16]. Не менее сложной является регуляция хранения, выхода из вакуолей и повторного использования органических кислот в цитоплазме. Эти сложные регуляторные сети представляют несомненный интерес.

Метаболизм аминокислот. Общая концентрация свободных аминокислот в плодах колеблется от 2,0 до 2,5% в пересчете на сухую массу. Наиболее важными в количественном отношении являются глутаминовая, аспарагиновая и γ -аминомасляная кислоты (ГАМК). Последняя является не только важным метаболитом, но и регулятором pH цитозоля через шунтирующий путь. Содержание большинства свободных аминокислот обычно увеличивается во время созревания, в то время как содержание белка уменьшается в связи с увеличением активности экзопептидаз. Содержание треонина также снижается во время созревания и может метаболизироваться в изопентенилпирофосфат, действующего как предшественник каротиноидов. Зарегистрированное увеличение особенно важным является для глутамата, концентрация которого может достигать 10 ммоль кг^{-1} сырой массы в зрелых плодах [27]. Количество ароматических аминокислот также увеличивается, и они представляют особый

интерес, поскольку являются предшественниками ароматических летучих веществ в процессе созревания.

Вторичный метаболизм в плодах. Пигменты и флавоноиды. Окраска сочных плодов служит для привлечения животных, распространяющих семена, и является одним из наиболее важных факторов коммерческой ценности. Основными пигментами плодов являются антоцианы и каротиноиды. Предпочтения потребителей варьируют, но, как правило, в отношении яблони (*Malus domestica* Borkh.) преимущества имеют красные плоды. Их окраска в основном определяется содержанием и составом антоцианов, среди которых преобладают гликозилированные цианидины. Этот класс соединений обладает антиоксидантной активностью, что повышает потребительские свойства окрашенных плодов. Антоцианы обычно накапливаются в кожуре яблока. Более высоким их содержанием отличаются плоды с хорошо освещенной части кроны. С помощью гистохимического скрининга зарегистрировано увеличение количества фенольных соединений в наружных слоях плодов позднезимнего сорта Ренет Симиренко с возрастанием высоты от 300 до 1200 м над уровнем моря в горах Северного Кавказа [1]. При этом адаптация к условиям происходила за счет структурно-функциональных изменений наружных тканей, в том числе возрастания числа клеток, содержащих фенольные соединения. С увеличением высоты происходило уменьшение размеров клеток гиподермы, и особенно эпидермы. Это приводило к возрастанию количества полифенолов в пересчете на площадь одной клетки до 27 и 13% эпидермы и гиподермы соответственно на высоте 1200 м. Накопление фенолов обеспечивало защиту от повышенных доз ультрафиолетового излучения в высокогорных районах.

Во время созревания климактерических плодов существует тесная связь между выделением этилена и накоплением антоцианов. На основании генетических исследований разработана модель антагонистической активности репрессоров и активаторов R2R3-MYB [34]. В этой модели этиленовый сигнал индуцирует регуляторный путь MdEIL1-MdMYB1, который способствует синтезу антоцианов, и регуляторный путь MdEIL1-MdMYB17, который ингибирует синтез антоцианов. Активация экспрессии MdMYB17 с помощью MdMYB1 и MdEIL1 приводит к регуляции экспрессии MdEIL1 и MdMYB1 по принципу обратной связи. В то же время взаимодействие белков MdMYB17-MdEIL1 ослабляет регуляторные эффекты MdMYB17 на MdMYB1 и MdEIL1 и MdEIL1 на MdMYB17 и MdMYB1. Свет также увеличивает синтез антоцианов, индуцируя экспрессию преобразователя этиленового сигнала MdERF109 и продукцию фосфорилированного белка MdMYB1. Эти данные показывают, что в регуляции синтеза антоцианов в плодах яблони участвуют многие гены, которые быстро реагируют на сигналы развития и окружающей среды.

Свет, как показали исследования, является мощным фактором, регулирующим накопление фенолов. Изучение влияния послеуборочного облучения синим светом выявило положительное влияние на индукцию накопления антоцианов у трех изученных сортов яблони: Idared, Fuji и Carjevic. Однако профиль антоцианов отличался от естественной окраски. Значительно увеличивалось содержание хлорогеновой кислоты. Структурно-специфические ответы гликозидов кверцетина касались остатков сахара. Наибольшее относительное увеличение наблюдалось для кверцетин-3-О-арабинопиранозида, за которым следовали кверцетин-3-О-галактозид и кверцетин-3-О-глюкозид [18].

Большинство пурпурно-красных сортов винограда пигментировано в кожуре. Накопление антоцианов в созревающих ягодах происходит только в эпидермальных и субэпидермальных клетках. Антоцианы включают в себя в основном дельфинидин, петунидин, пеонидин и мальвидин, которые состоят из аминокликозидов

или гликозидов с ацилированием. Обычно содержание антоцианов у межвидовых гибридов ниже, чем у дикорастущих видов *Vitis*. При этом оказалось, что прививка также существенно влияет на накопление пигментов. Сравнение сорта *Crimson Seedless* (*Vitis vinifera*), привитого четыре подвоя (три гетеропрививки – CS/101–14, CS/SO4, CS/110R; одна самопрививка – CS/CS), с собственными корнями без прививки *Crimson Seedless* (CS) в качестве контроля выявило существенные транскриптомные и метаболомные особенности. Транскриптомный анализ показал, что гены, связанные с биосинтезом антоцианов, от восходящего (фенилаланин-аммиак-лиаза) до нисходящего (антоцианидин-3-О-глюкозилтрансфераза и антоцианидинсинтаза), активировались при накоплении антоцианов в гетеротрансплантированных растениях. Эти гены также были высокоэкспрессированными, и в самопривитых CS/CS образцах накапливалось больше антоцианов по сравнению с образцами CS без прививки. Ягоды гетеропривитых растений имели более крупные размеры, а в варианте самопрививки CS/CS наблюдалась самая интенсивная окраска ягод. Более раннее накопление антоциана в ягодах наблюдалось на подвое 101–14 [37].

Важным компонентом антиоксидантных систем являются каротиноиды. Их содержание во многом определяет пищевую ценность сочных плодов. β -каротин в избытке содержится в бледно-желтой мякоти киви, тогда как β -криптоксантином и зеаксантином богаты киви с ярко-желтой мякотью [36]. В настоящее время хорошо изучены метаболические пути биосинтеза и распада каротиноидов, их генетическая регуляция. Выявлена роль глюкозы как индуктора многоступенчатой конверсии и источника углерода для 20 углеродных предшественников каротиноидов. Изучение 18 образцов сортов и линий томата *Solanum lycopersicum* L. показало зависимость окраски плодов от состава и содержания каротиноидов, а также от наличия хлорофилла [2]. При созревании плодов наблюдается наибольший уровень экспрессии гена *CRTISO*. Однако не наблюдается корреляция между уровнем экспрессии и накоплением каротиноидов, что может быть связано с содержанием предшественников проликопина – субстрата для дальнейшего синтеза каротинов и ксантофиллов.

Оценка сохранения коммерческих качеств при холодовом хранении сортов нектарина с желтой (*Zijinhong*) и белой (*Ruiguang*) мякотью [35] показала, что плоды с желтой мякотью продемонстрировали более высокую лежкость в течение 35 дней за счет более высокого содержания растворимых сухих веществ и медленного снижения плотности плодов. Кроме того, на холоду усиливалась интенсивность окраски эпикарпа на фоне также увеличивающейся окраски мезокарпа у сорта *Zijinhong* и снижения у сорта *Ruiguang*. Наблюдалась положительная корреляция (0,9825) между общим содержанием каротиноидов и глюкозы.

У современных сортов овощного перца (*Capsicum annuum*) наблюдается широкая вариация окраски экзокарпа плодов. В биологической зрелости они обычно желтые, оранжевые и красные, а в технической – от светло-зеленой до фиолетовой, коричневой и почти черной. Это достигается комбинацией трех групп пигментов: хлорофиллов, каротиноидов (виолоксантин, лютеин, капсантин, капсорубин) и антоцианидов (производных дельфидина). Капсантин и капсорубин, придающие красный цвет плодам, являются специфичными для рода *Capsicum*.

Проведено исследование динамики накопления основных групп пигментов и паттернов их формирования в кожице и мякоти плодов четырех сортов перца, различающихся по окраске [8]. Установлено, что визуально наблюдаемые изменения окраски плодов перца в процессе созревания положительно коррелируют с уровнем экспрессии структурных генов биосинтеза каротиноидов (*PSY1*, *LCYb* и *CCS*) и антоцианов (*CHS*, *F3'5'H*, *DFR*, *ANS* и *UFGT*). При этом динамические паттерны пигментации кожицы и мякоти плодов регулируются независимо.

Летучие вещества. Летучие метаболиты, синтезируемые во время созревания плодов, отвечают за вкус и аромат фруктов. В сочных плодах обнаружено более 400 летучих веществ, но меньший набор из 15–20 содержится в количествах, достаточных для воздействия на человеческое восприятие [10]. Эти летучие соединения обычно получают из различных предшественников включая жирные кислоты, каротиноиды и аминокислоты. Современные коммерческие сорта содержат значительно меньшее количество многих важных ароматических химических веществ, чем более старые сорта, поскольку они не были в центре внимания программ селекции. Современные исследования выявили сложную и четкую регуляцию метаболитов, продемонстрировав, что существуют широкие генетические возможности для улучшения летучего состава коммерческих сортов.

Летучие вещества можно подразделить на две категории: фенольные соединения и соединения с разветвленной цепью. Фенольные летучие вещества включают в себя различные соединения, полученные из аминокислоты фенилаланина, в то время как летучие соединения с разветвленной цепью имеют особенно низкую молекулярную массу и высокую летучесть. Дополнительными классами являются летучие эфиры и терпеноиды: монотерпеноиды (C10) и сесквитерпеноиды (C15), которые биосинтезируются из пятиуглеродных предшественников изопентенилдифосфата и диметилаллилдифосфата. Летучие соединения сначала накапливаются в конъюгированной нелетучей форме – такой, как гликозид, а затем высвобождаются в процессе созревания [28]. Накопление соответствующих гликозидаз в отдельном субклеточном месте должно обеспечить немедленное высвобождение больших количеств агликона, когда фермент и конъюгированная гликозилированная форма вступают в контакт друг с другом.

Механические свойства плодов. Качество плодов наряду с биохимическими показателями во многом определяется механическими характеристиками. Макроскопическая модель биомеханики растительной ткани включает в себя свойства клеточных стенок, тургорные явления, межклеточные взаимодействия.

Тонкий внешний слой мясистых плодов – экзокарпий (кожица) – состоит из сложной кутикулы, эпидермиса и гиподермы. Кутикула имеет особое значение для всех надземных частей растений, поскольку ее гидрофобная матрица защищает клетки от излишней потери воды, от абиотических и биотических стрессоров. Матрица представляет собой сеть кутина с пластинками воска, которые придают структуре прочность. Кутикула секретируется эпидермальными клетками и считается продолжением наружных стенок этих клеток.

Клеточные стенки на 90% состоят из полисахаридов. Целлюлозно-гемицеллюлозная сеть действует как каркас, а пектиновые вещества – как матричный пластификатор и адгезивный компонент срединной пластинки. Именно пектиновые вещества – относительно богатые уроновой кислотой полимеры – являются наиболее структурно сложными полисахаридами в первичных клеточных стенках растений и играют особую роль во время развития и созревания плодов. Во время созревания белки, модифицирующие клеточную стенку, в том числе полигалактуроназы (PG) и экспансины (EXP), совместно разбирают полисахаридные сети стенок и тем самым способствуют размягчению плодов.

В последние годы внимание исследователей привлечено к участию арабиногалактионовых белков (AGP) в метаболизме клеточных стенок развивающихся плодов. AGP представляют собой сильно гликолизированные гликопротеины, богатые гидроксипролином (HRGP). Белковый остов имеет ковалентно присоединенный арабиногалактан II типа (AG) к полисахаридам, состоящим из β -(1,3)-галактановых остовов с α -арабинозой, β -(1,6)-галактозой, β -глюкуроновой кислотой, α -рамнозой

и α -фукозой. Углеводная часть характеризуется полидисперсностью ввиду различного количества повторяющихся АГ-субъединиц. Белковая часть характеризуется наличием пептидных повторов Ala-Pro, Pro-Ala, Thr-Pro, Ser-Pro, Val-Pro и Gly-Pro. Ввиду существования гликозилфосфатидилинозитолового (GPI) якоря на их С-конце АGR описываются как GPI-заякоренные белки, которые связаны с внешним листком плазматической мембраны. Наличие специфических фосфолипаз позволяет им высвободиться в клеточную стенку и играть роль внеклеточных биосенсоров. Гликозилирование АGR происходит как в эндоплазматическом ретикулуме, так и в аппарате Гольджи.

На сегодняшний день известно 17 различных генов, участвующих в синтезе сахарных доменов, из семейства генов *GT31*, *GT14*, *GT37*, *GT29* и *GT37*. Все эти гены кодируют 7 различных гликозилтрансфераз, соответствующих определенным сахарным остаткам АGR. Предполагается, что АGRs являются важными компонентами внеклеточного матрикса, которые хелатируют Ca^{2+} глюкуроновыми карбоксильными группами в качестве предполагаемых внутримолекулярных центров связывания Ca^{2+} . Адгезивные свойства АGR также важны для установления соединения плазматической мембраны с клеточной стенкой. Изменения в содержании и в структуре АGR могут изменить их связь с пектином и влиять на его доступность для пектинметилэстераз и полигалактуроназ, влияющих на растворение клеточной стенки плодов и последующее их размягчение. Это тесно связано с состоянием тканей яблока в процессе созревания и старения от появления на периферии клеточной стенки и образования континуума с плазматической мембраной до распространения по всей поверхности внеклеточного матрикса через 3 месяца послеуборочного хранения. Полагают, что текстурные свойства плодов являются следствием возникновения динамической матрицы, связывающей полисахариды и протеогликаны, и синергического действия этих компонентов в процессе созревания [19].

Активные формы кислорода (АФК) укрепляют клеточные стенки за счет образования поперечных связей между полисахаридами, белками и фенолами. В составе полисахаридов клеточных стенок экзокарпия преобладает гемицеллюлоза с арабинозными боковыми цепями, увеличивающими прочность конфигурации полимеров клеточной стенки. В дополнение к защитной роли кожица ограничивает рост плодов. Клетки кожицы мельче и имеют более толстые клеточные стенки, чем клетки мякоти. Все это обеспечивает ограничение расширения клеток во время созревания. Однако продолжающийся экспансивный рост может поставить под угрозу целостность покровов. Микротрещины кутикулы могут распространиться и на эпидермис, и на мезодерму. В таком случае наблюдается растрескивание плодов. Различия в структуре клеточных стенок кожицы, динамики ее изменения в процессе созревания между видами и сортами могут быть важным фактором склонности к растрескиванию плодов. Растрескивание повышает восприимчивость к заражению патогенами, портит внешний вид, таким образом снижая товарные качества. Решению этой проблемы в последнее время уделяется особое внимание.

Проведено исследование механических свойств кутикулы и клеточных стенок эпидермиса созревающих ягод винограда в связи с динамикой их растрескивания [11]. Кутикулярный воск был частично удален, а клеточные стенки кожицы обработаны для придания жесткости или разрыхления. Установлено, что более чем двухкратная разница в толщине кутикулы у сортов винограда не объясняет их различия в устойчивости к механическому повреждению. Ягоды сорта Конкорд, несмотря на более толстую кутикулу и увеличение ее толщины во время созревания, были более восприимчивы к растрескиванию, чем ягоды сорта Мерло, у которых более тонкая кутикула не изменялась во время созревания.

Управление прочностью клеточных стенок кожицы с использованием реакций, связанных с АФК и изменением рН, показало, что разрыхление клеточных стенок увеличивает вероятность и ускоряет растрескивание ягод. Покадровая фотосъемка ягод, погруженных в воду, выявила зарождение кутикулярных микротрещин вблизи цветоложа и (или) на опробковевших рубцах, где калиптра прикреплялась до цветения. Микротрещины сначала медленно развиваются в трещины кожицы (время – от 25 до 227 мин), а затем в течение 1 мин удлиняются с разрывом мякоти. Объединение биохимических исследований и анатомо-морфологических наблюдений с теорией тонкой оболочки и механики разрушения позволило авторам сделать заключение о том, что существующие модели растрескивания ягод: критического тургора и застежки-молнии – следует рассматривать как дополняющие друг друга.

Детально изучены физиолого-биохимические процессы в созревающих плодах томата, связанные со склонностью к растрескиванию экзокарпия [17]. Для выявления роли белков полигалактуроназы (SIPG), экспансина (SIEXP1) и фактора транскрипции SIGLK2 плоды дикого типа Ailsa Craig (WT) сравнивали с плодами с подавленной экспрессией *SIPG* и *SIEXP1* (pg/exp) или с экспрессией усеченного нефункционального *Slglk2* (мутант *glk2*). Чтобы повысить склонность плодов к растрескиванию, проводили обработку растений абсцизовой кислотой, усиливающей ксилемный поток к плодам. При опрыскивании водой существенные различия по размеру плода у генотипов не отмечены. Через 26 дней после обработки АБК плоды pg/exp имели в среднем 50,1 мм в диаметре, а диаметры плодов WT (44,4 мм) и *glk2* (42, 2 мм) были явно меньше. Скорость роста pg/exp была самой высокой среди трех генотипов. Устьичная проводимость мутантов pg/exp и *glk2* составляла 171,4 и 183,3 ммоль м⁻² с⁻¹ соответственно у растений, обработанных водой, а проводимость снизилась до 53,9 и 31,4 ммоль м⁻² с⁻¹ у растений, обработанных АБК.

Частота растрескивания, о которой судили по трещинам в эпидермисе, увеличивалась по мере созревания плодов. Обработка АБК увеличивала частоту растрескивания плодов WT и *glk2*. Плотность плодов снижалась по мере созревания. Плотность обработанных АБК томатов pg/exp была в 1,10 раза выше, чем у мутанта *glk2*, и в 1,20 раза выше, чем у плодов WT. У плодов всех генотипов содержание растворимых сухих веществ увеличивалось по мере созревания. При этом плоды pg/exp имели постоянно более высокий уровень сухих веществ. Обработка АБК у всех генотипов снижала содержание сухих веществ и титруемую кислотность. Увеличение растрескивания в ответ на обработку АБК не было отмечено у зрелых плодов pg/exp, но наблюдалось у плодов WT и *glk2*. При обработке АБК плоды генотипа pg/exp имели клеточные стенки с менее водорастворимыми и более ионно- и ковалентно связанными пектинами, чем плоды других линий, подтверждая, что ферментативная разборка полисахаридной клеточной стенки, связанная с созреванием, влияет на растрескивание. Подавление фактора транскрипции SIGLK2, который регулирует развитие хлоропластов незрелых плодов и приводит к повышенному содержанию растворимых веществ и каротиноидов в зрелых плодах, не влияет на растрескивание плодов. Частота растрескивания плодов также не зависела от содержания ионов кальция в клеточных стенках.

Выводы

В решении проблемы круглогодичного обеспечения населения продукцией садоводства важную роль играет снижение потерь при ее доставке и хранении. Перед селекцией стоит задача выведения новых сортов и гибридов с улучшенными характеристиками лежкости. Новые инструменты редактирования генов открывают такие

возможности. Однако качество продукции имеет сложную мультигенную природу и характеризуется высоким эффектом взаимодействия генотипа и среды.

Существенный вклад в реализацию генетической информации при созревании и старении плодов вносят эпигенетические модификации, заключающиеся в метилировании и деметилировании ДНК. Поэтому одни лишь манипуляции с генами не могут решить проблему качества продукции – требуется интеграция молекулярной биологии и физиологических исследований характера наследования признаков [5]. Наглядным примером успеха на этом пути является повышение лежкости плодов томата [32].

Наглядным примером успеха на этом пути является повышение лежкости плодов томата [32]. Накопление данных по молекулярной биологии созревания плодов томатов дает возможность использовать гетерозиготное состояние *rip*-мутанта для увеличения сроков хранения за счет подавления синтеза этилена. Однако у этих плодов нарушен синтез каротиноидов и ароматических соединений, что снижает их питательную и вкусовую ценность. Полученная серия аллельных мутаций локуса *RIN* предоставила широкий спектр созревающих фенотипов. Аллель *ripG2* имеет не только более длительный срок хранения, но и повышенное накопление ликопина, обеспечивающего ярко-оранжевую окраску плодов.

Дальнейшее изучение биологических путей формирования качества урожая и послеуборочной физиологии садовых культур, их гормональной и генетической регуляции, несомненно, окажет заметное влияние на сокращение послеуборочных потерь и отходов. При этом немаловажное значение имеют социокультурные проекты программы «Циклическая экономика».

Библиографический список

1. Воронков А.С., Иванова Т.В., Кузнецова Э.И., Кумахова Т.Х. Адаптивные возможности плода *Malus domestica* Borkh. (*Rosaceae*) в условиях высотной поясности // Физиология растений. – 2019. – Т. 66, № 6. – С. 441–451.
2. Ефремов Г.И., Джос Е.А., Ашихмин А.А., Кочиева Е.З., Щенникова А.В. Влияние содержания каротиноидов и активности гена каротиноид-цис-транс-изомеразы *CRTISO* на окраску плода томата // Физиология растений. – 2022. – Т. 69, № 4. – С. 352–362.
3. Слугина М.А. Транскрипционный фактор *RIPENING INHIBITOR* и его гомологи в регуляции созревания сочного плода различных видов растений // Физиология растений. – 2021. – Т. 68, № 5. – С. 451–468.
4. Слугина М.А., Джос Е.А., Щенникова А.В., Кочиева Е.З. Содержание сахаров в зрелом томате коррелирует с уровнем репрессии изоформы *RIN2i* гена *Ripening inhibitor* // Физиология растений. – 2021. – Т. 68, № 6. – С. 589–599.
5. Кошкин Е.И., Панфилова О.Ф. Физиологические основы селекции растений: Учебное пособие. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2014. – 228 с.
6. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Старение органов растения как реализация генетической программы развития // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2017. – № 61. – С. 174–180.
7. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Развитие цветка и сохранение декоративных качеств цветов лилии (*Lilium* L.) азиатских гибридов // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2018. – № 65. – С. 74–78.
8. Филюшин М.А., Джос Е.А., Щенникова А.В., Кочиева Е.З. Зависимость окраски плодов перца от соотношения основных пигментов и профиля экспрессии генов биосинтеза каротиноидов и антоцианов // Физиология растений. – 2020. – Т. 67, № 6. – С. 644–653.

9. *Alexander L., Grierson D.* Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53. – P. 2039.
10. *Baldwin E.A., Scott J.W., Shewmaker C.K., Schuch W.* Flavor trivia and tomato aroma: biochemistry and possible mechanisms for control of important aroma components // *Hort Science.* – 2000. – V. 35. – Pp. 1013–1022.
11. *Chang B.-M., Keller M.* Cuticle and skin cell walls have common and unique roles in grape berry splitting // *Horticulture Research.* – 2021. – Vol. 8. – Article number: 168.
12. *Gambhir P., Singh V., Parida A., Raghuvanshi U., Kumar R., Sharma A.K.* Ethylene response factor ERF.D7 activates auxin response factor 2 paralogs to regulate tomato fruit ripening // *Plant Physiology.* – 2022. – V. 190. – Iss. 4. – Pp. 2775–2796.
13. *Gan L., Song M., Wang X., Yang N., Li H., Liu X., Li Y.* Cytokinins are involved in regulation of tomato pericarp thickness and fruit size // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhab 041.
14. *Godoy F., Kühn N., Muñoz M., Marchandon G., Gouthu S., Deluc L., Delrot S., Lauvergeat V., Arce-Johnson P.* The role of auxin during early berry development in grapevine as revealed by transcript profiling from pollination to fruit set // *Horticulture Research.* – 2021. – V. 8. – P. 140.
15. *He H., Yamamuro Ch.* Interplays between auxin and GA signaling coordinate early fruit development // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhab 078.
16. *Huang X. – Yu., Wang Ch. – K., Zhao Yu-W., Sun C. – H., Hu D. – G.* Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles // *Horticulture Research.* – 2021. – V. 8. – P. 227.
17. *Jiang F., Lopez A., Jeon Sh., Tonetto de Freitas S., Yu Q., Wu Z., Labavitch J.M., Tian Sh., Powell A.L.T.* Disassembly of the fruit cell wall by the ripening-associated polygalacturonase and expansin influences tomato cracking // *Horticulture Research.* – 2019. – V. 6. – Article number: 17.
18. *Kokalj D., Zlatić E., Kobav B., Vidrih R.* Postharvest flavonol and anthocyanin accumulation in three apple cultivars in response to blue-light-emitting diode light // *Scientia Horticulturae.* – 2019. – V. 257. – 108711.
19. *Leszczuk A., Kalaitzis P., Blazakis K.N., Zdunek A.* The role of arabinogalactan proteins (AGPs) in fruit ripening – a review // *Horticulture Research.* – 2020. – V. 7. – Article number: 176.
20. *Li B. – J., Grierson D., Shi Y., Chen K. – S.* Roles of abscisic acid in regulating ripening and quality of strawberry, a model non-climacteric fruit // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhab 089.
21. *Li M., Galimba K.D., Xiao Y., Dardick Ch., Mount S.M., Callahan A., Lui Z.* Comparative transcriptomic analysis of apple and peach fruits: insights into fruit type specification // *The Plant Journal.* – 2021. – V. 109. – Iss. 6. – Pp. 1614–1629.
22. *Li T., Dai Z., Zeng B., Li J., Ouyang J., Kang L., Wang W., Jia W.* Autocatalytic biosynthesis of abscisic acid and its synergistic action with auxin to regulate strawberry fruit ripening // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhab 076.
23. *Li X., Wang X., Zhang Y., Zhang A., You Ch. – X.* Regulation of fleshy fruit ripening: from transcription factors to epigenetic modifications // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhab 013.
24. *Menzel Ch.M.* A review of fruit development in strawberry: high temperatures accelerate flower development and decrease the size of the flowers and fruit // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology.* – 2023. – 5 Feb.
25. *Ntagkas N., Woltering E., Nicole C., Labrie C., Marcelis L.F.M.* Light regulation of vitamin C in tomato fruit is mediated through photosynthesis // *Environ. Exp. Bot.* – 158. – Pp. 180–188.

26. *Pesaresi P., Mizzotti C., Colombo M., Masiero S.* Genetic regulation and structural changes during tomato fruit development and ripening // *Front. Plant Sci.* – 2014. – № 5. – P. 124.
27. *Quinet M., Angosto T., Yuste-Lisbona F.J., Blanchard-Gros R., Bigot S., Martinez J.P., Lutts S.* Tomato Fruit Development and Metabolism // *Front. Plant Sci.* – 2019. – V. 10. – P. 1554.
28. *Rambla J.L., Tikunov Y.M., Monforte A.J., Bovy A.G., Granell A.* The expanded tomato fruit volatile landscape // *J. Exp. Bot.* – 2014. – V. 65. – Pp. 4613–4623.
29. *Rossi F., Manfrini L., Venturi M., Grappadelli L.C., Morandi B.* Fruit transpiration drives interspecific variability in fruit growth strategies // *Horticulture Research.* – V. 9. – 2022. – Uhc 036.
30. *Shipman E.N., Yu J., Zhou J., Albornoz K., Beckles D.M.* Can gene editing reduce postharvest waste and loss of fruit, vegetables, and ornamentals? // *Horticulture Research.* – 2019. – V. 8. – P. 1.
31. *Tian Z.* Anatomical and Transcriptomic Comparison Between Small and Large Fruit Size During Fruit Development in Apple // *The 9th International Horticulture Research Conference.* – 2022. – Wuhan, China. – DOI: 10.48130/IHRC2022-pst-0405.
32. *Vrebalov J., Ruezinsky D., Padmanabhan V., White R., Medrano D., Drake R.* A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (*rin*) locus // *Science.* – 2002. – V. 296. – Pp. 343–346.
33. *Wada H., Nakata K., Nonami H., Erra-Balsells R., Tatsuki M., Hatakeyama Y., Tanaka F.* Direct evidence for dynamics of cell heterogeneity in watercored apples: turgor-associated metabolic modifications and within-fruit water potential gradient unveiled by single-cell analyses // *Horticulture Research.* – 2021. – V. 8. – P. 187.
34. *Wang Sh., Li L. – X., Zhang Z., Fang Y., Li D., Chen X. – S., Feng Sh. – Q.* Ethylene precisely regulates anthocyanin synthesis in apple via a module comprising MdeIL1, MdMYB1 and MdMYB17 // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhc 34.
35. *Wang Y., Hao Y., Zhou D., Pan L., Tu K.* Differences in commercial quality and carotenoids profile of yellow-and white-fleshed nectarine fruit during low temperature storage and the regulation of carotenoids by sugar // *Postharvest Biology and Technology.* – 2023. – V. 197. – 112206.
36. *Xia H., Wang X., Su W., Jiang L., Lin L., Deng Q., Wang J., Deng H., Hu R., Liao M., Liang D.* Changes in the carotenoids profile of two yellow-fleshed kiwifruit cultivars during storage // *Postharvest Biology and Technology.* – 2020. – V. 164. – 111162.
37. *Zhong H., Liu Z., Zhang F., Zhou X., Sun X., Li Y., Liu W., Xiao H., Wang N., Lu H.* Metabolomic and transcriptomic analyses reveal the effects of self- and hetero-grafting on anthocyanin biosynthesis in grapevine // *Horticulture Research.* – 2022. – V. 9. – Uhc103.

PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF RIPENING AND EXTENDING THE SHELF LIFE OF FLESHY FRUITS

O.F. PANFILOVA, N.V. PIL'SHCHIKOVA

(Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy)

This review discusses the physiological aspects of the ripening of juicy fruits in relation to the problem of extending the shelf life of horticultural products. The achievements of molecular biology in the field of genetic regulation of plant quality formation processes are used. Particular attention is paid to the hormonal regulation of the accumulation of nutrients and biologically active substances in fruits. The role of ARF/IAA and DELLA receptor proteins in the interaction of auxin

and GA signalling pathways during the growth of tomato, strawberry, and grape fruits is demonstrated. The involvement of DELLA proteins in integrating the function of other phytohormones – cytokinin, ethylene, abscisic acid, brassinosteroids and jasmonic acid – is noted. Evidence is presented for the interaction of cytokinin with auxin and GA in the regulation of early development and fruit size. The combination of transcription factors and epigenetic modifications during fruit development and senescence is considered. The involvement of mechanisms of senescence and loss of fruit shelf life in the absence of external signs is shown. The ripening characteristics of climacteric and non-climacteric fruits are considered. One of the key regulators of the ripening process in both climacteric and non-climacteric fruits is the MADS domain transcription factor RIPENING INHIBITOR (RIN). The regulation of non-climacteric fruit ripening is reviewed using grape and strawberry as examples. Special attention is paid to growth processes, water exchange, photosynthesis, primary and secondary metabolism of developing and ripening fruits. The formation of integuments and cell walls as a structural basis for the physical properties of products is considered. Promising methods of using regulators of vital processes in the post-harvest period to slow down the fruit senescence are given. Increased knowledge of genetic, hormonal and metabolic networks opens up broad prospects for improving and maintaining the quality of fleshy horticultural products.

Key words: genetic regulation, hormonal regulation, primary metabolism, secondary metabolism, formation of fleshy fruits, ripening, senescence.

References

1. Voronkov A.S., Ivanova T.V., Kuznecova E.I., Kumahova T.H. Adaptive capabilities of *Malus domestica* Borkh. (*Rosaceae*) fruit under altitudinal belt conditions. Russian Journal of Plant Physiology. 2019; 66; 6: 441–451. (In Rus.)
2. Efremov G.I., Dzhos E.A., Ashihmin A.A., Kochieva E.Z., Shchennikova A.V. Effect of carotenoid content and carotenoid-cis-trans isomerase *CRTISO* gene activity on tomato fruit colouration. Russian Journal of Plant Physiology. 2022; 69; 4: 352–362. (In Rus.)
3. Slugina M.A. Transcription factor RIPENING INHIBITOR and its homologues in the regulation of juicy fruit ripening in different plant species. Russian Journal of Plant Physiology. 2021; 68; 5: 451–468. (In Rus.)
4. Slugina M.A., Dzhos E.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Sugar content in mature tomato correlates with the level of repression of the *RIN2i* isoform of the *Ripening inhibitor* gene. Russian Journal of Plant Physiology. 2021; 68; 6: 589–599. (In Rus.)
5. Koshkin E.I., Panfilova O.F. Physiological basis of plant breeding. M: RGAU-MSKhA, 2014. (In Rus.)
6. Panfilova O.F., Pil'shchikova N.V. Senescence of plant organs as implementation of the genetic programme of development. Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. 2017; 61: 174–180. (In Rus.)
7. Panfilova O.F., Pil'shchikova N.V. Flower development and preservation of decorative qualities of lily (*Lilium* L.) flowers of Asian hybrids. Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo. 2018; 65: 74–78. (In Rus.)
8. Filyushin M.A., Dzhos E.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Dependence of pepper fruit colouration on the ratio of basic pigments and the expression profile of carotenoid and anthocyanin biosynthesis genes. Russian Journal of Plant Physiology. 2020; 67; 6: 644–653. (In Rus.)
9. Alexander L., Grierson D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for climacteric fruit ripening. J. Exp. Bot. 2002; 53: 2039.
10. Baldwin E.A., Scott J.W., Shewmaker C.K., Schuch W. Flavor trivia and tomato aroma: biochemistry and possible mechanisms for control of important aroma components. Hort Science. 2000; 35: 1013–1022.

11. *Chang B-M., Keller M.* Cuticle and skin cell walls have common and unique roles in grape berry splitting. *orticulture Research*. 2021; 8; 8: 168.
12. *Gambhir P., Singh V., Parida A., Raghuvanshi U., Kumar R., Sharma A.K.* Ethylene response factor ERF.D7 activates auxin response factor 2 paralogs to regulate tomato fruit ripening. *Plant Physiology*. 2022; 190; 4: 2775–2796.
13. *Gan L, Song M., Wang X., Yang N., Li H., Liu X., Li Y.* Cytokinins are involved in regulation of tomato pericarp thickness and fruit size. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhab 041.
14. *Godoy F., Kühn N., Muñoz M., Marchandon G., Gouthu S., Deluc L., Delrot S., Lauvergeat V., Arce-Johnson P.* The role of auxin during early berry development in grapevine as revealed by transcript profiling from pollination to fruit set. *Horticulture Research*. 2021; 8: 140.
15. *He H., Yamamuro Ch.* Interplays between auxin and GA signaling coordinate early fruit development. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhab 078.
16. *Huang X. – Yu, Wang Ch. – K., Zhao Yu-W., Sun C. – H., Hu D. – G.* Mechanisms and regulation of organic acid accumulation in plant vacuoles. *Horticulture Research*. 2021; 8: 227.
17. *Jiang F., Lopez A., Jeon Sh., Tonetto de Freitas S., Yu Q., Wu Z., Labavitch J.M., Tian Sh., Powell A.L.T.* Disassembly of the fruit cell wall by the ripening-associated polygalacturonase and expansin influences tomato cracking. *Horticulture Research*. 2019; 6: 17.
18. *Kokalj D., Zlatić E., Kobav B., Vidrih R.* Postharvest flavonol and anthocyanin accumulation in three apple cultivars in response to blue-light-emitting diode light. *Scientia Horticulturae*. 2019; 257: 108711.
19. *Leszczuk A., Kalaitzis P., Blazakis K.N., Zdunek A.* The role of arabinogalactan proteins (AGPs) in fruit ripening – a review. *Horticulture Research*. 2020; 7: 176.
20. *Li B. – J., Grierson D., Shi Y., Chen K. – S.* Roles of abscisic acid in regulating ripening and quality of strawberry, a model non-climacteric fruit. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhac 089.
21. *Li M., Galimba K.D., Xiao Y., Dardick Ch., Mount S.M., Callahan A., Lui Z.* Comparative transcriptomic analysis of apple and peach fruits: insights into fruit type specification. *The Plant Journal*. 2021; 109; 6: 1614–1629.
22. *Li T., Dai Z., Zeng B., Li J., Ouyang J., Kang L., Wang W., Jia W.* Autocatalytic biosynthesis of abscisic acid and its synergistic action with auxin to regulate strawberry fruit ripening. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhab 076.
23. *Li X., Wang X., Zhang Y., Zhang A., You Ch. – X.* Regulation of fleshy fruit ripening: from transcription factors to epigenetic modifications. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhac 013.
24. *Menzel Ch.M.* A review of fruit development in strawberry: high temperatures accelerate flower development and decrease the size of the flowers and fruit. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2023. Published online: 05 Feb 2023.
25. *Ntagkas N., Woltering E., Nicole C., Labrie C., Marcelis L.F.M.* Light regulation of vitamin C in tomato fruit is mediated through photosynthesis. *Environ. Exp. Bot.*; 158: 180–188.
26. *Pesaresi P., Mizzotti C., Colombo M., Masiero S.* Genetic regulation and structural changes during tomato fruit development and ripening. *Front. Plant Sci.* 2014; 5: 124.
27. *Quinet M., Angosto T., Yuste-Lisbona F.J., Blanchard- Gros R., Bigot S., Martinez J.P., Lutts S.* Tomato Fruit Development and Metabolism. *Front. Plant Sci.* 2019; 10: 1554.
28. *Rambla J.L., Tikunov Y.M., Monforte A.J., Bovy A.G., Granell A.* The expanded tomato fruit volatile landscape. *J. Exp. Bot.* 2014; 65: 4613–4623.

29. Rossi F., Manfrini L., Venturi M., Grappadelli L.C., Morandi B. Fruit transpiration drives interspecific variability in fruit growth strategies. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhac 036.
30. Shipman E.N., Yu J., Zhou J., Alborno K., Beckles D.M. Can gene editing reduce postharvest waste and loss of fruit, vegetables, and ornamentals? *Horticulture Research*. 2019; 8: 1.
31. Tian Z. Anatomical and Transcriptomic Comparison Between Small and Large Fruit Size During Fruit Development in Apple. The 9th International Horticulture Research Conference. 2022. Wuhan, China. doi:10.48130/IHRC2022-pst-0405
32. Vrebalov J., Ruezinsky D., Padmanabhan V., White R., Medrano D., Drake R. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (rin) locus. *Science*. 2002; 296: 343–346.
33. Wada H., Nakata K., Nonami H., Erra-Balsells R., Tatsuki M., Hatakeyama Y., Tanaka F. Direct evidence for dynamics of cell heterogeneity in watercored apples: turgor-associated metabolic modifications and within-fruit water potential gradient unveiled by single-cell analyses. *Horticulture Research*. 2021; 8: 187.
34. Wang Sh., Li L. –X., Zhang Z., Fang Y., Li D., Chen X. –S., Feng Sh. –Q. Ethylene precisely regulates anthocyanin synthesis in apple via a module comprising MdeIL1, MdMYB1 and MdMYB17. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhac 34.
35. Wang Y., Hao Y., Zhou D., Pan L., Tu K. Differences in commercial quality and carotenoids profile of yellow-and white-fleshed nectarine fruit during low temperature storage and the regulation of carotenoids by sugar. *Postharvest Biology and Technology*. 2023; 197: 112206.
36. Xia H., Wang X., Su W., Jiang L., Lin L., Deng Q., Wang J., Deng H., Hu R., Liao M., Liang D. Changes in the carotenoids profile of two yellow-fleshed kiwifruit cultivars during storage. *Postharvest Biology and Technology*. 2020; 164: 111162.
37. Zhong H., Liu Z., Zhang F., Zhou X., Sun X., Li Y., Liu W., Xiao H. Wang N., Lu H. Metabolomic and transcriptomic analyses reveal the effects of self- and hetero-grafting on anthocyanin biosynthesis in grapevine. *Horticulture Research*. 2022; 9: uhac103.

Панфилова Ольга Федоровна, канд. с.-х. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: panfilova.of@yandex.ru; тел.: (910) 412–04–13

Пильщикова Наталия Владимировна, канд. биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434; Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: panfilova.of@yandex.ru; sad200805@mail.ru; тел.: (915) 468–86–22

Olga F. Panfilova, CSc (Ag), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (910) 412–04–13; E-mail: panfilova.of@yandex.ru)

Natalia V. Pil'shchikova, CSc (Bio), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (915) 468–86–22; E-mail: sad200805@mail.ru)