

代文婷,刘战霞,陈伟君,等. 脂氧合酶对甜瓜果实成熟软化生理及相关基因表达的影响[J]. 江苏农业科学,2024,52(1):128-133.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.01.019

# 脂氧合酶对甜瓜果实成熟软化生理 及相关基因表达的影响

代文婷<sup>2</sup>, 刘战霞<sup>3</sup>, 陈伟君<sup>1</sup>, 张强<sup>1</sup>

(1. 海南经贸职业技术学院, 海南海口 571127; 2. 海南省农业科学院农产品加工设计研究所, 海南海口 571100;  
3. 新疆农垦科学院农产品加工研究所, 新疆石河子 832000)

**摘要:**为探究甜瓜果实在采后贮藏过程中脂氧合酶对果实成熟软化生理及相关基因表达的影响,以西州蜜17号为试验材料,通过对甜瓜果实贮藏期间脂氧合酶活性、乙烯释放量、果实硬度、呼吸强度、果胶酶活性、淀粉酶活性以及相关基因表达量进行测定,研究甜瓜果实采后脂氧合酶代谢、乙烯产生、后熟软化生理及相关基因表达的作用关系。分别将甜瓜果实在20℃贮藏(对照组)、经1-MCP处理后20℃贮藏、2℃贮藏,分析甜瓜果实中LOX活性与乙烯释放量的变化趋势。结果表明,在甜瓜果实成熟软化过程中,LOX活性上升先于乙烯释放量的增加,而在乙烯释放量与呼吸强度跃变后,LOX活性逐渐下降。同时,果实中果胶酶与淀粉酶活性及其基因表达量在跃变现象发生后显著增加,果实硬度随之迅速下降,说明果胶酶与淀粉酶基因表达增强和酶活性升高是甜瓜果实发生软化的关键因素。此外,LOX活性升高能够启动乙烯释放量的增加,促使果实发生呼吸跃变并进入后熟阶段,但乙烯对LOX却没有调控作用。由此可知,LOX活性对果胶和淀粉的变化没有直接影响,而是通过启动乙烯的释放来调节果胶和淀粉的代谢反应,使果实发生软化。

**关键词:**脂氧合酶;甜瓜;后熟软化;细胞壁代谢;果胶酶;基因表达

**中图分类号:**S652.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)01-0128-06

甜瓜(*Cucumis melo* L.)是重要的园艺特色瓜果,其肉质松脆、风味浓郁,深受消费者青睐。海南是我国重要的甜瓜繁育基地,经多年培育和优化,已形成了诸多风味口感俱佳、果实大小适中、抗病

性强、商品性好的优良品种,如西州蜜17号、翠玉、金香玉等。甜瓜属于呼吸跃变型果实,果实采后贮藏过程中易发生后熟生理,表现为迅速软化并腐烂<sup>[1]</sup>,导致甜瓜的贮藏时间普遍较短。

脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)是植物体内脂肪酸代谢的重要酶<sup>[2]</sup>,广泛参与植物的生长发育、成熟、衰老等生理代谢过程。乙烯是促使果实发生后熟软化生理的关键物质<sup>[3]</sup>。有研究表明,果实乙烯代谢速率的跃变由LOX的反应产物所启动。此外,用外源乙烯处理果实,可以使LOX活性增强,加速

收稿日期:2023-06-20

基金项目:海南省自然科学基金(编号:322QN422);海南经贸职业技术学院高层次人才科研启动金项目(编号:hjnmk2022303)。

作者简介:代文婷(1988—),女,新疆石河子人,硕士,助理研究员,研究方向为农产品加工与贮藏。E-mail:1227008228@qq.com。

通信作者:张强,博士,副教授,主要从事食品科学研究。E-mail:821861127@qq.com。

development in *Ustilago maydi* [J]. PLoS Pathogens, 2010, 6 (8):e1001035.

[13] 罗西,刘蒋琼,张申申,等. 玉米黑粉菌致病的分子机制研究进展[J]. 植物科学学报,2020,38(6):853-861.

[14] Sleumer H O. Uber sexualitiit and zytologie von *Ustilago zeae* (Bechm.) [J]. Ungar Z Botan, 1932, 25:209-263.

[15] Bowman D H. Sporidial fusion in *Ustilago maydis* [J]. Agr Res, 1946, 72:233-243.

[16] Rowell J. Functional role of compatibility factors and an *in vitro* test for sexual compatibility with haploid lines of *Ustilago zeae* [J]. Phytopathology, 1955, 45:370-374.

[17] Bauch R. Die sexualitat von *Ustilago scorzonereae* and *Ustilago zeae* [J]. Phytopathol Z, 1932, 5:315-321.

[18] 方中达. 植物研究方法[M]. 3版. 北京:中国农业出版社, 1998:130-138.

[19] 夏文强,高丽丹,张雅芬,等. 玉米黑粉菌效应因子研究进展[J]. 农业生物技术学报,2021,29(11):2232-2247.

[20] 张修军,Cooper R M. 玉蜀黍黑粉菌担孢子萌发及侵染过程的研究[J]. 湖北农学院学报,1993(3):189-193.

[21] Puhalla J E. Compatibility reactions on solid medium and interstrain inhibition in *Ustilago maydis* [J]. Genetics, 1968, 60(3):461-474.

果实后熟软化<sup>[4]</sup>。

细胞壁结构的完整性对维持果实的硬度至关重要,果胶是细胞壁的重要组分,原果胶能够将纤维素与半纤维素聚合为坚固的细胞壁结构,果实在软化过程中,原果胶不断水解,使原细胞壁结构逐渐解聚松散,导致果实变软,在此过程中,多聚半乳糖醛酸酶(PG)和果胶甲酯酶(PME)是果实发生软化的关键酶<sup>[5]</sup>。

淀粉是果实细胞结构重要的支撑物质,对维持果实硬度有重要作用<sup>[6-7]</sup>。李馨玥等在研究南果梨果实发育过程中发现,果实在软化过程中其淀粉不断被水解,果实硬度不断下降<sup>[8]</sup>。

目前,对甜瓜贮藏过程中脂氧合酶与乙烯的作用及其对果实后熟软化的影响研究还鲜有报道。鉴于此,本研究以西州蜜 17 号为试验材料,将甜瓜果实在 20 ℃ 常温贮藏、经 1-甲基环丙烯(1-MCP)处理后 20 ℃ 贮藏和 2 ℃ 贮藏,研究甜瓜在贮藏过程中脂氧合酶活性、乙烯释放与呼吸代谢、果实软化生理、果胶酶与淀粉酶活性,阐明脂氧合酶对甜瓜果实在乙烯产生及后熟软化的影响,为甜瓜贮藏保鲜并延缓果实软化、提高其商品性提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试剂

试验地点在海南省农业科学院农产品加工设计研究所,试验时间为 2022 年 6 月至 2023 年 5 月。西州蜜 17 号甜瓜果实在购自海南省东方市感城镇甜瓜种植基地。其余试剂与张强等研究所使用的试剂<sup>[9]</sup>相同。

### 1.2 仪器与设备

本试验的仪器设备与张强等研究所使用的设备<sup>[9]</sup>相同。

### 1.3 试验方法

1.3.1 甜瓜果实的处理 试验样本的选取和处理参考张强等的方法<sup>[9]</sup>进行。

对照组:果实在(20±1)℃贮藏;冷藏(2℃)处理:将果实预冷后贮藏于(2±0.5)℃;1-甲基环丙

烯(1-MCP)处理:参照高芳等的方法<sup>[10]</sup>,处理后在(20±1)℃条件下贮藏。

每 2 d 对果实硬度、呼吸强度、乙烯释放量、果胶酶活性、淀粉酶活性及酶基因表达等指标测定 1 次,共测 9 次。

1.3.2 果实硬度测定 参照李响等的方法<sup>[11]</sup>进行,每个处理果实数为 9 个,每个处理重复 3 次,单位:kg/cm<sup>2</sup>。

1.3.3 呼吸强度与乙烯释放量的测定 呼吸强度:参照张强等的方法<sup>[9,12]</sup>测定,单位:mg/(kg·h)。

乙烯释放量:参照张强等的方法<sup>[9,13]</sup>测定,每次取 9 个果实,分 3 组,每组 3 个果实,重复 3 次,单位:μL/(kg·h)。

1.3.4 原果胶与可溶性果胶含量的测定 参照纪淑娟等的方法<sup>[14]</sup>进行测定,单位均为 mg/g FW。

1.3.5 果实淀粉含量的测定 参照谢季云等的方法<sup>[15]</sup>,称取 2.0 g 鲜果肉,研磨后加入 80% 乙醇 80 ℃ 水浴 20 min,离心,取上清液,蒸去乙醇,加 2 mL 水溶解残留物,经微孔滤膜(0.25 μm)过滤,将残余物用高氯酸提取,用蒽酮比色法测定生成的葡萄糖含量,根据葡萄糖标准曲线计算淀粉含量,重复 3 次。

1.3.6 脂氧合酶、果胶酶、淀粉酶活性的测定 脂氧合酶液提取和活性测定参照胡妍芸等的方法<sup>[16]</sup>进行,反应酶液在 234 nm 波长处的吸光度 1 min 增加 0.001 为 1 个酶活力单位,记为:U<sub>234 nm</sub>/(g·min)。多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonase,PG)活性参照李瑞娟等的方法<sup>[17]</sup>测定,单位:μg/(g·min)。果胶甲酯酶(pectin methylesterase,PME)活性参照吴琼等的方法<sup>[18]</sup>测定,单位:mmol/(g·min)。淀粉酶液提取和活性测定参照庞敏等的方法<sup>[19]</sup>进行,酶活性以 D<sub>520 nm</sub>表示,单位:U。以失活酶液作空白对照,重复 3 次。

1.3.7 果实酶基因的定量表达分析 基因的定量表达通过实时荧光定量 PCR(quantitative real-time PCR,qRT-PCR)分析<sup>[20-21]</sup>,以 Actin 为内参基因,所需引物见表 1。

表 1 实时定量 PCR 所需引物

基因名称	基因登录号	引物序列
<i>CmPG</i>	MELO3C015128	F:5'-TCATGGTGTGTGAATGTGTC-3';R:5'-TGAGTGTGTATTGTAGCGTC-3'
<i>CmPME</i>	MELO3C014536	F:5'-CCGTGACAGACCTTAATCACACT-3';R:5'-GATGCACTCGTTCCTCACATGTT-3'
<i>CmAM</i>	MELO3C013732	F:5'-ACTGCAAAGTTCATTCCACTG-3';R:5'-CTGCACTCGTCATCACATGG-3'
<i>CmActin</i>	MELO3C020809	F:5'-TTCTGGTGATGGTGTGAGTC-3';R:5'-GGCAGTGGTGTAACATG-3'

## 1.4 数据统计分析

采用 Origin 9.0 进行数据分析与作图,用 SPSS 17.0 软件系统进行方差分析,以  $P < 0.05$  作为差异显著的标准。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理对甜瓜贮藏过程中脂氧合酶活性、乙烯释放量与呼吸强度的影响

由图 1 - A 可知,对照组与 1 - MCP 处理甜瓜果实 LOX 活性在贮藏 18 d 后差异不显著( $P > 0.05$ ),在贮藏初期呈现上升趋势,并且均在处理 6 d 时达到峰值,随后下降并长期保持平稳。果实在 2 °C 条件下贮藏,果实内 LOX 被强烈抑制,LOX 活性显著低于照组和 1 - MCP 处理组( $P < 0.05$ )。由图 1 - B、图 1 - C 可知,对照组与 1 - MCP 处理组果实乙烯释放量与呼吸强度存在跃变现象,对照组跃变期较早,且峰值较高;1 - MCP 处理对乙烯释放有显著的抑制作用( $P < 0.05$ ),跃变有所延迟,跃变峰值也较小。果实在 2 °C 条件下贮藏,乙烯释放量与呼吸强度均没有发生跃变现象。

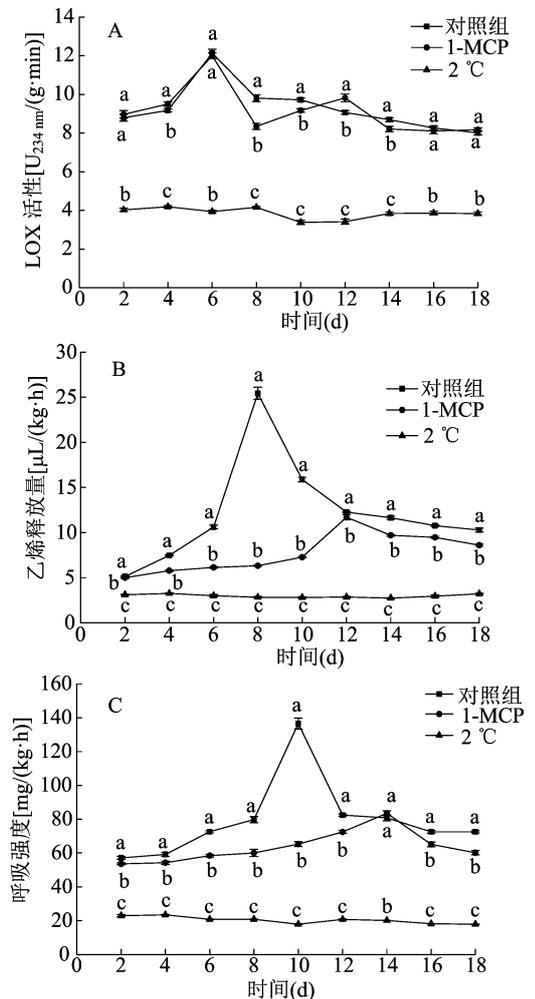
### 2.2 不同处理对甜瓜果实硬度的影响

图 2 显示,对照组果实硬度下降最为明显,且在处理 8 ~ 10 d 硬度下降较快,之后下降缓慢;1 - MCP 处理组果实硬度也不断下降,但较对照组下降缓慢,3 个试验组中,2 °C 贮藏处理果实硬度下降最为缓慢,至贮藏 18 d 时仅略有降低。结合图 1 分析可知,乙烯释放、呼吸跃变后,果实硬度下降较为迅速。若跃变受到延迟与抑制,则果实硬度的下降也会发生相应的变化。

### 2.3 不同处理对果实果胶、淀粉含量的影响

在贮藏过程中,对照组与 1 - MCP 处理组果实原果胶含量均有不同程度下降;可溶性果胶含量则呈相反的变化趋势,随着贮藏时间的延长而不断上升(图 3 - A、图 3 - B)。其中,对照组的下降速度最快,1 - MCP 处理组次之,2 °C 组变化最为缓慢( $P < 0.05$ )。由图 3 - C 可知,在对照组中,果实中淀粉快速降解,含量迅速下降;1 - MCP 处理能够减缓淀粉降解速率,但淀粉含量下降幅度仍然较大;在 2 °C 处理下,果实淀粉降解被显著抑制,下降缓慢。

结合图 1、图 2 与图 3 分析可知,LOX 活性的变化对果胶、淀粉含量不产生影响,但初期 LOX 活性升高,果实硬度也发生降低。乙烯与果胶、淀粉含量变化密切相关,乙烯释放量快速增加,原果胶、淀



不同小写字母表示相同贮藏时间不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同

图1 贮藏过程中甜瓜果实 LOX 活性、乙烯释放量以及呼吸强度变化

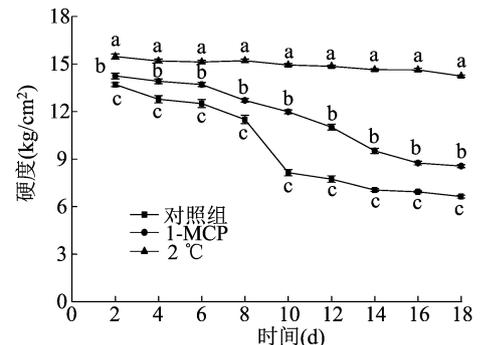


图2 贮藏过程中甜瓜果实硬度变化

粉含量则快速减少。1 - MCP 对乙烯产生具有抑制作用,因此,果实中原果胶、淀粉含量的下降速度变缓。并且,随着原果胶、淀粉含量的降低,果实硬度下降,而可溶性果胶含量与果实硬度的变化趋势则相反。低温下贮藏,果实中的酶活性与生理代谢均受到抑制,果实的硬度能够长期保持。

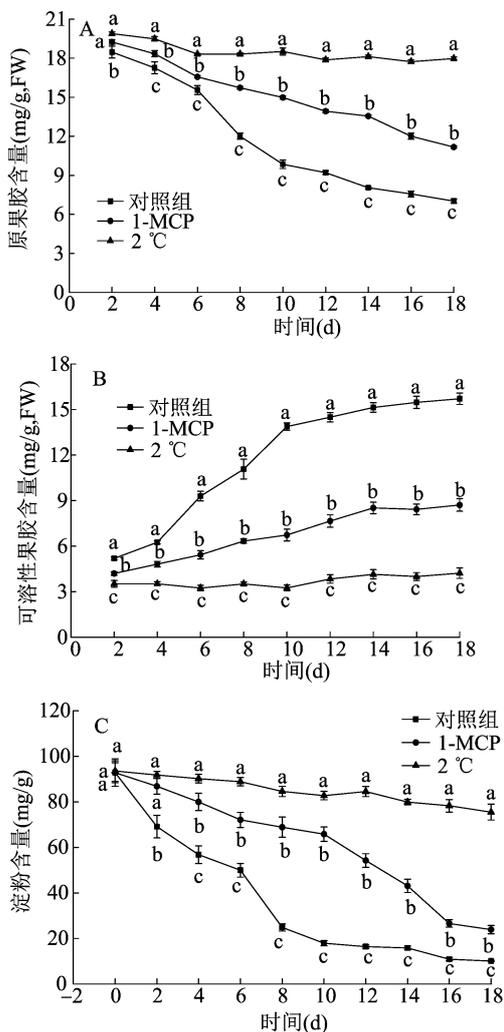


图3 贮藏过程中甜瓜果实原果胶、可溶性果胶和淀粉含量变化

## 2.4 果胶酶活性及其基因表达分析

**2.4.1 PG活性与 *CmPG* 表达情况分析** 由图4-A、图4-B可知,果实中PG活性与其基因表达量呈正相关,1-MCP处理与2°C贮藏组的果实样本中PG活性与 *CmPG* 表达量均低于对照组样本,对照组果实PG活性与 *CmPG* 表达量在处理8 d时达到最大值,之后快速下降;1-MCP处理组果实在处理12 d时出现较小的跃变峰。在2°C条件下,果实PG活性与 *CmPG* 表达量水平均很低,且长期保持平稳,未出现跃变现象。

**2.4.2 PME活性与 *CmPME* 表达情况分析** 由图5-A、图5-B可知,对照组果实PME活性与 *CmPME* 表达量在贮藏前期已有显著上升,并存在跃变现象,在处理6 d时出现跃变峰,10 d后下降缓慢。1-MCP处理组果实PME活性与 *CmPME* 表达量在前期较为平稳,在处理10~12 d有小幅上升,之后缓慢下降。果实在2°C条件下贮藏,PME活性

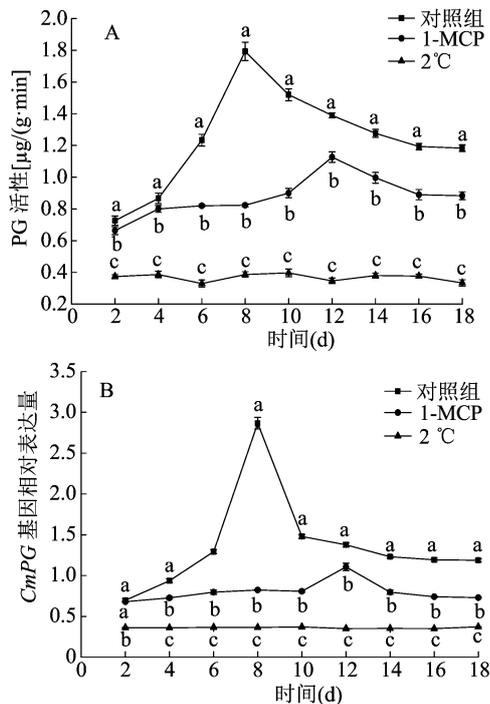


图4 贮藏过程中甜瓜果实PG活性及其基因表达变化

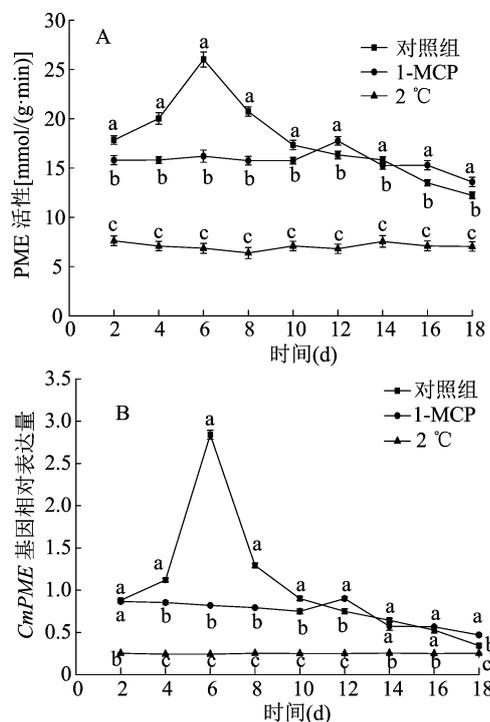


图5 贮藏过程中甜瓜果实PME活性及其基因表达变化

与 *CmPME* 表达量均受到较强的抑制作用,始终处于较低水平。

## 2.5 淀粉酶(AM)活性及其基因表达分析

由图6可知,对照组果实在贮藏前期淀粉酶(AM)活性缓慢上升,6 d后快速升高, *CmAM* 表达量亦迅速增加,8 d时达到峰值,之后下降。1-MCP

处理组 AM 活性与 *CmAM* 表达量受到一定程度的抑制,但一直呈缓慢上升趋势,并在贮藏后期显著高于对照组( $P < 0.05$ )。在 2 °C 条件下,果实 AM 活性与 *CmAM* 表达量受到较强的抑制作用,且始终稳定在较低水平。

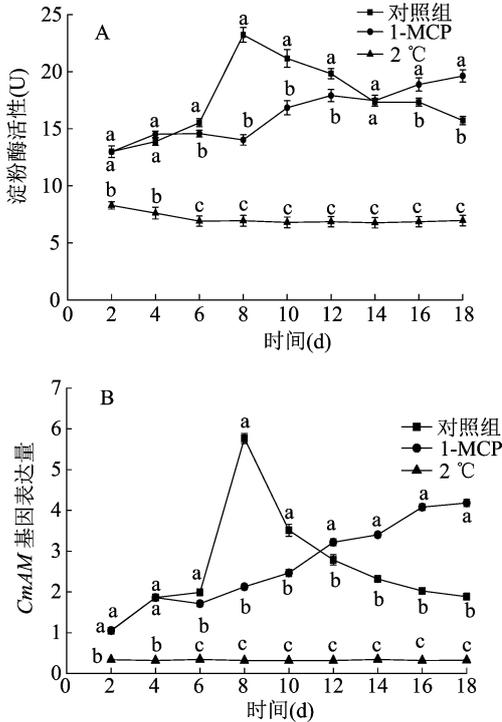


图6 贮藏过程中甜瓜果实淀粉酶活性及其基因表达变化

结合图 1 分析可知,果胶酶、淀粉酶及其基因表达不受 LOX 活性的调控,但却与乙烯释放量与呼吸强度的变化密切相关。

### 3 讨论与结论

乙烯是果实成熟软化生理代谢的重要物质,LOX 能够影响乙烯的代谢<sup>[22]</sup>。LOX 能够直接作用于细胞膜并催化其降解,以促进乙烯合成酶与底物的反应产生乙烯。同时,LOX 途径产生的氢过氧化物与自由基参与乙烯的合成转化,使乙烯增加,从而加速果实的成熟软化<sup>[23]</sup>。此外,诱导香蕉 *MaLOX1* 基因的表达,能够加快果实的成熟<sup>[24]</sup>。本研究中发现,LOX 活性升高先于乙烯释放与呼吸跃变的发生,说明 LOX 活性升高可能启动了乙烯的生成并发生一系列的后熟生理代谢反应,这验证了前人的研究结论。

同时,LOX 的活性也受乙烯调节。梁馨元的研究显示,用外源乙烯处理番茄,番茄果实的 LOX 活性有所升高,促进果实后熟软化<sup>[25]</sup>,乙烯抑制剂

1-MCP 处理则能降低西瓜中 LOX 的活性<sup>[26]</sup>,还能够抑制苹果 LOX 基因的表达<sup>[27]</sup>。在本研究中却发现,乙烯释放量的变化对 LOX 活性没有影响,LOX 与乙烯调控作用具有单向性,即 LOX 能够启动乙烯释放与呼吸跃变,但乙烯对 LOX 的活性却没有调控作用,并且,LOX 活性变化不受乙烯抑制剂 1-MCP 的影响,这与 Defilippi 等的研究结论<sup>[28]</sup>相一致,说明不同果实之间 LOX 与乙烯的相互调控关系存在较大的差异性。

原果胶水解转化为可溶性果胶,是导致果实硬度下降的重要因素<sup>[29-30]</sup>。本研究显示,贮藏初期,LOX 活性升高,原果胶、可溶性果胶含量以及果胶酶活性、酶基因表达量变化并不明显,但果实硬度却有所下降,说明此阶段果实的软化可能是由于 LOX 直接作用于细胞膜所致,由于 LOX 活性升高幅度不大,果实硬度下降也较少,而在乙烯释放跃变后,果胶酶活性、基因表达均快速升高,果实硬度则迅速下降。因此,乙烯促使果胶酶活性与酶基因表达的升高对甜瓜果实的软化起更重要的作用。

淀粉是细胞壁重要的支撑物质,对维持果实硬度起重要作用。红阳猕猴桃果实在软化阶段淀粉酶活性快速上升,淀粉酶引起淀粉水解产生糖,为呼吸跃变提供能源物质,之后乙烯释放量不断增加,又促进了淀粉酶基因表达,促使酶活性升高,淀粉水解,果实硬度不断下降<sup>[31]</sup>。在对桃的研究中也有类似发现,在桃果实软化过程中,淀粉酶活性升高,淀粉大量降解,淀粉含量迅速下降<sup>[32]</sup>。本研究结果表明,LOX 与淀粉酶活性的变化存在不同步性,并且在 LOX 活性的快速升高阶段,淀粉酶活性与淀粉含量未发生明显变化。此外,淀粉酶活性、基因表达量的升高先于乙烯跃变的发生,并且在跃变后长期保持较高活性,淀粉含量不断降低,果实硬度也随之下降。这说明 LOX 与淀粉代谢相对独立,而淀粉代谢、乙烯释放以及果实软化间则存在密切关系。

由于 1-MCP 对乙烯的抑制作用,果胶酶、淀粉酶活性及其基因表达量均发生相应的变化。此外,由于低温下果实中各酶活性与生理代谢均受到显著抑制,果实没有出现后熟软化现象,果实硬度能够较长时间保持不变。

综上所述,在甜瓜果实贮藏过程中,LOX 能够启动果实的乙烯生理代谢,促进乙烯的生成,进而引起果实的乙烯释放量与呼吸跃变;但乙烯对 LOX

却没有明显的影响。LOX 对果实的细胞壁代谢未发现明显的调控作用,对果胶酶和淀粉酶活性的变化不产生影响,乙烯代谢与果胶酶活性、基因表达变化以及淀粉代谢则存在密切关系,对果实的后熟生理代谢有重要的促进作用,并能够加速果实的软化。

#### 参考文献:

- [1] 王玉红,白羽嘉,李 梦,等. 采后不同果肉类型甜瓜软化相关指标的变化[J]. 食品科技,2018,43(3):48-54.
- [2] Mashima R, Okuyama T. The role of lipoxygenases in pathophysiology: new insights and future perspectives [J]. Redox Biology,2015,6(7):297-310.
- [3] Iqbal N, Khan N A, Ferrante A, et al. Ethylene role in plant growth, development and senescence; interaction with other phytohormones [J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:475.
- [4] 董春燕,梁卫红,程 辉,等. 植物脂氧合酶在逆境胁迫应答中功能研究进展[J]. 中国农学通报,2020,36(33):102-107.
- [5] 何欣遥,靳苗苗,刘 锦,等. 外源乙烯对常温物流甘薯的抑芽作用及其品质的影响[J]. 食品与发酵工业,2020,46(7):194-200.
- [6] 艾沙江·买买提,张校立,梅 闯,等. 库尔勒香梨果实可溶性糖积累及代谢相关酶活性变化[J]. 新疆农业科学,2018,55(4):664-673.
- [7] 张 琴,林 欣,彭俊森,等. 外源草酸对采后‘蜂糖李’果实软化和细胞壁降解的影响[J]. 食品与发酵工业,2023,49(6):64-70.
- [8] 李馨玥,李 通,袁 晖,等. ‘南果梨’果实发育过程中糖积累与相关基因表达分析[J]. 果树学报,2016,33(增刊1):59-64.
- [9] 张 强,代文婷,金新文. 氯化钙与 1-甲基环丙烯对伽师瓜果实软化与果胶酶活性及其基因表达影响[J]. 食品与发酵工业,2019,45(2):45-52.
- [10] 高 芳,郝 义,郝那维,等. 1-MCP 处理和 PE 膜包装对冷藏李果实品质及抗氧化酶活性的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2022,53(1):34-42.
- [11] 李 响,熊亚男,靳亚忠,等. 乙烯、脱落酸以及乙醇对采后薄皮甜瓜果实软化及调节酶活性的影响[J]. 北方园艺,2021(21):100-108.
- [12] Williams R S, Noureddine B. Biochemical and physiological changes of star apple fruit (*Chrysophyllum cainito*) during different “on plant” maturation and ripening stages [J]. Scientia Horticulturae,2018,236:36-42.
- [13] Li X, Bi Y, Wang J J, et al. BTH treatment caused physiological, biochemical and proteomic changes of muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruit during ripening [J]. Journal of Proteomics, 2015, 120(4):179-193.
- [14] 纪淑娟,卜凤雅,周 倩,等. 冷藏对蓝莓果实细胞壁组分及其降解酶活性的影响[J]. 食品与发酵工业,2014,40(6):199-204.
- [15] 谢季云,赵晓敏,汪永琴,等. 1-MCP 处理对不同时采收的阿克苏富士苹果在采后贮藏期糖代谢的影响[J]. 现代食品科技,2018,34(9):111-121,214.
- [16] 胡妍芸,李零昕,王 雨,等. 粉红单端孢侵染和苯并噻重氮诱抗对甜瓜脂氧合酶代谢及特征香气的影响[J]. 食品科学,2018,39(3):259-267.
- [17] 李瑞娟,杨淑霞,王 丹,等. 高能电子束辐照对猕猴桃细胞壁降解相关酶活性和基因表达的影响[J]. 食品工业科技,2022,43(1):326-334.
- [18] 吴 琼,吴文龙,李维林,等. NAA 处理对黑莓果实品质及细胞壁酶活性的影响[J]. 北方园艺,2021(10):15-21.
- [19] 庞 敏,李 琳,梁彩丽,等. 不同贮藏条件下马铃薯淀粉酶活性变化分析[J]. 山西农业科学,2021,49(6):787-790.
- [20] Han Y, Zhu Q G, Zhang Z K, et al. Analysis of xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase (*XTH*) genes and diverse roles of isoenzymes during persimmon fruit development and postharvest softening[J]. PLoS One,2015,10(4):e0123668.
- [21] 屈 艺,曾 明. 丛枝菌根真菌和糖醇螯合钙对草莓采后果实硬度和细胞壁酶活性及其关键基因表达的影响[J]. 中国南方果树,2021,50(4):120-124,127.
- [22] Li Z H, Peng J Y, Wen X, et al. Ethylene-insensitive3 is a senescence-associated gene that accelerates age-dependent leaf senescence by directly repressing miR164 transcription in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell,2013,25(9):3311-3328.
- [23] Yin X R, Zhang Y, Zhang B, et al. Effects of acetylsalicylic acid on kiwifruit ethylene biosynthesis and signaling components [J]. Postharvest Biology and Technology,2013,83(3):27-33.
- [24] He Q G, Hong K Q, Zou R, et al. The role of jasmonic acid and lipoxygenase in propylene-induced chilling tolerance on banana fruit [J]. European Food Research and Technology,2014,238(1):71-78.
- [25] 梁馨元. 脂氧合酶和乙烯在番茄果实成熟及香气合成中的作用[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2017.
- [26] Bai X H, Teng L H, Lü D Q, et al. Co-treatment of EFF and 1-MCP for enhancing the shelf-life and aroma volatile compounds of oriental sweet melons (*Cucumis melo* var. *makuwa* Makino) [J]. Journal of Integrative Agriculture,2014,13(1):217-227.
- [27] Harb J, Lara I, Saleh O, et al. Ethylene suppression modifies gene expression and activity of aroma volatile-related enzymes in ‘Delbard Estivale’ apples [J]. Acta Horticulturae, 2010, 877(11):1093-1098.
- [28] Defilippi B G, Dandekar A M, Kader A A. Relationship of ethylene biosynthesis to volatile production, related enzymes, and precursor availability in apple peel and flesh tissues [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry,2005,53(8):3133-3141.
- [29] Gwanpua S G, van Buggenhout S, Verlinden B E. Pectin modifications and the role of pectin-degrading enzymes during postharvest softening of Jonagold apples [J]. Food Chemistry,2014,158(2):283-291.
- [30] 杨丽萍,马荣雪,周永海,等. 甜瓜质地差异及相关细胞壁酶活性变化[J]. 中国瓜菜,2020,33(5):12-17.
- [31] 杨 勇,陈 露,陈 成,等. 环剥对红阳猕猴桃果实品质及糖代谢的影响[J]. 江苏农业科学,2021,49(19):156-163.
- [32] Wang K, Shao X F, Gong Y F, et al. The metabolism of soluble carbohydrates related to chilling injury in peach fruit exposed to cold stress [J]. Postharvest Biology and Technology,2013,86(6):53-61.