

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2023.02.020

番茄 *UVR8* 基因对果实采后贮藏品质的影响

林智城, 李佳男, 汪宏涛, 徐娟, 唐晓凤

(合肥工业大学 食品与生物工程学院, 安徽 合肥 230601)

摘要:紫外线抗性位点8(UV resistance locus 8, *UVR8*)编码光受体蛋白,负责UV-B感知和信号转导,被认为参与调控其他的生理反应。文章对*UVR8*过表达和基因沉默植株的果实进行分析,结果表明:与对照组相比,*UVR8*过表达转基因番茄果实有着更长的贮藏期,其果实硬度显著高于野生型;对*UVR8*转基因番茄果实的过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性进行测定,结果发现过表达番茄果实的CAT、POD的酶活与野生型相比均显著提高,分别是野生型的2.5、2.3倍,而基因沉默番茄果实的酶活与野生型相比显著下降;同时对脂质过氧化指标的丙二醛(MDA)进行分析,表明每g过表达番茄果实中MDA物质的量有所降低,仅为野生型的1/2,而且每g基因沉默番茄果实中MDA物质的量与野生型相比明显升高。由以上结果可推测,*UVR8*基因在延长番茄果实采后贮藏期中发挥了作用。

关键词:番茄;紫外线抗性位点8(*UVR8*);贮藏期;酶活性;转基因

中图分类号:Q943.2;S641.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1003-5060(2023)02-0274-06

Effect of tomato *UVR8* gene on postharvest storage quality of fruits

LIN Zhicheng, LI Jianan, WANG Hongtao, XU Juan, TANG Xiaofeng

(School of Food and Biological Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230601, China)

Abstract: UV resistance locus 8 (*UVR8*) encodes a photoreceptor protein, which is responsible for UV-B sensing and signal transduction, and is believed to be involved in the regulation of other physiological reactions. In this work, the fruits of *UVR8* overexpression and gene-silenced plants were analyzed, and it showed that compared with the control group, the *UVR8* overexpressed transgenic tomato (*Solanum lycopersicum*) fruits had a longer storage period, and the fruit hardness was significantly higher than that of the wild type. The catalase (CAT) and peroxidase (POD) activities of *UVR8* transgenic tomato fruits were measured, and the results showed that the activities of CAT and POD in overexpressed tomato fruits were significantly higher than those in the wild type, which were 2.5 and 2.3 times higher than those in the wild type, respectively; while the activities of CAT and POD in gene-silenced tomato fruits were significantly lower than those in the wild type. The analysis of malondialdehyde (MDA), which is an indicator of lipid peroxidation, showed that the content of MDA per gram of overexpressed tomato fruits was reduced, which was only half of that of the wild type, and the content of MDA per gram of gene-silenced tomato fruits was significantly higher than that of the wild type. It could be inferred from the above results that the *UVR8* gene played a role in prolonging the postharvest storage period of tomato fruits.

Key words: tomato (*Solanum lycopersicum*); UV resistance locus 8 (*UVR8*); storage period; enzyme activity; transgene

收稿日期:2021-03-12;修回日期:2021-04-28

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31671266)

作者简介:林智城(1995—),男,福建闽侯人,合肥工业大学硕士生;

唐晓凤(1984—),男,四川绵阳人,博士,合肥工业大学副教授,硕士生导师。

0 引言

番茄(*Solanum lycopersicum*)是全球第一大经济作物^[1],其营养丰富、口感良好以及含有多种天然的维生素、矿物元素和纤维素,在国民经济发展和蔬菜供给中占有不可或缺的地位。番茄还是植物特别是浆果类遗传、进化、生殖生物学和分子生物学的模式植物^[2-7]。番茄属于呼吸跃变型果蔬,而且其水份含量高、鲜嫩皮薄、极易损伤,给贮运带来许多不便,在贮藏期间也易受疫病、软腐病、实腐病、溃疡病等多种病害的影响或侵染,极易导致霉变腐败,因此,番茄的贮藏品质显得尤为重要。番茄果实硬度是果实品质构成要素之一,与采后贮藏特性有密切关系,因此保持番茄果实硬度是提高番茄货架寿命的有效途径之一^[8]。

番茄果实在贮藏过程中可能会遭遇各种各样的病原微生物,而植物在与病原微生物的攻防协同进化中形成了复杂的防御机制,包括对病原微生物的感知、信号转导、抗病基因表达,最终激活抗病相关酶,合成防卫次生代谢物^[9-11]。如过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸解氨酶等,在植物受到病原菌侵袭时表达量升高、活性增强,参与活性氧清除和酚类等抗病代谢物质的合成,以增强植物对病害的防御能力^[12]。

紫外线抗性位点8(UV resistance locus 8, UVR8)蛋白负责UV-B感知和信号转导。UVR8基因首次在紫外敏感植物的突变筛选中被发现,该突变体对UV-B辐射敏感。突变体uvr8的UV-B抵抗能力被破坏是由于UV诱导的涉及UV损伤修复和UV保护的防御基因表达失败造成的,例如查尔酮合酶基因,它是吸收紫外线的类黄酮和花色苷生物合成的重要酶。目前,关于UVR8在植物体内的生理功能主要集中在拟南芥的研究中,包括抑制下胚轴的生长、叶肉细胞和表皮细胞的伸展、表皮气孔放大、调节生物节律、提高光合速率和提高对灰霉菌的抗性,其他植物可能还有许多未知的功能^[13-17]。目前认为UVR8还参与调控其他的生理反应,包括向光性、热形态发生、昼夜节律、生长素信号、防御、耐盐、避荫、叶绿体发育、气孔开放、叶片发育和叶片向下卷曲等^[18]。

本研究以UVR8转基因番茄植株果实为实验材料,野生型AC(WT)为对照,对其功能进行分析,发现UVR8能调控番茄果实的硬度,改变番茄果实的贮藏期,进一步分析发现其影响番茄

果实中CAT、POD的酶活性,提高番茄果实的抗病能力,为提高番茄果实的货架寿命及其采后商品化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 番茄材料

野生型(WT)、UVR8过表达(UVR8-OE)和UVR8基因沉默(UVR8-Ri)番茄种子,2种突变的基因型番茄种子均由本实验室前期研究获得^[19]。种子催芽并露白后播种于50孔育苗盘(装有湿润育苗土)中,在16 h/8 h(光/暗)条件下发芽和育苗。待4片真叶展开时,将小苗移栽植于标准聚碳酸酯日光温室中生长。

1.2 UVR8转基因番茄阳性植株的鉴定

在遗传转化时将筛选标记基因新霉素磷酸转移酶Ⅱ(NPTⅡ)转入植物基因组中。以筛选标记基因设计引物NPTⅡ-F/R见表1所列,野生型番茄基因组DNA为负对照,pBI121质粒为阳性对照,进行聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)扩增,以初步鉴定阳性转基因植株。

表1 本研究所用引物序列

引物名称	引物序列	用途
NPTⅡ-F	AGACAATCGGCTGCTCTGAT	转基因植株
NPTⅡ-R	TCATTTCGAACCCAGAGTC	DNA鉴定
RTUVR8-F	TTCAAGGGAATACCCGTAAAGA	UVR8定
RTUVR8-R	CTCCCACATCGGCTGAAACT	量分析
RTUBI3-F	AGGTTGATGACACTGGAAAGGT	定量内参
RTUBI3-R	AATCGCCTCCAGCCTTGTGTGA	基因

进一步设计实时定量PCR^[20-21]引物RTUVR8-F和RTUVR8-R,见表1所列,以UBI3作为内参基因,分别提取WT、UVR8-OE和UVR8-Ri阳性植株的叶片RNA,反转录合成cDNA作为模板,进行实时定量PCR扩增,检测UVR8基因的表达水平。

1.3 番茄硬度检测

在番茄红熟期(red ripe, RR)时取样,WT、UVR8-OE和UVR8-Ri果实硬度用质构仪(Model TA.XT Plus, SMSTA, UK)带探头(Model SMS P/2N)进行分析。用0.005 N的起始压力并以1.50 mm/s速度压入15 mm,硬度值取每次测量最大值。对每个番茄的赤道面3点进行测定,3个生物学重复。

1.4 贮藏期分析

在番茄红熟期(RR)时取样,将 WT、UVR8-OE 和 UVR8-Ri 果实统一放置在保鲜盒中,于 25 °C 烘箱中恒温贮藏,每隔 5 d 进行观察和拍照。

1.5 转基因番茄果实中 CAT、POD 酶活的测定

粗酶提取液的制备。取少量番茄外果肉,于研钵中加入液氮充分研磨成粉末,每次只取约 0.3 g 粉末,用 1 mL 冰上预冷的 PBS 缓冲液(0.1 mol/LKH₂PO₄, 0.1 mol/L Na₂HPO₄, pH 值 7.0, 加入 1% TritonX-100、5% PVPP、5 mmol/L EDTA),充分混匀,于 4 °C 离心机中 13 000 r/min 离心 20 min。吸取上清液,再用上述的 PBS 缓冲液稀释 3 倍,即粗酶液,于 4 °C 保存备用。

(1) CAT 量的测定^[22-23]。吸取 30 μL 粗酶液,加入 240 μL 的 0.05 mol/L PBS 缓冲液,混匀后置于酶标板中。迅速加入 30 μL 的 0.1 mol/L 的过氧化氢溶液,震荡 5 s 后立即测定 240 nm 吸光度,每隔 30 s 再测量 1 次 A₂₄₀,连续测量 10 次。每 g 番茄中 CAT 物质的量的计算公式为:

$$n_{(\text{CAT})} = \frac{\Delta A_{240}}{t} \frac{V_t}{0.1mV_s},$$

其中: $\Delta A_{240}/t$ 为吸光值的变化斜率, ΔA_{240} 为变化值, t 为时间; V_t 为提取酶液体积; V_s 为反应体系中提取液体积; m 为番茄样品质量。

(2) POD 量的测定^[22,24]。吸取 60 μL 粗酶液,加入 210 μL 0.3% 愈创木酚,30 °C 孵育 10 min。加入 0.1 mol/L 过氧化氢溶液,震荡 5 s 后立即测定 470 nm 吸光度。每隔 30 s 再测量 1 次 A₄₇₀,连续测量 10 次。每 g 番茄中 POD 物质的量的计算公式为:

$$n_{(\text{POD})} = \frac{\Delta A_{470}}{t} \frac{V_t}{0.1mV_s},$$

其中: $\Delta A_{470}/t$ 为吸光值的变化斜率, ΔA_{470} 为变化值, t 为时间; V_t 为提取酶液体积; V_s 为反应体系中提取液体积; m 为番茄样品质量。

1.6 转基因番茄果实中 MDA 量的测定

MDA 量的测定^[22,25]。吸取 300 μL 粗酶液,加入 0.5 mL 的 0.5% TBA 溶液(0.5% 硫代巴比妥酸、10% 三氯乙酸),95 °C 加热 20 min 后迅速冰浴 5 min,然后 4 °C、1 000g 离心 10 min。取 300 μL 上清液于酶标板中,检测 450、532、600 nm 吸光度。每 g 番茄中 MDA 物质的量的计算公式为:

$$n_{(\text{MDA})} = \frac{[6.45(A_{532} - A_{600}) - 0.56A_{450}]V_t}{mV_s},$$

其中: V_t 为提取酶液体积; V_s 为反应体系中提取液体积; m 为番茄样品质量。

各实验重复 3 次。测定数据利用 SPSS 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 UVR8 转基因番茄植株的鉴定

分别提取 WT、UVR8-OE 和 UVR8-Ri 植株的基因组 DNA,以筛选标记基因 *NPT II* 特异引物进行实时定量 PCR 扩增。结果显示,转入基因的番茄植株扩增得到与正对照相同的预期条带约 750 bp,而 WT 未有扩增条带如图 1 所示,图 1 表明已获得转基因阳性番茄植株。图 1 中, M 表示 DNA Marker; P 表示 pBI121 质粒,阳性对照; 1~5 分别表示 UVR8 转基因番茄植株; N 表示 WT 番茄,阴性对照。

进一步提取 WT、UVR8-OE 和 UVR8-Ri 阳性植株 RNA,反转录后进行实时定量 PCR。UVR8 表达水平如图 2 所示,图 2 中,* 表示与 WT 相比有显著性差异($P < 0.05$)。

由图 2 可知,分别获得 UVR8 表达水平高于和低于 WT 的 2 个独立的 UVR8-OE 和 UVR8-Ri 植株,分别命名为 UVR8-OE1、UVR8-OE2 和 UVR8-Ri1、UVR8-Ri2。鉴定结果表明,植物表达载体插入片段已在番茄基因组中整合,并获得 UVR8 基因上调和下调表达的转基因番茄植株。

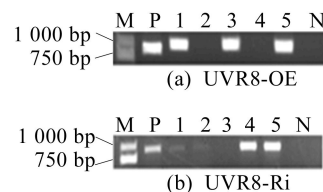


图 1 UVR8 转基因植株基因组 DNA 阳性鉴定

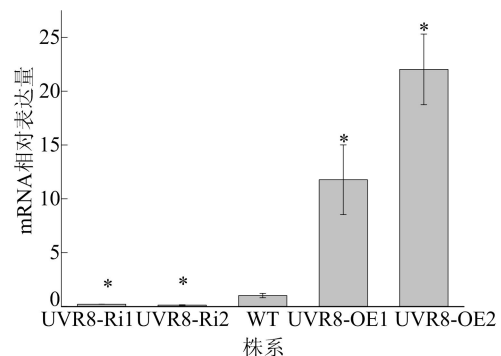


图 2 UVR8 转基因植株 PCR 分析

2.2 红熟期番茄果实硬度的比较

番茄果实硬度是果实品质构成要素之一,与采后贮藏特性有密切关系,番茄果实的硬度测定结果如图 3 所示,图 3 中:相同字母表示没有显著性差异;不同字母表示有显著性差异($P < 0.05$)。

由图 3 可知,与 WT 相比,UVR8-OE 番茄果实的硬度显著增加,UVR8-Ri 番茄果实的硬度显著降低,说明 UVR8 基因表达水平的提高可以显著提高番茄果实的硬度。

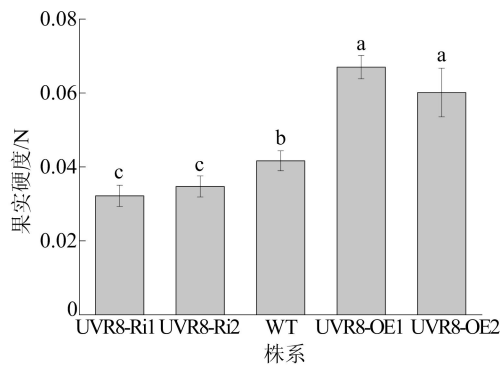


图 3 番茄果实硬度比较

2.3 红熟期番茄果实贮藏期的比较

因为 UVR8-OE 转基因番茄的硬度明显强于野生型,所以对转基因番茄果实的贮藏期进行探究。在对番茄果实的贮藏期进行比较时,发现 UVR8-OE 番茄果实较 WT 腐败速度延缓。番茄果实的自然腐败情形如图 4 所示。

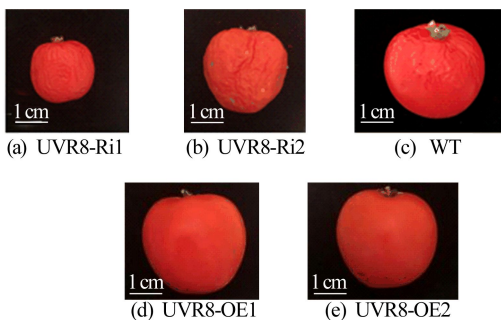


图 4 番茄果实的自然腐败情形

从图 4 可以看出,同日采摘的 WT、UVR8-OE 和 UVR8-Ri 番茄果实放置于 25 °C 恒温烘箱中,存放 15 d 后,UVR8-Ri 和 WT 番茄相继出现软化腐败,而 UVR8-OE 番茄品质完好。

2.4 番茄果实酶活测定

为了探究其中可能存在的其他原因,对 WT、UVR8-OE 和 UVR8-Ri 株系果实中的 CAT、

POD 和 MDA 酶活进行测定。

2.4.1 CAT、POD 酶活的测定

当植物受到外界不良环境的胁迫以及病原菌侵袭时,体内会产生并积累大量的活性氧^[26]。植物通过激活清除活性氧的关键酶,例如 CAT、POD,两者协同配合,使植物体内的氧自由基始终维持在一个相对较低的水平,以此减轻活性氧对细胞膜的氧化损害,保护植物内部细胞结构,从而延长果实的贮藏期。番茄果实酶活测定的结果如图 5 所示。图 5 中:相同字母表示没有显著性差异,不同字母表示有显著性差异($P < 0.05$)。

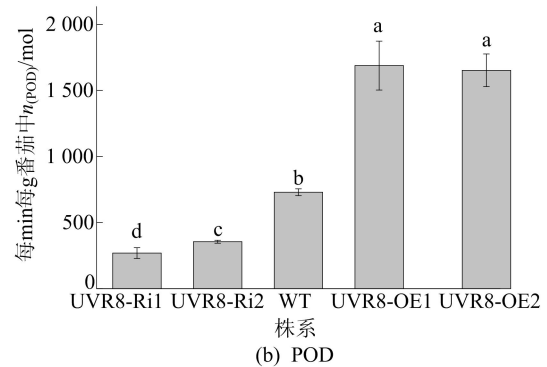
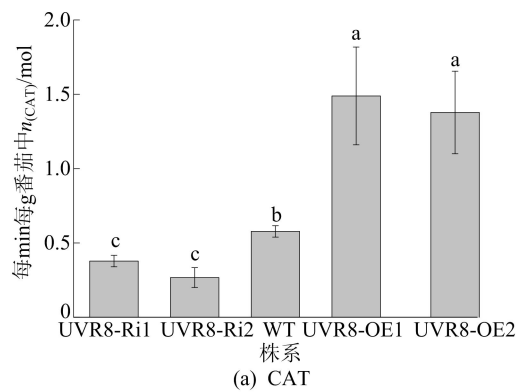


图 5 UVR8 转基因番茄果实中 CAT、POD 的量

从图 5 可以看出,与 WT 相比,UVR8-OE 番茄果实中 CAT、POD 的活力显著提高,其中 UVR8-OE 番茄果实的 CAT 酶活是 WT 的 2.5 倍,POD 酶活是 WT 的 2.3 倍;UVR8-Ri 番茄果实中 CAT、POD 的活力显著降低,仅为 WT 酶活水平的 1/2,这说明 UVR8 基因表达水平的提高可以增强防御 CAT、POD 的酶活性。

2.4.2 MDA 量的测定

以 MDA 的含量作为判断植物细胞损失程度及抗病、抗胁迫能力的指标^[27]。MDA 含量越高,说明细胞损失程度越高,抗胁迫的能力越弱。每 g 番茄果实中 MDA 物质的量如图 6 所示。图 6

中:相同字母表示没有显著性差异;不同字母表示有显著性差异($P < 0.05$)。从图 6 可以看出,与 WT 相比,UVR8-OE 番茄果实中 MDA 的量有所降低,仅为 WT 的 1/2,而且 UVR8-Ri 番茄果实中 MDA 的量显著提高,说明 UVR8 基因表达水平的提高可以降低膜系统的损伤,从而提升番茄的耐贮藏品质。

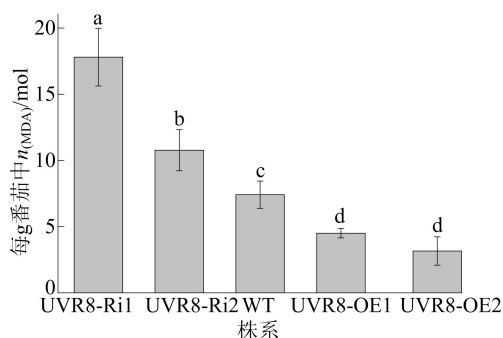


图 6 UVR8 转基因番茄果实中 MDA 的量

3 讨 论

番茄果实硬度是果实品质构成要素之一,与采后贮藏特性有密切关系。在对 UVR8 转基因番茄果实的硬度进行测定时发现,UVR8-OE 番茄果实的硬度显著高于野生型,而且 UVR8-Ri 番茄果实的硬度显著下降,表明 UVR8 基因参与了果实硬度形成这一重要的生理过程。在对番茄贮藏期的研究中发现,UVR8-OE 番茄果实有比野生型更长的贮藏期,说明 UVR8 基因的过量表达能够显著提升番茄的贮藏品质,为番茄的品质改良提供了重要的理论依据。

CAT 可以将过氧化氢分解为水和氧气,使植物体免受过氧化氢的伤害^[28-30]。POD 作为植物体内重要的呼吸酶类,它的活性高低直接影响了酚类物质的代谢,并且与病原微生物的抗性密切相关,是反映植物抗性的一个重要指标^[31],它们均对植物起着重要的逆境保护作用。在 UVR8-OE 番茄果实中 CAT、POD 活性与 WT 相比均显著提高。相应地,作为植物体内膜脂过氧化物重要产物之一,同时也是膜系统损伤程度、植物抗逆性重要反映指标的 MDA^[32-33],其在 UVR8-OE 番茄果实中有所降低。结果表明,UVR8 可能通过促进抗病相关基因的转录表达,最终使防御酶活性增强,在宿主保护、抑制病原微生物生长中发挥作用。

4 结 论

本研究从表型(耐贮藏及硬度)和果实酶活的测定证实了 UVR8 基因在提高番茄果实的货架寿命中的作用,后续将通过对 UVR8 转基因番茄植株的进一步扩繁,进行较大规模植物叶片、果实病原菌接种实验,并对 UVR8-OE 植株中激活的下游基因进行分析,将有助于对 UVR8 基因功能的深入了解。

[参 考 文 献]

- [1] TIEMAN D, ZHU G T, RESENDE M F, et al. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor [J]. *Science*, 2017, 355(6323): 391-394.
- [2] TANKSLEY S D. The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(1): 181-189.
- [3] SPOONER D M, PI E S K. Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [J]. *Taxon*, 2005, 54(1): 43-61.
- [4] BUTELLI E, TITTA L, GIORGIO M, et al. Enrichment of tomato fruit with health-promoting anthocyanins by expression of select transcription factors [J]. *Nature Biotechnology*, 2008, 26(11): 1301-1308.
- [5] BEDINGER P A, CHETELAT R T, MCCLURE B, et al. Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2011, 24(3): 171-187.
- [6] MATAS A J, YEATS T H, BUDA J, et al. Tissue- and cell-type specific transcriptome profiling of expanding tomato fruit provides insights into metabolic and regulatory specialization and cuticle formation [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(11): 3893-3910.
- [7] The Tomato Genome Consortium. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution [J]. *Nature*, 2012, 485(7400): 635-641.
- [8] 魏宝东, 姜炳义, 冯辉. 番茄果实货架期硬度变化及其影响因素的研究 [J]. *食品科学*, 2005(3): 249-252.
- [9] KUTSCHERA U. Palaeobiology: the origin and evolution of a scientific discipline [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(4): 172-173.
- [10] ANTO L, IN-LLOVERA M, RIDE M K, et al. Receptor kinase signaling pathways in plant-microbe interactions [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2012, 50: 451-473.
- [11] ZIPFEL C. Plant pattern-recognition receptors [J]. *Trends in Immunology*, 2014, 35(7): 345-351.
- [12] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [13] KLIEBENSTEIN D J, LIM J E, LANDRY L G, et al. Ara-

- bidopsis UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(1): 234-243.
- [14] FAVORY J J, STEC A, GRUBER H, et al. Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in Arabidopsis[J]. *The EMBO Journal*, 2009, 28(5): 591-601.
- [15] CLOIX C, KAISERLI E, HEILMANN M, et al. C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(40): 16366-16370.
- [16] HUANG X, YANG P, OUYANG X, et al. Photoactivated UVR8-COP1 module determines photomorphogenic UV-B signaling output in Arabidopsis[J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10(3): e1004218.
- [17] DEMKURA P V, BALLARE C L. UVR8 mediates UV-B-induced Arabidopsis defense responses against Botrytis cinerea by controlling sinapate accumulation[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(3): 642-652.
- [18] YIN R H, ULM R. How plants cope with UV-B: from perception to response[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 37: 42-48.
- [19] LI H R, LI Y X, DENG H, et al. Tomato UV-B receptor SlUVR8 mediates plant acclimation to UV-B radiation and enhances fruit chloroplast development via regulating Sl-GLK2[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1-12.
- [20] NOLAN T, HANDS R E, BUSTIN S A. Quantification of mRNA using real-time RT-PCR[J]. *Nature Protocols*, 2006, 1(3): 1559-1582.
- [21] DHANASEKARAN S, DOHERTY T, MKENNETH J. Comparison of different standards for real-time PCR-based absolute quantification [J]. *Journal of Immunological Methods*, 2010, 354(1/2): 34-39.
- [22] 张政, 王莹莹, 冯国栋, 等. 番茄 *Pti6* 基因遗传转化与分析[J]. *合肥工业大学学报(自然科学版)*, 2020, 43(9): 1276-1280.
- [23] 董娜, 张爱菊, 白莹. 二苯胺磺酸钠催化动力光度法测定过氧化氢酶活性[J]. *中国食品添加剂*, 2018(10): 179-183.
- [24] 刘力. 大豆过氧化物酶的提取与分离纯化研究[J]. *绿色科技*, 2018(16): 256-262.
- [25] 蔡雄伟. 铅胁迫对狗牙根叶片中游离脯氨酸及丙二醛含量的影响[J]. *土壤农化*, 2018(5): 44-46.
- [26] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. *生物工程学报*, 2001(2): 121-125.
- [27] 王倩, 郑艳红, 孙海波, 等. 不同耐贮性粉果番茄贮藏期间果实软化相关酶活性的研究[J]. *保鲜与加工*, 2020, 20(1): 72-77.
- [28] BAILLY C, BENAMAR A, CORBINEAU F, et al. Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seeds as related to deterioration during accelerated aging [J]. *Physiolgia Plantarum*, 1996, 97(1): 104-110.
- [29] LI P, CHENG L. The shaded side of apple fruit becomes more sensitive to photoinhibition with fruit development [J]. *Physiolgia Plantarum*, 2010, 134(2): 282-292.
- [30] 周丹丹, 吴文卫, 杨逢乐. 两种过氧化氢酶活性测定方法的比较[J]. *江西农业学报*, 2009, 21(1): 118-120.
- [31] 王志兵, 赵杨, 邱志举, 等. 豆壳过氧化物酶的酶学性质研究[J]. *长春工业大学学报(自然科学版)*, 2010, 31(5): 506-510.
- [32] ZHANG D, WANG H, HU Y, et al. Chitosan controls postharvest decay on cherry tomato fruit possibly via the mitogen-activated protein kinase signaling pathway [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, 63(33): 7399-7404.
- [33] 孙淑萍, 邱靖, 万欣. SO₂ 对 3 种垂直绿化植物丙二醛及保护酶的影响[J]. *林业工程学报*, 2010, 24(5): 50-52.

(责任编辑 闫杏丽)