

# UV-C 处理对采后草莓果实腐烂及相关基因表达的影响

程玉豆, 李丹, 冯云霄, 何近刚, 关军锋

(河北省农林科学院遗传生理研究所, 河北省植物转基因中心, 河北石家庄 050051)

**摘要:** 以‘达斯莱克特’草莓果实为供试材料, 研究了 UV-C 处理对 20 °C 贮藏条件下草莓果实霉变、腐烂、细胞壁水解酶及病程相关基因表达的影响。研究结果显示: 4.2 kJ/m<sup>2</sup> UV-C 处理能够有效地减少草莓果实贮藏过程中霉变和腐烂的发生, 显著降低贮藏后期草莓果实呼吸速率。定量 PCR 分析结果显示: UV-C 处理显著抑制了贮藏后期草莓果实中  $\beta$ -葡萄糖苷酶 (*FaBG3*)、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶 (*FaGlu*) 和多聚半乳糖醛酸酶 (*FaPG*) 等 3 个细胞壁水解酶基因的表达; 同时 UV-C 处理推迟了草莓果实中多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白基因 (*FaPGIP*) 表达高峰, 促进了苯丙氨酸解氨酶基因 (*FaPAL*) 的表达。上述研究结果表明: UV-C 通过减少草莓果实表面霉变, 以及调控果实细胞壁水解酶和病程相关基因的表达来控制贮藏过程中腐烂的发生。

**关键词:** 草莓; UV-C; 腐烂; 细胞壁水解酶; 病程相关基因

文章编号: 1673-9078(2016)2-152-157

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2016.2.023

## Effect of UV-C Treatment on Decay and Its Related Gene Expression in Postharvest Strawberry Fruit

CHENG Yu-dou, LI Dan, FENG Yun-xiao, HE Jin-gang, GUAN Jun-feng

(Institute of Genetics and Physiology, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Science, Plant Genetic Engineering Center of Hebei Province, Shijiazhuang 050051, China)

**Abstract:** In this study, the effects of UV-C treatment on mildew, decay, and the expression pattern of cell wall hydrolases and the pathogenesis-related genes of ‘Darselect’ strawberry fruit stored at 20 °C were studied. The results indicated that 4.2 kJ/m<sup>2</sup> UV-C treatment effectively decreased the mildew and decay of strawberry fruit during storage, and significantly reduced the respiratory rate at the later stages of storage. The results of quantitative PCR analysis showed that UV-C treatment significantly inhibited the expression of three cell wall hydrolase genes,  $\beta$ -glucosidases (*FaBG3*),  $\beta$ -1, 3-glucanase (*FaGlu*), and polygalacturonase (*FaPG*), at the later stages of storage. Moreover, UV-C treatment delayed the expression peak of the polygalacturonase-inhibiting protein gene (*FaPGIP*) and enhanced the expression levels of phenylalanine ammonia-lyase gene (*FaPAL*). These results suggested that UV-C treatment of the strawberry fruit controlled decay by decreasing mildew and by regulating the expression levels of cell wall-hydrolases and the pathogenesis-related genes during storage.

**Key words:** strawberry; UV-C; decay; cell wall hydrolase; pathogenesis-related gene

草莓生长期和成熟期较短, 在果实成熟过程中, 其香味、颜色、质地变化明显, 且易受到病菌微生物的侵害, 缩短贮藏寿命。灰葡萄孢 (*Botrytis cinerea*) 和葡枝根霉 (*Rhizopus stolonifer*) 是导致草莓果实腐烂的最主要有害微生物, 它产生的孢子通过附着在果实表面或侵入果实内部致使果实染病。目前, 杀菌剂

收稿日期: 2015-03-28

基金项目: 河北省财政专项资助项目 (F12R13038)

作者简介: 程玉豆 (1981-), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事植物生理与调控研究; 李丹 (1985-), 女, 博士研究生, 主要从事植物生理与调控研究  
通讯作者: 关军锋 (1966-), 男, 博士, 研究员, 主要从事植物生理与调控研究

处理是减少草莓腐烂的传统方法和手段, 但同时会对环境和人们的健康造成危害, 这就迫切需要探索新的处理方法来替代传统的杀菌剂保鲜法。近年来, UV-C 辐照技术逐渐被应用于草莓果实采后抗腐烂病的防治过程中, UV-C 处理除了对病原菌起到杀菌作用外, 同时调控相关病程基因的表达, 增强抗病能力<sup>[1]</sup>。但相关研究仅涉及处理后短时间内病程相关基因的表达, 未就果实自然腐烂、霉变与基因表达直接联系起来<sup>[1]</sup>。

业以证明, 与果实腐烂关系密切的相关蛋白主要有: 苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶 ( $\beta$ -1,3-glucanase, Glu)、 $\beta$ -葡

葡萄糖苷酶 ( $\beta$ -glucosidases, BG) 和多聚半乳糖醛酸抑制蛋白 (polygalacturonase-inhibiting protein, PGIP) 等<sup>[1-6]</sup>。PAL 是苯丙氨酸途径中重要的酶, 是酚类和类黄酮合成第一步关键的酶, 其中酚类和类黄酮等代谢产物被认为参与果实抗病过程<sup>[1-2]</sup>; 在果实受到病原菌侵害时, Glu 活性迅速升高, 进而通过降解病原菌细胞壁, 增强果实抗病能力<sup>[1]</sup>。然而, 有关 PAL 和 Glu 基因表达与果实腐烂进程关系的研究目前还未见报道。最近发现, BG 可通过调节果实内部 ABA 含量来参与果实抗病过程<sup>[3]</sup>, 但具体分子机制尚未清楚。多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase, PG) 除了参与果实软化外, 还是软腐病菌侵害植物的致病因子, 而 PGIP 可专门识别和抑制病菌分泌的 PG 蛋白<sup>[4]</sup>, 但有关 PGIP 如何在分子水平上调控果实腐烂发生的还少见报道。

本研究通过探索 UV-C 处理对草莓腐烂指数、呼吸速率以及相关基因表达量变化的影响, 探讨 UV-C 降低草莓果实腐烂发生的分子机制, 为该技术应用提供新的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和处理

供试材料“达斯莱克特”草莓果实 (*Fragaria xananassa* Duch. cv. Darselect) 于 2014 年采摘自河北省石家庄市郊区果园。选取八成熟、大小、形状一致、无机械损伤和病虫害的草莓果实为材料, 果实平均果重: 11.2 g, 可溶性固形物含量 (SSC):  $8.58 \pm 0.57\%$ , 果实表面用清水冲洗干净, 晾干后进行如下处理: 将果实平铺在塑料板上, 参照 Erkann 等<sup>[7]</sup>处理方法, 在 20 °C 下进行 UV-C 照射处理, 照射时间为 10 min, 至总辐照剂量达到  $4.2 \text{ kJ/m}^2$ ; 同样条件下, 不进行照射的果实作为对照处理。每次处理 150 个草莓果实, 重复 6 次; 处理完毕后将果实放在温度  $20 \text{ }^\circ\text{C} \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ , 相对湿度 70%~75% 条件下贮藏。分别在贮藏第 0 d、1 d、3 d、5 d 时统计草莓果实腐烂和霉变情况, 同时取紧贴着外层果皮向内延伸 0.5 cm 厚的果肉样品, 液氮速冻后, -80 °C 冰箱保存。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 果实呼吸速率的测定

取 1 kg 草莓果实置于容积为 6 L 的密闭容器,  $20 \text{ }^\circ\text{C} \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$  条件下密封 0.5 h 后, 用 HWF-1A CO<sub>2</sub> 测定仪 (江苏金坛市科析有限公司生产) 测定 CO<sub>2</sub> 含量, 换算成果实呼吸速率。重复 3 次测定。

#### 1.2.2 果实腐烂指数和霉变指数的测定

果实腐烂以果实表面出现水渍状病斑作为判别依据, 霉变以果实表面出现肉眼可见的霉状病斑作为判别依据。每次取 20 个草莓果实, 按照面积百分比将腐烂和霉变等级分为 6 级: 0 级 (0%), 1 级 (1~20%), 2 级 (21%~40%), 3 级 (41%~60%), 4 级 (61%~80%), 5 级 (>80%)。腐烂和霉变指数计算参照袁志等<sup>[8]</sup>的方法并略有改变。腐烂/霉变指数 =  $\sum[(\text{腐烂/霉变级别} \times \text{该级果实数}) / (5 \times \text{总果实数})] \times 100\%$ 。重复 6 次测定。

#### 1.2.3 RNA 提取

RNA 提取采用改良 CTAB 法, 将 0.2 mg 研磨好的样本粉末加入到 1 mL RNA 提取液 [3% (m/V) CTAB; 2 mol/L NaCl; 4% (m/V) PVP; 0.1 mol/L Tris-HCl, pH: 8.0; 0.25 mol/L EDTA, pH: 8.0] 中, 充分混匀后, 65 °C 温浴 30 min, 其间每隔 10 min 颠倒混匀一次; 4 °C, 12 000 r/min 离心 10 min; 上清液加入等体积氯仿抽提 2 次; 转移上清液至新的离心管中, 加入 1/2 体积 6 mol/L LiCl 溶液, 充分混匀后, 4 °C 沉淀过夜; 4 °C, 12 000 r/min 离心 20 min; 沉淀经 70% 乙醇溶液漂洗 2 次后, 室温晾置 5~10 min, 至沉淀晾干; 加入 30  $\mu\text{L}$  RNAase Free dH<sub>2</sub>O 充分溶解; 提取的 RNA 经 Biospectrometer (Eppendorf, Germany) 测定 OD 值以及电泳检测合格后 -80 °C 保存备用。

#### 1.2.4 cDNA 合成

cDNA 的合成参照 PrimeScript RT reagent Kit With gDNA Eraser 反转录试剂盒 (宝生物工程公司, 中国大连) 说明书进行。分两步进行, 首先去除基因组 DNA, 反应体系为: gDNA Eraser 1  $\mu\text{L}$ , gDNA Eraser Buffer 2  $\mu\text{L}$ , RNA 模板 5  $\mu\text{L}$  (500 ng), RNase Free dH<sub>2</sub>O 2  $\mu\text{L}$ ; 反应条件为: 42 °C 2 min, 反应结束后向上述反应体系中加入 PrimeScript RT Enzyme Mix 1  $\mu\text{L}$ , PrimeScript Buffer 4  $\mu\text{L}$ , RT Primer Mix 2  $\mu\text{L}$ , RNase Free dH<sub>2</sub>O 3  $\mu\text{L}$  进行 cDNA 合成, 反应条件为: 37 °C 15 min, 85 °C 5 s, 4 °C 保温 5 min。反应完成后将 cDNA -20 °C 保存备用。

#### 1.2.5 mRNA 定量分析

*FaBG3*、*FaPG*、*FaGlu*、*FaPGIP*、*FaPAL* 和 *FaACT* 基因定量分析引物参考已报道文献<sup>[1,3,6]</sup>, 引物序列见表 1。定量 PCR 反应体系和反应条件参照 SYBR® Premix Ex Taq™ II (Tli RNaseH Plus) 试剂盒说明书 (宝生物工程公司, 中国大连), 反应体系 (20  $\mu\text{L}$ ): SYBR Premix Ex Taq 10  $\mu\text{L}$ , ROX Reference Dye II 0.4  $\mu\text{L}$ , 正向、反向引物各 0.5  $\mu\text{L}$  (10  $\mu\text{mol/L}$ ), dH<sub>2</sub>O 6.1  $\mu\text{L}$ , cDNA 模板 2.5  $\mu\text{L}$  (cDNA 总量为 6.25 ng); 采用两步法在 ABI PRISM 7500 Real-time PCR

System (ABI, USA)实时定量荧光 PCR 仪上操作进行, 第一步反应条件: 95 °C 预变性 30 s; 第二步反应条件: 95 °C 变性 5 s, 60 °C 退火 34 s, 共 40 个循环, 反应结束后分析荧光值变化曲线和融解曲线以确定扩增目

的基因片段的特异性。每个处理设 3 次重复, 以 *FaACT* 基因作为内参, 采用 ABI7500 分析软件中  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  法计算各基因相对表达量。

表 1 相关基因引物序列

Table 1 Sequences of primers of related genes

基因	登录号	上游引物	下游引物
<i>FaBG3</i>	EU117213.1	5'-ACGCACCCAGCTAGTTAAAGTCGT-3'	5'-AAACTCATCAACGCCATTCTCTGTGAA-3'
<i>FaPG</i>	DQ458990.1	5'-CGGAAGTCTCGGAAGATACG-3'	5'-CCATGGGCAGTATTCTTGGT-3'
<i>FaGlu</i>	AY989819	5'-TATAGATCAGTTTGTATTCTTCTTT-3'	5'-TGTTATCTGTAGAGCAGGCATAA-3'
<i>FaPGIP</i>	EU117213.1	5'-CTGGCTCAGTCCCTGACTTC-3'	5'-AGCTTGTGTGGGAGAGGAA-3'
<i>FaPAL</i>	AB360394.1	5'-GATTTGAGGCATTTGGAGGA-3'	5'-CTTGCCTTAGCCTTTCATCC-3'
<i>FaACT</i>	AB116565.1	5'-CGAGGCTCAATCCAAAAGAG-3'	5'-GGGGCCTCAGTTAGGAGAAC-3'

### 1.2.6 数据处理

数据采用 SPASS 17.0 软件进行统计分析, 结果用平均值表示,  $p < 0.05$  表示差异显著, 用\*表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 UV-C 处理对草莓霉变和腐烂指数的影响

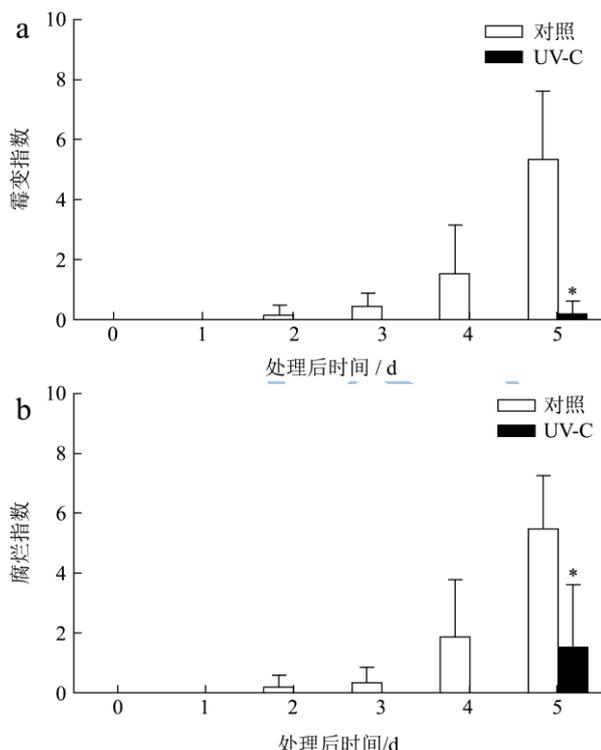


图 1 UV-C 处理对草莓果实霉变 (a) 和腐烂 (b) 指数的影响  
Fig.1 Effect of UV-C treatment on mildew (a) and decay (b) indices of strawberry fruit

研究结果显示: 处理后 2 d, 对照果实开始出现霉变, 随贮藏天数延长, 霉变指数逐渐升高; 而 UV-C 处理的果实, 在处理第 5 d 才开始出现霉变, 并且在整个贮藏期间, 霉变指数显著 ( $p < 0.05$ ) 低于对照果

实 (图 1a); 草莓果实腐烂情况与霉变相似, 处理后 2 d, 对照果实出现腐烂, 随后腐烂指数逐渐升高, UV-C 处理则显著抑制了草莓果实腐烂的发生 (图 1b), 这与 Pombo 等<sup>[1]</sup>研究结果类似, 不同的是, 本研究模拟的是草莓果实在 20 °C 贮藏条件下, 由表面自然附着的病原物缓慢侵染导致腐烂过程, 但这些都表明 UV-C 处理能够有效抑制草莓果实贮藏过程中腐烂的发生。此外, 从图 1 可以看出, 草莓果实在整个贮藏期霉变和腐烂指数变化模式高度一致 (二者相关系数  $r = 0.9724$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 11$ ), 表明霉菌侵染可能是导致草莓果实腐烂发生的重要因素。

### 2.2 UV-C 处理度对草莓果实呼吸速率的影响

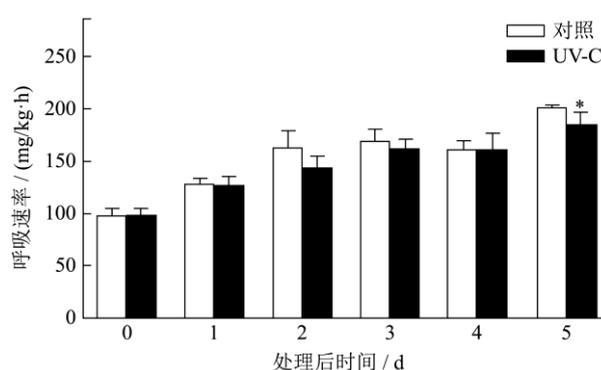


图 2 UV-C 处理对草莓果实呼吸速率影响  
Fig.2 Effect of UV-C treatment on the respiratory rate of strawberry fruit

如图 2 所示: 随贮藏天数增加, UV-C 处理和对照果实的呼吸速率均呈逐渐上升趋势。在贮藏 0~4 d 内, UV-C 处理的果实呼吸速率与对照果实无显著差异; 在贮藏第 5 d 时, UV-C 处理的果实呼吸速率显著低于对照果实 ( $p < 0.05$ )。联系到 UV-C 处理能够显著抑制草莓果实霉变和腐烂的发生 (图 1), 我们推测 UV-C 处理降低果实呼吸速率可能与该处理减少了果

实霉变和腐烂有关。

### 2.3 UV-C 处理对细胞壁水解酶相关基因表达的

的影响

细胞壁可以作为一种物理屏障有效地阻止外界病原菌侵染植物体<sup>[9]</sup>。*FaBG3*、*FaGlu* 和 *FaPG* 基因编码的酶类均属于细胞壁水解酶，这些酶能够水解细胞壁中的多糖物质，使细胞壁结构崩溃，导致细胞容易受到病原菌侵染<sup>[10]</sup>。早期研究发现：草莓植株叶片受灰霉菌侵染后 *FaGlu* 基因表达量迅速上调<sup>[9]</sup>；而沉默 *FaBG3* 基因表达后，草莓果实果面腐烂发生的概率可显著减少，进一步研究证实，*FaBG3* RNAi 转化株系中的其它细胞壁水解酶相关基因如：*FaPG*、*FaXYL1* 和 *FaGAL1* 等表达量均下降<sup>[3]</sup>，暗示着细胞壁水解酶基因表达量上调可能是果实抗病病原菌侵染能力下降的重要因素。

本研究结果显示，*FaBG3* 基因表达量在 UV-C 处理和对照果实中均呈上升趋势；在处理第 3 d，UV-C 处理果实中 *FaBG3* 基因表达量显著高于对照果实；而处理第 5 d 时，UV-C 处理果实中 *FaBG3* 基因表达量则显著低于对照果实（图 3a）。*FaGlu* 基因表达模式与 *FaBG3* 基因相似，在 UV-C 处理和对照果实表达量中均呈上升趋势；在处理第 5 d 时，UV-C 处理果实中 *FaGlu* 基因表达量也显著低于对照（图 3b）。联系到对照草莓果实在贮藏第 5 d 时明显腐烂（图 1），因此，*FaBG3* 和 *FaGlu* 基因表达量的显著升高（图 3a, b）与病原菌侵染诱导腐烂有密切关系。相对来说，UV-C 处理则降低果实中 *FaBG3* 和 *FaGlu* 基因表达量，这个结果可能因为 2 种情况：一种是 UV-C 处理直接抑制了 *FaBG3* 和 *FaGlu* 基因表达，提高果实抗病性，进而减少果实腐烂和霉变；另一种是通过 UV-C 处理减少果实表面病原菌数量，减少果实腐烂的发生，进而阻止病原菌诱导 *FaBG3* 和 *FaGlu* 基因的表达。

本研究结果还显示，随贮藏天数增加，UV-C 处理和对照果实中 *FaPG* 基因表达量均呈先上升、后下降的趋势。在处理 0~4 d 内，UV-C 处理和对照果实中 *FaPG* 基因表达量无显著差异；而在处理第 5 d，UV-C 处理果实中 *FaPG* 基因表达量则显著低于对照果实 ( $p < 0.05$ )（图 3c），这与 Pombo 等<sup>[11]</sup>研究结果相似。Sara 等将草莓 *FaPG* 基因沉默后，发现果实细胞壁与胶质连接更紧密，果实硬度保持在较高水平，从而降低了果实受到外界病原菌侵染的风险<sup>[12]</sup>。Zhang 等<sup>[13]</sup>研究发现， $H_2S$  联合 NO 处理可显著降低 PG 酶、果胶甲酯酶（PME）和内切葡聚糖酶（EGase）等 3

个细胞壁水解酶的活性，同时延缓果实软化进程，减少果实腐烂的发生。这些结果暗示着降低 PG 酶活性或抑制其基因表达，可能有利于减少果实腐烂的发生。

上述表明 UV-C 可能通过抑制 *FaBG3*、*FaGlu* 和 *FaPG* 3 个细胞壁水解酶基因表达，延缓了果实细胞壁降解进程，进而增强了果实抗病性，减少果实霉变和腐烂的发生。

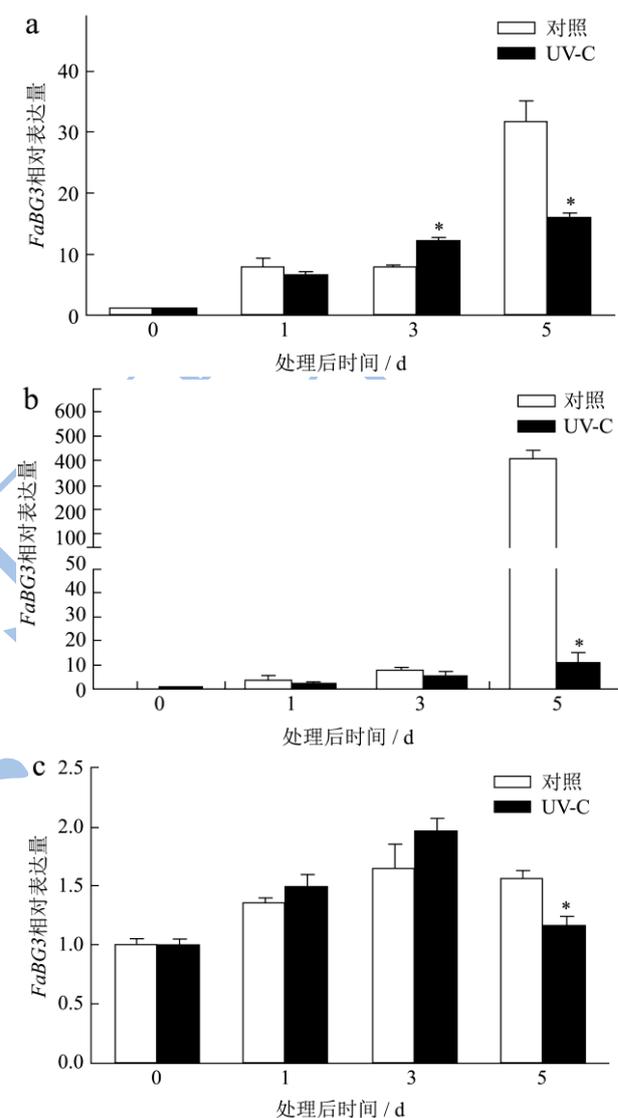


图 3 UV-C 处理对草莓果实 *FaBG3*、*FaGlu* 和 *FaPG* 表达量的影响

Fig.3 Effect of UV-C treatment on the expression levels of *FaBG3*, *FaGlu*, and *FaPG* in strawberry fruit

### 2.4 UV-C 处理对草莓 PGIP 基因表达量的影响

植物在受到外界生物或非生物因素胁迫刺激时，*PGIP* 基因可被诱导表达<sup>[14]</sup>。*PGIP* 蛋白位于植物细胞壁上，它们能够特异性地抑制致病真菌中 PG 酶的活性，进而阻止致病真菌侵染植物体。早期研究表明，

草莓果实接种灰霉病菌后, *FaPGIP* 基因表达量明显上调<sup>[4]</sup>。进一步研究证实: 草莓果实中过量表达 *FaPGIP* 基因可有效地抑制病原菌侵害<sup>[5]</sup>。如图 4 所示, 本研究中 UV-C 处理和对照果实中 *FaPGIP* 基因表达量均呈上升趋势; 处理后前 4 d, UV-C 处理和对照果实中 *FaPGIP* 基因表达量无显著差异; 而在处理后第 5 d, 对照果实中 *FaPGIP* 基因表达量迅速上升, UV-C 处理果实 *FaPGIP* 基因表达量上升幅度则较小, 且显著低于对照果实 ( $p < 0.05$ )。联系到处理后第 5 d 时, UV-C 处理果实霉变指数、腐烂指数和呼吸速率则显著低于对照 (图 1、2), 因此, 可以推测: 果实贮藏过程中受病原菌侵染后, 组织开始霉变和腐烂, 激发了果实抗病反应, 从而诱导了 *FaPGIP* 基因迅速表达; UV-C 处理可能通过减少草莓果实表面附着病原物的数量来降低果实受病原菌侵染的概率, 进而减少草莓果实霉变和腐烂的发生, 抑制 *FaPGIP* 基因表达。

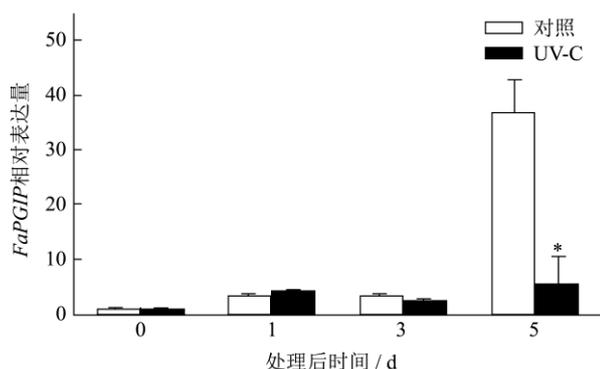


图 4 UV-C 处理对草莓果实 *FaPGIP* 表达量的影响

Fig.4 Effect of UV-C treatment on the expression level of *FaPGIP* in strawberry fruit

## 2.5 UV-C 处理对草莓 *PAL* 基因表达量的影响

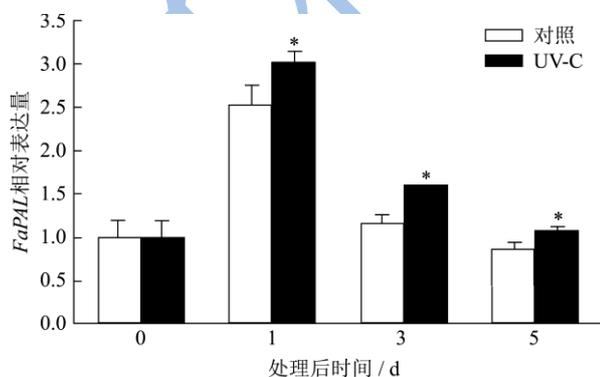


图 5 UV-C 处理对草莓果实 *FaPAL* 表达量的影响

Fig.5 Effect of UV-C treatment on the expression level of *FaPAL* in strawberry fruit

UV-C 处理可诱导草莓果实 *FaPAL* 基因表达<sup>[1]</sup>。Landi 等在模拟病原菌侵染草莓果实中发现: 壳聚糖

联合有机酸钙处理能够显著提高 *FaPAL* 基因表达量, 有效延缓草莓果实腐烂, 表明 *FaPAL* 基因参与了草莓抗病的响应过程<sup>[6]</sup>。在本研究中, *FaPAL* 基因表达量处理后第 1 d 时, 在 UV-C 处理和对照果实中均迅速上升, 之后均呈下降趋势。但整个贮藏期间, UV-C 处理果实中 *FaPAL* 基因表达量均显著高于对照组 ( $p < 0.05$ ) (图 5), 这与 Landi 等<sup>[6]</sup>的研究结果相似, 进一步验证了 *FaPAL* 基因参与草莓果实抗病进程。上述研究结果暗示着 UV-C 处理可能通过促进 *FaPAL* 基因表达来提高草莓果实抗病能力, 进而延缓霉变和腐烂的发生。

## 3 结论

4.2 kJ/m UV-C 处理可有效减少草莓果实 20 °C 贮藏期间霉变指数和腐烂指数的发生, 降低草莓果实在贮藏后期的呼吸速率; 还能够显著地抑制细胞壁水解酶基因 *FaBG3*、*FaPG* 和 *FaGlu* 的表达, 进而较好地保持果实细胞壁结构的完整性, 降低草莓果实受到病原菌侵染的风险; UV-C 处理可能通过杀死草莓果实表面附着的病原微生物, 增强果实抗病反应, 进而抑制病程相关基因 *FaPGIP* 的表达; 此外, UV-C 处理通过诱导 *FaPAL* 基因表达, 提高果实抗病性。今后 UV-C 处理技术可以在草莓保鲜领域中推广应用。

## 参考文献

- [1] Pombo M A, Rosli H G, Martinez G A, et al. UV-C treatment affects the expression and activity of defense genes in strawberry fruit (*Fragaria × ananassa*, Duch.) [J]. Postharvest Biology and Technology, 2011, 59(1): 94-102
- [2] Pombo M A, Martineza G A, Civello P M. Cloning of *FaPAL6* gene from strawberry fruit and characterization of its expression and enzymatic activity in two cultivars with different anthocyanin accumulation [J]. Plant Science, 2011, 181(2): 111-118
- [3] Li Q, Ji K, Sun Y F, et al. The role of *FaBG3* in fruit ripening and *B. Cinerea* fungal infection of strawberry [J]. The Plant Journal, 2013, 76(1): 24-35
- [4] Mehli L, Schaart J G, Kjellens T D, et al. A gene encoding a polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP) shows developmental regulation and pathogen-induced expression in strawberry [J]. New Phytologist, 2004, 163(1): 99-110
- [5] Ruiz F A, Portales R B, Blanco J M, et al. The strawberry plant defense mechanism: A molecular review [J]. Plant and Cell Physiology, 2011, 52(11): 1873-1903
- [6] Landi L, Feliziani E, Romanazzi G. Expression of defense

- genes in strawberry fruits treated with different resistance inducers [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62(14): 3047-3056
- [7] Erkan M, Wang S Y, Wang C Y, et al. Effect of UV treatment on antioxidant capacity, antioxidant enzyme activity and decay in strawberry fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2008, 48(2): 163-171
- [8] 袁志,王明立,李霞. 纳米 SiO<sub>2</sub> 壳聚糖复合膜保鲜草莓的研究[J]. *现代食品科技*, 2011, 27(1): 11-15  
YUAN Zhi, WANG Ming-li, LI Xia. Fresh-keeping property of chitosan nano-SiO<sub>2</sub> composite membrane for strawberry [J]. *Modern Food Science and Technology*, 2011, 27(1): 11-15
- [9] Dario C, Ariel R V, John M L, et al. Strangers in the matrix: plant cell walls and pathogen susceptibility [J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(11): 610-617
- [10] Charles M T, Tano K, Asselin A, et al. Physiological basis of UV-C induced resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit. V. Constitutive defence enzymes and inducible pathogenesis-related proteins [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2009, 51(3): 414-424
- [11] Pombo M A, Dotto M C, Martinez G A, et al. UV-C irradiation delays strawberry fruit softening and modifies the expression of genes involved in cell wall degradation [J]. *Postharvest Biology Technology*, 2009, 51(2): 141-148
- [12] Sara P, Candelas P, Manuel C, et al. Insights into the effects of polygalacturonase *FaPG1* gene silencing on pectin matrix disassembly, enhanced tissue integrity, and firmness in ripe strawberry fruits [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(12): 3803-3815
- [13] Zhang C, Shi J Y, Zhu L Q, et al. Cooperative effects of hydrogen sulfide and nitric oxide on delaying softening and decay of strawberry [J]. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 2014, 7(6): 114-122
- [14] Akagi A, Engelberth J, Stotz H U. Interaction between polygalacturonase-inhibiting protein and jasmonic acid during defense activation in tomato against *Botrytis cinerea* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2010, 128(4): 423-428

---

(上接第335页)

- [6] P Gupta, Y Sreelakshmi, et al. A rapid and sensitive method for determination of carotenoids in plant tissues by high performance liquid chromatography [J]. *Plant Method*, 2015, 11(5)
- [7] 惠伯棣,张西,等. 反相 C<sub>30</sub> 柱在 HPLC 分析类胡萝卜素中的应用[J]. *食品科学*, 2005, 26(1): 264-270  
HUI Bo-di, ZHANG Xi, WEN Jing. Reverse-phase C<sub>30</sub> HPLC used in analysis of carotenoids [J]. *Food science*, 2005, 26(1): 264-270
- [8] 惠伯棣,李京,等. 应用 C<sub>30</sub>-HPLC-PDA 分离与鉴定番茄红素几何异构体[J]. *食品工业科技*, 2006, 27(7): 49-51  
HUI Bo-di, LI Jing, et al. Separation and identification of lycopene and its geometric isomers with C<sub>30</sub>-HPLC-PDA [J]. *Food Industry Technology*, 2006, 27(7): 49-51
- [9] Lacker T, Strohschein S, Albert K. Separation and identification of various carotenoids by C<sub>30</sub> reversed-phase high-performance liquid chromatography coupled to UV and atmospheric pressure chemical ionization mass spectrometric detection [J]. *Journal of Chromatography A*, 1999, 854(1): 37-44
- [10] Kurz C, Carle R, Schieber A. HPLC-DAD-MS characterisation of carotenoids from apricots and pumpkins for the evaluation of fruit product authenticity [J]. *Food Chemistry*, 2008, 110(2): 522-530
- [11] 惠伯棣. 类胡萝卜素化学及生物化学[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2005: 248-255  
HUI Bo-di. *Chemistry and biochemistry of carotenoids*[M]. Beijing: China Light Industry Press, 2005: 248-255.
- [12] Bialek-Bylka G E, Sakano Y, et al. Central-*cis* isomers of lutein found in the major light-harvesting complex of Photosystem II (LHC IIb) of higher plants [J]. *Photosynthesis Research*, 1998, 56(3): 255-264
- [13] Mortensen A. Analysis of a complex mixture of carotenes from oil palm (*Elaeis guineensis*) fruit extract [J]. *Food Research International*, 2005, 38(8): 847-853.
- [14] Aman R, Schieber A, Carle R. Effects of heating and illumination on *trans-cis* isomerization and degradation of  $\beta$ -carotene and lutein in isolated spinach chloroplasts[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2005, 53(24): 9512-9518