

# 荔枝能荷水平及能量相关基因表达与采后褐变关系的研究

高兆银<sup>1</sup>, 胡美姣<sup>1</sup>, 赵超<sup>2</sup>, 张正科<sup>3</sup>, 李敏<sup>1</sup>, 李焕苓<sup>1</sup>, 王果<sup>1</sup>,  
孙进华<sup>1</sup>, 文婕<sup>2</sup>, 王家保<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海口 571101; <sup>2</sup>海南大学热带农林学院, 海口 570228; <sup>3</sup>海南大学食品学院, 海口 570228)

**摘要:** 为了揭示荔枝果实采后能量调控规律及其与衰老的关系, 以‘南岛无核’荔枝果实为材料, 研究自然能荷水平 (清水浸泡 30 min, 25 °C 贮藏, 对照); 低能荷水平 (2,4-二硝基苯酚, 即 DNP 浸泡 30 min, 25 °C 贮藏); 较高能荷水平 (5 °C 低温贮藏) 等 3 种能荷水平状态下果皮衰老变化与能量、能量相关 (生成、转运、耗散) 基因表达的关系。结果表明: 与对照相比, DNP 处理 (低能荷水平) 明显促进了荔枝果实衰老, 5 °C 低温贮藏 (高能荷水平) 果实衰老缓慢。DNP 处理, *LcAOXI* 在 6 h 表达量上调, 果实在 24 h 开始大量褐变, *LcUCPI* 的表达受到明显抑制, *LcSnRK2* 的表达水平上调时间提前, 表达水平提高。在荔枝果实贮藏后期, 对照和 DNP 处理, 果实能荷水平较低, 果实衰老严重时, *LcAAC1*、*LcAOXI*、*LcUCPI* 表达水平也出现下降。5 °C 低温贮藏, *LcAAC1*、*LcAOXI*、*LcUCPI* 和 *LcSnRK2* 的表达量均保持在较低水平。荔枝果实采后能荷水平下降是导致果实快速衰老的重要因素之一, *LcSnRK2* 和 *LcAAC1* 是荔枝果皮能量变化的敏感基因, 对能量匮乏反应快, 能荷水平下降可诱导 *LcSnRK2* 和 *LcAAC1* 表达上调。*LcAOXI* 和 *LcUCPI* 表达量上调与荔枝果实衰老同步, 它们的表达水平提高可以作为荔枝果实采后开始走向衰老的参考标志。

**关键词:** 荔枝; 果实; 能量调控; 基因表达; 采后衰老

**中图分类号:** S 667.1

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2018) 01-0051-10

## Effects of Energy Charge Levels and Expression of Energy Charge Genes on Browning of Post-harvest Litchi Fruit

GAO Zhaoyin<sup>1</sup>, HU Meijiao<sup>1</sup>, ZHAO Chao<sup>2</sup>, ZHANG Zhengke<sup>3</sup>, LI Min<sup>1</sup>, LI Huanling<sup>1</sup>, WANG Guo<sup>1</sup>,  
SUN Jinhua<sup>1</sup>, WEN Jie<sup>2</sup>, and WANG Jiabao<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China;  
<sup>2</sup>Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; <sup>3</sup>College of Food Science and Technology, Hainan University, Haikou 570228, China)

**Abstract:** To discover the mode of energy regulation and its relationship with senescence in harvested *Litchi chinensis* Sonn., three energy charge (EC) levels of seedless litchi fruit including normal EC at

**收稿日期:** 2017-11-06; **修回日期:** 2017-12-28

**基金项目:** 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (NO.CARS-33-03); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (NO.2015hzs1J025)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: fdabo@163.com)

ambient temperature (25 °C) storage (the control), lower EC as affected by 2,4-Dinitrophenol (DNP) and higher EC at low temperature (5 °C) were investigated to determine effects of EC levels and energy-related genes expression on pericarp browning and senescence. The results showed that low EC level under DNP treatment remarkably promoted fruit senescence; accelerated senescence was observed in the control fruits during post-storage, which was associated with decreased EC; and delayed senescence was noted in 5 °C-stored litchi fruit with higher EC. DNP treatment resulted in up-regulated expression of *LcAOXI* within 6 h, and severe browning in DNP-treated fruit initiated after 24 h of storage. DNP treatment strongly inhibited the expression of *LcUCPI*. Compared to the control fruits, DNP treatment resulted in earlier and more intense expression in *LcSnRK2*. During post-storage, lower EC levels were observed in both control and DNP-treated fruits, and expressive levels of *LcAAC1*, *LcAOXI* and *LcUCPI* appear to decrease while fruit senescence was aggravated. The expressions of *LcAAC1*, *LcAOXI*, *LcUCPI* and *LcSnRK2* in fruit stored at 5 °C were maintained at relatively low levels throughout the storage. The present results indicate that the decline of EC level in harvested litchi fruit might be one of the most important factors to cause rapid senescence. The genes including *LcSnRK2* and *LcAAC1* were sensitive to energy changes in litchi pericarp, which might respond rapidly to deficit of the energy, and might also be induced to express in up-regulation. The up-regulation of *LcAOXI* and *LcUCPI* was positively correlated with the senescence of litchi fruit, which might be as reference indicators for postharvest senescence of litchi fruit.

**Keywords:** litchi; fruit; energy regulation; gene expression; postharvest senescence

荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 果实采后果皮极易褐变, 货架期短, 制约了其长途贮运与销售。荔枝果皮褐变相关的生理机制复杂, 主要涉及酶促褐变 (Jiang et al., 2004; 王家保 等, 2010)、病菌侵染 (刘晋 等, 2006)、果皮失水 (Joas et al., 2005; 王凌云 等, 2013)、能量亏缺 (Richter et al., 1996; 蒋跃明 等, 2016) 等。果蔬采后衰老与能量供应不足密切相关。1-MCP 处理能促进 ‘油棕’ 果实贮藏后期 (12 ~ 18 d) ATP 含量的积累, 延缓整个贮藏期间能荷值的下降, 推迟果实衰老 (李辉 等, 2015); NO 处理枇杷可以通过调节琥珀酸脱氢酶、细胞色素氧化酶、H<sup>+</sup>-ATPase、Ca<sup>2+</sup>-ATPase 线粒体代谢相关酶活性, 维持较高的能量水平, 从而延缓果实木质化进程 (陈发河 等, 2014); 50% O<sub>2</sub> + 50% CO<sub>2</sub> 处理可以使青花菜保持相对较高的 ATP 含量, 使其衰老延迟 (Li et al., 2016); 100% O<sub>2</sub> 增加了猕猴桃 ADP、AMP 水平以及腺苷酸总水平, 降低了能荷及 ATP/ADP 比率, 加速了其衰老 (郭丽芳, 2013; Huang et al., 2014); Chen 和 Yang (2013) 发现 6-BA 处理使黄瓜果实的 ATP 含量和能荷保持在较高水平, 延长了贮藏期。低温处理降低了桃的 ATP 的绝对含量, 但却提高了能荷水平, 延缓其衰老 (陈京京 等, 2012)。刘婷等 (2010) 通过短期厌氧和纯氧处理提高了果皮的 ATP 含量和能荷水平, 延缓了荔枝褐变; Liu 等 (2007) 发现采后荔枝果皮的能量水平明显下降, 生理代谢失调, 导致了衰老和劣变; Duan 等 (2004) 发现随着荔枝果皮褐变指数增加, ATP 含量和能荷水平呈现迅速下降趋势。

2,4-二硝基苯酚 (2,4-Dinitrophenol, DNP) 是线粒体氧化磷酸化的弱酸质子解偶联剂, 能阻止 ATP 的形成, 从而降低组织的能荷水平 (Wedding & Black, 1962)。本研究中以 ‘南岛无核’ 荔枝果实为材料, 研究 DNP 处理、清水处理、5 °C 贮藏 3 种状态下果皮的能荷水平的差异及其与衰老变化、能量相关基因 (生成、转运、耗散) 表达的关系。以期揭示荔枝果皮能量代谢与采后衰老的关

系, 了解能量代谢调控规律, 为延缓荔枝果实衰老提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

‘南岛无核’荔枝采自海口永兴镇荔枝园。2016年5月12日, 挑选大小、颜色一致, 无病虫害的九成熟果实, 采后2 h内运回实验室处理。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 试验处理

(1) DNP处理: 果实用 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  DNP (2,4-二硝基苯酚) 浸泡30 min, 晾干, 用 $23 \text{ cm} \times 14 \text{ cm}$ 的PE自封口袋(左右两侧各有两个直径1 cm透气孔)包装, 每袋装20个果实, 放置在 $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , RH 90%~95%条件下贮藏。(2) 对照: 果实用清水浸泡30 min,  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏, 包装及贮藏条件同上。

(3)  $5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏: 果实用清水浸泡30 min,  $5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏, 包装同上。试验均3次重复。

DNP处理和对照取样时间分别为0、2、6、12、24、48、72和96 h,  $5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 贮藏取样时间分别为0、2、6、12、24、48、72、96、120、240、360、480和600 h。剥取荔枝果皮马上放入液氮中冷冻, 放入 $-80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用。

#### 1.2.2 果实呼吸速率、采后褐变和能荷测定

呼吸速率: 将约750 g荔枝放入6 L广口瓶中, 密闭20 min, 用CXH-3010E远红外 $\text{CO}_2$ 分析仪闭合气路测定广口瓶内 $\text{CO}_2$ 浓度, 称量果实质量, 用排水法和质量计算出果实体积, 计算呼吸速率(即 $\text{CO}_2$ 的释放速率,  $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )。

褐变指数: 分级标准按褐变面积占果面的比例, 0级, 无褐变; 1级, 褐变面积 $< 1/4$ ; 2级,  $1/4 \leq$  褐变面积 $< 1/2$ ; 3级,  $1/2 \leq$  褐变面积 $< 3/4$ ; 4级, 褐变面积 $\geq 3/4$ , 褐变指数 =  $\Sigma$  (各级果数  $\times$  褐变级别) / (果实总数  $\times$  最大褐变级别)  $\times 100$ 。

能荷(Energy charge)的测定: 三磷酸腺苷(Adenosine triphosphate, ATP)、二磷酸腺苷(Adenosine diphosphate, ADP)、一磷酸腺苷(Adenosine monophosphate, AMP)的含量测定参考Liu等(2015)的方法, 能荷 =  $(\text{ATP} + 1/2\text{ADP}) / (\text{ATP} + \text{ADP} + \text{AMP})$ 。

#### 1.2.3 RNA提取、cDNA制备及荧光定量PCR

果皮RNA提取操作按照北京华越洋生物科技有限公司RNA提取试剂盒(0416-50系列GK型)说明书进行。以提取的总RNA为模板, 利用TIANGEN FastQuant cDNA反转录试剂盒合成cDNA。PCR仪为Life QuantStudio6 Flex, SYBR<sup>®</sup> Premix<sup>Ex</sup> Taq<sup>TM</sup> (Tli RNaseH Plus) 荧光定量试剂盒, 冰浴配制PCR反应液: SYBR Premix Ex Taq<sup>TM</sup> 5.0  $\mu\text{L}$ , PCR Forward Primer 0.3  $\mu\text{L}$ , PCR Reverse Primer 0.3  $\mu\text{L}$ , ROX Reference Dye II (50 $\times$ ) 0.2  $\mu\text{L}$ , 加DNA模板1  $\mu\text{L}$ , dH<sub>2</sub>O补足总体积为10.0  $\mu\text{L}$ 。

实时荧光定量PCR反应程序: 预变性 $95 \text{ }^{\circ}\text{C}$  30 s,  $95 \text{ }^{\circ}\text{C}$  5 s,  $60 \text{ }^{\circ}\text{C}$  30 s, 40个循环;  $72 \text{ }^{\circ}\text{C}$  10 s。荧光产物在每个循环的最后一步进行检测。每个模板做3个平行, 用平均值表示总RNA的CT值。采用 $\Delta\Delta\text{CT}$ 法对荧光定量PCR扩增数据进行处理, 目的基因的相对含量通过计算 $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$ 值来确定。AOX、UCP、AAC、SnRK基因引物参考Liu等(2015)文献, 以内参基因*LcActin* (GenBank登录号DQ990337.1)为内标, 由生工生物工程(上海)股份有限公司合成引物(表1)。

### 1.2.4 数据处理

数据取 3 次重复的平均值，试验数据采用 Excel 软件（Microsoft 2007）作图，利用 SAS 9.0 软件处理数据，用 LSD 法进行  $\alpha = 0.05$  的差异显著性检验。

表 1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences of real-time quantitative PCR

基因 Gene name	GenBank 登录号 GenBank number	正向引物序列 (5' to 3') Forward primer	反向引物序列 (5' to 3') Reverse primer
<i>LcAAC1</i>	JQ349007	CTGAAGAATGAGGGTGCCAAGTC	CTAAAACAGCGAAAGGAATACCG
<i>LcAOX1</i>	JQ349006	TCGGTCATCACTAAGATGTTGGTCA	ACAAGCACACACTCAACGGATTAC
<i>LcUCP1</i>	JQ349009	AGTTGGCGGTGATTTATTGGAG	GCATTCAAGGTCCCATAATAACG
<i>LcSnRK2</i>	JQ349008	AGTTGAAGGACATCTGCTTGAA	ATGCGAAAACCATACCTGTGTCA
<i>LcActin</i>	DQ990337.1	TTGGATTCTGGTGATGGTGTG	CAGCAAGGTCCAACCGAAG

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理荔枝果皮能荷水平的差异

如图 1 所示，随着贮藏时间的延长，清水浸泡后 25 °C 贮藏（对照）的荔枝果皮能荷水平快速降低，48 h 下降了 17.98%，DNP 浸泡后 25 °C 贮藏的下降更快，48 h 下降了 31.46%；24~48 h，DNP 处理比对照显著降低。清水浸泡后 5 °C 贮藏的能荷下降比常温慢。因此试验中 DNP 处理代表果皮能荷水平较低的贮藏方式，而 5 °C 处理代表果皮能荷水平较高的贮藏方式。

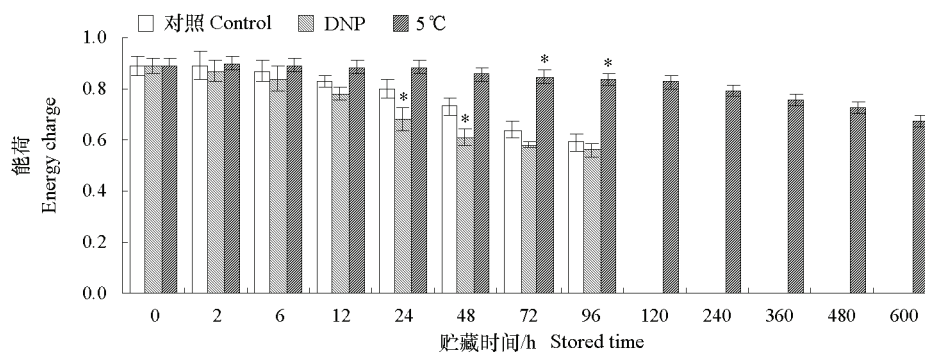


图 1 不同处理荔枝果实果皮能荷水平的差异

“\*”表示与对照组相比有显著差异 ( $\alpha = 0.05$ )。下同。

Fig. 1 The difference in EC levels in pericarp of seedless litchi in different treatments  
 “\*” was significant difference comparing with contrast group ( $\alpha = 0.05$ ). The same below.

### 2.2 不同处理对荔枝呼吸速率的影响

对照处理 12 h 内荔枝呼吸速率变化不大，在 24 h 将至最低，之后逐渐回升。DNP 处理（能荷较低）短时间内果皮呼吸速率快速增高，0~2 h 显著高于对照，之后快速下降，48 h 后开始回升，在 96 h 低于对照。5 °C 处理（能荷较高）呼吸速率快速下降，贮藏 12 h 后仅为对照的 7.40%~16.82%（图 2）。

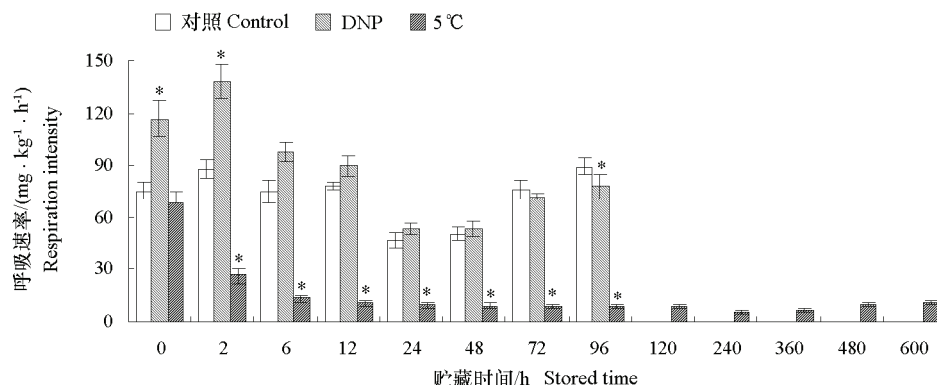


图 2 不同处理对荔枝呼吸速率的影响

Fig. 2 Respiration intensity of seedless litchi fruits in different treatments

### 2.3 不同处理对荔枝果实褐变的影响

随着贮藏时间的延长, 果皮褐变指数快速增加。对照处理褐变指数在 48~96 h 快速增加。DNP 处理 (能荷较低), 果皮褐变比对照提前 24 h, 在 24~96 h 时褐变指数快速升高, 可见其显著促进了果实褐变。5 °C 处理 (能荷较高), 直到 360 h 时部分果实才开始褐变, 480 h 后快速增加, 但褐变指数较低, 600 h 时仅为 3.01 (图 3)。

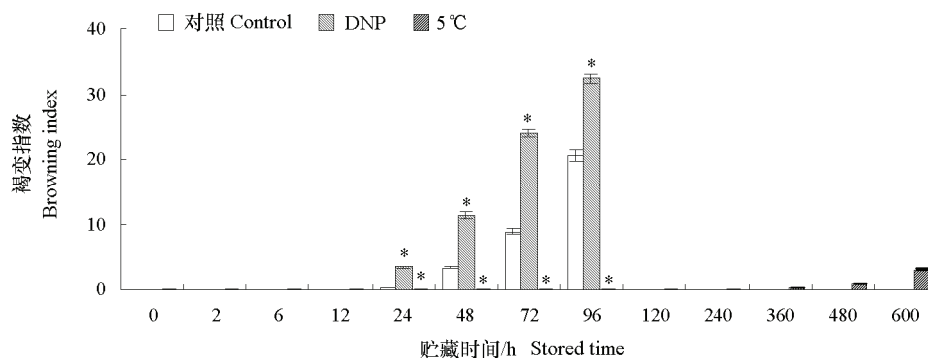


图 3 不同处理对荔枝果实褐变的影响

Fig. 3 Pericarp browning of seedless litchi in different treatments

### 2.4 不同处理对荔枝果实能量相关基因表达的影响

*LcSnRK2* 的表达量: 对照处理在 2 h 时快速升高, 6~24 h 缓慢下降, 48~96 h 迅速上升; DNP 处理 (能荷较低) 在 6~48 h 显著提高, 但在贮藏后期 (72~96 h) 略有下降, 与对照处理相比无差异; 5 °C 处理 (能荷较高) 表达量下调, 呈现先下降后上升趋势, 贮藏 240 h 时最小 (图 4)。

*LcAAC1* 的表达量: 对照处理在 2 h 快速升高, 6 h 时快速下降, 之后至 72 h 平稳增加, 在贮藏末期果实大量褐变时 (96 h) 又快速降低; DNP 处理 (能荷较低) 在 0~24 h 持续上升, 6~24 h 显著高于对照处理, 之后下降, 48~72 h 显著低于对照; 5 °C 处理 (能荷较高) 变化较小 (图 4)。

*LcAOX1* 的表达量: 对照处理在 2 h 快速升高, 在 6~24 h 缓慢下降, 48 h 又快速上调, 在 72 h 最大, 在贮藏末期果实大量褐变时 (96 h) 又快速降低; DNP 处理 (能荷较低) 在果实褐变前处于较高水平, 48~96 h 相对贮藏前期较低, 6~24 h 显著高于对照, 48~72 h 显著低于对照; 5 °C 处理 (能荷较高) 维持在较低水平 (图 4)。

*LcUCPI* 的表达量: 对照处理在 2 h 快速升高, 6~12 h 缓慢下降, 24~72 h 较高, 在贮藏末期果实大量褐变时 (96 h) 又快速降低; DNP 处理 (能荷较低) 显著降低, 在处理后 2 h 达到最大值, 然后持续下降; 5 °C 处理 (能荷较高) 呈现下降趋势并维持在较低水平 (图 4)。

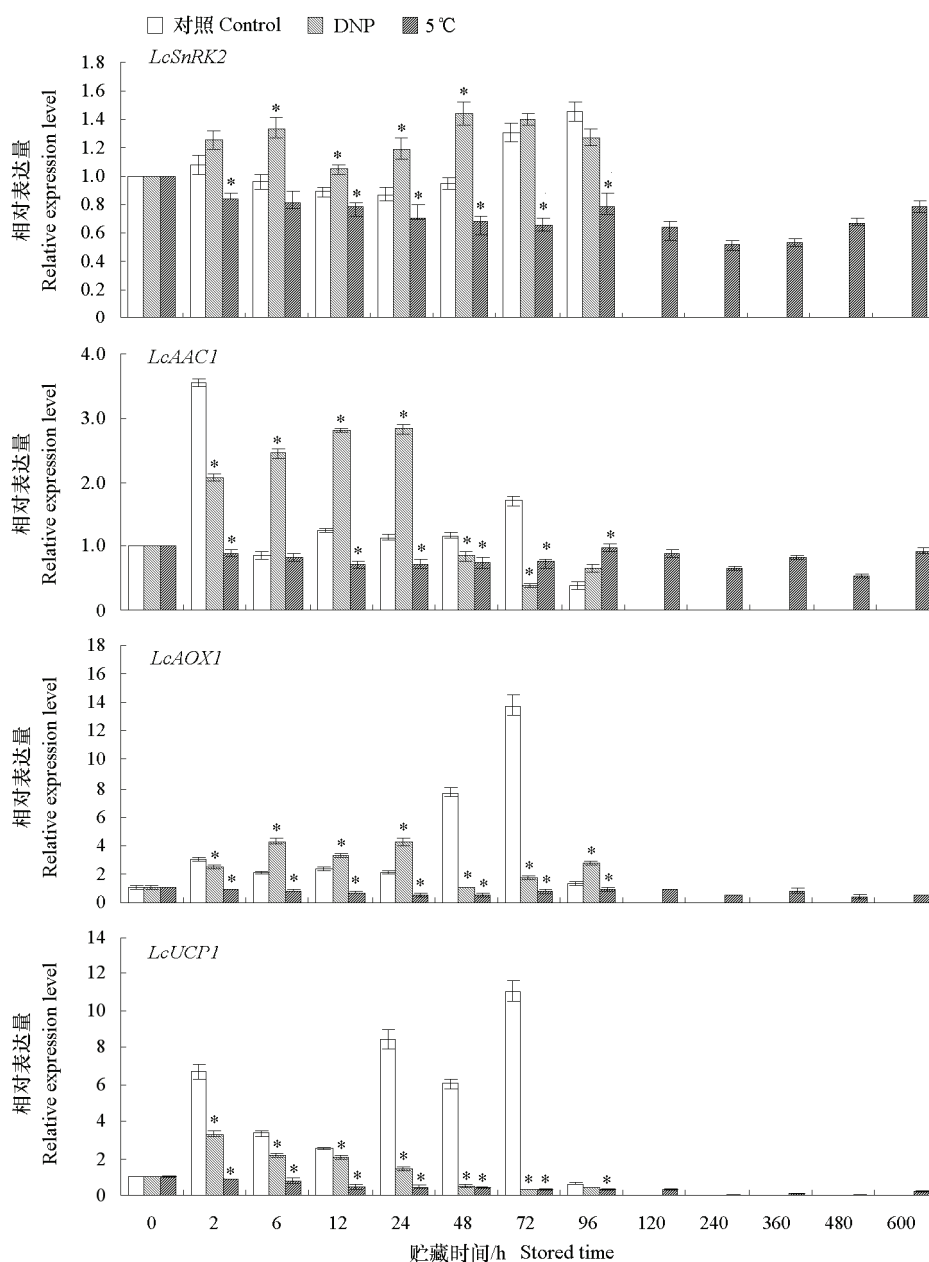


图 4 不同处理对贮藏荔枝果皮 *LcSnRK2*、*LcAAC1*、*LcAOX1* 和 *LcUCPI* 基因表达的影响

Fig. 4 Expression of *LcSnRK2*, *LcAAC1*, *LcAOX1* and *LcUCPI* in pericarp of seedless litchi fruit in different treatments

## 3 讨论

### 3.1 荔枝采后能量亏缺与其衰老的关系

能量物质亏损可诱发园艺作物采后衰老, 对于单个细胞而言, 能荷水平的下降是细胞凋亡的关键因素 (Richter et al., 1996), ATP 水平降低是衰老起始的显著特征 (蒋跃明等, 2016)。荔枝果实随着褐变指数增加, ATP 含量和能荷水平也迅速降低 (Duan et al., 2004)。伴随香石竹切花花瓣衰老症状的发生, ATP 含量下降 (Tippi & Paulin, 1984)。Rawlyer 和 Braendle (2001) 的研究表明, 当 ATP 合成速率低于一定阈值时, 膜脂水解产物, 如自由脂肪酸和 *N*-乙酰磷脂酰乙醇胺含量增加。Saquet 等 (2003) 发现梨果实气调贮藏期间, 组织能荷水平增加, 多聚不饱和脂肪酸如油酸和亚油酸等含量明显上升。易春等 (2009) 用外源 ATP 处理荔枝, 延迟了细胞膜透性的增加, 减缓膜脂过氧化程度, 抑制了膜脂降解相关酶的活性, 并且脂肪酸不饱和程度维持在较高水平。因此, 维持细胞内能荷处于较高水平可保持细胞膜结构的完整性, 从而保持细胞正常活动, 延迟衰老发生。本研究中发现, DNP 处理加快了果皮能荷水平的下降, 果实衰老提前, 5 °C 低温贮藏果皮可保持相对较高的能荷水平, 果实衰老缓慢。因此荔枝果实采后能荷水平下降是导致荔枝快速衰老的一个重要因素之一, 可采用适宜低温维持较高的能荷水平, 以延缓荔枝采后衰老。

### 3.2 *LcSnRK2* 表达与荔枝采后衰老

SnRK 是细胞能量传感器, 能感知细胞能量代谢状态的改变, 与 ATP 的合成密切相关 (Nietzsche et al., 2014), *LcSnRK2* 可感知能荷水平的降低而上调 (蒋跃明等, 2016), 高强度的逆境胁迫下可关闭消耗 ATP 的合成代谢途径, 开启产生 ATP 的分解代谢途径, 从而维持能量供需动态平衡 (Dobrota, 2006)。荔枝果实采后衰老过程中, *LcSnRK* 可能感知衰老及 ATP 亏缺信号, 调控 ATP 合成、转运、耗散基因的表达, 维持能量平衡 (蒋跃明等, 2016)。本研究中发现 DNP 处理后 *LcSnRK2* 的表达时间提前, 表达水平提高, 对照处理荔枝果实贮藏后期 *LcSnRK2* 表达显著增加。*LcSnRK2* 表达水平上调可能对维持较高能荷水平和延缓果实衰老具有重要作用。

### 3.3 *LcAAC1* 表达与荔枝采后衰老

ADP/ATP 载体蛋白 (AAC) 负责 ATP 在线粒体和胞质之间的运输 (王慧, 2015)。敲除 AAC 基因可抑制拟南芥根呼吸代谢和的生长 (Klingenberg, 2008), 盐和低温胁迫下水稻 AAC 基因的表达量增加 (Chivasa et al., 2011)。荔枝采后衰老时 *LcAAC1* 表达量持续升高 (Liu et al., 2015; 王慧, 2015)。本研究中发现水浸泡胁迫 30 min 可诱导其在 2 h 内表达水平快速上升, 之后室温放置在空气中 6 h 表达量下降, 说明荔枝胁迫条件下 *LcAAC1* 表达量可快速上升; DNP 处理导致能荷下降, *LcAAC1* 表达量维持在较高水平; 低温条件下果皮能荷水平相对较高, 虽然 *LcAAC1* 的表达受到抑制, 但变化幅度不大。说明荔枝 *LcAAC1* 是能量变化的敏感基因, 对能量匮乏反应快, 其表达水平上调可能对增加细胞 ATP 供应和延缓果实衰老具有一定意义。

### 3.4 *LcAOX1* 和 *LcUCPI* 表达与荔枝采后衰老

呼吸链在产生 ATP 的同时也会产生活性氧 (Reactive oxygen species, ROS), 正常情况下产生的 ROS 由 AOX 和 UCP 清除, 以保持三羧酸循环的正常进行, 降低 ROS 伤害。在苹果、柠檬、荔枝、芒果、番茄、枣等果实衰老后期 AOX 和 UCP 均出现高表达 (Costa et al., 1999; Considine et al.,

2001; 蒋跃明 等, 2016)。抑制 AOX 的活性可延长葡萄、非洲菊和蝴蝶兰切花的寿命 (吴岚芳 等, 2002; Ramprasad et al., 2004)。但也有不同观点, 如增强 AOX 酶活性可以延缓芍药切花的寿命 (魏潇潇 等, 2007)。目前大部分证据倾向于果实采后 AOX 基因表达上调或 AOX 酶活性增强可能是启动衰老的开始 (蒋跃明 等, 2016)。荔枝采后 *LcUCPI* 的表达量前期下降, 衰老后期才上升 (Liu et al., 2015)。本研究中发现, DNP 处理诱导了 *LcAOXI* 表达水平提前升高, 并且在 24 h 内持续较高表达, 对照处理在 48 h 时表达量快速增加, 两个处理在 *LcAOXI* 出现高表达后果实开始大量褐变。DNP 处理可显著抑制 *LcUCPI* 的表达水平, 其机制尚不清楚。*LcAOXI* 和 *LcUCPI* 表达量快速增加均与荔枝果实开始衰老同步, 但果实衰老产生大量的 ROS 时, 究竟是先启动 *LcAOXI* 还是 *LcUCPI*, 以及 *LcAOXI* 和 *LcUCPI* 之间的生物代谢联系等目前均不清楚。

### 3.5 低温条件下能量代谢及相关基因表达与荔枝采后衰老

低温长时间贮藏过程中荔枝果皮的 *LcAAC1*、*LcAOXI*、*LcUCPI*、*LcSnRK2* 表达量均保持在较低水平, 而能荷保持在较高水平, 采后生理代谢活性受到明显抑制, 说明低温条件下荔枝果皮维持较高的能荷水平, 果实衰老延迟。

## 4 结论

本试验中, 低能荷水平 (DNP 处理) 果实衰老最早, *LcSnRK2*、*LcAAC1* 和 *LcAOXI* 表达时间提前, 表达量提高; 较高能荷水平 (5 °C 低温贮藏) 状态下的果实衰老最缓慢, *LcSnRK2*、*LcAAC1*、*LcAOXI* 和 *LcUCPI* 表达水平明显降低。因此荔枝果实采后能荷水平下降是导致果实快速衰老的重要因素之一。*LcSnRK2* 和 *LcAAC1* 是荔枝果皮能量变化的敏感基因, 对能量匮乏反应快。*LcAOXI* 和 *LcUCPI* 表达量上调与荔枝果实开始衰老同步, 它们表达水平的提高可以作为荔枝果实采后开始走向衰老的参考标志。

## References

- Chen Bing-xia, Yang Hu-qing. 2013. 6-Benzylaminopurine alleviates chilling injury of postharvest cucumber fruit through modulating antioxidant system and energy status. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 93 (8): 1915 - 1921.
- Chen Fa-he, Zhang Mei-zi, Wu Guang-bin. 2014. Study of lignification's delaying and its relationship with energy metabolism in loquat fruits after nitric oxide fumigation. *Scientia Agricultura Sinica*, 47 (12): 2425 - 2434. (in Chinese)
- 陈发河, 张美姿, 吴光斌. 2014. NO 处理延缓采后枇杷果实木质化劣变及其与能量代谢的关系. *中国农业科学*, 47 (12): 2425 - 2434.
- Chen Jing-jing, Jin Peng, Li Hui-hui, Cai Yu-ting, Zhao Ying-ying, Zheng Yong-hua. 2012. Effects of low temperature storage on chilling injury and energy status in peach fruit. *Transactions of the CSAE*, 28 (4): 275 - 281. (in Chinese)
- 陈京京, 金 鹏, 李会会, 蔡玉婷, 赵颖颖, 郑永华. 2012. 低温贮藏对桃果实冷害和能量水平的影响. *农业工程学报*, 28 (4): 275 - 281.
- Chivasa S, Tomé D F A, Hamilton J M, Slabas A R. 2011. Proteomic analysis of extracellular ATP-regulated proteins identifies ATP synthase beta-subunit as a novel plant cell death regulator. *Molecular and Cellular Proteomics*, (10): 318 - 324.
- Considine M J, Daley D O, Whelan J T. 2001. The expression of alternative oxidase and uncoupling protein during fruit ripening in mango. *Plant Physiol*, 126 (4): 1619 - 1629.
- Costa A D, Nantes I L, Jezek P, Leite A, Arruda P, Vercesi A E. 1999. Plant uncoupling mitochondrial protein activity in mitochondria isolated from



- tomatoes at different stages of ripening. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 31 (5): 527 - 533.
- Dobrota C. 2006. Energy dependant plant stress acclimation. *Rev Environ Sci Biotechnol*, 5: 253 - 251.
- Duan X, Jiang Y, Su X, Liu H, Li Y, Zhang Z, Zheng Y, Jiang W. 2004. Role of pure oxygen treatment in browning of litchi fruit after harvest. *Plant Science*, 167 (3): 665 - 668.
- Guo Li-fang. 2013. Effect of temperature and oxygen content on the physiological and gene expression of energy-related genes of harvested kiwifruit [M. D. Dissertation]. Guangzhou: Jinan University. (in Chinese)
- 郭丽芳. 2013. 不同温度和含氧量对猕猴桃采后生理及能量相关基因表达的影响[硕士论文]. 广州: 暨南大学.
- Huang Zi-hui, Guo Li-fang, Wang Hui, Qu Hong-xia, Ma San-mei, Liu Yi-fei, Huang Hong-wen, Jiang Yue-ming. 2014. Energy status of kiwifruit stored under different temperatures or exposed to long-term anaerobic conditions or pure oxygen. *Postharvest Biology & Technology*, 98 (3): 56 - 64.
- Jiang Y, Duan X, Daryl J, Zhang Z, Li J. 2004. Advances in understanding of enzymatic browning in harvested litchi fruit. *Food Chemistry*, (88): 443 - 446.
- Jiang Yue-ming, Wang Hui, Yi Chun, Qu Hong-xia, Duan Xue-wu. 2016. Advance in energy generation and control of harvested horticultural crop. *Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition)*, 15 (4): 1 - 6. (in Chinese)
- 蒋跃明, 王慧, 易春, 屈红霞, 段学武. 2016. 采后园艺产品能量代谢与调控的研究进展. *广州大学学报(自然科学版)*, 15 (4): 1 - 6.
- Joas J, Caro Y, Ducamp M N, Reynes M. 2005. Postharvest control of pericarp browning of litchi fruit (*Litchi chinensis* Sonn cv. Kwai Mi) by treatment with chitosan and organic acids: I. Effect of pH and pericarp dehydration. *Postharvest Biology and Technology*, (38): 128 - 136.
- Klingenberg M. 2008. The ADP and ATP transport in mitochondria and its carrier. *Biochimica Et Biophysica Acta-Biomembranes*, (1778): 1978 - 2021.
- Li Hui, Lin Yi-xiong, Lin He-tong, Yuan Fang, Lin Yi-fen, Chen Yi-hui. 2015. Delayed senescence in harvested 'Younai' plums induced by 1-MCP treatment and its relation to energy metabolism. *Modern Food Science and Technology*, 31 (4): 121 - 127. (in Chinese)
- 李辉, 林毅雄, 林河通, 袁芳, 林艺芬, 陈艺晖. 2015. 1-MCP 延缓采后“油榛”果实衰老及其与能量代谢的关系. *现代食品科技*, 31 (4): 121 - 127.
- Li Ling, Lü Feng-yan, Guo Yan-yin, Wang Zhao-quan. 2016. Respiratory pathway metabolism and energy metabolism associated with senescence in postharvest Broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) florets in response to O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> controlled atmospheres. *Postharvest Biology & Technology*, 111: 330 - 336.
- Liu H, Song L, Jiang Y. 2007. Short-term anoxia treatment maintains tissue energy levels and membrane integrity and inhibits browning of harvested litchi fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 87 (9): 1767 - 1771.
- Liu Jin, Liu Ai-yuan, Chen Wei-xin. 2006. Physiological changes of litchi fruit infected by *Peronophythora litchi*. *Journal of Fruit Science*, 23 (6): 834 - 837. (in Chinese)
- 刘晋, 刘爱媛, 陈维信. 2006. 荔枝果实感染霜疫病后的生理变化. *果树学报*, 23 (6): 834 - 837.
- Liu T, Wang H, Kuang J, Sun C, Shi J, Duan X, Qu H, Jiang Y. 2015. Short-term anaerobic, pure oxygen and refrigerated storage conditions affect the energy status and selective gene expression in litchi fruit. *Lwt-Food Science and Technology*, 60 (2): 1254 - 1261.
- Liu Ting, Qian Zheng-jiang, Yang En, Wu Fu-wang, Qu Hong-xia, Jiang Yue-ming. 2010. Respiratory activity and energy metabolism of harvested litchi fruit and their relationship to quality deterioration. *Journal of Fruit Science*, 27 (6): 946 - 951. (in Chinese)
- 刘婷, 钱政江, 杨恩, 吴富旺, 屈红霞, 蒋跃明. 2010. 呼吸活性和能量代谢与荔枝果实品质劣变的关系. *果树学报*, 27 (6): 946 - 951.
- Nietzsche M, Schiessl I, Bornke F. 2014. The complex becomes more complex: protein-protein interactions of SnRK1 with DUF581 family proteins provide a framework for cell-and stimulus type-specific SnRK1 signaling in plants. *Frontiers in Plant Science*, 5 (5): 54.
- Ramprasad V, Reddy Y N, Reddy M G D M. 2004. Studies on extension of shelf-life of grape through antioxidants and alternative inhibitors. *Acta Horti*, (662): 397 - 402.

- Rawlyer A, Braendle R. 2001. N-Acylphosphatidylethanolamine accumulation in potato cells upon energy shortage caused by anoxia or respiratory inhibitors. *Plant Phys*, 127: 240 - 251.
- Richter C, Schweizer M, Cossarizza A, Franceschi C. 1996. Control of apoptosis by the cellular ATP level. *FEBS Letters*, 378 (2): 107 - 110.
- Saquet A A, Streif J, Banerth F. 2003. Energy metabolism and membrane lipid alterations in relation to brown heart development in 'Conference' pears during delayed controlled atmosphere storage. *Posth Bio Tech*, 30: 123 - 132.
- Tippi V S, Paulin A. 1984. The senescence of cut carnations: a phasic phenomenon. *Physiologia Plantarum*, 60 (2): 221 - 226.
- Wang Hui. 2015. Characteristics and regulation mechanisms of energy synthesis, translocation and dissipation in postharvest senescent fruit of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.). Beijing: Chinese Academy of Sciences. (in Chinese) [博士论文? 硕士论文? 书籍补充出版地](#).
- 王 慧. 2015. 荔枝果实采后衰老的能量合成、转运、耗散的运行与调控机制. 北京: 中国科学院.
- Wang Jia-bao, Wang Xiang-she, Xu Bi-yu, Jin Zhi-qiang. 2010. Physiological changes during the process of pericarp browning in the postharvest litchi. *Agricultural Science & Technology*, 11 (5): 10 - 16. (in Chinese)
- 王家保, 王向社, 徐碧玉, 金志强. 2010. 采后荔枝果皮褐变过程中的生理变化研究. *农业科学和技术*, 11 (5): 10 - 16.
- Wang Ling-yun, Sun Jin-hua, Li Bo, Wang Jia-bao. 2013. Effect of several treatments on water content and browning of the pericarp of postharvest litchi. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 33 (3): 41 - 49. (in Chinese)
- 王凌云, 孙进华, 李 博, 王家保. 2013. 几种处理对采后荔枝果皮水分变化与褐变的影响. *热带农业科学*, 33 (3): 41 - 49.
- Wedding R T, Black M K. 1962. Response of oxidation and coupled phosphorylation in plant mitochondria to 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *Plant Physiology*, 37: 364 - 370.
- Wei Xiao-xiao, Liu Yan, Gao Rong-fu. 2007. Cyanide-resistant respiration and its role of *Paeonia lactiflora* cut flowers during storage time. *Journal of Beijing Forestry University*, (6): 206 - 210. (in Chinese)
- 魏潇潇, 刘 燕, 高荣孚. 2007. 芍药切花贮存过程中抗氰呼吸变化及其作用的研究. *北京林业大学学报*, (6): 206 - 210.
- Wu Lan-fang, Huang Mian-jia, Cai Shi-ying. 2002. Regulation of respiration of two species of tropical cut flowers during senescence. *Chinese Journal of Tropical Crops*, (1): 40 - 46. (in Chinese)
- 吴岚芳, 黄绵佳, 蔡世英. 2002. 两种热带切花衰老过程中呼吸代谢的调控. *热带作物学报*, (1): 40 - 46.
- Yi Chun, Qu Hong-xia, Jiang Yue-ming, Duan Xue-wu, Liu Ting. 2009. Regulation of energy on lipid metabolism of postharvest litchi fruit// Chinese society of plant physiology. The tenth of member congress of Chinese society of plant physiology annual conference. Kaifeng: Chinese society of plant physiology: 247. (in Chinese)
- 易 春, 屈红霞, 蒋跃明, 段学武, 刘 婷. 2009. 能量对采后荔枝果实膜脂代谢的调控作用//中国植物生理学会. 中国植物生理学会第十次会员代表大会暨全国学术年会论文摘要汇编. 开封: 中国植物生理学会: 247.