

外源水杨酸对冷藏鸭梨呼吸电子传递链的影响

赵明新¹ 孙文泰¹ 张江红² 李红旭¹ 张玉星²

(1. 甘肃省农业科学院 林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 河北农业大学 园艺学院, 河北 保定 071001)

摘要: 试验研究了外源水杨酸对冷藏鸭梨的呼吸速率、细胞色素途径、交替呼吸途径、细胞色素氧化酶和超氧阴离子变化的影响。结果表明: 水杨酸处理降低了呼吸速率, 减少了超氧阴离子含量, 降低了细胞色素途径和交替呼吸途径所占比例, 其中0.002 mmol/L 水杨酸处理效果最显著。细胞色素途径的变化趋势和细胞色素氧化酶活性的变化趋势基本一致, 且呈极显著正相关($r=0.95^{**}$), 表明细胞色素途径的呼吸强度受细胞色素氧化酶活性的调控; 总呼吸的呼吸速率和超氧阴离子含量、细胞色素途径与交替呼吸途径的呼吸强度呈极显著相关($r=0.839^{**}$, 0.675^{**} , -0.99^{**}), 表明总呼吸强度受超氧阴离子含量和电子传递链呼吸强度的调控。因此, 水杨酸在梨果实低温冷藏条件下通过调控超氧阴离子含量、电子传递链呼吸强度来抑制果实呼吸强度, 延缓衰老, 延长果实贮藏。

关键词: 水杨酸; 鸭梨; 细胞色素途径; 交替途径; 冷藏

中图分类号: S661.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2012)03-0191-05

Effect of Exogenous Salicylic Acid Treatment on Respiratory Chain of Ya-li Pears Stored at a Low Temperature

ZHAO Ming-xin¹, SUN Wen-tai¹, ZHANG Jiang-hong², LI Hong-xu¹, ZHANG Yu-xing²

(1. Institute of Forestry, Fruits and Floriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; 2. College of Horticulture, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China)

Abstract: The effect of exogenous salicylic acid was studied on respiration rate, cytochrome pathway, alternative pathway, cytochrome oxidase and superoxide anion content of Ya-li pears under cold-storage. The results indicated that the treatment of salicylic acid reduced respiratory rate, the content of superoxide anion, and the proportion of Cytochrome Pathway and alternative pathway. Application of 0.002 mmol/L SA triggered the most obvious changes. The trend of the cytochrome pathway was positively correlated with activity of cytochrome oxidase ($r=0.95^{**}$). Respiratory intensity of cytochrome pathway was regulated by activity of cytochrome oxidase; The total respiration intensity and the content of superoxide anion were significantly associated with respiration intensity of cytochrome pathway, alternative pathway ($r=0.839^{**}$, 0.675^{**} , -0.99^{**}). The total respiration intensity was regulated by content of superoxide anion, respiration intensity of electron transport respiratory chain. The results showed that SA at different concentration regulated of restrain the fruit respiration intensity by content of superoxide anion, respiration intensity of electron transport respiratory chain under cold storage, as a result extend the storage period.

Key words: Salicylic acid; Yali pears; Cytochrome pathway; Alternative pathway; Cold storage

鸭梨是我国栽培历史最悠久的优良品种之一, 是河北省的主栽树种。随着我国经济的发展, 鸭梨的栽培面积急剧扩大, 产量增加, 但由于果农单纯追求产量, 采后管理粗放, 造成鸭梨果实综合品质和耐贮性下降, 严重影响了其在国际市场上的地位和竞

争力。

呼吸与果实的贮藏寿命及品质相关, 包括多条途径, 其中, 植物线粒体电子传递链 (mitochondrial respiratory chain) 又称为呼吸链, 是指线粒体内按照氧化还原电势从低到高的顺序排列起来的一系列氢

收稿日期: 2012-02-16

基金项目: 农业部公益性行业(农业)科研专项(梨3-38); 现代农业产业技术体系建设专项资金(ARS-29-41)

作者简介: 赵明新(1985-), 男, 山东济南人, 硕士, 主要从事果树栽培生理研究。

通讯作者: 张玉星(1961-), 男, 河北沧州人, 教授, 博士, 主要从事果树栽培生物研究。

载体、电子载体及其相关的氧化还原酶,与果实的成熟衰老密切相关^[1],对于细胞的物质代谢和能量代谢均具有重要的意义^[2]。电子传递链中最主要的2条途径是细胞色素氧化酶途径与交替途径(抗氰呼吸)。敬兰花等^[3]研究表明,在苹果发育期呼吸作用主要通过细胞色素途径来进行,接近成熟期抗氰呼吸逐渐变为主要途径。良好的控制呼吸条件是延长果实贮藏寿命的关键^[4-5]。温度是影响果实呼吸作用最重要的环境因素,适当降低贮藏环境的温度,可减缓产品的呼吸速率。罗学刚等^[6]研究表明,苍溪雪梨在0℃时的呼吸强度比室温(20~28℃)降低64.17%,并使呼吸高峰向后推迟。

有研究表明,水杨酸作为一种新的植物激素可抑制果实总呼吸速率^[7-8],延缓果实衰老^[9-10]。康国章等^[11]研究表明,常温下水杨酸处理香蕉幼苗,可明显提高其细胞色素和抗氰呼吸途径的呼吸强度,增加产热量。梁厚果研究表明,水杨酸可诱导抗氰呼吸^[12-13],还可以使贮藏马铃薯温度升高^[14-15]。但目前对电子传递链的研究多局限在常温状态下,对低温条件下果实的电子传递途径的变化趋势却鲜有报道。本试验将对此方面进行初步研究,探讨低温条件下电子传递链与总呼吸速率及果实成熟衰老的关系,为今后电子传递链的研究奠定一定的基础,为果实贮藏保鲜提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于2008年9月-2009年12月在河北农业大学园艺学院综合实验室进行,试验用鸭梨(*Pyrus bretschneideri* Rehder)果实于2008年9月16日采收于河北省清苑县东间梨园的14年生盛果期梨树,随机选取生长健壮、立地条件和树势一致的梨树,按树冠东、西、南、北4个方位各随机选取大小一致,成熟度基本相同,无病虫害,果形端正的鸭梨作为试验材料。

1.2 试验设计

果实采收后分别用0.002、0.02 mmol/L和0.2 mmol/L水杨酸浸泡果实20 min,以清水作对照,每处理40个果实,重复3次,晾干后在2℃条件下贮藏,每5~7 d取样测定,将果实去皮,用打孔器和自制切片机将鸭梨果实制成厚约0.5 mm,半径约2 mm的果实圆片,混匀后测量其呼吸强度、呼吸酶活性和超氧阴离子含量。

1.3 试验方法

1.3.1 呼吸代谢中总呼吸和电子传递链呼吸的测

定 用 OXYGRPH 液相氧电极(Hansatech,英国)自动测定系统通过测定溶液中氧浓度的下降程度来确定呼吸强度。每次先测定果实样品的总呼吸,后加入抑制剂测定剩余呼吸、电子传递链中细胞色素途径和抗氰途径的呼吸强度采用抑制剂法,用3 mmol/L SHAM 作抗氰途径的抑制剂,用1 mmol/L NaCN 做细胞色素途径的抑制剂,每个呼吸途径重复测定3组果实样品。按如下公式确定各种呼吸途径所占总呼吸的比例。计算加入 SHAM 前、后的呼吸强度,二者之比即为细胞色素途径所占比例,计算加入 NaCN 前、后的呼吸强度,二者之比即为抗氰呼吸途径所占比例。

被抑呼吸所占比例 = (基础呼吸 - 剩余呼吸) / 基础呼吸。

1.3.2 细胞色素途径关键酶的测定 细胞色素氧化酶活性的测定采用比色法。酶液提取参照黄厚哲^[16]方法制备,取处理好的材料3 g,加7.5 mL的0.04 mol/L pH 7.2 磷酸缓冲液,进行冰浴研磨,研磨液在4℃ 3 000 × g 离心10 min,得到上清液。上清液0.3 mL加0.6 mL的0.04% 细胞色素 C 和重蒸水3 mL 37℃ 预热2 min,再加入0.3 mL 0.4% 二甲基对苯二胺,37℃ 保温1~3 min 至红色,用0.1 mol/L HCl 调 pH 5.6~6.0,加入抽提混合液(无水乙醇:四氯乙烯3:1)相当于原液的4倍,4℃ 5 000 × g 离心5 min,510 nm 测定吸光度,在10 min 内稳定。调零用抽提混合液(无水乙醇:四氯乙烯3:1)。

1.3.3 超氧阴离子的测定 参照王爱国的羟胺氧化法。0.5 g 样品+5 mL pH 7.8 磷酸缓冲液,研磨成匀浆,转入离心管,于4℃ 10 000 r/min 离心20 min。酶液1 mL + pH 7.8 磷酸缓冲液1 mL 25℃ 下保温20 min,再加对氨基苯磺酸1 mL + α-萘胺1 mL 25℃ 下保温20 min,反应后加4 mL 乙醚,静置4 h。用 pH 7.8 磷酸缓冲液调零,洗出粉红色水相液,530 nm 测 OD 值。

O_2^- 含量(μmol/g) = $2 \times OD_{530} \times 10.84 \times$ 酶液体积 × 稀释倍数 / 鲜质量(g)。

2 结果与分析

2.1 对总呼吸强度的影响

呼吸强度是衡量呼吸作用强弱的重要指标。如图1所示,各处理的总呼吸强度随贮藏时间的延长呈明显下降的趋势,对照在采后初期迅速下降,采后8 d 下降59.67%,26 d 达到最低值,降低了70.96%。不同浓度水杨酸处理的变化趋势大致相同,均在整个贮藏过程中降低了果实的呼吸强度,

0.002 mmol/L 和 0.2 mmol/L 水杨酸效果最为显著 ($P < 0.01$), 在采后 8 d 和 26 d 对照分别降低了 45.69%、32.39% 和 44.56%、33.14%。结果表明: 水杨酸可以明显降低果实采后呼吸强度, 这种抑制作用与水杨酸的浓度有关, 0.002 mmol/L 水杨酸处理抑制效果最显著。

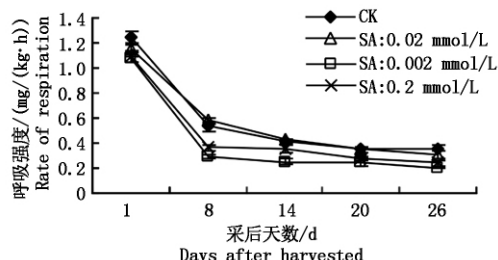


图1 水杨酸对鸭梨总呼吸强度的影响(2℃)

Fig.1 Effect of SA treatment on respiration rate of Ya-li pears(2℃)

2.2 对细胞色素途径的影响

如图2所示,不同浓度水杨酸对细胞色素途径所占比例的影响各有异同。对照呈先上升后下降的趋势,总体下降,水杨酸处理的变化趋势与对照一致。0.002 mmol/L 水杨酸处理与对照相比极显著降低了细胞色素途径所占比例($P < 0.01$),在采后 8、14、26 d 分别比对照降低了 12.5%、23.2% 和 24.8%。结果表明:水杨酸对梨果实细胞色素途径的影响随着处理浓度和贮藏时间的变化而变化,0.002 mmol/L 水杨酸作用效果最显著。并且,总呼吸的呼吸强度与本途径呈极显著相关($r = 0.675^{**}$)。

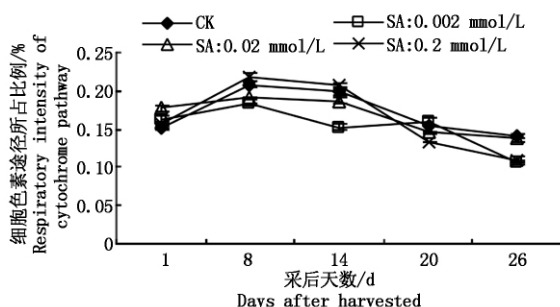


图2 水杨酸对鸭梨细胞色素途径的影响(2℃)

Fig.2 Effect of SA treatment on cytochrome pathway of Ya-li pears(2℃)

2.3 对交替途径的影响

细胞色素途径和抗氰呼吸途径是电子传递链上重要的呼吸途径,它们的强弱和总呼吸密切相关。试验结果表明:0.002 mmol/L 水杨酸处理降低了细胞色素氧化酶和交替途径 2 条途径所占比例(图3),水杨酸可能是通过对上述 2 条途径的影响而降低总呼吸的强度。

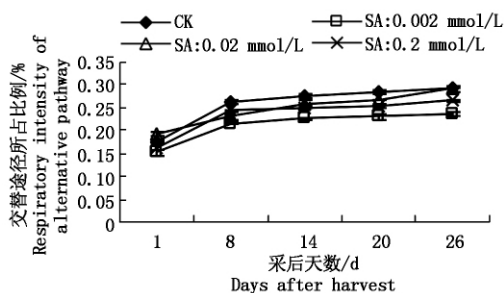


图3 水杨酸对鸭梨交替途径的影响(2℃)

Fig.3 Effect of SA treatment on alternative pathway of Ya-li pears(2℃)

2.4 对细胞色素氧化酶的影响

细胞色素途径是电子传递链中除交替途径外的一条重要的电子传递途径,细胞色素氧化酶是该途径的关键酶,其活性的高低直接影响到细胞色素途径所占比例。如图4所示,不同浓度水杨酸对细胞色素氧化酶活性的影响各有异同。对照呈先上升后下降的趋势,水杨酸处理的变化趋势与对照一致。0.002 mmol/L 水杨酸处理与对照的差异极显著($P < 0.01$),在采后 14、20、26 d 与对照相比分别降低了 11.7%、7.9% 和 17.1%。结果表明:水杨酸可以降低细胞色素氧化酶活性(以鲜质量计),0.002 mmol/L 水杨酸作用处理效果最明显。

以上研究结果表明:细胞色素氧化酶的变化趋势和细胞色素途径的变化趋势呈对应关系,达到极显著相关($r = 0.95^{**}$),表明水杨酸是通过影响细胞色素氧化酶的活性来影响细胞色素途径的活化。

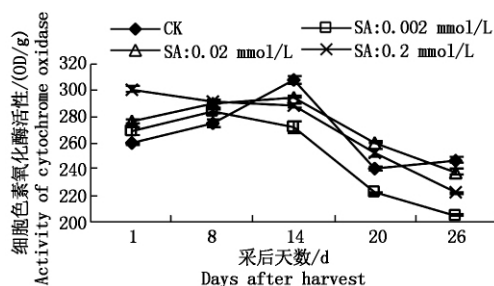


图4 水杨酸对鸭梨细胞色素氧化酶活性的影响(2℃)

Fig.4 Effect of SA treatment on cytochrome oxidase activity of Ya-li pears(2℃)

2.5 对超氧阴离子的影响

超氧阴离子可以对植物造成伤害,加速衰老,而电子传递链的运转产生超氧阴离子,呼吸越强则产生越多。如图5所示,不同浓度水杨酸对超氧阴离子含量(以鲜质量计)的影响各有异同。对照呈先上升后下降的趋势,总体下降,水杨酸处理的变化趋势与对照一致。与对照相比,0.002 mmol/L 水杨酸显著降低了超氧阴离子的含量($P < 0.05$),在采后 1、20、26 d 比对照降低了 12.6%、14.5% 和 14.3%。结果表明:水杨酸可以有效降低超氧阴离子含量,

0.002 mmol/L 水杨酸作用效果最佳。并且, O_2^- 的含量与总呼吸及抗氰呼吸的呼吸强度呈极显著相关 ($r=0.839^{**}$, -0.743^{**})。

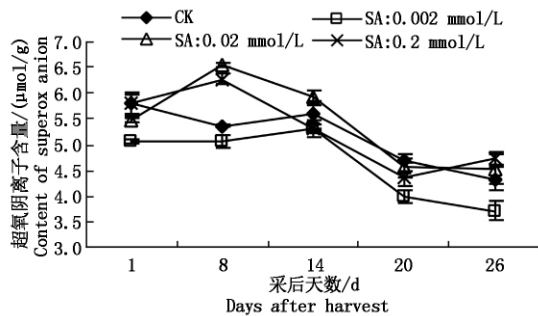


图5 水杨酸对鸭梨超氧阴离子的影响(2℃)

Fig.5 Effect of SA treatment on superoxide anion of Ya-li pears(2℃)

3 讨论

呼吸链又称末端氧化电子传递链,有多条途径,最重要是细胞色素氧化酶途径和交替途径。细胞色素途径可以为细胞的各种生理活动提供能量,而植物通过对交替途径运行程度的调节,可以影响细胞多方面的代谢和功能,以适应环境条件的变化。植物许多特殊的生长发育现象都与交替途径存有直接或间接的关系,如佛焰花序的产热、种子的萌发、果蔬的成熟衰老和呼吸跃变、愈伤组织的分化与衰老、切片陈华等。目前,普遍认为,交替途径是植物调节自身平衡以适应环境变化的一种调节机制^[17]。

本试验研究了外源水杨酸处理鸭梨果实后冷藏过程中的呼吸电子传递链的变化,与对照相比,总呼吸速率明显降低,与罗学刚等^[6]的研究结果一致,表明外源水杨酸可以适当降低果实的呼吸作用。外源水杨酸处理降低了果实细胞色素氧化酶活性、细胞色素途径和抗氰呼吸途径的运行量,0.002 mmol/L 水杨酸效果最为显著,与张淑玲^[18]研究结果一致,且细胞色素氧化酶的变化趋势和细胞色素途径的变化趋势呈对应关系,达到极显著相关($r=0.95^{**}$),表明水杨酸可能是通过影响细胞色素氧化酶的活性来影响细胞色素途径的活化;总呼吸的呼吸速率与细胞色素途径和交替途径呈极显著相关($r=0.675^{**}$, -0.99^{**}),表明总呼吸的呼吸速率受细胞色素途径和交替途径的共同调控,这与张淑玲^[17]研究结果不一致,可能是由于果实贮藏温度和试材的差异造成的果实呼吸途径和水杨酸作用效果的改变。

活性氧大量积累,会诱导膜质过氧化,膜质过氧化物 MDA 和膜透性增加,加速植物的衰老。本试验结果表明:水杨酸处理可以显著降低 O_2^- 的含量,延缓果实衰老,这与前人研究结果一致^[19-20]。总呼

吸的呼吸速率与 O_2^- 的含量呈极显著正相关($r=0.839^{**}$),表明总呼吸的呼吸速率可能与 O_2^- 的含量相互影响。

植物线粒体中活性氧的产生位点是在植物线粒体电子传递的过程中,交替呼吸的增强可使电子传递链保持适当的氧化状态,减少过剩电子的产生,有效防止线粒体内活性氧的形成^[21]。大量研究证明,活性氧与抗氰呼吸存在着密切的关系,主要有2种观点:一种观点认为活性氧作为信号传递物质诱导抗氰呼吸的进行;一种观点认为,抗氰呼吸的运行能抑制或清除活性氧(交替途径“抗氧化”学说)^[17]。本试验结果表明:对照 O_2^- 含量随着交替途径的增强呈现明显下降的趋势,水杨酸处理与对照的变化趋势一致。抗氰呼吸的呼吸强度与 O_2^- 的含量呈极显著负相关($r=-0.743^{**}$)。此试验结果初步验证了交替途径“抗氧化”学说。

大量试验表明,不同浓度的水杨酸对活性氧水平(AOS)及活性氧清除系统有不同的作用。通常,较低浓度的水杨酸降低 AOS,提高清除系统活性,维持体内活性氧代谢平衡,抑制脂质过氧化作用。而较高浓度的水杨酸引起 O_2^- 水平升高,积累 H_2O_2 ,引起氧化伤害^[22-26],产生过敏反应,诱导系统抗病反应。即低浓度的水杨酸可以清除 H_2O_2 ,高浓度的水杨酸却可以增加 H_2O_2 的产量^[25]。本试验中:与对照相比,0.002 mmol/L 水杨酸显著降低了超氧阴离子的含量($P<0.05$),在采后 1 20 26 d 比对照降低了 12.6%、14.5% 和 14.3%。而 0.02 mmol/L 和 0.2 mmol/L 水杨酸则不同程度的提高了超氧阴离子的含量。此结果与前人研究结果一致^[25],说明较低浓度的水杨酸可能具有抗氧化的作用,帮助清除体内的超氧阴离子,保持代谢平衡。

有研究表明,一方面低温可以导致细胞色素呼吸受阻,引起呼吸电子传递链的过度还原,电子传递受阻,大量过剩的电子泄露出来与分子氧结合生成活性氧,交替呼吸的增强可将电子通过 AOX 传递给 O ,形成水,使电子传递链保持适当氧化状态,减少过剩电子的产生,有效防止线粒体内活性氧的形成。另一方面,低温下细胞色素呼吸受阻,引起糖酵解和三羧酸循环运行减缓,减少了细胞正常生活所需的 ATP 以及合成植物体内其他物质的原料,而交替呼吸的增强有利于维持糖酵解和三羧酸循环的顺利进行,为植株生长提供能量和碳架^[21]。本试验结果表明:在低温条件下,随着贮藏时间的延长,细胞色素途径呈现明显下降的趋势,交替途径则明显上升,与前人的研究结果相符。适当浓度的水杨酸可以降低

鸭梨果实细胞色素途径和抗氰呼吸途径所占比例,与康国章^[11]、梁厚果等^[14]的研究结果不同,这可能是由于试材的呼吸类型、水杨酸浓度或贮藏温度的差异造成的,说明水杨酸的有效作用浓度随试材和环境的变化而存在差异,其机理还有待于进一步研究。

以上研究结果表明:水杨酸处理鸭梨果实冷藏过程中,可能是通过调控电子传递链的呼吸强度及 O_2^- 含量来调控总呼吸速率,电子传递链呼吸的变化和总呼吸的变化密切相关,但也许不是影响总呼吸变化的唯一因素,因为本试验在水杨酸处理鸭梨果实冷藏呼吸途径的研究中还发现总呼吸速率还受到呼吸基质和糖代谢各条呼吸途径的呼吸强度的影响,因此,水杨酸对总呼吸速率的影响是通过水杨酸对呼吸基质,EMP, TCA, PPP 途径,电子传递链的共同影响来实现的。

4 结论

本试验通过对外源水杨酸处理鸭梨果实冷藏过程中总呼吸强度、细胞色素途径,交替呼吸途径,细胞色素氧化酶和超氧阴离子的研究。结果表明:在冷藏条件下,水杨酸可以通过降低呼吸链途径的表达和 O_2^- 含量来降低鸭梨冷藏果实的呼吸强度,延缓其成熟衰老进程,延长贮藏寿命,0.002 mmol/L 水杨酸处理效果最佳。

参考文献:

- [1] 吕忠恕, 杨成德, 曾福礼. 抗氰呼吸与果实呼吸跃变的关系[J]. 植物学报, 1985, 27(5): 496-503.
- [2] 潘 鹃. 呼吸链和植物细胞死亡调控[D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [3] 敬兰花, 种 康, 杨成得, 等. 苹果的抗氰呼吸与果实的呼吸跃变的关系[J]. 西北植物学报, 1994, 14(2): 117-122.
- [4] 王 静, 张 辉, 李学文, 等. 贮藏温度对货架期香梨品质和生理活性的影响[J]. 北方园艺, 2009(7): 231-235.
- [5] 张海新, 宁久丽, 及 华. 果实采后品质和生理变化研究进展[J]. 河北农业科学, 2010, 14(2): 54-56.
- [6] 罗学刚, 曾明颖, 韩顺利, 等. 苍溪雪梨贮藏保鲜研究[J]. 西南农业报, 1999, 12(3): 97-101.
- [7] 池 明, 鲁周民, 刘 驰, 等. 水杨酸处理对板栗冷藏品质及呼吸强度的影响[J]. 食品工业科技, 2010, 31(1): 347-353.
- [8] 姜爱丽, 胡文忠, 田密霞, 等. 水杨酸处理对采后番茄果实后熟衰老的影响[J]. 保鲜与加工, 2009, 35(5): 205-209.
- [9] 韩 涛, 李丽萍, 王有年, 等. 水杨酸处理对采后园艺产品的作用[J]. 植物学报, 2002, 19(5): 560-566.
- [10] 田志喜, 张玉星, 于艳军, 等. 水杨酸对鸭梨果实 PG, PME 和呼吸速率的影响[J]. 果树学报, 2002, 19(6): 381-384.
- [11] 康国章, 孙谷畴, 王正询. 水杨酸对低温胁迫香蕉幼苗呼吸作用的影响[J]. 广西植物, 24(4): 359-362.
- [12] 冯 鸿, 赖 麟, 代其林, 等. 水杨酸对水分胁迫下小麦根交替途径的影响[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2009, 46(4): 1135-1140.
- [13] 武丽丽. SA 与 $CaCl_2$ 对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生理生化特性影响的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2009.
- [14] 周功克, 梁厚果. 盐胁迫下烟草愈伤组织内源活性氧及乙烯的产生与交替途径发生、运行的关系[J]. 实验生物学报, 2000, 33(4): 285-292.
- [15] 将明义, 郭绍川, 张学明. 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用[J]. 植物生理学报, 1997, 23: 347-352.
- [16] 黄厚哲, 王士聪. 植物生长素亏损与雄性不育的发生[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 1984, 32(1): 82-96.
- [17] 魏潇潇. 几种切花不同衰老过程中抗氰呼吸变化的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- [18] 张淑玲. 外源水杨酸处理对采后黄冠梨果实呼吸途径的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2008.
- [19] 刘巧芝, 江 英. 不同浓度水杨酸处理对樱桃番茄在贮藏期间活性氧代谢的影响[J]. 农产品加工, 2010, 12: 48-51.
- [20] 刘 艳, 陈贵林, 李晓燕, 刘景秀. 水杨酸对水分胁迫下草莓幼苗膜脂过氧化的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(5): 127-131.
- [21] 胡文海. 果菜类蔬菜交替呼吸的温度响应变化及其与抗性的关系[D]. 杭州: 浙江大学, 2007.
- [22] Heinrich K, Wolfgang J. Pretreatment of suspension cultures with salicylic acid enhance spontaneous and elicited production of H_2O_2 [J]. Plant Physiol, 1995, 108: 1171-1178.
- [23] Mulpuri V R, Gopinadhan P. Influence of salicylic acid on H_2O_2 Production, oxidative stress and H_2O_2 Metabolizing enzymes [J]. Plant Physiol, 1997, 115: 137-149.
- [24] Leon J, Lawton M A, Raskin I. Hydrogen peroxide stimulates salicylic acid biosynthesis in tobacco [J]. Plant Physiol, 1995, 108(4): 1673-1678.
- [25] HOU Zhi-xia. Studies on the Effects of Salicylic Acid on 1-Aminocyclopropane-1-Carboxylate Oxidase Activity and Its Mechanisms in Apple and Pear Fruits[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2001.
- [26] 侯智霞. SA 对苹果和梨果实 ACC 氧化酶的影响及机理研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2001.