

低温胁迫对青椒膜脂代谢的影响

马明杰, 程顺昌, 纪淑娟, 胡美斯, 阴晓晨, 贾文韬, 魏宝东
(沈阳农业大学 食品学院, 沈阳 110866)

摘要: **目的** 为了研究低温胁迫对青椒膜脂代谢的影响。**方法** 以“晋黎”青椒为实验材料, 测定 10 °C (对照) 和 4 °C (低温胁迫) 等不同贮藏温度下青椒相对电导率、丙二醛 (MDA)、脯氨酸、磷脂酶 D (PLD)、脂氧合酶 (LOX) 活性、脂肪酸组分的变化情况。**结果** 在低温胁迫下, 青椒的相对电导率升高, MDA 积累, 脯氨酸含量增加, PLD 和 LOX 活性升高, 亚油酸、亚麻酸减少, 硬脂酸增加, 脂肪酸不饱和指数降低。**结论** 低温胁迫诱导青椒 PLD 和 LOX 活性上升, 引起不饱和脂肪酸降解, 饱和脂肪酸增加, 膜流动性减弱, 最终导致膜失去完整性, 在这过程中脯氨酸含量明显升高。

关键词: 青椒; 低温胁迫; 膜脂组分; 脂氧合酶; 磷脂酶 D

中图分类号: S379.9 文献标识码: A 文章编号: 1001-3563(2020)03-0021-07

DOI: 10.19554/j.cnki.1001-3563.2020.03.004

Effects of Low Temperature Stress on Membrane Lipid Metabolism of *Capsicum Annuum*

MA Ming-jie, CHENG Shun-chang, JI Shu-juan, HU Mei-si, YIN Xiao-chen, JIA Wen-tao, WEI Bao-dong
(College of Food Science, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

ABSTRACT: The work aims to study the effects of low temperature stress on membrane lipid metabolism of capsicum annuum. 'Jinli' capsicum annuums were used as experimental materials and stored at 10 °C (control group) and 4 °C (LT stress group). The changes in electrolyte leakage, malondialdehyde (MDA), proline, phospholipase D (PLD), lipoxigenase (LOX) activity and fatty acid components of capsicum annuum were identified and analyzed. The results showed that, under LT stress, the electrolyte leakage of capsicum annuum increased, MDA accumulated, proline content increased, PLD and LOX activities increased, linoleic acid and linolenic acid decreased, stearic acid increased and fatty acid unsaturation index decreased. Low temperature stress can give rise to the increase of PLD and LOX activities, the degradation of unsaturated fatty acids and the increase of saturated fatty acids. A decrease in membrane fluidity ultimately leads to a loss of membrane integrity. During this process, the proline content increases significantly.

KEY WORDS: capsicum annuum; low temperature stress; membrane lipid component; lipoxigenase; phospholipase D

青椒 (*Capsicum annuum*), 茄科辣椒属, 原产于热带地区, 富含 Vc、辣椒素等, 具有较高的营养价值。青椒属冷敏性蔬菜, 在采后贮藏及运输过程中容易发生冷害。冷害是低温贮藏过程中常见的一种生理

性病害, 青椒的冷害临界温度因其品种、原产地的不同而有所差异, 但普遍认为低于 7 °C 时易发生冷害^[1]。青椒冷害后主要表现为表面出现凹陷斑、花萼褐变等一系列症状^[2-3]。

收稿日期: 2019-06-26

基金项目: ‘十三五’国家重点研发项目 (2016YFD0400103)

作者简介: 马明杰 (1995—), 女, 沈阳农业大学硕士生, 主攻果蔬采后生物学与贮藏保鲜。

通信作者: 魏宝东 (1969—), 男, 博士, 沈阳农业大学副教授, 主要研究方向为果蔬采后生物学与贮藏保鲜。

Lyons 提出低温会引起细胞膜的相变,即细胞膜从液晶态转变为凝胶态^[4]。细胞膜的变化包括膜磷脂水解产生脂肪酸及膜内脂肪酸的过氧化^[5]。磷脂作为细胞膜的骨架成分,其各组分和代谢产物在生物和非生物胁迫中有着重要的作用,PLD 能够分解磷脂,产生大量的磷脂酸(PA)和游离脂肪酸^[6-8]。LOX 催化指以亚油酸、亚麻酸等多元不饱和脂肪酸为底物的膜脂过氧化反应生成氢过氧化物,从而破坏膜的完整性^[9]。有研究表明,青椒在不适宜的低温下贮藏会引起膜磷脂组分的变化^[10],表现为总甘油磷脂水平降低,PA 和溶血磷脂百分含量上升等,而低温胁迫对脂肪酸组分的影响还未见报道。文中实验通过比较 10 °C (对照)与 4 °C (低温胁迫)下贮藏青椒脂肪酸组分的变化来解释冷害的发生与膜脂脂肪酸组分变化的关系,为进一步阐述青椒在低温胁迫下的膜脂代谢应答机制提供理论依据。

1 实验

1.1 材料与试剂

“晋黎”青椒产自辽宁省锦州市黑山县,采摘成熟度为八成。植物磷脂酶 D ELISA 试剂盒由上海酶联生物科技有限公司提供。

1.2 仪器与设备

采用 7890-5975GC-MS 气相色谱-质谱联用仪,美国 Agilent 公司生产。

1.3 方法

1.3.1 样品处理与收集

青椒采摘后立即运至沈阳农业大学食品学院采后贮藏与保鲜实验室,剔除病虫果和损伤果后,挑选大小、色泽一致的果实进行试验。果实预冷后包装在 PVC 薄膜袋(0.03 mm)中。随机分成 2 组,第 1 组作为对照组,置于 10 °C 下贮藏;第 2 组作为低温胁迫组,置于 4 °C 下贮藏。每组做 3 个平行实验,每隔 5 d 取样,每次取 3 个青椒,样品迅速置于液氮中速冻,并保存于超低温冰箱中备用。

1.3.2 相对电导率的测定

相对电导率的测定采用 Xi 等^[11]的方法。从 3 个青椒中取 12 个直径为 5 mm 的果肉圆片,加入 25 mL 蒸馏水,在 20~25 °C 下放置 3 h,测其电导率(C_1)。然后煮沸 30 min,冷却至室温,再测其电导率(C_2)。每组重复 3 次实验,取平均值。计算公式:

$$\text{相对电导率} = \frac{C_1}{C_2} \cdot 100\% \quad (1)$$

1.3.3 脯氨酸含量的测定

参照 Zhao 等^[12]的方法测定脯氨酸含量,并稍加

修改。取 2 g 青椒果肉,加入 5 mL 30 g/L 的磺基水杨酸溶液,研磨匀浆后将其转移至试管中,煮沸 10 min,在 10 000 r/min 下离心 20 min。取 2 mL 上清液,并加入 2 mL 冰醋酸和 3 mL 酸性茚三酮溶液,将混合物煮沸 30 min,加入 4 mL 甲苯振荡 30 s,测定 520 nm 处的吸光值。根据脯氨酸标准曲线计算出青椒中的脯氨酸含量。每组重复做 3 次实验,取其平均值。

1.3.4 MDA 含量的测定

参照 Li 等^[13]的方法测定 MDA 含量,并稍加修改,取 1 g 青椒果肉,加入 5.0 mL 100 g/L 三氯乙酸溶液,研磨匀浆,在 4 °C、10 000 r/min 下离心 20 min,取 2 mL 上清液,加入 2 mL 质量分数为 0.67% 的硫代巴比妥酸溶液,煮沸 20 min,测定在 450, 532, 600 nm 处的吸光度值。重复 3 次实验,取其平均值。计算公式:

$$b_{\text{MDA}} = \frac{[6.45 \times (A_{532} - A_{600}) - 0.56 \times A_{450}] \times V}{V_s \times m} \quad (2)$$

式中: b_{MDA} 为 MDA 的质量摩尔浓度(nmol/g); V 为样品提取液总体积; V_s 为测定时所取样品液的体积; m 为青椒果肉质量; A_{450} , A_{532} , A_{600} 分别为提取液在 450, 532, 600 nm 处的吸光度值。

1.3.5 脂肪酸含量的测定

总类脂和极性脂的提取采用 Blight 等^[14]的方法。脂肪酸含量的测定采用张丽萍等^[15]的方法。

气相色谱条件:HP19091F-102 色谱柱(25 m×200 μm×0.30 μm)熔融石英管毛细管柱。程序升温条件:气化室温度为 250 °C;初始柱温为 80 °C,于 40 °C 下保留 2 min,以 10 °C/min 升至 200 °C 后保留 1 min,再以 5 °C/min 升至 230 °C,保留 5 min,载气为氦气,分流比为 20:1,溶剂延迟 3 min。

质谱条件:电力电压为 70 eV;接口温度为 250 °C;电离方式为 EI,离子源温度为 230 °C;电子倍增管 1234 V;扫描范围(m/z)为 12~550。膜脂脂肪酸不饱和指数(IFUA)的计算公式:

$$\text{膜脂脂肪酸不饱和指数} = \left[\sum_{i=1}^n (S_i \times t_i) \right] \times 100 \quad (3)$$

式中: S_i 为膜脂不饱和脂肪酸相对含量; t_i 为该不饱和脂肪酸所含不饱和键个数。

1.3.6 脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)活性的测定

LOX 活性的测定采用陈昆松等^[16]的方法,以每分钟 0.001 吸光度值的变化为一个酶活性单位(U),以 U/mg 表示。

1.3.7 磷脂酶 D(phospholipase D, PLD)活性的测定

取 2 g 青椒果肉,随后加入 6.0 mL 预冷的 PBS 缓冲液(pH=7.4),冰浴研磨,在 4 °C、8300 r/min 下离心 20 min,收集上清液,根据说明书测定其在

450 nm 处的吸光度值，代入标准曲线计算样品浓度。

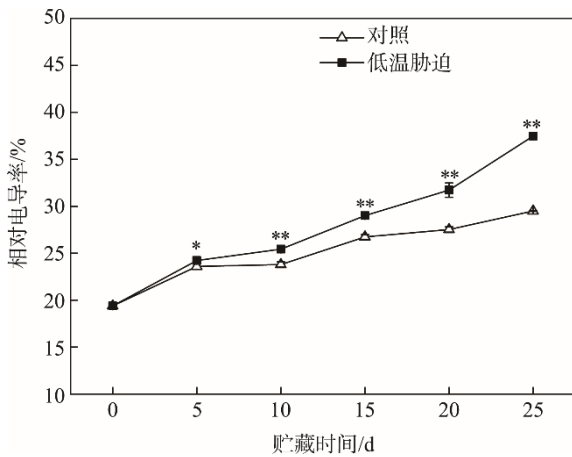
1.4 数据分析

采用 SPSS16.0 数据分析软件进行方差分析 (ANOVA),采用 Duncan 多重比较法进行差异显著性分析,用 Origin7.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对青椒相对电导率的影响

由图 1 可知,在贮藏期间青椒的相对电导率呈缓慢上升趋势。相较于对照组,低温胁迫组上升得更为迅速,并在第 25 天时相对电导率达到 37.48%,是对照组的 1.27 倍。在贮藏期内,低温胁迫组的相对电导率显著高于对照组 ($P<0.05$)。



注 : *表示差异显著 ($P<0.05$), ** 表示差异极显著 ($P<0.01$)

图 1 低温胁迫对青椒相对电导率的影响

Fig.1 Effect of low temperature stress on electrolyte leakage of capsicum annum

2.2 低温胁迫对青椒 MDA 含量的影响

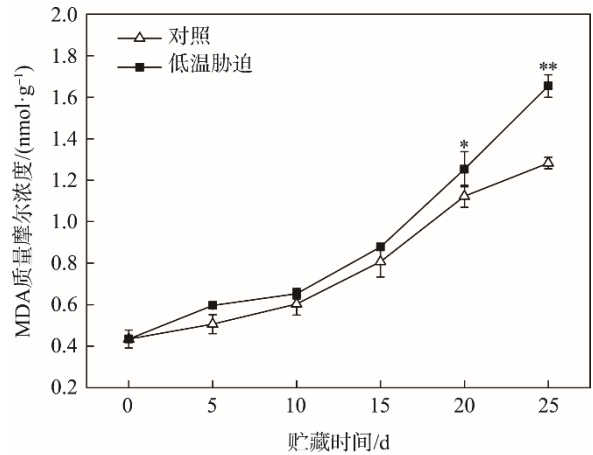
图 2 表明,随着贮藏时间的增加,MDA 逐渐积累,而低温胁迫加速了膜脂的过氧化,使得 MDA 积累增加。统计分析发现,在贮藏期 20~25 d 时低温胁迫组的 MDA 积累量显著高于对照组 ($P<0.05$)。

2.3 低温胁迫对青椒脯氨酸含量的影响

由图 3 可知,在贮藏 0~5 d 时,2 组青椒的脯氨酸含量没有明显变化,随着贮藏时间的延长,低温胁迫组青椒的脯氨酸含量上升明显,对照组无显著差异。统计分析结果表明,贮藏 10~25 d 内低温胁迫组的脯氨酸含量极显著高于对照组 ($P<0.01$)。

2.4 低温胁迫对青椒膜脂脂肪酸的影响

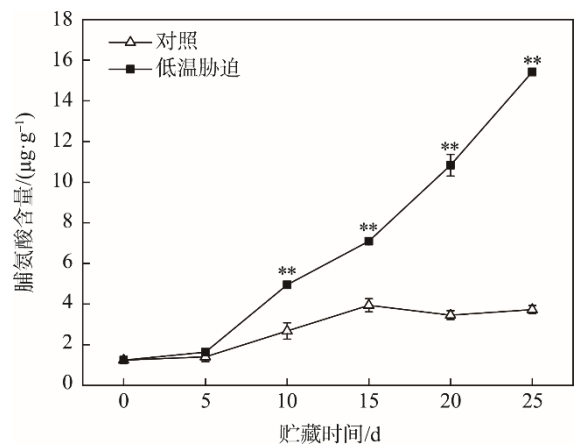
青椒脂肪酸组分包括棕榈酸 (C16:0)、硬脂酸 (C18:0)、亚油酸 (C18:2)、亚麻酸 (C18:3),相



注 : *表示差异显著 ($P<0.05$), ** 表示差异极显著 ($P<0.01$)

图 2 低温胁迫对青椒 MDA 含量的影响

Fig.2 Effect of low temperature stress on MDA content of capsicum annum



注 : *表示差异显著 ($P<0.05$), ** 表示差异极显著 ($P<0.01$)

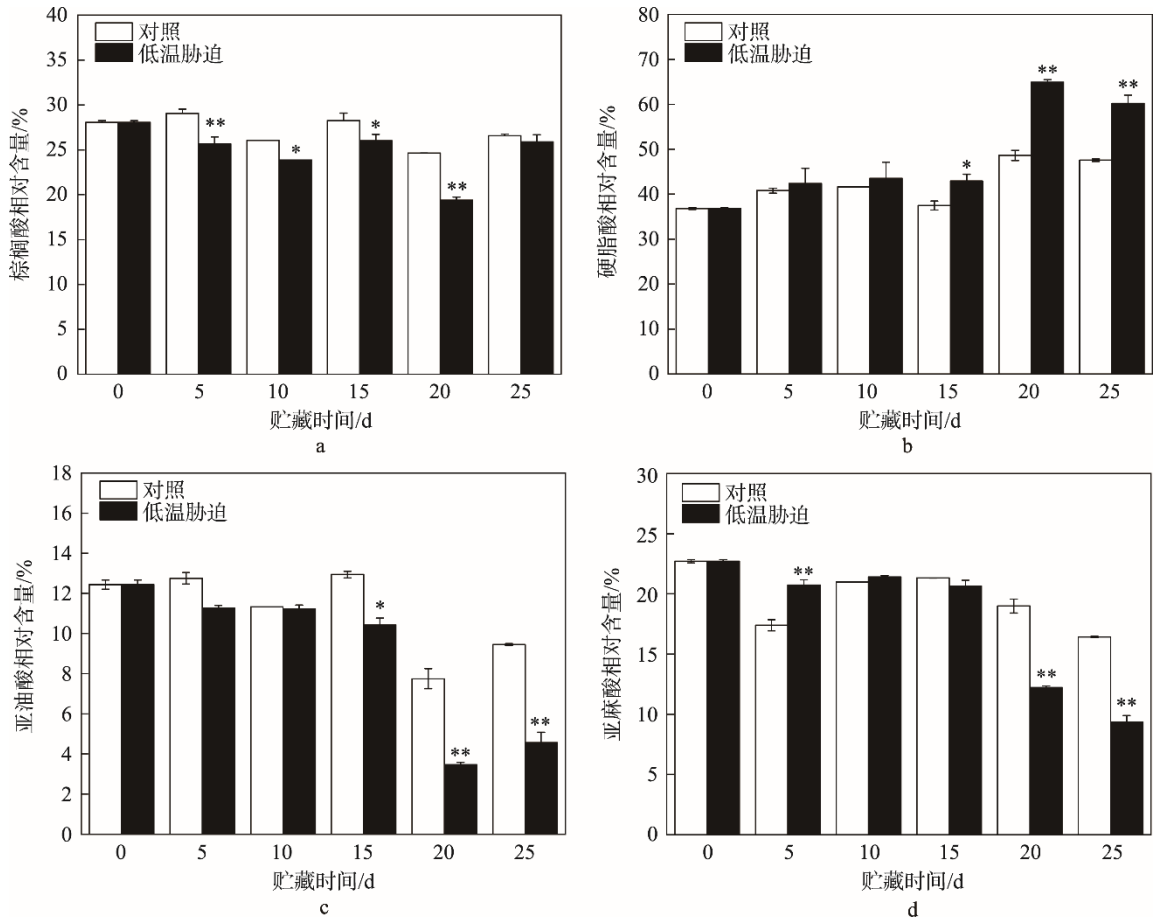
图 3 低温胁迫对青椒脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effect of low temperature stress on proline content of capsicum annum

对含量由高到低的顺序为:硬脂酸 (36.80%) > 棕榈酸 (28.05%) > 亚麻酸 (22.71%) > 亚油酸 (12.44%)。

由图 4 可知,对照组青椒硬脂酸 (C18:0) 相对含量呈缓慢上升趋势,而低温胁迫组青椒硬脂酸相对含量上升更为迅速;在贮藏 15d 时就显著高于对照组 ($P<0.05$);在贮藏 25 d 时相对含量达到 60.19%,是对照组的 1.3 倍,极显著高于对照组 ($P<0.01$);在贮藏期内的每个贮藏点 (0 d, 25 d 除外),低温胁迫组青椒的棕榈酸相对含量均显著低于对照组 ($P<0.05$)。

在贮藏后期,2 组青椒的亚油酸 (C18:2)、亚麻酸 (C18:3) 相对含量缓慢下降,而低温胁迫组的下降幅度更大,在贮藏 20~25 d 时极显著高于对照组 ($P<0.01$)。此外,亚麻酸的相对含量在贮藏 5 d 时极显著高于对照组 ($P<0.01$),可以认为贮藏前期低温胁迫促进了亚麻酸的生成。

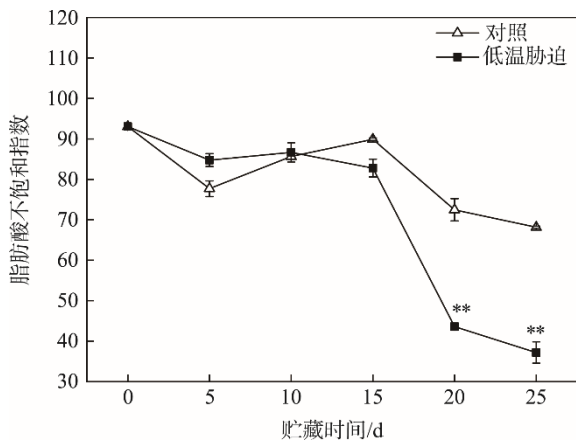


注: *表示差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)

图4 低温胁迫对青椒膜脂脂肪酸的影响

Fig.4 Effect of low temperature stress on fatty acids of capsicum annuum membrane lipid

由图5可知,在贮藏0~15 d内,2组青椒的脂肪酸不饱和指数(IFUA)没有显著差异。在15~25 d时,对照组的IFUA缓慢下降,而低温胁迫组的IFUA下降更为迅速。经统计学分析发现,低温胁迫组青椒的IFUA在贮藏期20~25 d内极显著低于对照组 ($P < 0.01$)。低温胁迫下会导致青椒IFUA的下降。



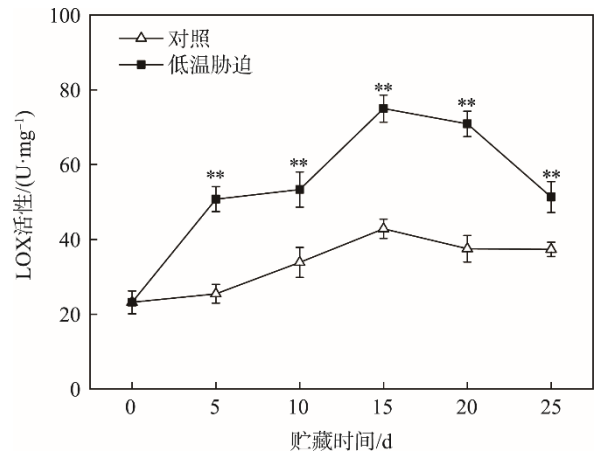
注: *表示差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)

图5 低温胁迫对青椒脂肪酸不饱和指数的影响

Fig.5 Effect of low temperature stress on unsaturation index of fatty acid of capsicum annuum

2.5 低温胁迫对青椒 LOX 活性的影响

由图6可知,对照组青椒的LOX活性呈现出先缓慢上升后下降的趋势,而低温胁迫组的青椒在贮藏0~15 d内迅速增加,并在之后的20~25 d时缓慢下降。在整个贮藏期内,低温胁迫组青椒的LOX活性显著



注: *表示差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)

图6 低温胁迫对青椒 LOX 活性的影响

Fig.6 Effect of low temperature stress on LOX activity of capsicum annuum

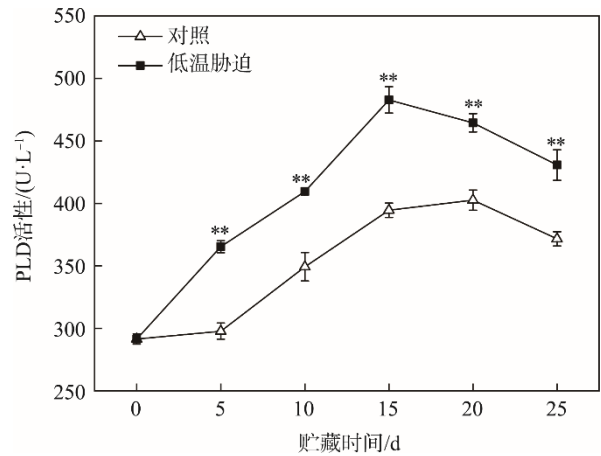
高于对照组 ($P < 0.05$)。

2.6 低温胁迫对青椒 PLD 活性的影响

由图 7 可知, 对照组青椒的 PLD 活性在前期保持平稳, 并随着贮藏时间的增长呈现出先上升后下降的趋势。低温胁迫组青椒的 PLD 活性在贮藏前期迅速升高, 并在第 15 天时达到顶峰。在贮藏期内低温胁迫组的 PLD 活性极显著高于对照组 ($P < 0.01$)。

2.7 相关性分析结果

由表 1 可知, 在贮藏期间青椒果实电导率的上升和 MDA 含量的增加分别与脯氨酸、硬脂酸含量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 PLD 活性和 LOX 活性的变化呈显著正相关 ($P < 0.05$), 而与亚油酸、亚麻酸含量和 IFUA 的变化呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。由此说明, 低温贮藏时青椒果实细胞膜完整性与膜脂脂肪酸的变化密切相关。



注: *表示差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)

图 7 低温胁迫对青椒 PLD 活性的影响

Fig.7 Effect of low temperature stress on PLD activity of capsicum annuum

表 1 青椒果实电导率、MDA 含量与脯氨酸、膜脂脂肪酸及其不饱和指数、PLD 和 LOX 酶活性的相关性分析

Tab.1 Pearson correlation coefficients of electrolyte leakage, MDA content, proline content, membrane lipid fatty acid and unsaturation index of fatty acid, PLD and LOX enzyme activities of capsicum annuum

指标	电导率	MDA	脯氨酸	棕榈酸	硬脂酸	亚油酸	亚麻酸	IFUA	LOX	PLD
电导率	1	0.947**	0.906**	-0.418	0.837**	-0.821**	-0.862**	-0.875**	0.643*	0.785**
MDA	0.947**	1	0.830**	-0.468	0.844**	-0.862**	-0.854**	-0.884**	0.477	0.672*
脯氨酸	0.906**	0.830**	1	-0.531	0.846**	-0.843**	-0.835**	-0.864**	0.653*	0.737**
棕榈酸	-0.481	-0.468	-0.531	1	-0.772**	0.760**	0.452	0.573	-0.695*	-0.678*
硬脂酸	0.837**	0.844**	0.846**	-0.772**	1	-0.982**	-0.909**	-0.963**	0.573	0.646*
亚油酸	-0.821**	-0.862**	-0.843**	0.760**	-0.982**	1	0.864**	0.938**	-0.554	-0.654*
亚麻酸	-0.862**	-0.854**	-0.835**	0.452	-0.909**	0.864**	1	0.985**	-0.374	-0.463
IFUA	-0.875**	-0.884**	-0.864**	0.573	-0.963**	0.938**	0.985**	1	-0.448	-0.543
LOX	0.643*	0.477	0.653*	-0.695*	0.573	-0.554	-0.374	-0.448	1	0.936**
PLD	0.785**	0.672*	0.737**	-0.678*	0.646*	-0.654*	-0.463	-0.543	0.936**	1

注: *表示显著相关 ($P < 0.05$), **表示极显著相关 ($P < 0.01$)

3 讨论

青椒属于冷敏性蔬菜, 长期的低温贮藏会引起细胞代谢紊乱, 主要表现为膜透性改变、光合作用减弱等一系列变化^[17], 严重时果实表面会出现水浸状凹陷斑, 影响其感官品质。

电导率和 MDA 含量是细胞膜损伤的指标, 能够反映低温胁迫下细胞膜的完整性^[18]。冷藏会引起电解质渗漏、MDA 积累, 这一结论在桃^[19]、柿子^[20]和番茄^[21]等果蔬中均已得到验证。文中通过比较青椒相对电导率和 MDA 含量来评价低温胁迫对细胞膜的影响, 结果表明在贮藏期间低温胁迫会使相对电导率和

MDA 含量上升, 细胞膜完整性逐渐被破坏。

PLD、LOX 这 2 种脂质降解酶对植物的生长、发育及非生物胁迫均有响应^[22-23]。有研究表明, 低温胁迫能够激活枇杷和黄瓜中 PLD 和 LOX 这 2 种酶^[24-26], 而 Yao^[27]也证实了西葫芦冷害的发生与 LOX 和 PLD 活性增加有关。在贮藏期间, 低温胁迫组青椒 PLD 和 LOX 活性显著高于对照组, 说明低温刺激了 PLD 和 LOX 这 2 种酶, 酶活性升高。相关性分析也显示电导率与 PLD 活性呈极显著正相关, 与 LOX 活性呈显著正相关。膜脂过氧化产物 MDA 含量与 PLD 活性呈显著正相关。

PLD 和 LOX 活性的升高会加速磷脂、脂肪酸等一系列膜脂组分的降解。在贮藏后期, 低温胁迫组青

椒亚油酸、亚麻酸含量显著低于对照组,而硬脂酸含量显著高于对照组,说明长期的低温胁迫会引起亚油酸、亚麻酸等不饱和脂肪酸的降解,而低温胁迫引起的过量活性氧(ROS)会导致膜脂中硬脂酸等饱和脂肪酸增加,膜脂不饱和指数和不饱和度下降,膜流动性降低,并最终失去完整性。相关性分析表明,电导率与MDA含量、硬脂酸含量呈极显著正相关,与亚油酸、亚麻酸含量和IFUA呈极显著负相关。

有研究者认为,植物通过积累脯氨酸来抵抗逆境胁迫^[28]。Lei^[29]发现油菜脯氨酸的积累可以抵抗盐胁迫,邓凤飞等^[30]发现低温胁迫会促进小桐子幼苗脯氨酸的积累。甜菜碱处理能够降低冷藏西葫芦LOX和PLD的活性,与此同时脯氨酸代谢相关酶 $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)和鸟氨酸转氨酶(OAT)活性下降导致脯氨酸积累,从而减轻冷害^[31]。文中结果证实,低温下青椒会积累大量的脯氨酸,且含量显著高于对照组,相关性分析结果表明电导率和MDA含量均与脯氨酸含量呈极显著正相关。

4 结语

以“晋黎”青椒为实验材料,研究低温对青椒膜脂代谢的影响,得出以下结论:低温胁迫下,青椒的PLD和LOX活性升高,亚油酸、亚麻酸等不饱和脂肪酸降解,硬脂酸增加,脂肪酸不饱和指数下降,膜脂过氧化产物积累,电解质渗漏,膜失去完整性。低温能够激活PLD和LOX这2种酶,而其如何响应低温胁迫的信号转导机制有待于进一步的研究。文中通过研究低温胁迫对青椒膜脂组分的影响,为以后从膜脂代谢角度分析植物对冷害的应答机制提供参考依据。

参考文献:

- [1] SINGH R, GIRI S K, KOTWALI WALE N. Shelf-life Enhancement of Green Bell Pepper (*Capsicum Annum* L) under Active Modified Atmosphere Storage[J]. Food Packaging & Shelf Life, 2014, 1(2): 101—112.
- [2] WANG Q, TIAN D, ZUO J, et al. Amelioration of Postharvest Chilling Injury in Sweet Pepper by Glycine Betaine[J]. Postharvest Biology & Technology, 2016, 112: 114—120.
- [3] KONG X, WEI B, GAO Z, et al. Changes in Membrane Lipid Composition and Function Accompanying Chilling Injury in Bell Peppers[J]. Plant & Cell Physiology, 2018, 59(1): 167—178.
- [4] LYONS M J. Chilling Injury in Plants[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24(1): 445—466.
- [5] LIU H, SONG L, YOU Y, et al. Cold Storage Duration

- Affects Litchi Fruit Quality, Membrane Permeability, Enzyme Activities and Energy Charge during Shelf Time at Ambient Temperature[J]. Postharvest Biology & Technology, 2011, 60(1): 24—30.
- [6] RUELLAND E, KRAVETS V, DEREVYANCHUK M, et al. Role of Phospholipid Signalling in Plant Environmental Responses[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 114: 129—143.
 - [7] WANG X. Molecular Analysis of Phospholipase D[J]. Trends in Plant Science, 1997, 97(2): 261—266.
 - [8] MUNNIK, T. Phospholipid Signaling in Plants: Holding On to Phospholipase D[J]. Science s STKE, 2001, 2001, 111: 42.
 - [9] SHI F, ZHOU X, ZHOU Q, et al. Membrane Lipid Metabolism Changes and Aroma Ester Loss in Low-temperature Stored NanguoPears[J]. Food Chemistry, 2018, 245: 446.
 - [10] KONG X, WEI B, GAO Z, et al. Changes in Membrane Lipid Composition and Function Accompanying Chilling Injury in Bell Peppers[J]. Plant & Cell Physiology, 2018, 59(1): 167—178.
 - [11] XI Y, FAN X, ZHAO H, et al. Postharvest Fruit Quality and Antioxidants of Nectarine Fruit as Influenced by Chlorogenic Acid[J]. LWT-food Science and Technology, 2016, 75: 537—544.
 - [12] ZHAO M G, CHEN L, ZHANG Z W H. Nitric Reductase-Dependent Nitric Oxide Production Is Involved in Cold Acclimation and Freezing Tolerance in Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2009, 151(2): 755—767.
 - [13] LI J, HAN Y, HU M, et al. Oxalic Acid and 1-Methylcyclopropene Alleviate Chilling Injury of 'Youhou' Sweet Persimmon during Cold Storage[J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 137: 134—141.
 - [14] BLIGH E. A Rapid Method of Total Lipid Extraction and Purification[J]. Can J Biochem Physiol, 1959, 37: 95—101.
 - [15] 张丽萍. 冷藏及 1-MCP 处理对南果梨挥发性香气物质代谢的影响及其调控[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013: 31—32.
ZHANG Li-ping. Effects of Cold Storage and 1-MCP Treatment on The Metabolism of Volatile Aroma Components in Nanguo Pear[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2013: 31—32.
 - [16] 陈昆松, 徐昌杰, 许文平, 等. 猕猴桃和桃果实脂氧合酶活性测定方法的建立[J]. 果树学报, 2003(6): 436—438.
CHEN Kun-song, XU Chang-jie, XU Wen-ping, et al. Establishment of a Method for Determination of Lipoxigenase Activity in Kiwifruit and Peach Fruit[J]. Journal of Fruit Science, 2003(6): 436—438.
 - [17] ALLEN D J, ORT D R. Impacts of Chilling Temperatures on Photosynthesis in Warm Climate Plants[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(1): 36—42.

- [18] GUO L, ZHU Y, WANG F. Calcium Sulfate Treatment Enhances Bioactive Compounds and Antioxidant Capacity in Broccoli Sprouts during Growth and Storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 139: 12—19.
- [19] JIN P, ZHU H, WANG J, et al. Effect of Methyl Jasmonate on Energy Metabolism in Peach Fruit during Chilling Stress[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2013, 93(8): 1827—1832.
- [20] LI J, HAN Y, HU M, et al. Oxalic Acid and 1-Methylcyclopropene Alleviate Chilling Injury of 'Youhou' Sweet Persimmon during Cold Storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 137: 134—141.
- [21] AGHDAM M S, ASGHARI M, KHORSANDI O, et al. Alleviation of Postharvest Chilling Injury of Tomato Fruit by Salicylic Acid Treatment[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2014, 51(10): 2815—2820.
- [22] HONG Y, ZHAO J, GUO L, et al. Plant Phospholipases D and C and Their Diverse Functions in Stress Responses[J]. *Progress in Lipid Research*, 2016, 62: 55—74.
- [23] ZHANG W, WAN X, HONG Y, et al. Plant Phospholipase D[M]. Berlin: Springer-verlag Berlin Heidelberg Press, 2010: 39—62.
- [24] JIN-CHENG W U, BI-SHA W U, SHEN-JIAN H, et al. Phospholipase D and Lipoxygenase of Young Loquat Fruits in Response to Low Temperature Stress[J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(2): 203—209.
- [25] MAO L, PANG H, WANG G, et al. Phospholipase D and Lipoxygenase Activity of Cucumber Fruit in Response to Chilling Stress[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2007, 44(1): 42—47.
- [26] ZHAO Y Y, QIAN C L, CHEN J C, et al. Responses of phospholipase D and Lipoxygenase to Mechanical Wounding in Postharvest Cucumber Fruits[J]. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2010, 11(6): 443—450.
- [27] YAO W, XU T, FAROOQ S U, et al. Glycine Betaine Treatment Alleviates Chilling Injury in Zucchini Fruit (*Cucurbita pepo* L) by Modulating Antioxidant Enzymes and Membrane Fatty Acid Metabolism[J]. *Postharvest Biology & Technology*, 2018, 144: 20—28.
- [28] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究进展[J]. *植物学通报*, 1999(5): 540—546.
- ZHAO Fu-geng, LIU You-liang. Research Progress on Proline Metabolism and Regulation in Higher Plants under Stress Conditions[J]. *Bulletin of Botany*, 1999(5): 540—546.
- [29] LEI P, XU Z, LIANG J, et al. Poly(γ -Glutamic Acid) Enhanced Tolerance to Salt Stress by Promoting Proline Accumulation in 7 Napus, L[J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 78(2): 233—241.
- [30] 邓凤飞, 杨双龙, 龚明. 外源 ABA 对低温胁迫下小桐子幼苗脯氨酸积累及其代谢途径的影响[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(2): 221—226.
- DENG Feng-fei, YANG Shuang-long, GONG Ming. Effects of Exogenous ABA on Proline Accumulation and Its Metabolic Pathway in *Jatropha* Seedlings under Low Temperature Stress[J]. *Acta Physiologica Sinica*, 2015, 51(2): 221—226.
- [31] YAO W, XU T, FAROOQ S U, et al. Glycine Betaine Treatment Alleviates Chilling Injury in Zucchini Fruit (*Cucurbita pepo* L) by Modulating Antioxidant Enzymes and Membrane Fatty Acid Metabolism[J]. *Postharvest Biology & Technology*, 2018, 144: 20—28.