

# 一氧化氮抑制果蔬病害研究进展

杨 睿<sup>1</sup>, 林小翠<sup>1</sup>, 窦 媛<sup>1</sup>, 朱丽琴<sup>1,2\*</sup>, 陈金印<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>江西农业大学食品科学与工程学院, 南昌 330045; <sup>2</sup>江西省果蔬保鲜与无损检测重点实验室, 南昌 330045)

**摘要:**一氧化氮(NO)作为一种重要的信号分子,在果蔬成熟衰老和抗病应答中起着非常重要的作用。果蔬病害是造成采后损失的重要原因,果蔬病害可分为生理性病害和侵染性病害。大量研究表明,采用外源NO处理采后果蔬能够起到较好的防腐保鲜效果。本文结合最新研究成果和作者的研究工作,概述了NO在果蔬保鲜和调控果蔬生理性病害和侵染性病害方面的研究进展,并总结和展望了NO对果蔬贮藏期间病害的调控机制。

**关键词:**果蔬; NO; 保鲜; 病害

中图分类号:S66 文献标志码:A 文章编号:1009-9980(2019)11-1591-09

## Research advance on nitric oxide inhibiting diseases in fruits and vegetables

YANG Rui<sup>1</sup>, LIN Xiaocui<sup>1</sup>, DOU Yuan<sup>1</sup>, ZHU Liqin<sup>1,2\*</sup>, CHEN Jinyin<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>College of Food Science and Engineering, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi China; <sup>2</sup>Provincial Key Laboratory of Refrigeration and Non-destructive Detection on Fruit and Vegetable, Nanchang 330045, Jiangxi, China)

**Abstract:** Nitric oxide (NO), as an important signal molecule, has been reported to play a very important role in postharvest ripening and disease resistance in fruits and vegetables. Postharvest diseases are the important cause of postharvest loss of fruits and vegetables. There are physiological diseases and infectious diseases. Chemical reagents are generally used to treat the postharvest fruits and vegetables for disease control, but this may cause harmful effects on human health. The application of exogenous NO has been reported to induce disease resistance in postharvest fruits and vegetables, which provides a sustainable and safe approach in the control of postharvest decay. The quality of postharvest fruits and vegetables is related to respiratory intensity, VC content, moisture content, soluble solids and hardness. Exogenous NO treatment is effective to inhibit the respiration rate and chlorophyll degradation in fruits and vegetables, delay the decline of VC, soluble solids and hardness, and reduce the loss of water. Therefore, the commodity and edible values of fruits and vegetables are well maintained. Low-temperature storage is widely practiced to control the quality deterioration of various plant products. It reduces the rate of cell metabolism and delays the process of ripening and senescence. However, some tropical or subtropical fruits and vegetables are susceptible to chilling injury. NO treatment inhibits the occurrence of chilling injury in postharvest fruits and vegetables such as peaches, bananas, cucumbers and tomatoes. Researchers have revealed the mechanism of NO inducing chilling tolerance of postharvest fruits and vegetables through active oxygen metabolism, proline metabolism, energy metabolism and membrane lipid metabolism. NO also induces chilling tolerance by regulating the expression of related genes. The CBF anti-cold pathway is considered to be the most critical and well-researched pathway for cold response in plants, and the CBF genes are the hub of this pathway. The CBF genes may play an upstream role in regulating the expression of downstream cold-tolerant genes, thus increasing the toler-

收稿日期:2019-03-14 接受日期:2019-05-25

基金项目:国家自然科学基金(31560219);江西省自然科学基金(20151BAB204029);江西省教育厅科技计划项目(GJJ18020)

作者简介:杨睿,男,在读硕士研究生,研究方向为果蔬采后生理学。Tel:18279181612, E-mail:18279181612@163.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel:15070935202, E-mail:zhuliqin07@126.com

ance of plants to low temperatures. Pathogens are the main cause of infectious diseases in postharvest fruits and vegetables, and the infectious diseases of fruits are almost all caused by fungi, while the decay of leafy vegetables is chiefly caused by bacteria. Major infectious diseases include anthracnose, botrytis cinerea, brown rot disease and so on. Inhibition of different diseases usually requires the use of different types of fungicides, and more efficient antimicrobial methods are highly desired. Plant induced resistance refers to the use of inducing factors to induce plant disease resistance, which can protect fruits from pathogen for a long time and has the advantage of being environmentally friendly. Inducing factors include physical, chemical and biological factors. The mechanism of different inducing factors is different. NO as a chemical factor has been reported to induce the disease resistance in postharvest fruits and vegetables. NO promotes the synthesis and accumulation of secondary metabolites in fruit and vegetable cells by inducing the activities of phenylpropanoid metabolism-related enzymes and disease-resistant related proteins, which inhibit the infection of pathogen. The research on NO inhibiting the diseases in fruits and vegetables has attracted increasing attention. In the future, the achievement from these studies may be applied to practice.

**Key words:** Fruit and vegetable; NO; Preservation; Diseases

NO是植物体内非常重要的内源信号小分子，参与了植物成熟和衰老的调控<sup>[1]</sup>，保持果蔬在贮藏过程中的品质。作者在2008年综述了NO延缓园艺产品成熟和衰老的生理效应的研究进展<sup>[2]</sup>。近10年来，有关NO调控果蔬成熟衰老和病害应答方面的研究进展很快，本文分析总结了近年来NO在果蔬保鲜和控制果蔬生理性病害和侵染性病害方面的研究成果，并总结了NO对果蔬贮藏期间病害的调控机制。

外源NO处理草莓<sup>[3]</sup>、李<sup>[4]</sup>、枇杷<sup>[5]</sup>、杧果<sup>[6]</sup>、猕猴桃<sup>[7]</sup>、橙<sup>[8]</sup>、芦笋<sup>[9]</sup>、番木瓜<sup>[10]</sup>、枣<sup>[11]</sup>、苹果<sup>[12]</sup>、杨梅<sup>[13]</sup>、荔枝<sup>[14]</sup>等均有较好的保鲜效果。研究表明：NO处理能够延缓果蔬维生素C、可溶性固形物含量和硬度的下降，减少水分的散失，抑制叶绿素的降解。在对草莓的处理中发现，20 μL·L<sup>-1</sup>的NO熏蒸处理的草莓果实维生素C含量显著高于对照组，同时也能较好保持了可溶性固形物含量与硬度<sup>[3]</sup>。采用0.2 mmol·L<sup>-1</sup>的NO供体硝普钠(SNP)处理的绿芦笋叶绿素含量高于对照组，另外经过处理的绿芦笋贮藏期延长了4 d左右<sup>[9]</sup>。随着人们对NO认识的不断深入，关于NO抑制果蔬病害方面的研究也取得了重要进展。

## 1 NO对采后果蔬冷害的影响

### 1.1 NO诱导果蔬采后耐冷性

研究表明采用适宜浓度的NO处理能够延缓果蔬冷害的发生。Zhu等<sup>[15]</sup>采用15 μL·L<sup>-1</sup>的NO气体

熏蒸桃果实2 h后发现能够明显降低其在5℃储藏条件下的冷害指数，对照组的桃果实在贮藏20 d时出现褐变、絮败这些典型的冷害症状，而经过NO处理的桃果实未观察到冷害症状的发生。Wang等<sup>[16]</sup>研究发现，采用0.05 mmol·L<sup>-1</sup>的NO供体硝普钠(SNP)处理香蕉果实10 min能够提高其抗氧化酶活性，同时显著加强了总酚和脯氨酸的积累，NO通过介导香蕉果实的抗氧化反应和脯氨酸代谢来增强其耐冷性。香蕉作为一种典型的热带水果对低温极其敏感，在12℃的条件下贮藏较短时间就会出现褐变和凹斑等冷害症状，经过NO处理后的香蕉发生冷害症状的程度明显减轻，并且在贮藏结束时处理组香蕉的冷害指数比对照组低了13.4%。黄瓜对低温较为敏感，有研究表明采用25 μL·L<sup>-1</sup>的NO气体处理黄瓜12 h能够增强抗氧化系统，从而减轻了氧胁迫对细胞膜造成的损伤，与对照组相比处理后的黄瓜在2℃贮藏条件下的冷害指数显著降低<sup>[17]</sup>。在对脐橙的处理中发现，采用适宜浓度的SNP处理后能够降低其果皮和果肉中的脂质过氧化程度和过氧化氢含量，维持细胞膜的完整性从而增强了脐橙对低温的耐受性，处理后的果实冷害发生率有所下降<sup>[18]</sup>。另外NO能够抑制果蔬冷害在日本李<sup>[19]</sup>、杧果<sup>[20]</sup>、哈密瓜<sup>[21]</sup>、番茄<sup>[22]</sup>、竹笋<sup>[23]</sup>等上都有报道，表1总结了NO在诱导果蔬采后耐冷性的研究。

### 1.2 NO抑制果蔬冷害的机制

低温贮藏是目前果蔬贮藏保鲜的有效方法之

表1 NO诱导果蔬采后耐冷性的研究

Table 1 Study of NO on the chilling tolerance of postharvest fruits and vegetables

材料 Material	品种 Cultivar	处理方法 Treatment method
桃 Peach <sup>[15]</sup>	肥城桃 Feicheng peach	15 μL·L <sup>-1</sup> 的NO气体 熏蒸2 h 15 μL·L <sup>-1</sup> NO gas fumigation for 2 h
香蕉 Banana <sup>[16]</sup>	Musa spp,AAA group ‘Brazil’	0.05 mmol·L <sup>-1</sup> 的SNP溶液浸泡10 min Soaking in 0.05 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 10 min
黄瓜 Cucumber <sup>[17]</sup>	Cucumis sativus L. ‘Deltastar’	25 μL·L <sup>-1</sup> 的NO气体 熏蒸12 h 25 μL·L <sup>-1</sup> NO gas fumigation for 12 h
脐橙 Navel orange <sup>[18]</sup>	华盛顿 Washington	0.5 mmol·L <sup>-1</sup> 的SNP溶液浸泡5 min Soaking in 0.5 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 5 min
日本李 Japanese Plum <sup>[19]</sup>	P. salicina Lindell. ‘Amber Jewel’	10 μL·L <sup>-1</sup> 的NO气体 熏蒸2 h 10 μL·L <sup>-1</sup> NO gas fumigation for 2 h
杧果 Mango <sup>[20]</sup>	Mangifera indica L. ‘Brazil’	10 μL·L <sup>-1</sup> 的NO气体 熏蒸2 h 10 μL·L <sup>-1</sup> NO gas fumigation for 2 h
哈密瓜 Hami melon <sup>[21]</sup>	Cucumis melo L. ‘86-1’	60 μL·L <sup>-1</sup> 的NO气体 熏蒸3 h 60 μL·L <sup>-1</sup> NO gas fumigation for 3 h
番茄 Tomato <sup>[22]</sup>	丽春 Lichun	0.02 mmol·L <sup>-1</sup> 的SNP溶液浸泡2 min Soaking in 0.02 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 2 min
竹笋 Bamboo shoots <sup>[23]</sup>	Phyllostachys praecox f. prevernalis	0.07 mmol·L <sup>-1</sup> 的SNP溶液浸泡30 min Soaking in 0.07 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 30 min

一,但是不适宜的低温条件会导致果蔬发生冷害,使果蔬的食用价值和商品价值受到不利影响。采后果蔬发生冷害后细胞膜会发生膜脂相变,使得细胞出现代谢紊乱,产生大量对细胞有毒害作用的物质。这些物质影响细胞的成分和结构,最终导致果蔬出现失水皱缩、褐变、异常泛黄、絮败、木质化、组织腐烂等冷害症状。适宜浓度的NO处理能够显著降低果蔬在低温贮藏过程中冷害的发生,多年来国内外学者对NO抑制果蔬冷害的机制做了大量的基础研究,这些研究揭示了NO提高果蔬耐冷性的内部机制。另外也有一些研究从分子生物学的角度出发,探索NO处理对果蔬抗冷性有关基因的影响。

**1.2.1 活性氧代谢** 果蔬中最具有代表性的活性氧(ROS)清除系统主要包括:抗坏血酸过氧化物酶(APX)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和谷胱甘肽还原酶(GR)等。NO与活性氧特别是H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>能够共同参与到果蔬的抗逆反应中,然而冷害的发生会使H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>等活性氧过量积累加重果蔬的冷害症状。在对植物体中NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>平衡机制的研究中发现,NO能够使APX的第32位半胱氨酸发生亚硝基化从而正向调控该酶的活性,加速植物体将H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>转化成H<sub>2</sub>O的进程<sup>[24]</sup>。另外一些果蔬经过适宜浓度的NO处理后其抗氧化酶的活性会显著提高<sup>[17-18, 22, 25]</sup>,这一系列过程使果蔬

的抗氧化能力增强,减缓冷害症状的发生。植物体中除了直接的抗氧化系统外还存在着间接的抗氧化系统,抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环是一个单一的间接抗氧化系统,该系统主要是由3个相互依赖的氧化还原对(NADPH/NADP, GSH/GSSG和AsA/DHA)以及主要的抗氧化酶:脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、GR和APX组成<sup>[26]</sup>。这3个氧化还原对的含量及比例能够反映出植物体对ROS的清除能力,在NO抑制桃果实冷害的研究中发现,外源NO显著提高了桃贮藏过程中AsA:DHA的比例,提高了抗坏血酸的抗氧化能力,NO处理还增加了果实中GSH:GSSG的比例和谷胱甘肽含量,表明NO能够通过调节AsA-GSH循环,有效降低桃在冷藏过程中的氧化应激能力<sup>[27]</sup>。

**1.2.2 脯氨酸代谢** 有研究表明,脯氨酸含量同果蔬耐冷性存在一定的联系,脯氨酸含量的升高会使果蔬的耐冷性增强<sup>[28]</sup>。在脯氨酸代谢机制中,1-吡咯琳-5-羧酸合成酶(P5CS)和脯氨酸脱氢酶(PDH)被认为分别是脯氨酸合成和降解过程中的限速酶<sup>[29]</sup>。采用NO处理后,使果蔬P5CS活性提高的同时抑制了PDH的活性,最终导致脯氨酸的积累<sup>[16, 23]</sup>。NO处理对果蔬冷害的减轻作用可能通过调节脯氨酸代谢从而提高脯氨酸含量来实现。

**1.2.3 能量代谢** 果蔬在低温胁迫条件下能量的合

成会受到阻碍,能量不足会影响机体的活性氧清除机制,当活性氧含量过高时会破坏细胞结构导致冷害症状加重。国内外已经有很多研究表明果蔬的耐冷性与能量水平呈正相关,维持较高的能量水平能够有效缓解冷害的发生。线粒体内膜上关键的呼吸酶包括琥珀酸脱氢酶(SDH)、细胞色素氧化酶(CCO)、氢离子ATP酶( $H^+$ -ATPase)和钙离子ATP酶( $Ca^{2+}$ -ATPase),这些酶直接或间接参与到三羧酸循环以及氧化磷酸化过程中,从而在一定程度上能够反映线粒体能量合成的状态。关于NO用于减缓果蔬冷害的研究中发现,采用NO处理后能够显著提高冷藏过程中果实的ATP含量和能荷水平,同时也可保持这些与能量合成有关酶的活性<sup>[5, 30-31]</sup>。NO处理通过调节能量代谢及其相关酶的活性,为果蔬应对冷害提供充足的能量和一些基础物质。

**1.2.4 细胞膜脂代谢** 细胞膜是果蔬感受低温冷害的重要部位,细胞膜的流动性受到膜脂成分的影响,这与细胞膜中脂肪酸的组成以及含量密切相关。在植物膜脂中含有主要的一些不饱和脂肪酸包括油酸、亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸等,提高不饱和脂肪酸含量,能使果蔬细胞膜具有较高的流动性,从而提高果蔬的耐冷性。关于不饱和脂肪酸含量与耐冷性的关系在枇杷<sup>[32]</sup>、桃<sup>[33]</sup>和猕猴桃<sup>[34]</sup>果实中均有报道,NO处理果蔬后能够提高总脂肪酸和不饱和脂肪酸含量,较好保持细胞膜的结构和功能,以达到提高果实抗冷性的效果。

**1.2.5 CBF抗冷途径** 冷害诱导相关抗冷性基因的表达在植物上有相应的报道,其中CBF抗冷途径被认为是目前最关键也是研究最清楚的植物冷响应调控途径,CBF基因是该途径的枢纽。另外CBF基因可能起着上游基因的作用,调控着下游一系列抗冷性相关基因的表达,从而使得植物对低温的耐受能力增强<sup>[35]</sup>。CBF基因调控的植物冷响应机制可以概括为:低温导致细胞膜流动性下降,使得细胞中的第二信使 $Ca^{2+}$ 浓度上升,激活蛋白激酶和转录因子CBF,从而调控下游抗冷基因COR的表达引起冷响应<sup>[36]</sup>。外源和内源的NO能够调控番茄果实CBF基因的表达,当番茄果实在2℃的环境条件下贮藏时,LeCBF1的表达分别在0.5 h和4 h的时候出现峰值,SNP处理提升了峰值,而一氧化氮合酶抑制剂处理降低了峰值<sup>[22]</sup>。类似的结论在哈密瓜果实的CmCBF1/3基因中也有报道<sup>[21]</sup>。

## 2 NO对果蔬侵染性病害的影响

### 2.1 NO抑制果蔬侵染性病害

采后果蔬由于病原菌作用而造成的侵染性病害也是引起果蔬损耗的重要原因之一,水果在贮藏期间的侵染性病害主要是由真菌所引起的。植物体在遭受病原菌侵染后会通过一系列信号转导过程产生抗病性,并且有大量的结果表明NO与该过程密切相关,因此NO在抑制果蔬侵染性病害方面越来越受到人们关注。采后病害是影响柑橘果实贮藏期的重要因素,由炭疽杆菌引起的炭疽病是其最常见的采后病害之一。Zhou等<sup>[37]</sup>采用50 μmol·L<sup>-1</sup>的SNP溶液浸泡柑橘果实10 min后对其进行损伤接种处理,在贮藏过程中发现,利用外源NO处理后能有效抑制柑橘果实炭疽病的发生。采摘后的猕猴桃果实极易受到病原菌的侵染,其中灰霉病和软腐病是猕猴桃果实常见的两种病害,在NO诱导采后猕猴桃抗病性的研究中发现,经过诱导后的果实自然发病率要明显低于对照<sup>[7]</sup>。有研究表明不同浓度的NO处理均能抑制番茄果实灰霉病的发生,其中较低浓度的NO(0.02 mmol·L<sup>-1</sup>)处理能够显著抑制接种后灰霉病原菌(*Botrytis cinerea* Pers.)的生长繁殖<sup>[38]</sup>。NO处理可显著抑制圣女果<sup>[39]</sup>、草莓<sup>[40]</sup>、杧果<sup>[41]</sup>、桃<sup>[42]</sup>果实病害的发生,表2总结了NO抑制果蔬侵染性病害的研究。

### 2.2 NO抑制果蔬侵染性病害的机制

果蔬病害给人类生产带来了巨大的损失,化学药剂防治果蔬病害具有低成本、效果好等优点,因此成为了目前人们处理采后果蔬的主要手段。随着人们对环境和健康问题的日益重视,寻求更加绿色的防治措施是当前所倡导的。激发子通过诱导植物抗性来抑制病害,能够保护果实免受病原菌的侵害,同时还具有环境友好的特点。激发子主要包括物理、化学和生物因子三大类。物理因子(热水、热空气、紫外线等)、化学因子(茉莉酸、水杨酸、NO等)和生物因子(细胞提取物、微生物等)都可以作为激发子来诱导植物的抗病性。不同激发子的作用机制有所不同,NO作为一种化学因子能够诱导采后果蔬的抗病性,其作用机制包括以下几个方面。

**2.2.1 活性氧作用** 正常果蔬细胞中的活性氧(ROS)一般是处于一个相对平衡的状态,当有病原物侵染时ROS会大量积累,其中与抗病反应有关的

表 2 NO 抑制果蔬侵染性病害的研究  
Table 2 Study of NO in inhibiting infectious diseases of fruits and vegetables

材料 Material	品种 Cultivar	病害类型 Type of disease	处理方法 Treatment method
柑橘 <i>Citrus</i> <sup>[37]</sup>	<i>Citrus sinensis</i> cv. 'Valencia'	炭疽病	50 μmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 10 min
		Anthracnose	Soaking in 50 μmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 10 min
猕猴桃 <i>Kiwifruit</i> <sup>[7]</sup>	Bruno	—	0.2 mmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 10 min Soaking in 0.2 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 10 min
番茄 <i>Tomato</i> <sup>[38]</sup>	中蔬 4 号 Zhongshu 4	灰霉病 <i>Botrytis cinerea</i>	0.02 mmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 30 min Soaking in 0.02 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 30 min
圣女果 <i>Cherry tomato</i> <sup>[39]</sup>	千禧 Qianxi	灰霉病 <i>Botrytis cinerea</i>	0.2 mmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡,并在 -35 kPa 的压强下渗透 0.5 min Soaking in 0.2 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution and permeated for 0.5 min at a pressure of -35 kPa
草莓 <i>Strawberry</i> <sup>[40]</sup>	丰香 Fengxiang	—	5 μmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 10 min Soaking in 5 μmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 10 min
杧果 <i>Mango</i> <sup>[41]</sup>	贵妃 Guifei	炭疽病 Anthracnose	0.1 mmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 5 min Soaking in 0.1 mmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 5 min
桃 <i>Peach</i> <sup>[42]</sup>	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	褐腐病 Brown rot disease	15 μmol·L <sup>-1</sup> 的 SNP 溶液浸泡 10 min Soaking in 15 μmol·L <sup>-1</sup> SNP solution for 10 min

注:—文献中未指明病害的类型。

Note: —The type of disease is not specified in the literature.

ROS 主要包括过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)、羟自由基(OH<sup>•</sup>)以及超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>•-</sup>)等。ROS 不仅能够直接对病原菌造成氧化损伤,还能够通过诱导受侵染部位发生过敏性细胞死亡来限制病原菌扩展<sup>[43-44]</sup>。同时超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)这些主要抗氧化酶的活性在 NO 的诱导下大大提高<sup>[37,41,45]</sup>,这样又避免了 ROS 过量积累对膜脂产生过氧化作用。NO 自身能够与 O<sub>2</sub><sup>•-</sup>反应生成过氧化亚硝酸离子(ONOO<sup>•</sup>),该物质能够直接杀死病原微生物从而参与到果蔬采后的抗病反应中。NO 可以通过翻译后修饰影响蛋白质的活性和功能,其作用的主要方式是 S-亚硝基化,即 NO 与半胱氨酸硫醇可逆地共价结合来发挥作用<sup>[46]</sup>。NO 对 ROS 产生直接影响的另一个例子是通过 S-亚硝基化作用抑制 NADPH 氧化酶活性,导致免疫反应过程中 ROS 生物合成减少<sup>[47]</sup>。

**2.2.2 苯丙烷代谢** 苟丙烷代谢被认为是果蔬采后抗病的重要作用途径,该代谢过程能够产生多种重要的抗菌物质。木质素作为一种能显著抑制真菌生长的酚类物质,能够增强果蔬组织对抗病原菌的能力,保护细胞壁不受病原菌的分解,同时也能够起到阻碍病原物扩散的作用。另外合成木质素的前体物质阿魏酸、松柏醇、咖啡酸等都能够对病原微生物的生长起到一定的抑制作用<sup>[48]</sup>。苟丙烷代谢过程中的关键酶包括苯丙氨酸解氨酶(PAL)、肉桂酸-4-羟基化酶(C<sub>4</sub>H)、4-香豆酸-CoA-连接酶(4CL)和查尔酮

异构酶(CHI)等,其中 PAL 与类黄酮和木质素的积累有关;C<sub>4</sub>H 与咖啡酸、阿魏酸和香豆素这些前体物质的合成直接相关,4CL 能够催化各种 CoA 酯合成;CHI 是异黄酮合成过程中的关键酶,因此苯丙烷代谢过程中关键酶的活性可以看作是果蔬抗病性强弱的重要生化指标之一。NO 处理使得苯丙烷代谢过程中这些关键酶的活性提高<sup>[41,49]</sup>,促进酚酸类抗菌物质的积累,提升果蔬抗病害的能力。

**2.2.3 信号转导作用** 采后果蔬作为一种特殊的生命形态,各种信号途径不是孤立存在的,而是作为一种系统交叉作用。一方面 NO 能通过调控 ROS 直接对植物体的抗病反应起作用,另一方面,NO 也可以通过信号转导的方式间接诱导植物体的抗病性。植物体内源 NO 的产生受 Ca<sup>2+</sup>信号转导途径的诱导,利用钙调素(CaMs)拮抗剂可以抑制 Ca<sup>2+</sup>通道和一氧化氮合酶(NOS)所介导的 NO 合成过程,表明 Ca<sup>2+</sup>、CaMs 和 NOS 在植物体对抗病原菌的过程中可能存在某种联系<sup>[50]</sup>。水杨酸(SA)作为一种小分子的酚类物质,能诱导植物体对病原菌胁迫产生抗性,同时 NO 与 SA 信号途径存在相互交叉关系。NO 在植物体受到病菌侵染时被激发产生,提高了鸟苷酸环化酶(GC)活性,进而增加细胞内环磷酸鸟苷(cGMP)含量,依赖于 cGMP 的蛋白激酶通过激活 SA 信号转导途径,最终诱导抗病基因 PR-1 的表达<sup>[51]</sup>。烟草叶片经 NO 处理后,可迅速诱导 SA 含量增加,同样,NO 也参与了 SA 诱导的抗病性反应<sup>[52]</sup>。

茉莉酸类物质(JAs),包括茉莉酸(JA)及其甲酯类化合物(MeJA),是果蔬组织中重要的信号分子。JA能诱导蛋白酶抑制剂、抗毒素等物质合成,进而起到抵御病原菌侵染的作用。MeJA能诱导番茄果实的抗病性,抑制灰霉病的发生<sup>[53]</sup>。研究表明NO与JA信号途径也存在交叉。外源NO能通过诱导合成JA的关键酶,如丙二烯氧化物合酶(AOS)和脂氧合酶(LOX)活性,对JA信号途径进行调节<sup>[54]</sup>。采用低浓度的SNP( $0.02 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )处理番茄果实能诱导LOX活性的提高,促进JAs合成<sup>[38]</sup>。

**2.2.4 病程相关蛋白和抗病基因的表达** 病程相关蛋白(PR蛋白)是果蔬受到病原物侵染时产生的一类蛋白质的总称,目前研究比较明确的PR蛋白主要包括几丁质酶(CTH)、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶(GLU)、抗真菌蛋白、蛋白酶抑制剂等。正常环境条件下,CTH含量较少并且活性很低,该酶能够在一些激发因子的作用下诱导产生。CTH能够破坏病原菌的细胞壁,抑制真菌的生长。GLU在诱导抗性的过程

中含量也迅速升高,该酶能够降解真菌细胞壁中的 $\beta$ -1,3-葡聚糖,起到直接的抗菌作用,这两种蛋白具有协同作用。PR蛋白攻击病原物以及分解毒素的功能被认为是果蔬采后诱导抗病性的重要生化机制之一。研究表明,NO处理能够诱导使猕猴桃、圣女果、杧果这些果实中PR蛋白活性提高,从而提高了果实的抗病性<sup>[7, 39, 41]</sup>。近年来人们对抗病相关酶基因的研究也越来越多,通常采后果蔬的抗病性强弱与这些基因的表达量呈正相关。研究表明,外源NO能够诱导圣女果*LeMAPK1/2/3*基因的表达,参与果实抗灰霉病的反应<sup>[39]</sup>。桃果实中的CHI、GNS、PR-1和PR-10这些抗病相关基因在外源NO的诱导下表达上调,增强了桃果实对褐腐病的抗性<sup>[42]</sup>。在对猕猴桃果实的处理中,NO作用后提高了其抗病酶有关基因*AdPAL*、*AdPOD*和*AdCHT*的表达,使得果实在室温贮藏条件下的抗病性增强<sup>[7]</sup>。图1总结了NO抑制果蔬侵染性病害的机制。

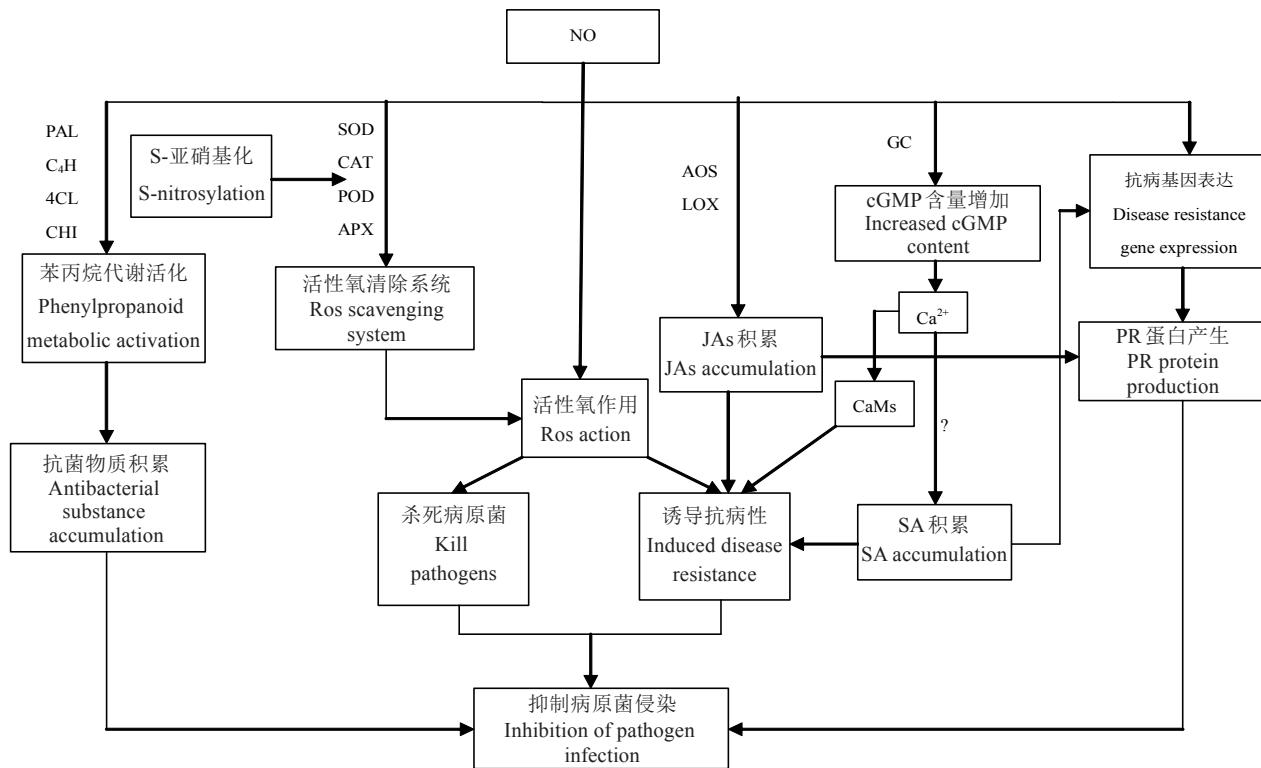


图1 NO抑制果蔬侵染性病害的机制

Fig. 1 Mechanism of NO inhibiting infectious diseases of fruits and vegetables

### 3 展望

近年来,国内外的学者对NO用于抑制采后果

蔬病害方面做了大量的研究工作。随着研究的不断深入,也出现了许多需要解决的问题。(1)目前关于NO抑制果蔬病害的机制研究大多是在生理生化层

面,NO诱导果蔬抗病性的效果表现为相应抗病有关酶活性的上升,以及一些化学物质含量的变化,然而关于这一系列作用的分子机制还存在着太多的未知数。从分子层面揭示植物体中NO调控果蔬病害机制值得进一步探索。(2)果蔬病害造成的损失是我国农业方面的一个重大问题,NO处理采后果蔬具有多效性的优势。NO处理后能够延缓多种果蔬采后品质的下降,同时可以诱导果蔬自身的抗性,抑制果蔬病害的发生,这种多效性使NO在采后领域具有广阔的应用前景。科学合理地将NO的研究成果运用到抑制果蔬病害上,需要研究人员不断思考。

### 参考文献 References:

- [1] ZAGO E, MORSA S, DAT J F, ALARD P, FERRARINI A, INZE' D, DELLEDONNE M, BREUSEGEM F V. Nitric oxide- and hydrogen peroxide-responsive gene regulation during cell death induction in tobacco[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 404-411.
- [2] 朱丽琴,朱树华,周杰. NO延缓园艺产品成熟和衰老的生理效应研究进展[J]. *园艺学报*, 2008, 35(10): 1539-1544.  
ZHU Liqin, ZHU Shuhua, ZHOU Jie. Research progress on the physiological effects of NO delaying the maturity and senescence of horticultural products[J]. *Journal of Horticulture*, 2008, 35(10): 1539-1544.
- [3] 黄玉平,彭文娟,张瑜,李园园,王莉,单体敏,金鹏,郑永华. NO处理对草莓果实采后品质和苯丙烷类代谢的影响[J]. *核农学报*, 2016, 30(10): 1959-1966.  
HUANG Yupin, PENG Wenjuan, ZHANG Yu, LI Yuanyuan, WANG Li, SHAN Timin, JIN Peng, ZHENG Yonghua. Effects of NO treatment on postharvest quality and phenylpropane metabolism of strawberry fruits[J]. *Journal of Nuclear Agriculture*, 2016, 30(10): 1959-1966.
- [4] 朱丽琴,李斌,张伟,周杰,朱树华. NO对采后李果实保鲜效果的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2013, 35(6): 1157-1161.  
ZHU Liqin, LI Bin, ZHANG Wei, ZHOU Jie, ZHU Shuhua. Effect of NO on preservation of postharvest plum fruits [J]. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 2013, 35(6): 1157-1161.
- [5] 陈发河,张美姿,吴光斌. NO处理延缓采后枇杷果实质化劣变及其与能量代谢的关系[J]. *中国农业科学*, 2014, 47(12): 2425-2434.  
CHEN Fahe, ZHANG Meizi, WU Guangbin. NO treatment delays the lignification of postharvest loquat fruit and its relationship with energy metabolism[J]. *Chinese Agricultural Science*, 2014, 47(12): 2425-2434.
- [6] 洪克前,徐函兵,张鲁斌,贾志伟. 一氧化氮对采后芒果果实抗氧化酶活性的影响[J]. *热带作物学报*, 2017, 38(8): 1529-1533.  
HONG Keqian, XU Hanbin, ZHANG Lubin, JIA Zhiwei. Effect of nitric oxide on antioxidant enzyme activity of postharvest mango fruits[J]. *Journal of Tropical Crops*, 2017, 38(8): 1529-1533.
- [7] ZHENG X L, HU B, SONG L J, PAN J, LIU M M. Changes in quality and defense resistance of kiwifruit in response to nitric oxide treatment during storage at room temperature[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 222: 187-192.
- [8] LIU L D, WANG J J, QU L W, LI S M, WU R Z, ZENG K F. Effect of nitric oxide treatment on storage quality of Glorious oranges[J]. *Procedia Engineering*, 2012, 37(4): 150-154.
- [9] 邵明灿,胡花丽,王毓宁,黄开红,李鹏霞. 基于主成分分析法分析一氧化氮对绿芦笋贮藏品质的影响[J]. *食品科学*, 2012, 33(20): 318-322.  
SHAO Mingcan, HU Huali, WANG Yuning, HUANG Kaihong, LI Pengxia. Analysis of the effect of nitric oxide on the storage quality of green asparagus based on principal component analysis[J]. *Food Science*, 2012, 33(20): 318-322.
- [10] 郭芹,吴斌,王吉德,李雪萍,陈维信. NO处理对番木瓜采后贮藏性的影响[J]. *食品科学*, 2011, 32(4): 227-231.  
GUO Qin, WU Bin, WANG Jide, LI Xuepin, CHEN Weixin. Effect of NO treatment on postharvest storage of papaya[J]. *Food Science*, 2011, 32(4): 227-231.
- [11] ZHU S H, SUN L N, ZHOU J. Effects of nitric oxide fumigation on phenolic metabolism of postharvest Chinese winter jujube (*Zizyphus jujuba* Mill. cv. Dongzao) in relation to fruit quality [J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2009, 42(5): 1009-1014.
- [12] HUQUE R, WILLS R B H, PRISTIJONO P, GOLDING J B. Effect of nitric oxide (NO) and associated control treatments on the metabolism of fresh-cut apple slices in relation to development of surface browning[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2013, 78: 16-23.
- [13] WU F H, YANG H Q, CHANG Y Z, CHENG J Y, BAI S F X, YIN J Y. Effects of nitric oxide on reactive oxygen species and antioxidant capacity in Chinese bayberry during storage[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 135(135): 106-111.
- [14] BARMAN K, SIDDIQUI M W, PATEL V B, PRASAD M. Nitric oxide reduces pericarp browning and preserves bioactive antioxidants in litchi[J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 171: 71-77.
- [15] Zhu L Q, Zhou J, Zhu S H. Effect of a combination of nitric oxide treatment and intermittent warming on prevention of chilling injury of 'Feicheng' peach fruit during storage[J]. *Food Chemistry*, 2010, 121(1): 165-170.
- [16] WANG Y S, LUO Z S, DU R X, LIU Y, YING T J, MAO L C. Effect of nitric oxide on antioxidative response and proline metabolism in banana during cold storage[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(37): 8880-8887.
- [17] YANG H Q, WU F H, CHENG J Y. Reduced chilling injury in cucumber by nitric oxide and the antioxidant response[J]. *Food Chemistry*, 2011, 127(3): 1237-1242.
- [18] GHORBANI B, PAKKISH Z, KHEZRI M. Nitric oxide increases

- es antioxidant enzyme activity and reduces chilling injury in orange fruit during storage[J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 2018, 46(2): 101-116.
- [19] SINGH S P, SINGH Z, SWINNY E E. Postharvest nitric oxide fumigation delays fruit ripening and alleviates chilling injury during cold storage of Japanese plums (*Prunus salicina* Lindell) [J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 53 (3): 101-108.
- [20] ZAHARAH S S, SINGH Z. Postharvest nitric oxide fumigation alleviates chilling injury, delays fruit ripening and maintains quality in cold-stored 'Kensington Pride' mango[J]. Postharvest Biology and Technology, 2011, 60(3): 202-210.
- [21] ZHANG T, CHE F B, ZHANG H, PAN Y, XU M Q, BAN Q Y, HAN Y, RAO J P. Effect of nitric oxide treatment on chilling injury, antioxidant enzymes and expression of the CmCBF1 and CmCBF3 genes in cold-stored Hami melon (*Cucumis melo* L.) fruit[J]. Postharvest Biology and Technology, 2017, 127: 88-98.
- [22] ZHAO R R, SHENG J P, LV S N, ZHENG Y, ZHANG J, YU M M, SHEN L. Nitric oxide participates in the regulation of LeCBF1 gene expression and improves cold tolerance in harvested tomato fruit[J]. Postharvest Biology and Technology, 2011, 62(2): 121-126.
- [23] WANG D, LI L, XU Y Q, LIMWACHIRANON J, LI D, BAN Z J, LUO Z S. Effect of exogenous nitric Oxide on chilling tolerance, polyamine, proline, and  $\gamma$ -aminobutyric acid in bamboo shoots (*Phyllostachys praecox* f. *prevernalis*) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2017, 65(28): 5607-5613.
- [24] YANG H J, MU J Y, CHEN L C, FENG J, HU J L, LI L, ZHOU J M, ZOU J R. S-Nitrosylation positively regulates ascorbate peroxidase activity during plant stress responses[J]. Plant Physiology, 2015, 167(4): 1604-1615.
- [25] VENKATACHALAM K. Exogenous nitric oxide treatment impacts antioxidant response and alleviates chilling injuries in longkong pericarp[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 237: 311-317.
- [26] WU Z C, ZHAO X H, SUN X C, TAN Q L, TANG Y F, NIE Z J, QU C J, CHEN Z X, HU C X. Antioxidant enzyme systems and the ascorbate - glutathione cycle as contributing factors to cadmium accumulation and tolerance in two oilseed rape cultivars (*Brassica napus* L.) under moderate cadmium stress[J]. Chemosphere, 2015, 138: 526-536.
- [27] MA Y Y, HUANG D D, CHEN C B, ZHU S H, GAO J G. Regulation of ascorbate-glutathione cycle in peaches via nitric oxide treatment during cold storage[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 247: 400-406.
- [28] CAO S F, CAI Y T, YANG Z F, ZHENG Y H. Meja induces chilling tolerance in loquat fruit by regulating proline and  $\gamma$ -aminobutyric acid contents[J]. Food Chemistry, 2012, 133 (4): 1466-1470.
- [29] VERBRUGGEN N, HERMANS C. Proline accumulation in plants: a review[J]. Amino Acids, 2008, 35(4): 753-759.
- [30] ZHOU Q, ZHANG C L, CHENG S C, WEI B D, LIU X Y, JI S J. Changes in energy metabolism accompanying pitting in blueberries stored at low temperature[J]. Food Chemistry, 2014, 164: 493-501.
- [31] WANG Y S, LUO Z S, KHAN Z U, MAO L C, YING T J. Effect of nitric oxide on energy metabolism in postharvest banana fruit in response to chilling stress[J]. Postharvest Biology and Technology, 2015, 108: 21-27.
- [32] CAO S F, YANG Z F, CAI Y T, ZHENG Y H. Fatty acid composition and antioxidant system in relation to susceptibility of loquat fruit to chilling injury[J]. Food Chemistry, 2011, 127 (4): 1777-1783.
- [33] GAO H, LU Z M, YANG Y, WANG D N, YANG T, CAO M M, CAO W. Melatonin treatment reduces chilling injury in peach fruit through its regulation of membrane fatty acid contents and phenolic metabolism[J]. Food Chemistry, 2017, 245: 659-666.
- [34] YANG Q Z, WANG F, RAO J P. Effect of putrescine treatment on chilling injury, fatty acid composition and antioxidant system in kiwifruit[J]. Plos One, 2016, 11(9): e0162159.
- [35] STOCKINGER E J, GILMOUR S J, THOMASHOW M F. Arabidopsis thaliana CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997, 94(3): 1035-1040.
- [36] SHI Y T, DING Y L, YANG S H. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation [J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(1): 7-15.
- [37] ZHOU Y H, LI S M, ZENG K F. Exogenous nitric oxide-induced postharvest disease resistance in citrus fruit to *Colletotrichum gloeosporioides* [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(2): 505-512.
- [38] 刘零怡,于萌萌,郑杨,生吉萍,申琳.采后一氧化氮处理调控番茄果实茉莉酸类物质合成并提高灰霉病抗性[J].食品科学, 2010, 31(22): 457-461.
- LIU Lingyi, YU Mengmeng, ZHENG Yang, SHENG Jipin, SHEN Lin. Nitric oxide treatment regulates jasmonic acid synthesis in postharvest tomato fruit and improves gray mold resistance[J]. Food Science, 2010, 31(22): 457-461.
- [39] ZHENG Y Y, HONG H, CHEN L, LI J Y, SHENG J P, SHEN L. LeMAPK1, LeMAPK2, and eMAPK3 are associated with nitric oxide-induced defense response against *Botrytis cinerea* in the *Lycopersicon esculentum* fruit[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(6): 1390-1396.
- [40] ZHANG C, SHI J Y, ZHU L Q, LI C L, WANG Q G. 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.
- [41] HU M J, YANG D P, HUBER D J, JIANG Y M, LI M, GAO Z

- Y, ZHANG Z K. Reduction of postharvest anthracnose and enhancement of disease resistance in ripening mango fruit by nitric oxide treatment[J]. Postharvest Biology and Technology, 2014, 97(11): 115-122.
- [42] GU R X, ZHU S H, ZHOU J, LIU N, SHI J Y. Inhibition on brown rot disease and induction of defence response in harvested peach fruit by nitric oxide solution[J]. European Journal of Plant Pathology, 2014, 139(2): 369-378.
- [43] MELLERSH D G, FOULDS I V, HIGGINS V J, HEATH M C. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> plays different roles in determining penetration failure in three diverse plant-fungal interactions[J]. Plant Journal, 2010, 29(3): 257-268.
- [44] MANJUNATHA G, NIRANJAN-RAJ S, PRASHANTH G N, DEEPAK S, AMRUTHESH K N, SHETTY H S. Nitric oxide is involved in chitosan-induced systemic resistance in pearl millet against downy mildew disease[J]. Pest Management Science, 2009, 65(7): 737-743.
- [45] LAI T F, WANG Y Y, LI B Q, QIN G Z, TIAN S P. Defense responses of tomato fruit to exogenous nitric oxide during postharvest storage[J]. Postharvest Biology and Technology, 2011, 62(2): 127-132.
- [46] ASTIER J, LINDERMAYR C. Nitric Oxide-Dependent Post-translational Modification in Plants: An Update[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13(12): 15193-15208.
- [47] YUN B W, FEECHAN A, YIN M H, SAIDI N B B, BIHAN T L, YU M D, MOORE J W, KANG J G, KWON E, SPOEL S H, PALLAS J A, LOAKE G J. S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity[J]. Nature, 2011, 478(7368): 264-268.
- [48] STADNIK M J, BUCHENAUER H. Inhibition of phenylalanine ammonia-lyase suppresses the resistance induced by benzothia-
- diazole in wheat to *Blumeria graminis* f. sp. *triticif*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2000, 57(1): 25-34.
- [49] LI G J, ZHU S H, WU W X, ZHANG C, PENG Y, WANG Q G, SHI J Y. Exogenous nitric oxide induces disease resistance against *Monilinia fructicola* through activating the phenylpropanoid pathway in peach fruit[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2017, 97(9): 3030-3038.
- [50] JEANDROZ S, LAMOTTE O, ASTIER J, RASUL S, TRAPET P, BESSON-BARD A, BOURQUE S, NICOLAS-FRANCÈS V, MA W, BERKOWITZ G A, WENDEHENNE D. There's more to the picture than meets the eye: nitric oxide cross talk with Ca<sup>2+</sup> signaling[J]. Plant Physiology, 2013, 163(2): 459-470.
- [51] KLESSIG D F, DURNER J, NOAD R, NAVARRE D A, WENDEHENNE D, KUMAR D, ZHOU J M, SHAH J, ZHANG S Q, KACHROO P, TRIFA Y, PONTIER D, LAM E, SILVAET H. Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2000, 97(16): 8849-8855.
- [52] 李翠丹,申琳,生吉萍.一氧化氮参与水杨酸诱导的采后番茄果实抗病性反应[J].食品科学,2013,34(08):294-298.
- LI Cuidan, SHEN Lin, SHENG Jipin. Nitric oxide participates in salicylic acid-induced disease resistance in postharvest tomato fruit[J]. Food Science, 2013, 34(08): 294-298.
- [53] YU M M, SHEN L, FAN B, ZHAO D Y, ZHENG Y, SHENG J P. The effect of MeJA on ethylene biosynthesis and induced disease resistance to *Botrytis cinerea* in tomato[J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 54(3): 153-158.
- [54] HUANG X, STETTMAYER K, MICHEL C, HUTZLER P, MUELLER M J, DURNER J. Nitric oxide is induced by wounding and influences jasmonic acid signaling in *Arabidopsis thaliana*[J]. Planta, 2004, 218(6): 938-946.

### 欢迎订阅 2020 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊,中国科技核心期刊、全国中文核心期刊、中国科学引文数据库(CSCD)核心期刊,被国内多家数据库收录,被 CA 化学文摘(美)(2014)、JST 日本科学技术振兴机构数据库(日)(2018)收录,荣获 2015 年度中国自然资源学会高影响力十佳期刊。据《中国科技期刊引证报告》(核心版)统计:2018 年影响因子 1.159,居 21 种农艺学刊的第二位。

在 2018 年中国科学文献计量评价研究中心发布的《世界学术期刊学术影响力指数(WAJCI)年报》中,《植物遗传资源学报》在世界农艺学 102 种期刊中排名 49,入选 Q2 区。

报道内容为大田、园艺作物,观赏、药用植物,林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创

新,信息学、管理学等;起源、演化、分类等系统学;基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

双月刊,大 16 开本,288 页,彩色铜版纸印刷。定价 68 元,全年 408 元。各地邮局发行。邮发代号:82-643。国内连续出版物号 CN11-4996/S, 国际连续出版物号 ISSN1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续,如需邮挂每期另加 3 元。

**地 址:**100081 北京市中关村南大街 12 号《植物遗传资源学报》编辑部

**电 话:**010-82105795

**网 址:**www.zwyczy.cn

**E-mail:** zwyczyxb2003@163.com, zwyczyxb2003@sina.com

**微 信 ID:**植物遗传资源学报

**作 者 QQ 群:**372958204