

外源褪黑素和棕榈酸处理对芒果叶片表皮蜡质的影响

吴婧波^{1,2}, 黄玉玉¹, 吴 潇¹, 王 鹏¹,
谷 超¹, 殷 豪¹, 齐开杰¹, 詹儒林³, 张绍铃^{1*}

(¹南京农业大学三亚研究院, 海南三亚 572024; ²中国热带农业科学院南亚热带作物研究所·海南省热带园艺产品采后生理与保鲜重点实验室·农业农村部热带果树生物学重点实验室, 广东湛江 524091;

³中国热带农业科学院三亚研究院, 海南三亚 572025)

摘 要:【目的】揭示外源试剂对芒果叶片蜡质合成的影响。【方法】以金煌和台农1号两个芒果品种盆栽苗为材料, 通过不同浓度的褪黑素(MT)、棕榈酸(PA)以及组合试剂喷施芒果叶片, 利用氯仿提取叶片表皮蜡质, 叶面积仪测量叶片表面积, 气相色谱质谱联用仪(GC-MS)测定叶片表皮蜡质的含量和化学组分。【结果】除 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 组合试剂处理后的金煌芒果叶片蜡质含量略有降低外, 其他外源试剂处理组合均提高了两个芒果品种叶片表皮蜡质含量。100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 组合试剂处理对台农1号芒果叶片表皮蜡质含量提升效果最明显, 是对照组的3.2倍, 其中酯类化合物含量增加了11.95倍。150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理可提高金煌芒果叶片表皮蜡质中C28、C29和C32酯类以及热农1号芒果中萜类化合物的含量, 使其蜡质含量分别提高了1.87和2.05倍。【结论】不同外源试剂处理可改变芒果叶片蜡质脂肪族化合物的碳链分布和萜类化合物含量, 从而影响总含量的变化。100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 组合试剂对台农1号芒果叶片表皮蜡质含量的提升效果最显著, 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 对金煌和台农1号两个芒果品种叶片表皮蜡质含量的提升效果均较好。

关键词: 芒果叶片; 外源试剂; 表皮蜡质含量; 化学组分

中图分类号: S667.7

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2025)05-1035-10

Effects of melatonin and palmitic acid on the wax content of mango leaf epidermis

WU Jingbo^{1,2}, HUANG Yuyu¹, WU Xiao¹, WANG Peng¹, GU Chao¹, YIN Hao¹, QI Kaijie¹, ZHAN Rulin³, ZHANG Shaoling^{1*}

(¹Sanya Institute of Nanjing Agricultural University, Sanya 572024, Hainan, China; ²South Subtropical Crop Research Institute, CATAS/Key Laboratory of Hainan Province for Postharvest Physiology and Technology of Tropical Horticultural Products/Key Laboratory of Tropical Fruit Biology, Ministry of Agriculture & Rural Affairs, Zhanjiang 524091, Guangdong, China; ³Sanya Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agriculture Sciences, Sanya 572025, Hainan, China)

Abstract: 【Objective】The epidermal wax serves as the primary barrier for plants against external environmental stresses. It plays an important role in preventing water loss from the plant epidermis, inhibiting pathogen invasion and extending the storage period of fruits. Currently, many studies have been conducted to regulate and control the synthesis of the plant epidermal wax, with the aim of increasing wax content of plant and subsequently improving the plants resistance to adverse external environments. Exploring the influence of exogenous reagents on wax content and chemical composition in mango can provide a reference for the synthesis and regulatory mechanism of exogenous reagents on the wax of

收稿日期: 2024-10-12

接受日期: 2025-02-18

基金项目: 三亚崖州湾科技城科技专项(SCKJ-JYRC-2022-60); 中央级公益性科研院所基本业务费专项(1630062024012); 海南省自然科学基金项目(322QN379); 三亚市科技创新专项项目(2022KJCX20)

作者简介: 吴婧波, 女, 助理研究员, 在读博士研究生, 研究方向为热带亚热带果树抗病育种。Tel: 0759-2859194, E-mail: 01233210wujingbo@163.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 025-84395022, E-mail: nnzsl@njau.edu.cn

mango leaf epidermis. **【Methods】** In this study, the saplings of two mango cultivars, Chiin Hwang and Tainong No. 1, were used as materials. One-year-old saplings planted in the experimental base were selected, and all saplings were managed according to conventional field measures to ensure consistent growth conditions. After the mango saplings completed sprouting, the upper and lower epidermal surfaces of the light green leaves at growth stage were respectively sprayed with 50 mL of melatonin ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT), palmitic acid ($150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA and $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA), and their combination reagents ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT + $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA and $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT + $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA), while the mango leaves in the control group were sprayed with the same amount of clear water. During the process of preparing exogenous reagents, melatonin and palmitic acid were separately dissolved in a small amount of absolute ethanol, and an appropriate amount of OP-10 emulsifier was added to assist dissolution. After thorough mixing, ultrapure water was added in accordance with the molar concentration ratio. Approximately 1 mL of absolute ethanol was used for each 1 L of exogenous reagent, and approximately 20 μL of emulsifier was added. Three mango saplings were included in each treatment, and three replicates were set for each treatment. The exogenous reagents were sprayed every two days for a total of three times. On the seventh day after the exogenous reagent treatment, three leaves of the same position were taken from each plant. The wax of mango leaf epidermis were extracted using the chloroform dissolution, and the leaf surface area were measured using the portable leaf area measuring instrument. The n-tetracosane solution ($10 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$) was used as an internal standard. The epidermal wax extracts were dried by the termovap sample concentrator to obtain the crude epidermal wax extract and undergo derivatization reactions. The wax content and chemical composition of mango leaf epidermis were analyzed and determined by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS), and statistical data were analyzed to investigate the influence of exogenous reagents on the wax of leaf epidermis. **【Results】** The GC-MS detection results revealed the epidermal wax of Chiin Hwang and Tainong No. 1 leaves was mainly composed of aliphatic compounds (alkanes, alcohols, aldehydes and fatty acids), terpenoids, esters, and other unclassified compounds. The PCA results showed that for Chiin Hwang, PC1 and PC2 were 34.8% and 28.6%, respectively, explaining 63.4% of the variation; for Tainong No. 1, PC1 and PC2 were 44.1% and 24.8%, respectively, explaining 68.9% of the variation. Different exogenous reagent treatments exerted specific regulatory effects on the wax components and contents of mango leaves. The wax of leaf epidermis of the control group sprayed with clear water was $9.72 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ for Chiin Hwang and $11.76 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ for Tainong No. 1. After different exogenous reagent treatments, except for the Chiin Hwang leaves treated with $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT + $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA mixed reagent where the wax content slightly decreased, the wax content of leaf epidermis with other treatments increased. Among them, after treatment with $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT + $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA, the ester wax compounds of Tainong No. 1 leaves increased by 11.95 times, and its proportion in the total wax content increased from 23.59% to 87.88%, with total content increase by 3.2 times, which was the main reason for the total wax increase. The $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA reagent could increase the content of aldehydes with carbon chains of C28, C29 and C32 in the wax of Chiin Hwang leaf epidermis, and the terpenoid compounds in Tainong No. 1 leaves. The effect on increasing the wax content of both mango cultivars was significant, with increase by 1.87 and 2.05 times, respectively. **【Conclusion】** Different exogenous reagent treatments can change the carbon chain distribution of aliphatic compounds and the content of each component of terpenoids in mango leaf epidermis, influencing the variation in the total wax content. The $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PA reagent can effectively increase the total wax content of both Chiin Hwang and Tainong No. 1 mango cultivars.

Key words: Mango leaf; Exogenous reagents; Wax content; Chemical components

植物表皮蜡质是植物抵御外界环境胁迫的第一道屏障,在减缓水分散失、抑制病原菌侵害及延长水果贮藏期等方面发挥重要作用^[1-4]。目前,大量研究表明通过外源试剂处理可以提高植物表皮蜡质含量,进而提高植物对外界不良环境的抵抗能力。例如,外源多巴胺处理显著提高了黄瓜叶片表皮蜡质含量,增强了叶片抗病性^[5]。外源茉莉酸甲酯(MeJA)处理增加了甜樱桃果实蜡质中长链烷烃化合物含量^[6]。喷施氨基乙酰丙酸(ALA)和MeJA增加了玉露香叶片蜡质含量^[7]。水杨酸(SA)处理有效延缓了蓝莓果实总蜡含量的降低,显著影响了果实表皮蜡质组分占比^[8]。2,4-表油菜素内酯(EBR)处理种子,可以提高甜高粱和青贮玉米叶片角质蜡在干旱条件下C28和C30醛的相对含量、甜高粱中C29烷的相对含量以及青贮玉米C30和C32烷的相对含量^[9]。褪黑素(melatonin, MT)作为内源性植物激素,在植物生长、抵抗生物和非生物胁迫等过程中发挥重要作用。MT对植物表皮蜡质合成的影响也已有广泛报道,例如,适当浓度的MT处理可以维持芒果果皮完整性,延缓果实衰老^[10],降低枇杷果实日灼病果率及病害等级,缓解高温胁迫对果皮组织结构的伤害^[11],增加番茄叶片表皮蜡质组分中烷烃和萜类含量,缓解叶片水分散失^[12]以及维持蓝莓果实三萜类化合物含量,有效延缓果实蜡质含量的减少^[13-14];空心李经MT处理后,长链烷烃含量显著增加,维持了果实硬度,耐储性提高^[15]。棕榈酸(palmitic acid, PA)作为蜡质合成前体之一,也是植物蜡质的主要组分之一,喷施PA对提高植物表皮蜡质含量具有重要作用。例如,PA处理分别使玉露香、丰水和翠冠3个梨品种果实表皮蜡质含量显著提高了71.7%、65.3%和38.6%^[16]。笔者在本研究中选用褪黑素、棕榈酸以及两种试剂的混合组合处理金煌和台农1号芒果叶片,通过GC-MS分析测定表皮蜡质含量和化学组分,探究外源试剂对芒果叶片表皮蜡质含量和组分的影响。改变芒果果皮蜡质组分,提高蜡质含量,有望成为改善芒果品质和提高芒果产量的重要手段,具有重要的科学意义和应用价值。

1 材料和方法

1.1 参试芒果材料

以海南省三亚市主栽芒果品种金煌和台农1号为试验材料。选取实验基地内按照常规田间管理栽

种的1年生大小一致健康芒果幼苗,芒果苗嫁接所用砧木一致,为鹰嘴芒。待到抽梢结束,在芒果浅绿幼叶转变为深绿新叶期间进行后续外源试剂处理。

1.2 外源试剂的配制

依次配制外源试剂 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT、 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA和 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA。配制方法如下:利用1 mL无水乙醇分别溶解褪黑素和棕榈酸,加入20 μL OP-10乳化剂助溶,混合均匀后,用超纯水补齐至1 L。取500 mL $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT外源试剂分别与500 mL的 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA、500 mL的 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA试剂等体积混合,配制 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA和 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA混合溶液。对照组(CK):1 mL无水乙醇,加入20 μL OP-10乳化剂,用超纯水补齐至1 L。

1.3 外源试剂的处理

分别取50 mL的对照组、 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT、 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA、 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA、 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA和 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA溶液,均匀喷施在芒果叶片的上表皮和下表皮,每2 d喷施1次,共进行3次喷施。每品种每处理3次重复,每重复3株芒果幼苗。在外源试剂处理后第7天,在每株参试芒果植株相同部位取3枚叶片待测,每个处理共27枚芒果叶片用于后续蜡质含量和组分分析。

1.4 表皮蜡质的提取

利用氯仿提取芒果叶片表皮蜡质,使用叶面积仪测量叶片表面积。每个芒果品种每个处理组共27枚待测叶片,平均分为3组,用清水清洗干净,放置阴凉处晾干。每组共9枚叶片分别测定叶面积后,在通风橱中用80 mL氯仿充分浸泡1 min。将浸泡后滤液转移至棕色样品瓶中,再加入2 μL 内标正二十四烷溶液($10\ \text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$),通过氮吹仪吹干溶液获得蜡质粗提物。

1.5 表皮蜡质衍生化反应

取1 mg蜡质粗提物,加入200 μL 吡啶和200 μL N,O-双(三甲基硅烷基)三氟乙酰胺(BSTFA),放入70 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱内静置1 h,通过氮吹仪再次吹干溶液,加入1 mL色谱级氯仿重新溶解。使用1 mL无菌注射器将溶液通过0.45 μm 有机过滤膜过滤至2 mL棕色进样瓶中等待上机测样。

1.6 表皮蜡质组分分析

蜡质化学组分含量借助三重四级杆气质联用仪

(Trace1310/TSQ 9000, Thermo Scientific) 和 TG-5MS 毛细管色谱柱 (30 m×0.25 mm I.D., 0.25 μm film, Thermo Scientific) 进行分析。以 1.2 mL·min⁻¹ 氦气作为载气。仪器参数如下:进样口和传输线温度均设为 280 °C;离子源温度和四级杆温度分别为 250 °C和 150 °C;电子能量(EI)为 70 eV;扫描范围为 50~650 m/z。样品注入 GC-MS 后,50 °C运行 2 min,接着,以 40 °C·min⁻¹的速度升温至 200 °C运行 2 min。最后,以 3 °C·min⁻¹升温至 320 °C,保持 30 min。

1.7 数据分析

GraphPad prism 9 和 Origin 2021 软件用于制作柱状图,Origin 2021 软件进行主成分分析,SPSS

V23.0 软件用于差异显著性分析,标注的小写字母表示 $p<0.05$ 的显著差异。每个处理 3 个生物学重复,数据以平均值±SD 表示。

2 结果与分析

2.1 外源试剂对杧果叶片表皮蜡质主成分的调控

GC-MS 检测结果表明金煌和台农 1 号杧果叶片表皮蜡质主要由脂肪族化合物、萜类和其他未分类化合物组成,不同外源试剂处理后的不同杧果品种叶片表皮蜡质含量和组分存在差异(表 1)。对不同处理后的两种杧果主成分进行分析(PCA),结果显示处理组 and 对照组金煌杧果叶片表皮蜡质组分的 PC1 和 PC2

表 1 不同处理下杧果叶片表皮蜡质组分含量
Table 1 The content of wax components on mango leaf under different treatments (μg·cm⁻²)

品种 Variety	处理 Treatments	烷烃 Alkanes	醇类 Alcohols	醛类 Aldehydes	脂肪酸 Fatty acids	酯类 Esters	萜类 Terpenes	其他 Others	总量 Total
金煌 Chiin Hwang	CK	1.51±0.15 b	1.25±0.24 cd	1.20±0.65 bc	0.04±0.01 d	3.82±0.30 b	1.85±0.18 c	0.06±0.02 a	9.72±1.50 bc
	100 μmol·L ⁻¹ MT	2.04±0.12 ab	1.65±0.45 bc	0.92±0.05 c	0.16±0.02 a	4.43±1.36 b	1.67±0.05 c	0.12±0.06 a	10.98±1.71 b
	150 μmol·L ⁻¹ PA	2.02±0.45 ab	2.01±0.18 ab	4.88±1.07 a	0.06±0.01 c	6.05±0.92 a	2.97±0.40 b	0.14±0.04 a	18.13±1.53 a
	200 μmol·L ⁻¹ PA	0.87±0.10 c	1.11±0.36 cd	1.43±0.36 bc	0.13±0.02 b	3.06±0.29 bc	4.02±0.90 a	0.11±0.07 a	10.73±1.31 bc
	100 μmol·L ⁻¹ MT+ 150 μmol·L ⁻¹ PA	2.16±0.13 a	2.27±0.45 a	1.99±0.21 b	ND	3.69±0.64 b	2.12±1.01 bc	0.05±0.02 a	12.28±1.99 b
	100 μmol·L ⁻¹ MT+ 200 μmol·L ⁻¹ PA	2.49±0.55 a	0.82±0.04 d	1.14±0.01 bc	ND	2.12±0.45 c	1.25±0.04 c	0.10±0.03 a	7.92±0.77 c
台农 1 号 Tainong No. 1	CK	2.49±0.46 a	1.52±0.16 a	2.41±0.75 ab	0.18±0.02 cd	2.77±0.72 b	2.14±0.53 d	0.23±0.01 ab	11.76±1.48 e
	100 μmol·L ⁻¹ MT	1.95±0.55 ab	1.48±0.41 a	2.90±0.52 a	0.22±0.02 bc	2.77±0.60 b	4.48±0.51 c	0.30±0.14 a	14.09±0.90 de
	150 μmol·L ⁻¹ PA	1.74±0.54 bc	1.21±0.57 a	3.06±0.43 a	0.24±0.05 ab	3.12±0.57 b	14.40±1.84 a	0.29±0.07 ab	24.06±2.54 b
	200 μmol·L ⁻¹ PA	1.70±0.11 bc	0.91±0.28 ab	1.80±0.17 bc	0.29±0.02 a	1.66±0.76 b	11.81±0.56 b	0.26±0.03 ab	18.43±1.03 c
	100 μmol·L ⁻¹ MT+ 150 μmol·L ⁻¹ PA	1.02±0.31 cd	0.54±0.17 b	1.17±0.39 c	0.16±0.02 d	1.76±0.58 b	10.98±1.12 b	0.14±0.11 b	15.77±2.28 cd
	100 μmol·L ⁻¹ MT+ 200 μmol·L ⁻¹ PA	0.88±0.01 d	0.91±0.16 ab	1.30±0.18 c	0.19±0.01 cd	33.09±1.13 a	1.13±0.02 d	0.15±0.02 ab	37.66±1.48 a

注:ND. 未检测到。下同。
Note: ND. Undetected. The same below.

分别为 34.8%和 28.6%,可以解释 63.4%的变异;而台农 1 号 PC1 和 PC2 分别为 44.1%和 24.8%,可以解释 68.9%的变异(图 1)。不同外源试剂处理对杧果叶片表皮蜡质组分和含量发挥的调控作用存在差异,其中 100 μmol·L⁻¹ MT 对杧果叶片蜡质主成分影响最小,其他处理组杧果叶片蜡质主成分发生显著变化。

2.2 外源试剂对杧果叶片表皮蜡质含量的影响

不同外源试剂处理对不同品种杧果叶片表皮蜡质含量的影响存在差异(表 1)。对照组金煌和台农 1 号杧果叶片表皮蜡质总量分别为 9.72 μg·cm⁻²和 11.76 μg·cm⁻²。除 100 μmol·L⁻¹ MT+200 μmol·L⁻¹ PA 混合试剂处理后的金煌杧果叶片表皮蜡质含量略有

降低外,其他处理后的杧果叶片蜡质含量均有提高。其中 150 μmol·L⁻¹ PA 对金煌和台农 1 号两个杧果品种叶片蜡质含量提高均有显著效果,分别提高了 1.87 和 2.05 倍。200 μmol·L⁻¹ PA、100 μmol·L⁻¹ MT + 150 μmol·L⁻¹ PA 和 100 μmol·L⁻¹ MT + 200 μmol·L⁻¹ PA 试剂处理均可显著提高台农 1 号叶片表皮蜡质含量,较对照组分别提高了 1.57、1.34 和 3.2 倍,而处理后的金煌叶片表皮蜡质含量与对照组无显著差异。

2.3 外源试剂对杧果叶片表皮蜡质组分的影响

喷施不同外源试剂对不同品种杧果叶片表皮蜡质组分含量影响不同(表 1 和图 2)。与对照相比,100 μmol·L⁻¹ MT 处理的金煌杧果叶片蜡质组分中

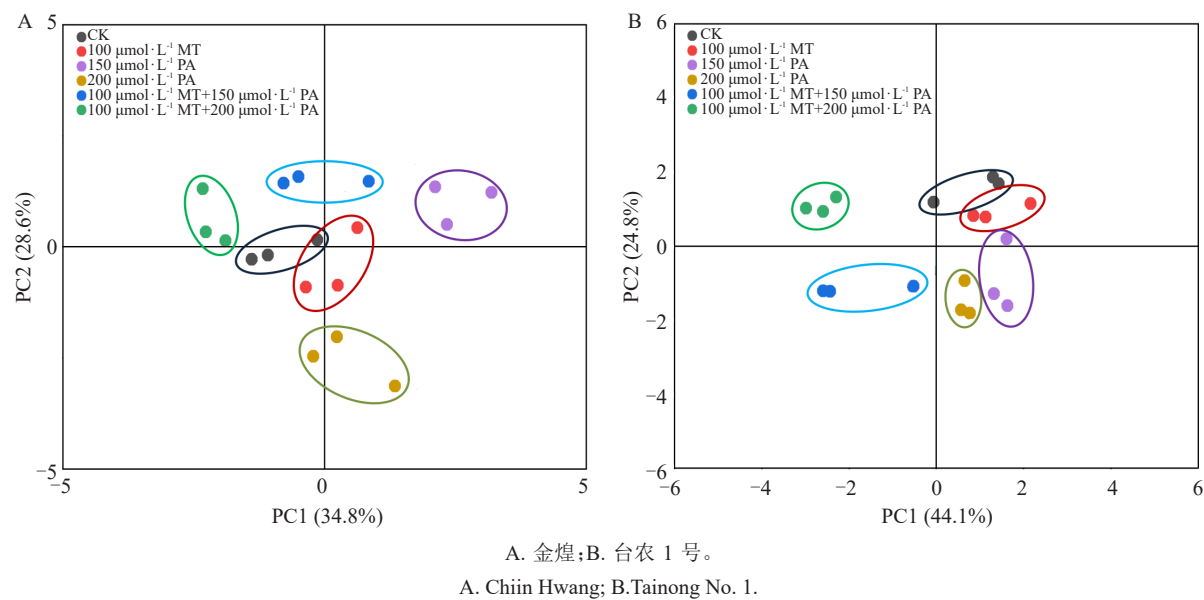


图 1 不同处理后芒果叶片表皮蜡质组分主成分分析

Fig. 1 Principal component analysis of wax components on mango leaf after different treatments

的脂肪酸化合物显著增加了4.00倍,其在总蜡质占比从0.39%提升至1.41%;150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理醇类、醛类、脂肪酸、酯类、萜类蜡质化合物含量均显著提高,其中醛类化合物增幅最显著,是对照组的4.07倍,其在总蜡质占比从12.31%提升至26.94%;

200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理蜡质组分中的烷烃、脂肪酸、萜类含量均有显著提高,其中最显著的是脂肪酸含量,提升倍数为3.25,其在总蜡质占比从0.39%提升至1.21%;100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理金煌芒果叶

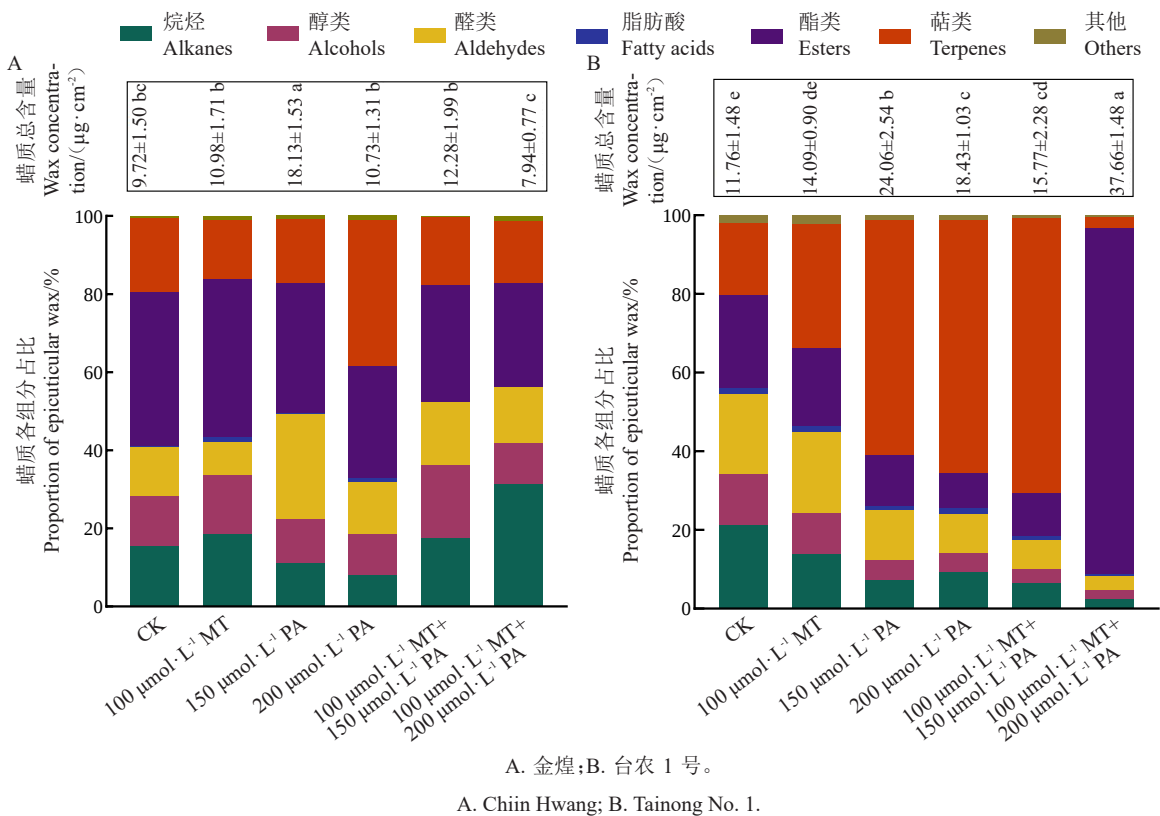


图 2 不同处理对芒果叶片表皮蜡质组分占比的影响

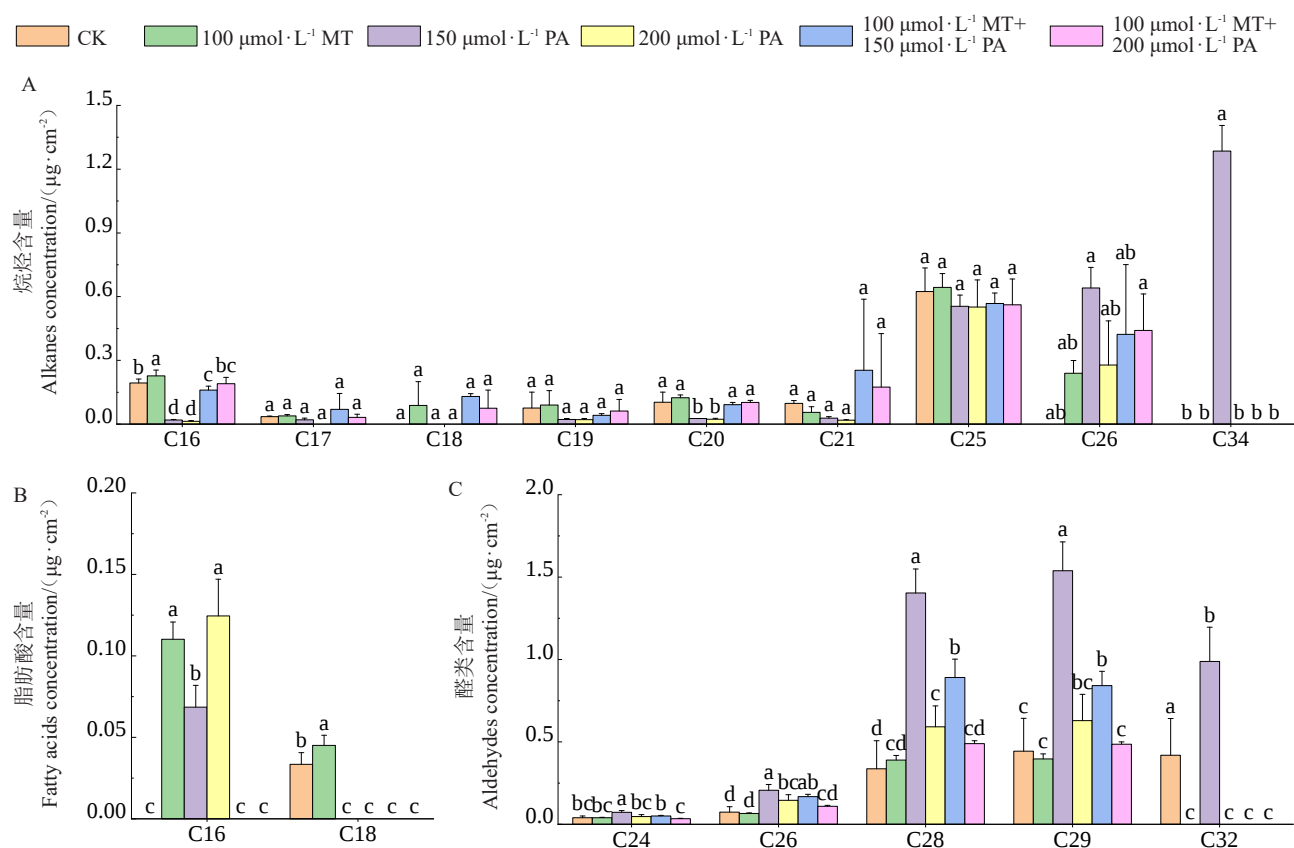
Fig. 2 Effect of different treatments on the proportion of wax components on mango leaf

片表皮蜡质均未检测到脂肪酸化合物。100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT、150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 和 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理显著增加了台农 1 号芒果叶片表皮蜡质中萜类化合物含量,分别是对照组的 2.09、6.73、5.52 和 5.13 倍,而经 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理后该品种芒果叶片表皮蜡质酯类化合物增加了 11.95 倍,其总蜡质占比从 23.59% 提升至 87.88%,是其总蜡提升的主要原因。

2.4 外源试剂对芒果叶片表皮蜡质脂肪族化合物碳链分布的影响

外源试剂对不同芒果叶片表皮蜡质脂肪族化合物碳链分布的影响存在差异(图 3)。芒果叶片蜡质中烷烃碳链长度分布范围为 C16~C34,其中 C25 和 C26 烷烃是金煌和台农 1 号叶片蜡质中的主要烷烃化合物(图 3-A,E)。150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理后的金煌芒果叶片蜡质中 C16~C25 烷烃均减少,而 C26 烷烃

和 C34 烷烃含量均有增加(图 3-A)。外源试剂处理后台农 1 号芒果叶片蜡质中 C26 和 C29 烷烃减少,100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT 处理后台农 1 号芒果叶片蜡质中 C18 烷烃显著增加(图 3-E)。芒果叶片蜡质中脂肪酸碳链长度分布范围主要是 C16 和 C18(图 3-B,F),100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT 处理后金煌芒果叶片蜡质中 C16 和 C18 脂肪酸显著增加(图 3-B)。150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 和 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理后金煌和台农 1 号芒果叶片蜡质中 C16 脂肪酸均显著增加(图 3-B,F)。芒果叶片蜡质中醛类碳链长度分布范围主要为 C24~C32(图 3-C,G),150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理后金煌芒果叶片蜡质中 C28、C29、C32 醛显著增加(图 3-C),100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT 和 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理台农 1 号芒果叶片蜡质中 C29 和 C32 醛显著增加(图 3-G)。芒果叶片蜡质中醇类碳链长度分布范围主要为 C16~C27(图 3-D,H),外源试剂对芒果叶片蜡质醇类化合物的碳链



A~D. 金煌; E~H. 台农 1 号; A、E 为烷烃类化合物含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); B、F 为脂肪酸含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); C、G 为醛类化合物含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); D、H 为醇类化合物含量 ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)。

A~D. Chiin Hwang; E~H. Tainong No. 1; A, E indicate the alkane compound content ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); B, F indicate the fatty acid content ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); C, G indicate the aldehyde compound content ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$); D, H indicate the alcohol compound content ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$).

图 3 外源试剂处理对芒果叶片表皮蜡质脂肪族化合物碳链分布的影响

Fig. 3 Changes in the carbon chain distribution of aliphatic wax compounds in mango leaf epidermis under the influence of exogenous reagents

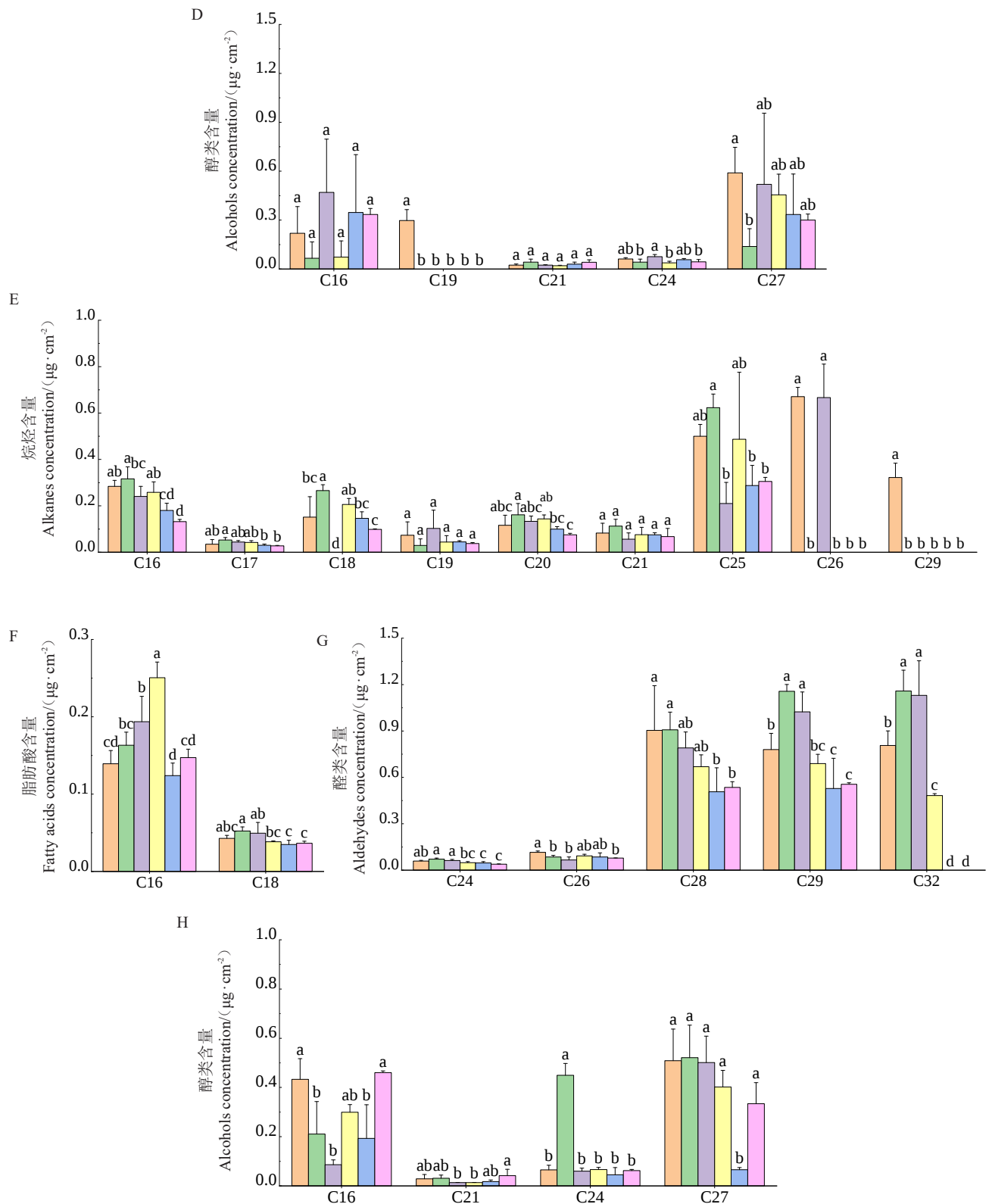


图3 (续) Fig.3 (Continued)

分布影响较小, $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT处理后金煌杧果C27醇显著减少(图3-D)。 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT和 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理台农1号杧果叶片蜡质中C16醇均显著减少(图3-H)。

2.5 外源试剂对杧果叶片表皮蜡质萜类化合物成分的影响

不同外源试剂对杧果叶片表皮蜡质萜类成分均有影响(表2),其中在对照组中金煌杧果叶片表皮

蜡质中未检测到 β -香树脂醇,而 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA、 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 和 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理组中 β -香树脂醇含量分别为 $0.98\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$, $0.42\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$, $0.38\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$ 。在对照组中台农1号芒果叶片表皮蜡质中未检测到 α -香树脂醇,但在所有处理组均有发现,其含量为 $0.76\sim 1.53\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$ 。木栓酮在金煌芒果叶片表皮蜡质中的含量为 $0.36\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$, $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 和 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理可有效增加其含量至 $0.52\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$ 和 $0.62\ \mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$,其他处理未检测到该化合物。

表 2 不同处理后主要萜类化合物含量
Table 2 Content of terpenoids after different treatments ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)

品种 Variety	处理 Treatments	γ -生育酚 γ -Tocopherol	DL- α -生育酚 DL- α -Tocopherol	角鲨烯 Squalene	β -香树脂酮 β -Amyrone	β -香树脂醇 β -Amyrin	α -香树脂醇 α -Amyrin	木栓酮 Friedelan-3-one
金煌 Chiin Hwang	CK	0.14±0.01 b	0.07±0.02 a	0.06±0.01 ab	1.27±0.13 b	ND	ND	0.36±0.07 b
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT	0.15±0.04 b	ND	0.08±0.01 a	1.42±0.11 b	ND	ND	ND
	$150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.26±0.04 a	ND	ND	2.00±0.18 a	ND	ND	0.52±0.03 ab
	$200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.13±0.04 b	0.10±0.04 a	0.05±0.02 b	2.22±0.56 a	0.98±0.23 a	ND	0.62±0.12 a
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.11±0.02 bc	0.08±0.01 a	0.04±0.01 b	0.69±0.29 c	0.42±0.09 b	ND	ND
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.06±0.01 c	ND	0.08±0.02 a	0.63±0.05 c	0.38±0.04 b	ND	ND
台农1号 Tainong No. 1	CK	0.14±0.04 ab	0.07±0.01 a	0.05±0.01 bc	0.42±0.03 cd	1.01±0.11 c	ND	ND
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT	0.16±0.02 ab	ND	0.08±0.01 a	1.42±0.34 a	1.24±0.22 c	1.53±0.14 a	ND
	$150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.17±0.03 a	ND	0.08±0.02 a	0.86±0.14 b	11.47±2.15 a	1.23±0.21 ab	ND
	$200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.10±0.03 bc	ND	0.05±0.00 c	0.45±0.05 cd	9.31±0.93 b	0.95±0.10 bc	ND
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.12±0.02 abc	ND	0.07±0.01 ab	0.60±0.26 bc	0.30±0.03 c	0.77±0.29 c	ND
	$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+ $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA	0.08±0.00 c	ND	0.06±0.00 bc	0.24±0.01 d	ND	0.76±0.02 c	ND

3 讨 论

不同植物叶片表皮蜡质组分差异较大,例如:酯类是芒果和甘蔗叶片表皮蜡质含量最高的组分^[17],烷烃是玉米、克氏针茅、稗草叶片表皮蜡质主要成分,醛类和醇类化合物分别是水稻和大麦叶片表皮蜡质主要的化合物。而节节麦、草地早熟禾、糙隐子草叶片表皮蜡质以初级醇为主,羊草叶片表皮蜡质中次级醇相对含量最高。糜子叶片表皮蜡质组成成分以烷烃和初级醇等化合物为主^[18]。在本研究中,芒果叶片表皮蜡质中烷烃和醇类的碳链分布呈奇数和偶数交替排列,醛类化合物以偶数碳链为主,与先前研究结果一致^[16]。萜类化合物具有维持植物机械性能、抵抗病原菌侵害等作用^[19-20],是植物叶片表皮蜡质的重要组成部分。大量果树叶片表皮蜡质检测到萜类化合物,包括芒果、草莓^[21]、苹果^[22]和火龙果^[23]等。 γ -生育酚、DL- α -生育酚、角鲨烯、 β -香树脂酮、 β -香树脂醇、 α -香树脂醇和木栓酮是芒果叶片中检测到的主要萜类化合物。其中 β -香树脂酮、 β -香树脂醇、 α -香树脂醇也是芒果^[24]、越橘^[25]和蓝莓^[26]果实蜡质主要的萜类化合物。生育酚和角鲨烯可以抵御病原菌入侵,具有抗

氧化能力,延长果实贮藏期^[27-28]。 γ -生育酚在两个芒果品种所有样品叶片中均可以检测到,DL- α -生育酚可在两种芒果对照组叶片中可检测到,但含量较低。芒果叶片蜡质中角鲨烯含量较低,并且在 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理的金煌叶片中未检测到。此外,在芒果叶片表皮蜡质中还检测到了酯类和少量其他未分类的物质。芒果叶片表皮蜡质以C16和C24酯类为主。未分类化合物主要是C14和C23酚类化合物,在所有处理组中两个芒果品种叶片蜡质中无明显变化。本研究结果表明 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA 处理可提高金煌芒果叶片表皮蜡质中C28、C29和C32醛类化合物的含量。

蜡质的合成主要分为3个步骤:首先,质体中C16和C18脂肪酸的从头合成;其次,C16和C18脂肪酸在内质网中进一步延伸合成链长为C20~C34的超长链脂肪酸;最后,超长链脂肪酸被修饰为不同蜡质组分。脂肪酸主要通过两个途径合成角质层蜡质:一是烷类合成途径,合成醛类、烷类、仲醇类以及酮类;二是伯醇合成途径,合成伯醇类和酯类,大量基因参与了该调控过程^[29]。MT可以缓解环境中的非生物胁迫对植物造成的伤害,吕夏晨等^[30]发现,适量浓度的MT在干旱胁迫下,可通过上调大麦蜡质

合成相关基因 *MYB94*、*CER6*、*CER10* 和 *TA6-SFT* 的表达提高蜡质含量,进而缓解干旱胁迫对大麦造成的伤害,笔者在本研究中发现MT可以提高芒果蜡质含量,与先前研究一致。PA对植物的生长调节与其喷施的浓度有关,罗晓蔓等^[31]研究发现,PA对马尾松幼苗苗高、地径、生物量和部分氧化酶活性等具有低促高抑效应。本研究结果显示,150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理对芒果叶片蜡质含量的提高效果均较200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度的效果好,并且高浓度的PA处理减少了烷烃含量,笔者推断PA对芒果蜡质的提高存在一个最适浓度,浓度过高反而会抑制芒果表皮蜡质的合成。相比100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理,100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA处理对台农1号芒果叶片表皮蜡质含量提升效果最明显,是对照组的3.2倍,其中烷烃减少了64.66%,而酯类化合物含量增加了11.93倍。有研究表明MT处理可以上调超长链脂肪酸合成通路核心基因 *KCS* 家族成员表达^[16],笔者推测MT可能调节了蜡质合成前体的增加,而高浓度的PA抑制了烷类合成途径,从而使MT调控积累的蜡质合成前体通过伯醇合成途径产生大量的酯类化合物。而100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA对金煌芒果没有显著作用,可能是因为不同芒果品种对外源试剂浓度的敏感度存在差异。其具体的调控机制有待后续研究验证。

浅绿幼叶转变为深绿新叶是芒果叶片发育的关键时期,该阶段通常需要10~15 d,笔者在本研究中处理试验设置在该阶段完成,每2 d喷施1次,共计3次,且最后一次喷施距离采样时间7 d。由于笔者在本研究中重点研究外源试剂处理对芒果叶片表皮蜡质的影响,选择的植株也是种植在温室的芒果苗,旨在为未来通过蜡质研究提高芒果抗性、改善栽培条件提供理论研究。因此,设置的处理条件与实际生产中的外源试剂喷施间隔期存在差异,后期需要进行相关的田间试验,结合试剂经济性进一步优化试验方案,改良喷施过程,应对生产实际。蜡质是植物长期应对外界不良环境、生物胁迫和非生物胁迫等形成的保护屏障,在抵抗植物非气孔性失水、抗旱和防止病原菌侵染等方面都具有重要的生态功能^[32]。本研究结果表明通过喷施外源试剂可以改变芒果叶片蜡质含量和组分,进而尝试提高芒果抵御生物和非生物胁迫的能力。本研究结果为后续研究外源试剂对芒果叶片表皮蜡质的合成调节作用提供了参考。

4 结 论

不同外源试剂处理可改变芒果叶片蜡质脂肪族化合物的碳链分布和萜类化合物含量,从而影响总含量的变化。100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT+200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA组合试剂对台农1号芒果叶片表皮蜡质含量的提升效果最显著,150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ PA对金煌和台农1号两个芒果品种叶片表皮蜡质含量的提升效果均较好。

参考文献 References:

- [1] CHU W J, GAO H Y, CHEN H J, FANG X J, ZHENG Y H. Effects of cuticular wax on the postharvest quality of blueberry fruit[J]. Food Chemistry, 2018, 239: 68-74.
- [2] WANG P, WANG J J, ZHANG H Y, WANG C, ZHAO L, HUANG T, QING K. Chemical composition, crystal morphology, and key gene expression of the cuticular waxes of Goji (*Lycium barbarum* L.) berries[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(28): 7874-7883.
- [3] LIAKOPOULOS G, STAVRIANAKOU S, KARABOURNITOTIS G. Trichome layers versus dehaired lamina of *Olea europaea* leaves: Differences in flavonoid distribution, UV-absorbing capacity, and wax yield[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 55(3): 294-304.
- [4] ZHANG Y L, YOU C X, LI Y Y, HAO Y J. Advances in biosynthesis, regulation, and function of apple cuticular wax[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1165.
- [5] 冀泽宇. 外源多巴胺对黄瓜霜霉病的缓解效应及其机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [6] JI Zeyu. Alleviation effect and mechanism of exogenous dopamine on cucumber downy mildew[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2022.
- [7] BALBONTÍN C, GUTIÉRREZ C, SCHREIBER L, ZEISLER-DIEHL V V, MARÍN J C, URRUTIA V, HIRZEL J, FIGUEROA C R. Alkane biosynthesis is promoted in methyl jasmonate-treated sweet cherry (*Prunus avium*) fruit cuticles[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2024, 104(1): 530-535.
- [8] 吴潇, 陈杨杨, 石新杰, 齐开杰, 曹鹏, 殷豪, 张绍铃. 喷施外源激素对‘玉露香’梨叶片表皮蜡质组分、结构及渗透性的影响[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(4): 647-654.
- [9] WU Xiao, CHEN Yangyang, SHI Xinjie, QI Kaijie, CAO Peng, YIN Hao, ZHANG Shaoling. Effects of spraying exogenous hormones on cuticular wax composition, structure and permeability of the leaves in ‘Yuluxiang’ pear[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2018, 41(4): 647-654.
- [10] JIANG B, LIU R L, FANG X J, TONG C, CHEN H J, GAO H Y. Effects of salicylic acid treatment on fruit quality and wax composition of blueberry (*Vaccinium virgatum* Ait) [J]. Food Chemistry, 2022, 368: 130757.
- [11] 栗扬. 2,4-表油菜素内酯引发种子对甜高粱和青贮玉米抗旱生理及叶角质层的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [12] LI Yang. Effects of 2, 4-epibrassinolide priming on drought-resistant physiology and leaf cuticle of sweet sorghum and silage maize[D]. Chongqing: Southwest University, 2021.
- [13] DONG J X, KEBBEH M, YAN R, HUAN C, JIANG T J,

- ZHENG X L. Melatonin treatment delays ripening in mangoes associated with maintaining the membrane integrity of fruit exocarp during postharvest[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 169:22-28.
- [11] 高雨薇, 邓朝军, 许奇志, 李浩伟, 项于倩, 马翠兰, 蒋际谋. 外源褪黑素对新白8号枇杷果实日灼和果皮解剖结构的影响[J]. *果树学报*, 2024, 41(7):1387-1400.
- GAO Yuwei, DENG Chaojun, XU Qizhi, LI Haowei, XIANG Yuqian, MA Cuilan, JIANG Jimou. Effects of exogenous melatonin on the sunburn and peel anatomical structure of Xinbai 8 loquat fruit[J]. *Journal of Fruit Science*, 2024, 41(7):1387-1400.
- [12] 丁飞. 褪黑素缓解番茄低温与水分胁迫机理研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2017.
- DING Fei. Mechanisms of melatonin alleviating low temperature stress and water stress in tomato plants[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2017.
- [13] LI J, CAO Y R, BIAN S C, HONG S B, XU K, ZANG Y X, ZHENG W W. Melatonin improves the storage quality of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei*) by affecting cuticular wax profile[J]. *Food Chemistry*:X, 2024, 21:101106.
- [14] LIU R L, SHANG F Z, NIU B, WU W J, HAN Y C, CHEN H J, GAO H Y. Melatonin treatment delays the softening of blueberry fruit by modulating cuticular wax metabolism and reducing cell wall degradation[J]. *Food Research International*, 2023, 173:113357.
- [15] LIN X, HUANG S A, HUBER D J, ZHANG Q, WAN X, PENG J S, LUO D C, DONG X Q, ZHU S L. Melatonin treatment affects wax composition and maintains storage quality in 'Kongxin' plum (*Prunus salicina* L. cv) during postharvest[J]. *Foods*, 2022, 11(24):3972.
- [16] WU X, CHEN Y Y, SHI X J, QI K J, CAO P, LIU X Y, YIN H, ZHANG S L. Effects of palmitic acid (16:0), hexacosanoic acid (26:0), ethephon and methyl jasmonate on the cuticular wax composition, structure and expression of key gene in the fruits of three pear cultivars[J]. *Functional Plant Biology*, 2020, 47(2):156-169.
- [17] 马莉. 甘蔗蜡质的代谢物组成、抗性及相关调控基因研究[D]. 南宁:广西大学, 2023.
- MA Li. Metabolite composition, insect resistance and related regulatory genes in sugarcane waxes[D]. Nanning: Guangxi University, 2023.
- [18] 武瑞鑫, 刘贵波. 禾本科植物表皮蜡质形成及其与环境因素的关系[J]. *草学*, 2021(4):9-18.
- WU Ruixin, LIU Guibo. Research progress on the epidermal wax of Gramineae plants and its responses to environment stress[J]. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2021(4):9-18.
- [19] MOGGIA C, GRAELL J, LARA I, SCHMEDA-HIRSCHMANN G, THOMAS- VALDÉS S, LOBOS G A. Fruit characteristics and cuticle triterpenes as related to postharvest quality of high-bush blueberries[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 211:449-457.
- [20] 张丽萍, 刘瑞玲, 韩延超, 陈杭君, 吴伟杰, 房祥军, 郇海燕. 蓝莓表皮蜡质组分对果实采后抗病性的影响[J]. *中国食品学报*, 2021, 21(12):205-213.
- ZHANG Liping, LIU Ruiling, HAN Yanchao, CHEN Hangjun, WU Weijie, FANG Xiangjun, GAO Haiyan. Effects of cuticular wax on disease resistance of postharvest blueberry[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2021, 21(12):205-213.
- [21] JIANG Y Y, PENG Y T, HOU G Y, YANG M, HE C X, SHE M S, LI X, LI M Y, CHEN Q, ZHANG Y, LIN Y X, ZHANG Y T, WANG Y, HE W, WANG X R, TANG H R, LUO Y. A high epicuticular wax strawberry mutant reveals enhanced resistance to *Tetranychus urticae* Koch and *Botrytis cinerea*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2024, 324:112636.
- [22] CAO F G, LI Z X, JIANG L J, LIU C, QIAN Q, YANG F, MA F W, GUAN Q M. Genome-wide association study (GWAS) of leaf wax components of apple[J]. *Stress Biology*, 2021, 1(1):13.
- [23] HUANG H, JIANG Y M. Chemical composition of the cuticle membrane of pitaya fruits (*Hylocereus polyrhizus*) [J]. *Agriculture*, 2019, 9(12):250.
- [24] WU J B, YOU Y Q, WU X, LIU F, LI G P, YIN H, GU C, QI K J, WEI Q, WANG S B, YAO Q S, ZHAN R L, ZHANG S L. The dynamic changes of mango (*Mangifera indica* L.) epicuticular wax during fruit development and effect of epicuticular wax on *Colletotrichum gloeosporioides* invasion[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1264660.
- [25] TRIVEDI P, NGUYEN N, KLAVINS L, KVIESIS J, HEINONEN E, REMES J, JOKIPII-LUKKARI S, KLAVINS M, KARPPINEN K, JAAKOLA L, HÄGGMAN H. Analysis of composition, morphology, and biosynthesis of cuticular wax in wild type bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and its glossy mutant[J]. *Food Chemistry*, 2021, 354:129517.
- [26] CHU W J, GAO H Y, CAO S F, FANG X J, CHEN H J, XIAO S Y. Composition and morphology of cuticular wax in blueberry (*Vaccinium* spp.) fruits[J]. *Food Chemistry*, 2017, 219:436-442.
- [27] WANG J Q, HAO H H, LIU R S, MA Q L, XU J, CHEN F, CHENG Y J, DENG X X. Comparative analysis of surface wax in mature fruits between Satsuma mandarin (*Citrus unshiu*) and 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis*) from the perspective of crystal morphology, chemical composition and key gene expression[J]. *Food Chemistry*, 2014, 153:177-185.
- [28] WU X, YIN H, CHEN Y Y, LI L, WANG Y Z, HAO P P, CAO P, QI K J, ZHANG S L. Chemical composition, crystal morphology and key gene expression of cuticular waxes of Asian pears at harvest and after storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2017, 132:71-80.
- [29] 李娜. 枣果实蜡质合成关键基因挖掘与验证[D]. 太谷:山西农业大学, 2021.
- LI Na. Mining and verification of key genes for wax synthesis in jujube fruit[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2021.
- [30] 吕夏晨, 徐玲, 张蓝天, 张唯一, 韩泾锦, 童涛, 张晓勤, 薛大伟. 褪黑素对干旱胁迫下大麦生理及蜡质基因表达的影响[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(5):1073-1080.
- LÜ Xiachen, XU Ling, ZHANG Lantian, ZHANG Weiyi, HAN Jingjin, TONG Tao, ZHANG Xiaoqin, XUE Dawei. Effects of exogenous melatonin on physiology and waxy genes expression in barley under drought stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(5):1073-1080.
- [31] 罗晓蔓, 李敏, 丁贵杰. 三种有机酸对马尾松种子萌发及幼苗的化感作用[J]. *种子*, 2024, 43(11):10-16.
- LUO Xiaoman, LI Min, DING Guijie. Allelopathic effects of three organic acids on seed germination and seedling growth of *Pinus massoniana*[J]. *Seed*, 2024, 43(11):10-16.
- [32] LEWANDOWSKA M, KEYL A, FEUSSNER I. Wax biosynthesis in response to danger: Its regulation upon abiotic and biotic stress[J]. *The New Phytologist*, 2020, 227(3):698-713.