

巫建华, 王媛花, 冯英娜, 等. 茉莉酸合成关键酶基因 *FaOPR3* 调控草莓果实成熟[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(5): 1148-1154.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2016.05.031

茉莉酸合成关键酶基因 *FaOPR3* 调控草莓果实成熟

巫建华^{1,2}, 贾思振^{1,2}, 冯英娜^{1,2}, 王全智^{1,2}

(1. 江苏农林职业技术学院, 江苏 镇江 212400; 2. 江苏现代园艺工程技术中心, 江苏 镇江 212400)

摘要: 为了研究茉莉酸(Jasmonic acid, JA)合成路径关键酶基因 *FaOPR3* 在草莓果实成熟中的作用,测定了八倍体红颜草莓果实成熟过程中内源 JA 含量,并用外源茉莉酸甲酯(MeJA)涂抹草莓果实观察其果实着色情况及测定相关酶基因的表达,同时使用瞬时基因表达对草莓果实进行 *FaOPR3* 基因的超表达和干扰。结果显示草莓果实中内源 JA 含量从小绿果期到白果期急剧上升,到果实成熟后开始下降。草莓果实涂抹外源 JA,能够促进果实发育和成熟。*FaOPR3* 基因的过量表达可诱导果实内源 JA 含量的增加,并且可诱导色素合成基因 *FaCHS*、*FaCHI*、*FaF3H*、*FaUFGT*、*FaDFR* 的表达量上升。而 *FaOPR3* 基因干扰后果实内源 JA 含量降低,并且抑制相关色素代谢基因表达。说明 *FaOPR3* 基因能够促进草莓果实着色和成熟。

关键词: 茉莉酸; 草莓; *FaOPR3* 基因; 果实着色; 果实成熟

中图分类号: S663.901 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)05-1148-07

Regulation of strawberry fruit ripening by jasmonic acid synthesis gene *FaOPR3*

WU Jian-hua^{1,2}, JIA Si-zhen^{1,2}, FENG Ying-na^{1,2}, WANG Quan-zhi^{1,2}

(1. Jiangsu Polytechnic College of Agriculture and Forestry, Zhenjiang 212400, China; 2. Jiangsu Engineering and Technology Center for Modern Horticulture, Zhenjiang 212400, China)

Abstract: To study the role of jasmonic acid (JA) synthesis key enzyme gene *FaOPR3* in strawberry fruit development, the endogenous JA content in the octoploid strawberry Benihoppe (*Fragaria×ananassa* Duch.) during fruit ripening were measured, the fruit coloring was observed and related genes expression levels were detected. The endogenous JA content increased dramatically from small green fruit period to white fruit period, peaked at white fruit period, and dropped quickly afterwards. Exogenous MeJA treatment promoted strawberry fruit development and ripening. Transient gene expression revealed that *FaOPR3* over-expression induced the increase of endogenous JA content in fruit and pigment metabolism-associated genes expression levels, such as *FaCHS*, *FaCHI*, *FaF3H*, *FaUFGT* and *FaDFR* genes. On the contrary, *FaOPR3* gene interference reduced JA content and inhibited pigment metabolism-related genes expressions. It is indicated that *FaOPR3* gene plays an important role in strawberry fruit ripening, promoting strawberry fruit coloring and ripening.

Key words: jasmonic acid; strawberry; *FaOPR3* gene; fruit coloring; fruit ripening

收稿日期: 2016-01-23

基金项目: 江苏省农业三新工程项目[SXGC(2014)276, SXGC(2015)311, SXGC(2015)312]; 江苏省自然科学基金项目(BK20131243)

作者简介: 巫建华(1965-), 男, 博士, 安徽广德人, 推广研究员, 主要从事园艺生产和园艺植物分子生物学研究。(E-mail) 932465017@qq.com

茉莉酸类化合物(Jasmonates, JAs)是一类新发现的植物内源激素, 包括茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)以及其他的衍生物等一系列具有相似生物活性的化合

物^[1-3]。JA 不仅能作为信号分子参与植物的抗性反应^[4-7],还能使植物对外来的非生物胁迫产生应答,在植物生长发育及其抗虫、抗病反应中起着重要作用^[8-10]。

12-氧-植物二烯酸还原酶(*OPR*)是由亚麻酸合成 JA 的十八碳烯酸途径中的一个关键酶,控制 JA 合成的最后步骤,即催化 12-氧-植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid,OPDA)环戊烷酮中 10 和 11 碳碳双键加氢还原,生成 JA 的前体 OPC-8:0^[11-12]。*OPR3* 基因已经在拟南芥、番茄、玉米、水稻、豌豆、香蕉等多个作物中克隆,并且对该基因在蛋白结构、酶活性、基因表达以及抗逆抗胁迫等方面进行了深入的分析^[13-16]。

草莓因其生长结果期较短,可以作为一种果树类的模式植物来研究其果实的生长发育,已有研究表明 JAs 能够减缓采后草莓果实腐烂,抑制果实采后病害的发生^[17-18];茉莉酸甲酯 MeJA 能够促进果实着色,提高果实品质^[19]。但是这些相关研究大多数都是关于果实采后生理,而对草莓果实发育过程中 JA 的分子机理关注很少。为此,本研究以草莓品种红颜为材料,对 *OPR3* 基因在草莓果实发育和成熟中的调控作用及其机理进行研究。

1 材料和方法

1.1 试验材料

草莓品种红颜 (*Fragaria ananassa* Duch. Benihoppe) 于 2014 年 12 月至 2015 年 3 月在江苏农林职业技术学院农博园草莓种植基地进行,白天温度 20~23 ℃,夜间 10~15 ℃,试验期间草莓生长状态良好,无病虫害发生。

参照文献[20]中的草莓果实发育时期,根据红颜的果实发育特点,将其发育时间划分为 7 个时期,分别是:小绿果(SG 幼果期,花后 7 d)、中绿果(MG 中果期,花后 14 d)、大绿果(BG 绿熟期,花后 18 d)、白果(Wh 白熟期,花后 23 d)、白转红(Tu 始熟期,花后 25 d)、片红(Pr 转色期,花后 27 d)、全红果(Re 成熟期,花后 30 d)。

1.2 试验方法

1.2.1 草莓果实中 JA 含量测定 完全参照文献[21]测定草莓果实 7 个时期的 JA 含量,每个果实发育时期取 12 颗果实,每个时期试验重复 3 次。

1.2.2 MeJA 处理对草莓果实成熟的影响 选取花

后 12 d 接近中绿果时期的草莓果实为试验材料,用 50 μmol/L MeJA 涂抹整个草莓果实表面,每隔 1 d 涂抹一次,共涂抹 3 次。每次处理 30 个果实。对照是水处理。涂抹后每天拍照观察草莓果实的表型变化。

取涂抹后第 10 d 的果实,用刀片将果肉与种子分离,收集果肉用液氮速冻,贮存于-80 ℃超低温冰箱中备用。使用植物总 RNA 提取试剂盒(购自 TaKaRa 公司)提取草莓果实总 RNA,以提取的总 RNA 为模板,利用 Clontech SMARTTM Library 试剂盒(购自 Clontech)合成 cDNA 第一链,用实时荧光定量的方法分析 *FaOPR3* 基因以及 5 个色素合成基因查尔酮合酶基因(*FaCHS*)和查尔酮异构酶基因(*FaCHI*)、黄烷酮 3-羟化酶基因(*FaF3H*)、UDP 葡萄糖-类黄酮-3-O-葡萄糖基转移酶基因(*FaUGT*)和二氢黄酮醇还原酶基因(*FaDFR*)表达量的变化。

总反应体系为 20 μl,包括:10 μl SYBR premix *Ex Taq* 混合液,2 μl cDNA,1 μl 上游引物(10 μmol/L),1 μl 下游引物(10 μmol/L),6 μl 无核酸污染的灭菌水。反应程序为:94 ℃预变性 2 min;94 ℃变性 20 s,55 ℃退火 30 s,72 ℃延伸 30 s,40 个循环。每次循环第 3 步进行荧光采集,检测其荧光值,绘制熔点曲线。标准品 cDNA 和待测样品均设置 3 次重复。

1.2.3 JA 合成关键酶基因 *FaOPR3* 的克隆及生物信息学分析 根据 NCBI 中登录的二倍体草莓 *F. vesca* *OPR3* 基因序列(登录号 XM_004287577.2),用 Primer 6 软件设计基因全长引物(表 1),扩增全长 *FaOPR3* 基因,并对基因序列进行测序分析。

利用 MUSCLE 软件将 *FaOPR3* 氨基酸序列与苹果、拟南芥、梅、甜橙、梨、马铃薯、蚕豆、玉米和鹰嘴豆的氨基酸序列进行比对分析,并分析同源性关系。利用 MEGA5 软件分析草莓 *FaOPR3* 蛋白与苹果、拟南芥、梅、甜橙、梨、马铃薯、蚕豆、玉米和鹰嘴豆 *OPR3* 蛋白的进化关系,构建分子进化树。

1.2.4 草莓果实中 *FaOPR3* 基因的超表达和 RNAi 分析 将 *FaOPR3* 基因正向和反向全长序列分别构建到植物表达载体 pBI121 上,得到超表达载体 *FaOPR3*-OE,干扰载体为 *FaOPR3*-RNAi。超表达载体和空载体 pBI121 一起转化农杆菌 GV3101。将农杆菌划线接种在 YEB 固体培养基上,挑取单菌落放入 YEB 液体培养基中,同时加入 20 μmol/L 的乙酰

丁香酮振荡 28 ℃ 培养。当菌液 OD_{600} 达到 1.0 时, 收集菌种重悬于侵染缓冲液 (10 mmol/L $MgCl_2$, 10 mmol/L MES, pH 5.6, 200 μ mol/L 乙酰丁香酮), 室温振荡 2 h。用无菌的 1 ml 注射器从草莓蒂部均匀注射到花后 16 d 的草莓大绿果果实中。每次注射 50 μ l, 每 2 d 注射一次, 一共注射 3 次。注射完后每天观察草莓表型变化, 并且拍照记录。每个载体注射果实不少于 30 个, 试验重复 3 次。

表 1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primers sequences for real-time fluorescent quantitative PCR (FQ-PCR)

基因	引物序列 (5'→3')
<i>FaOPR3</i>	TCTAGAATGCTCTGCTCAAGTTCACCC GAGCTCTCAAGTTGAAAGAAAATTACC
<i>FaOPR3</i>	GAGCTCATGCTCTGCTCAAGTTCACCC TCTAGATCAAGTTGAAAGAAAATTACC
<i>FaOPR3</i>	GAAGCCACTGGAGTTTCTG AGAATACACCACCTTTAGCAT
<i>FaCHS</i>	GCTGTCAAGGCCATTAAGGA GAGCAAACAACGAGAACACG
<i>FaCHI</i>	GTAAAGTGGAAGGGCAAGA CCCCTCAGCGGTAGTATCA
<i>FaF3H</i>	TTTTCTGAGCAATGGGAGG CTGGGTTCTGGAATGTCG
<i>FaDFR</i>	ACGA AGTGATAAAGCCAACA AAACACCAACCTCCGAAC
<i>FaUFGT</i>	GGTAAGCCACAGGAGGACA TATGAGCACCGAACCAAA
<i>ACTIN</i>	TGGGTTTGCTGGAGATGAT CAGTTAGGAGAACTGGG TGC

FaOPR3 基因超表达和干扰 10 d 时用实时荧光定量的方法分析 5 个色素合成基因 *FaCHS*、*FaCHI*、*FaF3H*、*FaUFGT*、*FaDFR* 以及 *FaOPR3* 基因的表达量变化, 方法同方法 1.2.2。同时测定草莓果实相关生理指标, 包括 JA 含量、可溶性糖含量 (美国安捷伦公司高效液相色谱仪测定)、花青素含量 (采用 760CRT 型双光束紫外可见光分光光度计测定) 和果实硬度 (硬度计测定)。

2 结果与分析

2.1 草莓果实中 JA 含量

对 7 个时期草莓果实中的 JA 含量进行测定, 结果显示 JA 在花后 7d 即小绿果时期含量很低, 随着

果实的发育, JA 含量急剧上升, 花后 23 d 即果实处于白果阶段, JA 含量达到顶峰, 随后急剧下降, 在成熟果实中 JA 含量最低 (图 1)。

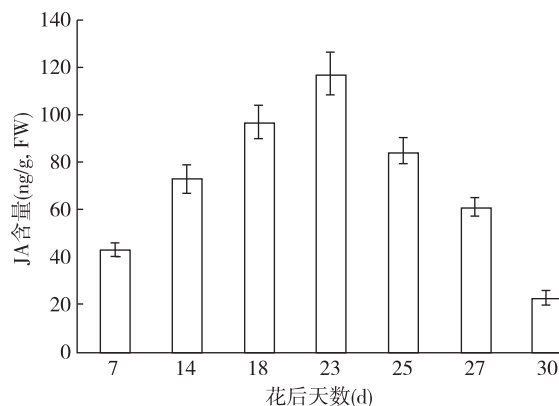


图 1 草莓果实发育过程中 JA 含量变化

Fig.1 Changes of jasmonic acid content during strawberry fruit development

2.2 MeJA 处理对草莓果实成熟的影响

图 2A 显示, 涂抹 MeJA 10 d 天草莓的果实大部分开始变红, 有部分已经全部变红, 而对照仅有少部分开始变红。MeJA 处理以后, 色素合成相关基因相对表达量与对照相比均有明显升高 (图 2B), 其中 *FaOPR3* 和 *FaDFR* 升高较多。说明 MeJA 处理能够上调 *FaOPR3* 和 *FaDFR* 基因的表达, 促进果实快速着色, 进而促使草莓果实提前成熟。

2.3 *FaOPR3* 基因的克隆及生物信息学分析

为了进一步分析 JA 在草莓果实中的作用, 克隆了 JA 合成路径中关键酶基因 *FaOPR3*, 该基因全长 1 182 bp, 编码 393 个氨基酸 (图 3)。

将草莓 *FaOPR3* 氨基酸序列与苹果、拟南芥、梅、甜橙、梨、马铃薯、蚕豆、玉米和鹰嘴豆的氨基酸序列进行了比对分析, 发现 OPR3 酶在各个物种中的序列非常保守; 草莓与苹果、梨和梅的亲缘关系最近, 而与甜橙和玉米的亲缘关系较远 (图 4、图 5)。

2.4 草莓果实中 *FaOPR3* 基因的超表达和 RNAi 分析

FaOPR3 基因超表达后, 与空载对照相比果实能够提前上色 5~7 d, 而干扰以后会延迟果实上色 (图 6)。 *FaOPR3* 基因超表达也促进了果实内源 JA 含量、可溶性糖含量、花青素含量的增加以及硬度下降 (表 2)。RNAi 干扰后果实内源 JA 含量、可溶性糖含量、花青素含量降低, 硬度上升 (表 2)。表明

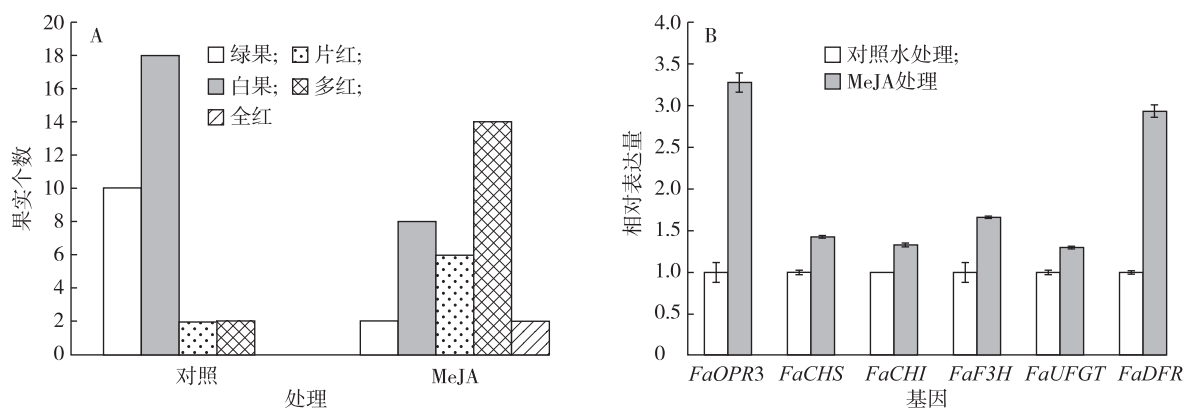
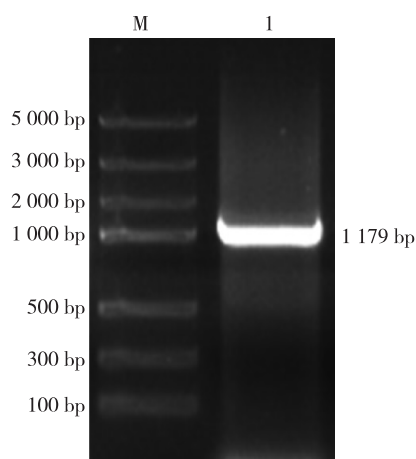


图2 MeJA 处理对草莓果实着色以及相关色素基因表达量的影响

Fig.2 Influence of MeJA on the strawberry fruit coloring and pigment gene expressions

M:分子量标准;1:*FaOPR3* 基因。图3 *FaOPR3* 基因全长扩增Fig.3 The amplified full-length of *FaOPR3* gene

FaOPR3 基因的超表达可以促进草莓果实提前成熟;相反 *FaOPR3* 基因的干扰会延迟果实成熟。

FaOPR3 基因超表达上调了 5 个色素合成基因 (*FaCHS*、*FaCHI*、*FaF3H*、*FaUFGT*、*FaDFR*) 表达量 1~2 倍,而 *FaOPR3* 基因干扰则下调了这些基因的表达量(图 7)。说明 *FaOPR3* 基因超表达增加色素合成基因的表达,促进花青素的合成从而促使草莓果实着色成熟;而 *FaOPR3* 基因干扰则会降低色素合成基因的表达量,从而抑制草莓果实着色成熟。

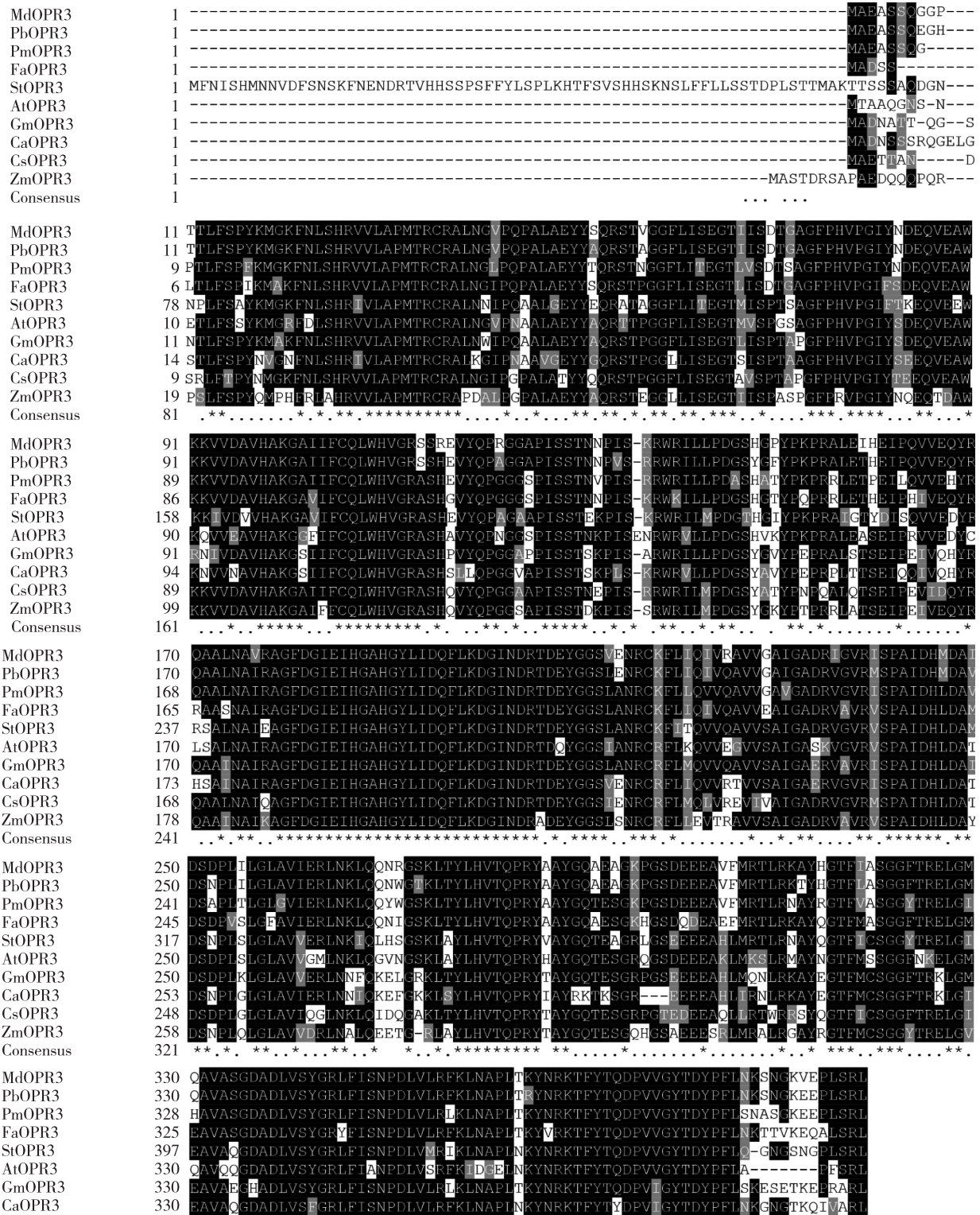
3 讨论

研究 JA 对果实的成熟调控不仅能揭示 JA 的多重功能,而且还能为果实的储存保鲜提供新思

路^[22]。对草莓果实中的 JA 含量分析表明,随着果实的发育,JA 含量急剧增长,但是随后又急剧下降,到红果时降到最低值。草莓果实在大绿果时期,各个成熟基因开始大量表达,导致果实中的色素和香味物质大量积累,果实开始上色并发育成熟,因此 JA 在启动果实成熟方面可能扮演着一个很重要的角色^[23-24]。

草莓中的 JA 含量分析表明,JA 可能参与了果实的着色成熟。有研究者用 MeJA 处理葡萄果实发现,MeJA 能促进葡萄果实花青素含量的增加,明显促进巨峰葡萄果实提前着色并提高果实的糖酸比^[25]。用 MeJA 处理苹果也能使苹果提前着色^[19]。这可能是 MeJA 等酯类物质提高了果实内部的苯丙氨酸解氨酶的活性,进而促进了植物的次生代谢物质的合成,如香味、酚类物质、类黄酮类,最后导致花青素的合成增加从而使果实提前成熟^[26]。上述结果也说明 JA 可能正向调控花青素的积累。

在 JA 合成路径中, *OPR3* 基因的表达水平直接决定着 JA 含量的高低^[11-13]。*FaOPR3* 基因在草莓果实中超表达后,果实中 *FaOPR3* 基因的表达量与空载对照相比提高了 2 倍(图 7),5 个色素基因表达上调,并且花青素的含量也提高了,这使得果实的着色速度比对照提前 5~7 d,而 *FaOPR3* 基因干扰以后,5 个色素基因表达下调,果实延迟成熟。因此认为,JA 调控草莓果实着色是通过调控花色苷积累途径中相关基因的表达来实现的,如 *FaCHS*、*FaCHI*、*FaF3H*、*FaUFGT*、*FaDFR*,从而促进果实着色。



Md: 苹果; Pb: 梨; Pm: 梅; Fa: 草莓; St: 马铃薯; At: 拟南芥; Gm: 蚕豆; Ca: 鹰嘴豆; Cs: 甜橙; Zm: 玉米。

图4 多物种 OPR3 蛋白氨基酸序列比对

Fig.4 Amino acid sequence alignment of OPR3 protein in several species using MUSCLE software

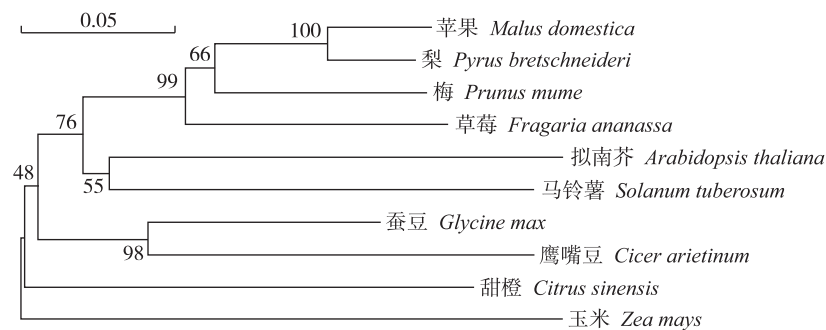


图 5 利用 MEGA 软件构建的 OPR3 蛋白进化树
Fig.5 Phylogenic tree of OPR3 using MEGA software

表 2 *FaOPR3* 基因超表达和干扰对果实生理指标的影响

Table 2 Effects of *FaOPR3* gene over-expression and RNAi on fruit physiological indexes

载体	JA 含量 (ng/g, FW)	蔗糖含量 (mg/g, FW)	花青素含量 (μg/g, FW)	果实硬度 (N/cm ²)
PBI121	98.7 ± 6.03b	24.68 ± 1.98b	0.17 ± 0.02b	11.72 ± 0.98a
<i>FaOPR3</i> -OE	113.74 ± 8.72a	27.59 ± 2.96a	0.23 ± 0.02a	9.68 ± 1.02b
<i>FaOPR3</i> -RNAi	83.93 ± 5.28c	20.45 ± 1.11c	0.09 ± 0.02c	11.65 ± 0.54a

同列数据后不同小写字母表示差异达显著水平 ($P < 0.05$)。

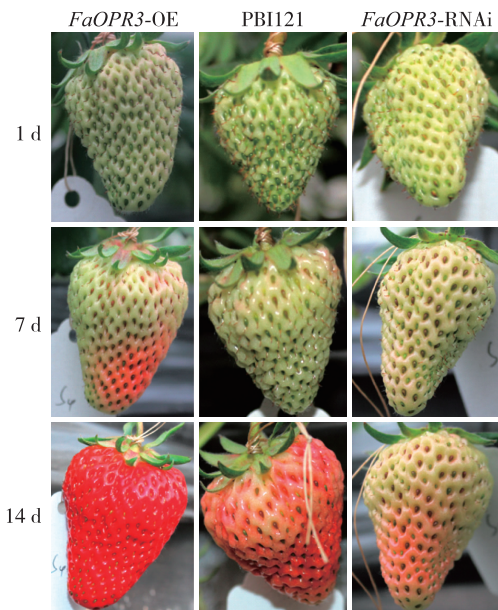


图 6 农杆菌侵染后草莓果实发育情况
Fig.6 Strawberry fruit development after agrobacterium infection

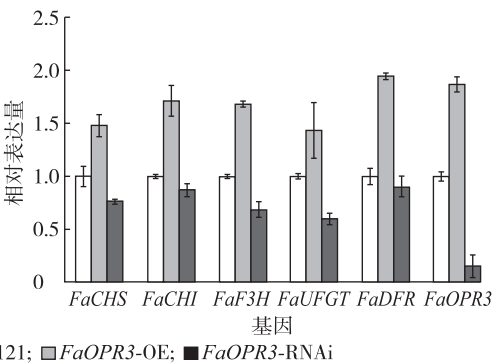


图 7 *FaOPR3* 基因超表达和干扰对相关色素基因表达量的影响
Fig.7 Expression levels of pigment synthesis related genes and some physiological indices of strawberry fruits affected by *FaOPR3* over-expression and RNAi

参考文献:

[1] 冯孟杰, 徐 恒, 张 华, 等. 茉莉素调控植物生长发育的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2015, 51 (4): 407-412.
[2] KUCUKER E, OZTURK B, CELIK S M, et al. Pre-harvest spray application of methyl jasmonate plays an important role in fruit ripening, fruit quality and bioactive compounds of Japanese plums [J]. Sci Hort, 2014, 176(2): 162-169.
[3] KITAOKA N, MATSUBARA T, SATO M, et al. Arabidopsis CYP94B3 encodes jasmonyl-L-isoleucine 12-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of jasmonate [J]. Plant Cell Physiol, 2011, 52 (10): 1757-1765.
[4] 于涌颀, 郝玉兰, 万善霞, 等. 茉莉酸类物质的生物合成及其信号转导研究进展 [J]. 自然科学进展, 2008, 18 (9): 961-967.
[5] 蒋科技, 皮 妍, 候 嵘, 等. 植物内源茉莉酸类物质的生物

- 合成途径及其生物学意义[J].植物学报, 2010, 45(2): 137-148.
- [6] 刘庆霞, 李梦莎, 国 静. 茉莉酸生物合成的调控及其信号通路[J].植物生理学报, 2012, 48(9): 837-844.
- [7] 李梦莎, 阎秀峰. 植物的环境信号分子茉莉酸及其生物学功能[J].生态学报, 2014, 34(23): 6779-6788.
- [8] LORENZO O, PIQUERAS R, SANCHEZ-SERRANO J J, et al. Ethylene response factor1 integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense [J]. Plant Cell, 2003, 15(1): 165-178.
- [9] ELLIS C, TURNER J G. The *Arabidopsis* mutant *cev1* has constitutively active jasmonate and ethylene signal pathways and enhanced resistance to pathogens [J]. Plant Cell, 2001, 13(5): 1025-1033.
- [10] BROWSE J. The power of mutants for investigating jasmonate biosynthesis and signaling [J]. Phytochemistry, 2009, 70(13/14): 1539-1546.
- [11] SCHALLER F, BIESGER C, MUSSIG C, et al. 12-oxophytodienoate reductase 3 (OPR3) is the isoenzyme involved in jasmonate biosynthesis [J]. Planta, 2000, 210(6): 979-984.
- [12] SCHALLER F. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-derived signalling molecules [J]. J Exp Bot, 2001, 52(354): 11-23.
- [13] BREITHAUPT C, KURZBAUER R, LILIE H, et al. Crystal structure of 12-oxophytodienoate reductase 3 from tomato self-inhibition by dimerization [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2006, 103(39): 14337-14342.
- [14] MATSUI H, NAKAMURA G, ISHIGA Y, et al. Structure and expression of 12-oxophytodienoate reductase (subgroup I) genes in pea, and characterization of the oxidoreductase activities of their recombinant products [J]. Mol Genet Genomics, 2004, 271(1): 1-10.
- [15] AGRAWAL G K, JWA N S, SHIBATO J, et al. Diverse environmental cues transiently regulate *OsOPRI* of the "octadecanoid pathway" revealing its importance in rice defense/stress and development [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2003, 310(4): 1073-1082.
- [16] ZHANG J, SIMMONS C, YALPANI N, et al. Genomic analysis of the 12-oxo-phytodienoic acid reductase gene family of *Zea mays* [J]. Plant Mol Bio, 2005, 59(2): 323-343.
- [17] WANG K, JIN P, SHANG H, et al. Effect of methyl jasmonate in combination with ethanol treatment on postharvest decay and antioxidant capacity in Chinese bayberries [J]. J Agric Food Chem, 2010, 58(17): 9597-9604.
- [18] GONZALEZ-AGUILAR G A, FORTIZ J, CRUZ R, et al. Methyl jasmonate reduces chilling injury and maintains postharvest quality of mango fruit [J]. J Agric Food Chem, 2000, 48(2): 515-519.
- [19] RUDELL D R, MATTHEIS J P, FAN X. Methyl jasmonate enhances anthocyanin accumulation and modifies production of phenolics and pigments in Fuji apples [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2002, 127(3): 435-441.
- [20] FAIT A, HANHINEVA K, BELEGGIA R, et al. Reconfiguration of the achene and receptacle metabolic networks during strawberry fruit development [J]. Plant Physiol, 2008, 148(2): 730-750.
- [21] ENGELBERTH M J, ENGELBERTH J. Monitoring plant hormones during stress responses [J]. J Vis Exp, 2009, 15(28): 1127-1131.
- [22] ZALEWSKI K, NITKIEWICZ B, LAHUTA L B, et al. Effect of jasmonic acid-methyl ester on the composition of carbohydrates and germination of yellow lupine (*Lupinus luteus* L.) seeds [J]. J Plant Physiol, 2010, 167(12): 967-973.
- [23] SHAN X, WANG J, CHUA L, et al. The role of *Arabidopsis* rubisco activase in jasmonate-induced leaf senescence [J]. Plant Physiol, 2011, 155(2): 751-764.
- [24] FEDINA I, NEDEVA D, GEORGIEVA K, et al. Methyl jasmonate counteract UV-B stress in barley seedlings [J]. J Agron Crop Sci, 2009, 195(3): 204-212.
- [25] 肖永英, 甘立军, 夏 凯. 茉莉酸酯类和 6-BA 对葡萄果实品质的影响 [J]. 江苏农业科学, 2008, 6(82): 153-155.
- [26] CONCHA C M, FIGUEROA N E, Poblete L A, et al. Methyl jasmonate treatment induces changes in fruit ripening by modifying the expression of several ripening genes in *Fragaria chiloensis* fruit [J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 9(70): 433-443.

(责任编辑:孙 宁)