

UV-C 照射后番茄差异表达基因的基因芯片检测*

刘长虹 蔡路昀 韩晓旭 应铁进

(浙江大学生物系统工程与食品科学学院, 杭州 310058)

【摘要】 应用 Affymetrix 基因芯片研究了 4 kJ/m²短波紫外线(UV-C)照射后 7 d 番茄总基因表达谱的变化情况。结果表明,UV-C 照射后 7 d,5 177 个基因在杂交后发生变化,差异表达变化倍数在大于 2 和小于 -2 范围内基因共 481 个,其中上调基因 331 个,下调基因 150 个。上调基因主要包括细胞壁相关基因、信号转导基因、胁迫相关基因和抗性基因等;下调基因主要包括乙烯相关基因和初级代谢基因等。研究结果为探索采后 UV-C 照射诱导番茄抗性反应、抑制乙烯合成,从而推迟成熟、延长番茄采后寿命的分子机制提供了基础。

关键词: 番茄 储藏 短波紫外线 基因表达

中图分类号: TS205.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2012)01-0134-07

Microarray Analysis of Gene Expression Profile Induced by Postharvest UV-C Irradiation in Tomato Fruit

Liu Changhong Cai Luyun Han Xiaoxu Ying Tiejin

(School of Biosystems Engineering and Food Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract

To obtain an overall view on transcript modification during the tomato fruit in response to postharvest UV-C irradiation (4 kJ/m²), a microarray analysis was performed by using Affymetrix tomato genechip arrays. The results showed that 331 and 150 genes were up- or down-regulated, respectively, more than two folds in postharvest UV-C irradiated tomato fruit as compared with that in control fruit. The up-regulated genes mainly involved cell wall related, signal transduction, stress related and defense response. Conversely, genes related to ethylene and primary metabolism were generally down-regulated. These results opened ways to probe into the molecular mechanisms of the effects of postharvest UV-C irradiation on increasing disease resistance, delaying ripening and prolonging postharvest life in tomato fruit.

Key words Tomato fruit, Storage, UV-C, Gene expression

引言

低剂量短波紫外线(UV-C)照射是一种无化学污染的物理处理方法,通过照射诱导果蔬自身抗病性提高,可控制采后果蔬腐烂,延长采后寿命。另外,UV-C 照射诱导了果蔬体内的防卫机制,引起植物抗毒素的合成累积,从而提高了果蔬的抗病性和抗氧化能力^[1]。近年来,国内外学者利用 UV-C 照射采后番茄,均能不同程度地控制真菌病害,延迟衰

老^[2-7],提高抗坏血酸和总酚含量^[8],并提高了番茄红素含量,从而提高了番茄的营养品质^[9]。另外,前人对 UV-C 照射后果蔬体内相关基因的表达变化也作了较深入的研究,有研究表明 UV-C 照射可诱导葡萄异黄酮还原酶相关蛋白基因的表达^[10],推迟草莓软化和降低细胞壁降解相关基因的表达^[11],增强桃果实中 β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶和苯丙氨酸解氨酶基因的表达^[12],但迄今尚未见 UV-C 照射对采后番茄基因表达影响的报道。

基因芯片又称 DNA 芯片或 DNA 微阵列,其信息容量大、灵敏和操作相对简单,可有效检测特异序列核酸的杂交,是一种具有广泛用途的分析方法^[13]。目前,基因芯片已成为研究植物功能基因组、差异表达基因分离的最有力工具。因此,本文应用 Affimatrix 公司商品化的番茄基因芯片对采后番茄在 UV-C 照射后 7 d 总基因表达谱的变化情况进行全面分析,探讨采后 UV-C 照射保持番茄品质、延长采后寿命的分子机制,为开展采后 UV-C 照射贮藏及诱导采后抗病性、提高抗氧化能力和营养品质研究提供理论依据。

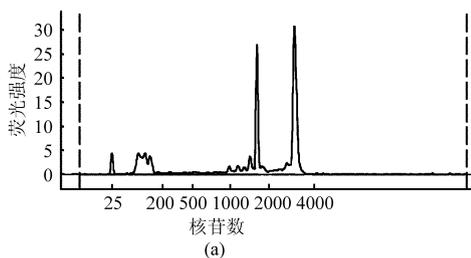
1 材料与方 法

1.1 材料处理

绿熟番茄(浙粉 202)于 2010 年 12 月 1 日采自浙江省嘉善县温室,选取形状大小一致、无病虫害的番茄,采收当天运回实验室。用自来水冲洗,风干。紫外光源为飞利浦 30 W 紫外灯,有效波长为 254 nm,用手持式紫外线强度计测得距离紫外灯 20 cm 处的紫外光强度为 0.36 mW/cm²。采用随机取样的方法将番茄分组,进行紫外线照射,照射时将果实进行翻转,使受照均匀。在前期实验的基础上确定番茄“浙粉 202”的适宜照射剂量为 4 kJ/m²,不照射的番茄作为对照。照射后将番茄置于智能人工气候箱中,在 14℃ 相对湿度约 95% 的黑暗条件下贮藏。番茄果实从完全成长(绿熟)到完全成熟大约需要 10 d,根据前期实验结果和国内外的研究报道,其中到成熟效应的最活跃阶段大约为 7 d,因此在第 7 天取样,一般可反映各种成熟基因表达和生理生化效应的最大值。取样时,除掉外果皮,将中果皮切碎,迅速投入液氮处理后放在 -70℃ 冰箱保存备用。

1.2 总 RNA 提取

采用联川生物技术公司的 RNA 抽提试剂盒 (TRK-1001) 进行样品提取。RNA 定量分析应用 Nanodrop 2100 进行, RNA 完整性分析采用毛细管电泳分析。



1.3 基因芯片分析

按照 AFFYMETRIX 3' IVT 表达谱芯片操作指南进行,其中芯片杂交应用 Affymetrix Hybridization Oven 640 在 45℃ 下杂交 16 h,芯片杂交后洗涤应用 Affymetrix Fluidics Station 450 进行,芯片扫描应用 Affymetrix Genechip Scanner 3000 7G plus 进行。

1.4 数据分析

应用 Affymetrix Microarray Suite Software (MAS version 5.0) 和 Affymetrix Genechip Command Console (AGCC) 对基因表达进行分析。

2 结果与分析

2.1 总 RNA 质量分析

由于芯片杂交对 RNA 的质量和纯度要求比较高,所以在总 RNA 提取之后,又使用 QIAGEN RNeasy Kit 进行进一步的纯化。经毛细管电泳分析,番茄果实 RNA 中 28S 和 18S 等条带清晰明显无降解。以上结果表明:所制备的总 RNA 无降解,无蛋白等杂质污染,达到继续实验的要求(图 1)。

2.2 差异基因筛选

所用的番茄基因芯片包含 10 038 个探针,代表 9 254 个基因。分别与对照和处理后果实的 cRNA 杂交以后,通过软件对比两块芯片的信号,经分析确认,4 kJ/m² UV-C 照射后 7 d,5 177 个基因在杂交后发生变化,其中 2 529 个基因为上调表达,2 548 个基因为下调表达。图 2 为上调基因和下调基因的散点图,图 3 为全部数据的箱式图。如图 2 所示,在中线(45°线)以上的为上调表达基因,以下为下调表达基因。为缩小筛选范围,提高结果的可靠性,选择与对照对比差异表达变化倍数在大于 2 和小于 -2 范围内的基因为差异表达基因。根据这个选择条件得到的结果是:差异表达变化倍数在大于 2 和小于 -2 范围内的基因共 481 个,上调表达基因 331 个,其中 83 个功能已知,248 个功能未知;下调表达基因 150 个,其中 54 个功能已知,96 个功能未知(表 1、2)。

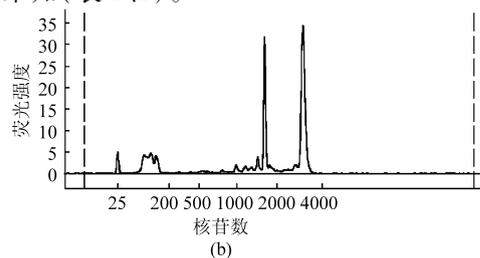


图 1 总 RNA 毛细管电泳分析结果

Fig. 1 Result of total RNA gel

(a) 对照 (b) UV-C 处理

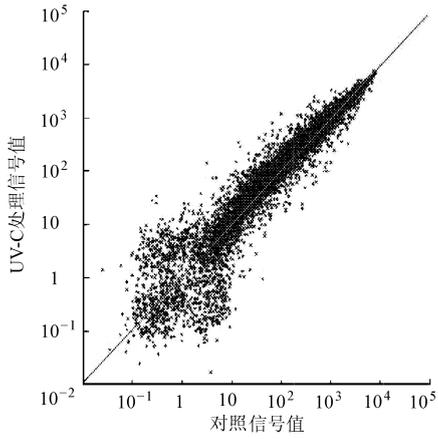


图2 番茄基因芯片散点图

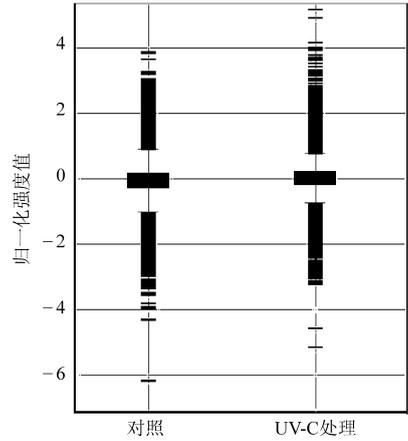


图3 番茄基因芯片箱式图

Fig.2 Scatter plot of Affymetrix microarray analysis with mRNA from UV-C treated and control tomato fruit

Fig.3 Box whisker plot of all entities from UV-C treated and control tomato fruit

表1 4 kJ/m² UV-C 照射后7 d 番茄上调表达基因Tab.1 Up-regulation genes in tomato fruit treated by 4 kJ/m² UV-C

	基因符号	基因描述	变化倍数	基因 ID
	LOC778245	甘露糖磷酸变位酶	8.0	778245
	cMDH	细胞质型苹果酸脱氢酶	7.6	778330
	POR2	光依赖辅酶 NADH:原叶绿素酸酯氧化还原酶 2	4.1	543647
	LOC543862	液泡 H ⁺ -ATP 酶 A2 亚单位	3.8	543862
	GMP	GDP-甘露糖焦磷酸化酶	3.7	544308
碳水化合物代谢 (能量)	LOC778245	甘露糖磷酸变位酶	3.4	778245
	agpL3	ADP-葡萄糖焦磷酸化酶大亚基	3.2	544039
	LOC778245	甘露糖磷酸变位酶	2.9	778245
	LCA1B	Ca ²⁺ -ATP 酶	2.5	543554
	GPAT	甘油-3-磷酸酰基转移酶	2.5	543901
	Wiv-1	酸性转化酶	2.1	543502
	tomQ'b	葡聚糖内切-1,3-β-D-葡萄糖苷酶	28.1	544092
	LeTIP	LeTIP 蛋白	3.6	543951
	tomQ'a	葡聚糖内切-1,3-β-D-葡萄糖苷酶	2.8	544091
	HO2	血红素加氧酶 2	2.8	543676
	PLDa2	磷脂酶 PLDa2	2.7	544251
初级代谢	LOC543696	紫黄质脱环氧化酶	2.5	543696
	opr2 543762	opr2 蛋白	2.4	543762
	CrR-b2	β-胡萝卜素羟化酶	2.2	544297
	bmy3	1,4-α-葡聚糖-麦芽糖基水解酶	2.0	543804
	LOC543511	ETAG-A3	2.0	543511
	SBT2	SBT2 蛋白	16.0	544118
蛋白质代谢	P69B	类枯草杆菌蛋白酶	5.3	544296
	LOC544268	叶绿体特异核糖体蛋白	2.1	544268
	aco5	1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶	19.2	543800
	IAA2	IAA2 蛋白	18.0	543539
	IAA10	IAA10 蛋白	12.2	543544
	IAA11	IAA11 蛋白	9.2	543545
	20ox-3	赤霉素 20-氧化酶-3	3.6	544200
信号转导	ARF3	生长素响应分子 3	2.7	778363
	LeMKK3	MAPKK	2.6	543947
	IAA10	IAA10 蛋白	2.4	543544
	IAA6	IAA6 蛋白	2.1	543541
	LOC606305	假定蛋白 LOC606305	2.0	606305

续表 1

	基因符号	基因描述	变化倍数	基因 ID
光合作用	LOC544310	叶绿素 a/b 结合蛋白前体	8.0	544310
	LOC543976	叶绿素 a/b 结合蛋白前体	3.4	543976
	LOC543978	光和体系 I 亚单位 II 蛋白前体	2.6	543978
	LOC544057	33 kDa 放氧蛋白	2.5	544057
	LOC543975	叶绿素 a/b 结合蛋白前体	2.2	543975
脂质代谢	LOC543709	假定 LOC543709	2.4	543709
	cevi19	脂质去饱和酶相似蛋白	2.1	544107
类黄酮代谢	LOC778295	查尔酮合酶	2.4	778295
抗性	LOC544147	几丁质酶	10.9	544147
	PR-P2	病程相关蛋白 P2	7.7	544069
	TSI-1	TSI-1 蛋白	4.3	544134
	PR-P2	病程相关蛋白 P2	4.0	544069
	LOC543883	防卫反应信号转导糖肽激素前体	2.3	543883
胁迫	CEVI-1	过氧化物酶	11.2	544084
	ARPI	蛋白酶抑制剂	6.6	543962
	LOC544070	创伤诱导蛋白	5.1	544070
	LOC544070	创伤诱导蛋白	5.1	544070
	HSP17.4	胞浆 II 类小热激蛋白 HCT2	3.8	543572
	LOC544282	II 类小热激蛋白 Le-HSP17.6	3.8	544282
	APX	抗坏血酸过氧化物酶	2.9	543700
	LOC543955	创伤诱导蛋白酶抑制剂 II 前肽	2.4	543955
LEMTSHP	线粒体小热激蛋白	2.3	543507	
转录	THOM1	HD-ZIP 蛋白	7.3	544105
	THM6	转录因子	5.7	544119
	WRKY II d-2	WRKY 转录因子 II d-2	4.6	543855
	DDTFR8	成熟调节蛋白 DDTFR8	2.6	544222
	LeCBF1	LeCBF1 蛋白	2.3	543826
	LOC544255	TDR6 转录因子	2.1	544255
细胞壁相关	XTH9	木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶 XTH9	4.3	543916
	EXPA6	expansin	4.2	544212
	LOC543607	pirin	3.7	543607
	XTH16	木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶 XTH16	3.4	778213
	LOC544051	前体多肽 (AA - 71 to 386)	3.3	544051
	BR1	木葡聚糖内转糖苷酶	3.3	543637
	LOC544097	细胞壁蛋白	2.8	544097
	XTH16	木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶 XTH16	2.6	778213
	TBG7	β -半乳糖苷酶	2.6	543610
	LeXET2	木葡聚糖内转糖苷酶 LeXET2	2.3	543619
	LOC544159	伸展蛋白	2.2	544159
EXPA5	expansin	2.1	543558	
细胞成分	H1	组蛋白 H1	2.9	778281
	TPRP-F1	富含脯氨酸蛋白	2.8	544067
	LOC544053	前质体蓝素 (AA - 64 to 106)	2.7	544053
	H1	组蛋白 H1	2.4	778281
	LOC544217	mRNA 结合蛋白前体	2.1	544217
	NMP1	核基质蛋白 1	2.0	543665
细胞循环	CycD3;2	CycD3;2 蛋白	3.1	543722
其他	LOC778299	类金属硫蛋白	2.2	778299
	TPSH	TPSH 蛋白	4.5	544186

表2 4 kJ/m² UV-C 照射后7 d 番茄下调表达基因Tab.2 Down-regulation genes in tomato fruit treated by 4 kJ/m² UV-C

	基因符号	基因描述	变化倍数	基因 ID
碳水化合物代谢 (能量)	LOC543825	交替氧化酶 1b	3.7	543825
	LeSUT1	蔗糖转运蛋白	2.8	544099
	PPCK2	磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶激酶 2	2.3	543865
	ribA	GTP 环水解酶 II // 3,4-二羟基-2-丁酮-4-磷酸合酶	2.2	544238
初级代谢	adc1	精氨酸脱羧酶	3.6	543807
	adc1	精氨酸脱羧酶	3.4	543807
	adc1	精氨酸脱羧酶	2.8	543807
	ST2	硫转运蛋白 2	2.8	543686
	TomAAT	乙醇酰基转移酶	2.6	543922
	SIP	碱性 α-半乳糖苷酶种子吸胀蛋白	2.5	544236
	Glb2	非共生血红蛋白类 2	2.5	543822
	hqt	羧基肉桂酰辅酶 A 奎尼酸转移酶	2.5	544249
	LOC544258	γ-氨基丁酸转氨酶亚基前体同工酶 3	2.0	544258
蛋白质代谢	PDH	脯氨酸脱氢酶	3.7	778202
	pi2	类亲环蛋白	3.7	543757
	pi2	类亲环蛋白	3.6	543757
	DHAR1	脱氢抗坏血酸还原酶	2.0	778229
信号转导	EREB	乙烯反应元件结合蛋白	12.2	543712
	ACS2	成熟相关 ACC 合酶 2	5.2	606304
	LOC544285	乙烯形成酶	3.4	544285
	ERF1	乙烯响应因子 1	3.3	606712
	LEJA2	茉莉酸 2	2.9	543526
	TCTR1v	乙烯诱导的 CTR1 相似蛋白激酶	2.9	544218
	CALM1LE	钙调素	2.5	543984
	LePK6	蛋白激酶	2.4	544048
	LOC544260	乙烯响应因子 2	2.4	544260
	SIGA2ox4	赤霉素 2-氧化酶	2.3	100134889
LeMKK4	MAPKK	2.1	543948	
脂质代谢	loxA	脂氧合酶	3.5	543994
	CrtR-b1	β-胡萝卜素羟化酶	2.4	544133
抗性	LOC543878	PR5 相似蛋白	5.5	543878
	Mdip1	Germin 相似蛋白	4.8	543505
	Prg1	Pto 响应基因 1 蛋白	2.5	543601
	systemin	原系统素	2.3	543989
	LOC543987	β-1,3-葡聚糖酶	2.1	543987
胁迫	LOC543896	α-DOX2	8.4	543896
	tdi-65	半胱氨酸蛋白酶 TDI-65	3.4	543614
	abz1	厌氧碱性亮氨酸拉链蛋白	2.3	544180
	ER1	蛋白酶抑制剂 I	2.0	543953
转录	SINAC1	NAC 域蛋白	3.8	543917
	LOC100147720	假定蛋白 LOC100147720	2.9	100147720
	WRKYIId-4	WRKY 转录因子 II d-4	2.6	544202
	LOC543618	bZIP DNA-结合蛋白	2.2	543618
	DDTFR10 // A	成熟调节蛋白 DDTFR10/A	2.1	543634
	VAHOX1	同源框	2.0	544109
细胞壁相关	exp12	expansin12	3.4	543795
	LOC544058	蛋白激酶	3.2	544058
	cel7	内切-1,4-β-D-葡聚糖酶	2.7	544125
细胞成分	LOC544219	隐花色素 1	2.3	544219
其他	LOC543569	假定 LOC543569	7.7	543569
	LOC543813	假定 LOC543813	3.5	543813
	LOC544163	9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶	3.2	544163
	LOC543847	Ovate 蛋白	2.1	543847
	LOC544312	主要在叶中表达	2.0	544312

2.3 已知功能基因分类

在上调表达已知功能的基因中主要包括如下几类:细胞壁相关12个,占已知上调表达基因3.6%;能量代谢相关11个,占3.3%;信号转导10个,占3.0%;初级代谢10个,占3.0%;胁迫相关9个,占2.7%;转录相关6个,占1.8%;细胞组成6个,占1.8%;光合作用5个,占1.5%;抗性相关基因5个,占1.5%;还包括蛋白代谢3个、脂质代谢2个、类黄酮代谢1个、细胞循环1个。共83个基因。

在下调表达已知功能的基因中主要包括如下几类:信号转导11个,占已知下调表达基因7.3%;初级代谢9个,占6.0%;转录相关6个,占4.0%;抗性相关基因5个,占3.3%;能量代谢相关4个,占2.7%;蛋白代谢4个,占2.7%;胁迫相关4个,占2.7%;还包括细胞壁相关3个、脂质代谢2个、细胞组成1个。共54个基因。

从芯片杂交的结果可以看出,UV-C处理刺激番茄果实中细胞壁相关基因(如expansin、XTH)、胁迫相关基因(如peroxidase、wound induced protein)和抗性基因(如PR蛋白、chitinase)的表达。同时可以抑制番茄果实中的信号转导基因(如乙烯合成和调控基因)、脂质代谢基因(如脂氧合酶)和初级代谢基因的表达。

3 讨论

3.1 UV-C 处理后7 d上调表达基因

在上调表达的已知功能基因中,最多的是细胞壁相关基因有12个。本实验中,4 kJ/m² UV-C照射后7 d番茄果实中细胞壁代谢的相关基因如木葡聚糖内转糖苷酶/水解酶基因和扩展蛋白基因表现出上调,但在UV-C照射后24 h这些细胞壁代谢的相关基因却表现出下调(数据未显示),因此,采后UV-C照射对番茄果实中细胞壁代谢的相关基因的影响还需进行进一步研究。

在上调表达的已知功能基因中,抗性相关基因如病程相关蛋白(PR蛋白)和几丁质酶(chitinase)基因以及胁迫相关基因如过氧化物酶(peroxidase、ascorbate peroxidase)和伤害诱导蛋白(wound induced protein)基因都表现出上调表达,说明4 kJ/m² UV-C照射可能激活番茄果实的抗性反应和逆境胁迫反应,提高了番茄果实的抗逆能力。同时还观察到一个编码查尔酮合酶(chalcone synthase)基因的上调表达。查尔酮合酶基因是苯丙

氨酸代谢途径中的关键基因,在类黄酮物质合成中发挥着重要的作用,调控着色素合成、防御反应、植物育性等生理生化过程,对植物的生长发育起着至关重要的作用。一些次生代谢物质如木质素、胍胍质、富含羟脯氨酸糖蛋白、植物抗毒素、几丁质酶、葡聚糖酶及一些蛋白酶抑制剂在逆境反应中起着十分重要的作用,这些代谢物质均通过苯丙氨酸代谢途径调节合成,而查尔酮合酶基因在此过程中起着关键作用^[14]。这说明4 kJ/m² UV-C照射可激活苯丙氨酸代谢途径,产生一些次生代谢物质,从而增强番茄的防御反应。

3.2 UV-C 处理后7 d下调表达基因

在下调表达的已知功能基因中,最多的是信号转导基因有11个。乙烯是植物中主要的植物激素也是研究最多的植物信号分子。乙烯参与植物多种生理活动,如:种子萌发、果实成熟、叶片成熟和衰老等^[15-16]。本研究表明,在4 kJ/m² UV-C照射后7 d的番茄果实中,多个乙烯相关的基因包括乙烯合成基因如:ripening-related ACC synthase 2和ethylene-forming enzyme以及乙烯调控基因如:ethylene-responsive factor 1(ERF1)、ethylene response factor 2和ethylene responsive element binding protein(EREB)都表现为下调表达,说明4 kJ/m² UV-C照射可能抑制乙烯的合成,推迟番茄果实成熟。

脂氧合酶(lipoxygenase,简称LOX)是一种含非血红素铁的蛋白,专业催化含顺,顺-1,4-戊二烯系统的不饱和脂肪酸的加氧反应,生成具有共轭双键的氢过氧化物。LOX途径的最初反应是甘油酯类(磷脂)脂酶作用下,水解释放出游离脂肪酸,不饱和脂肪酸亚油酸和亚麻酸作为LOX的直接反应底物,通过一系列生物反应生成自由基,脂质氢过氧化物等组织衰老促进物质,在果实后熟衰老过程中起着重要的调节作用^[17]。本实验中,4 kJ/m² UV-C照射对番茄果实中的LOX表现了明显的抑制作用。

同时还观察到UV-C照射对番茄果实的细胞壁降解和初级代谢相关基因有明显的抑制作用。

4 结束语

4 kJ/m² UV-C照射采后番茄后7 d,可以引起番茄基因表达上的明显变化,总体上讲UV-C照射后的番茄果实表现为初级代谢和乙烯代谢下降,而细胞壁代谢、胁迫相关和抗性相关反应增强。

参 考 文 献

- 1 González-Aguilar G A, Villegas-Ochoa M A, Martínez-Téllez M A, et al. Improving antioxidant capacity of fresh-cut mangoes treated with UV-C [J]. *Journal of Food Science*, 2007, 72(3): S197 ~ S202.
- 2 Liu J, Stevens C, Khan V A, et al. Application of ultraviolet-C light on storage rots and ripening of tomatoes [J]. *Journal of Food Protection*, 1993, 56(10): 868 ~ 872.
- 3 Maharaj R, Arul J, Nadeau P. Effect of photochemical treatment in the preservation of fresh tomato (*Lycopersicon esculentum* cv Capello) by delaying senescence [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 1999, 15(1): 13 ~ 23.
- 4 Barka E A, Kalatari S, Makhlof J, et al. Impact of UV-C irradiation on the cell wall-degrading enzymes during ripening of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) fruit [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000, 48(3): 667 ~ 671.
- 5 荣瑞芬, 冯双庆. 不同剂量短波紫外线照射对采后番茄后熟和发病的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2001, 6(1): 68 ~ 73.
Rong Ruifen, Feng Shuangqing. Effect of UV-C light irradiation on ripening and disease infection of postharvest tomato [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2001, 6(1): 68 ~ 73. (in Chinese)
- 6 Stevens C, Liu J, Khan V A, et al. The effects of low-dose ultraviolet light-C treatment on polygalacturonase activity, delay ripening and Rhizopus soft rot development of tomatoes [J]. *Crop Protection*, 2004, 23(6): 551 ~ 554.
- 7 Charles M T, Tano K, Asselin A, et al. Physiological basis of UV-C induced resistance to Botrytis Cinerea in tomato fruit. V. Constitutive defense enzymes and inducible pathogenesis-related proteins [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2009, 51(3): 414 ~ 424.
- 8 Jagadeesh S L, Charles M T, Garipey Y, et al. Influence of postharvest UV-C hormesis on the bioactive components of tomato during post-treatment handling [J]. *Food and Bioprocess Technology*, 2011, 4(8): 1463 ~ 1472.
- 9 Liu L H, Zabarás D, Bennett L E, et al. Effects of UV-C, red light and sun light on the carotenoid content and physical qualities of tomatoes during post-harvest storage [J]. *Food Chemistry*, 2009, 115(2): 495 ~ 500.
- 10 Lers A, Burd S, Lomaniec E, et al. The expression of a grapefruit gene encoding an isoflavone reductase-like protein is induced in response to UV irradiation [J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 36(6): 847 ~ 856.
- 11 Pombo M A, Dotto M C, Martínez G A, et al. UV-C irradiation delays strawberry fruit softening and modifies the expression of genes involved in cell wall degradation [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2009, 51(2): 141 ~ 148.
- 12 El Ghaouth A, Wilson C L, Callahan A M. Induction of chitinase, β -1,3-glucanase and phenylalanine ammonia lyase in peach fruit by UV-C treatment [J]. *Phytopathology*, 2003, 93(3): 349 ~ 355.
- 13 Dhiman N, Bonilla R, O' Kane J D, et al. Gene expression microarrays: a 21st century tool for directed vaccine design [J]. *Vaccine*, 2002, 20(1 ~ 2): 22 ~ 30.
- 14 蒋明, 曹家树. 查尔酮合成酶基因[J]. *细胞生物学杂志*, 2007, 29(4): 525 ~ 529.
Jiang M, Cao J S. Chalcone synthase gene [J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2007, 29(4): 525 ~ 529. (in Chinese)
- 15 Lashbrook C C, Tieman D M, Klee H J. Differential regulation of the tomato ETR gene family throughout plant development [J]. *The Plant Journal*, 1998, 15(2): 243 ~ 252.
- 16 Tieman D M, Klee H J. Differential expression of two novel members of the tomato ethylene-receptor family [J]. *Plant Physiology*, 1999, 120(1): 165 ~ 172.
- 17 Zhang B, Yin X, Li X, et al. Lipoxygenase gene expression in ripening kiwifruit in relation to ethylene and aroma production [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(7): 2875 ~ 2881.