

# 脂氧合酶基因家族成员与果实成熟衰老研究进展

张 波, 李 鲜, 陈昆松\*

(浙江大学果实分子生理与生物技术实验室, 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310029)

**摘 要:** 综述了 LOX 在果实成熟衰老进程中的最新研究进展, 主要包括 LOX 与乙烯合成、果实软化、香气物质合成以及 LOX 基因家族成员的表达和功能研究。

**关键词:** 果实; 成熟; 脂氧合酶; 基因家族; 功能; 综述

**中图分类号:** S 66 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2007) 01-0245-06

## Physiological and Molecular Features of Lipoxygenase Gene Family Members in Ripening Fruit

ZHANG Bo, LI Xian, and CHEN Kun-song\*

(Laboratory of Fruit Molecular Physiological and Biology, Zhejiang University; The State Key Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Biotechnology Under the Ministry of Agriculture, Hangzhou 310029, China)

**Abstract:** Lipoxygenase (LOX) plays an important role in the process of fruit ripening and senescence. Recent advances in physiological and molecular features of LOX during fruit ripening and senescence were reviewed in the present paper. The review covered the relationships of LOX with ethylene biosynthesis, fruit softening and volatile compounds formation in ripening fruit. The functional specificity of the LOX gene family members was involved as well.

**Key words:** Fruit; Ripening; Lipoxygenase; Gene family; Function; Review

植物脂氧合酶 (LOX, EC 1.13.11.12) 有 9-LOX 和 13-LOX 两种类型, 专一催化含有顺, 顺-1, 4-戊二烯结构的多元不饱和脂肪酸加氧反应, 生成 9-氢过氧化物 (9-HPOs) 和 13-氢过氧化物 (13-HPOs)。LOX 代谢途径的催化产物具有多种功能 (Porta & Rocha-Sosa, 2002), 包括作为贮藏蛋白参与种子萌发 (Siedow, 1991), 调控植物生长发育 (Kolmets et al, 2001) 和参加各种生物和非生物胁迫反应 (Blokina et al, 2003), 在果实成熟进程中也具有重要作用 (陈昆松和张上隆, 1998)。

近年来 LOX 在果实成熟衰老进程中的研究日益增多, 其中以番茄果实上的进展最具代表性。本文以 LOX 在番茄果实成熟衰老进程中的报道为主线, 结合猕猴桃等果实的最新研究进展, 在前文 (陈昆松和张上隆, 1998) 综述的基础上, 进一步从分子生理学角度阐述 LOX 在果实成熟衰老进程中的作用, 以期明确当前 LOX 的研究重点和今后可能的研究方向。

### 1 LOX 与乙烯生物合成

乙烯是调控果实成熟进程的重要植物激素, LOX 催化反应生成的超氧自由基和氢过氧化物均可能参与了乙烯的生物合成 (Sheng et al, 2000; 许文平等, 2000; Zhang et al, 2003a)。猕猴桃果

收稿日期: 2006-04-17; 修回日期: 2006-08-06

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571284); 高等学校博士学科专项科研基金资助项目 (20040335022); 高等学校学科创新引智计划资助项目 (B06014)

\*通讯作者 Author for correspondence (Email: akun@zju.edu.cn)

实上的研究表明, LOX活性增加先于自由基产生和乙烯生物合成, LOX反应底物亚油酸 (linoleic acid) 处理可增强其活性, 加速果实乙烯跃变 (许文平等, 2000)。番茄果实 LOX活性的增强和乙烯生物合成呈正相关关系。LOX活性抑制剂 (n-propylgallate和 nordihydroguaiaretic acid) 显著抑制了果实的乙烯生物合成 (Sheng et al, 2000)。乙烯信号转导阻断剂 1-甲基环丙烯 (1-MCP) 和水杨酸 (SA) 衍生物乙酰水杨酸 (ASA) 处理均可显著抑制猕猴桃果实 LOX活性, 减少乙烯积累 (丁建国等, 2003; Zhang et al, 2003a, 2003b), 但分子生物学水平上的研究有待开展。

研究表明乙烯也参与了果实成熟进程中的 LOX酶活性和基因表达的调控。乙烯处理可增强猕猴桃 (Zhang et al, 2003a) 和番茄 (罗云波, 1994) 果实 LOX活性, 加速果实成熟进程。乙烯和生长相关因子协同调控 LOX基因表达, 基因家族不同成员对乙烯的响应机制存在差异 (Griffiths et al, 1999a)。此外, 也有报道认为 LOX活性可能并不受乙烯调控。Defilippi等 (2005) 发现 LOX活性在苹果果实成熟进程中始终维持稳定水平, 乙烯处理并不能显著诱导 ACC氧化酶反义 RNA转基因果实中的 LOX活性。可见, 果实成熟过程中也存在乙烯对 LOX活性及其编码基因的反馈调控, 但有不同结果。由此显示, 果实成熟进程中 LOX和乙烯之间的关系, 因基因家族不同成员而异, 且不同果实种类之间也存在差异, 但目前尚不清楚其原因, 相关机制也需进一步探讨。

## 2 LOX与采后果实软化

越来越多的研究显示 LOX活性变化与果实采后硬度下降呈显著相关关系。这种相关性在猕猴桃 (陈昆松等, 1999)、番茄 (Todd et al, 1990; 生吉萍等, 2000)、桃 (吴敏等, 1999)、苹果 (de Pooter & Schamp, 1989)、梨 (窦世娟等, 2002)、枣 (寇晓红等, 2002) 等果实上均有报道。LOX可能通过以下两种机制参与果实软化进程: (1) LOX参与果实成熟衰老进程中乙烯的生物合成, 由此调控果实软化 (许文平等, 2000; Zhang et al, 2003a); (2) LOX催化的膜脂过氧化反应破坏细胞膜结构, 加速果实组织衰老, 进而成为果实软化的因素之一。

通过调节 LOX活性可以有效控制果实的软化进程。ASA和 1-MCP处理均可显著抑制猕猴桃果实 LOX活性, 延缓果实软化 (丁建国等, 2003; Zhang et al, 2003a)。

## 3 LOX与果实芳香物质形成

LOX催化的脂肪酸代谢途径是苹果 (Echeverría et al, 2004; Defilippi et al, 2005)、梨 (Lara et al, 2003)、草莓 (Perić et al, 1999)、番茄 (Chen et al, 2004) 和猕猴桃 (Bartley & Schwede, 1989) 等果实 C6醇和醛产生的重要来源。在 LOX作用下, 亚油酸和亚麻酸 (Linolenic acid) 转化成氢过氧化脂肪酸, 再由氢过氧化物裂解酶 (HPL) 裂解为 C6、C9醛, 醛类物质继而在乙醇脱氢酶 (ADH) 催化下氧化为相应的醇类, 酰基转移酶 (AAT) 参与醇类向酯类的转化 (Knee, 2002)。植物细胞的类囊体富含不饱和脂肪酸, 它们是产生 C6类醛和醇的前体物质, 在叶绿体向有色体转化时类囊体膜结构发生裂解, LOX是这一转化过程的启动因子 (Ferrie et al, 1994; Griffiths et al, 1999a)。

LOX作用抑制剂 [stannous (tin) chloride] 处理可以显著降低猕猴桃果实 C6类芳香物质的含量 (Bartley & Schwede, 1989)。气调贮藏降低了 LOX活性, 抑制了酯类物质合成前体的生成, 由此影响了货架期梨 (Lara et al, 2003) 和苹果 (Lara et al, 2006) 等果实的风味。LOX反义 RNA转基因番茄果实 C6醛和醇中的己烯醛和己烯醇水平被抑制了 98.5%, 丧失了果实特有的香气特征 (Chen et al, 2004)。这些结果表明 LOX参与了果实芳香物质合成。有报道认为 LOX可能并不是果实芳香物质合成的关键因子, 亚油酸和亚麻酸的有效性供给可能比 LOX和其它相关酶活性更为重要 (Echeverría et al, 2004; Defilippi et al, 2005)。

## 4 LOX与低温响应

长期以来, 人们认为膜脂过氧化是一个有害的过程, 因为它引起了生物膜的降解, 并由此导致了细胞功能的丧失 (Siedow, 1991; Savanian & Ursini, 2000), 但是目前这种观点正在改变。植物 LOX 代谢途径产生的氢过氧化物以及氧自由基等物质参与了信号转导, 在抵御环境胁迫过程中具有重要作用 (Porta & Rocha-Sosa, 2002; Bakhina et al, 2003)。在番石榴果实上的研究显示, 甲基茉莉酸 (MJ) 处理可显著提高果实的 LOX 活性, 有效抑制因低温胁迫引致的冷害, 推测活性增强的 LOX 可以激活果实对低温胁迫的防御反应 (González-Aguilar et al, 2004)。Lee 等 (2005) 发现, 非冷敏型的无花果在低温条件下具有较高的 LOX 活性和细胞膜流动性, 无冷害症状, 而冷敏型黄瓜的 LOX 活性较低, 细胞膜流动性差, 组织发生冷害, 同时两种材料的 LOX 基因表达图谱与酶活性一致, 由此认为 LOX 活性或 LOX 基因表达的激活是耐低温植物的特征之一。我们在猕猴桃果实上的研究也发现, 短期 (3 d) 低温  $[(0 \pm 0.5) ^\circ\text{C}]$  处理可诱导 LOX 活性的增加以及 LOX 基因表达的增强, 这可能是果实适应低温贮藏的一种适应性反应 (Zhang et al, 2006)。

## 5 LOX 基因家族成员的功能特异性

### 5.1 LOX 基因家族成员的分类

人们已经从拟南芥、番茄、马铃薯、烟草、猕猴桃等植物中分别克隆到了多个基因家族成员。根据 GenBank 公布的氨基酸序列, 我们构建了一个植物 LOX 基因系统进化树, 该系统树由 3 个分支组成。以番茄为例, 番茄的 *TanLOXA*, *TanLoxB* 和 *TanLoxE* 具有高度同源性, 它们同马铃薯 *PoLox1* 聚类, 归为 LOX1 组; *TanLoxC* 同马铃薯中的 *PoLox2* 聚类, 归为 LOX2 组; *TanLoxD* 和 *PoLox3*, 归为 LOX3 组。从猕猴桃上克隆到了 6 个 LOX 基因, LOX1 组包括 *AdLox2* 和 *AdLox5*, LOX2 组包括 *AdLox1* 和 *AdLox3*, 而 LOX3 组包含 *AdLox1* 和 *AdLox3* (Zhang et al, 2006)。植物 LOX 基因家族分类的详细描述可参考 Feussner 和 Wastemack (2002) 的文献综述。

目前研究表明, LOX1 组具有 9-LOX 活性, 在植物器官发育和果实成熟进程具有作用 (Porta & Rocha-Sosa, 2002), 但是许多功能仍不明确; LOX2 组和 LOX3 组均具有 13-LOX 活性, 它们参与生物和非生物胁迫条件下的防御反应, 并在 C6 醇类和醛类物质合成中起作用 (Feussner & Wastemack, 2002; Porta & Rocha-Sosa, 2002)。

### 5.2 LOX 基因家族成员的功能多样性

目前, 人们已经从拟南芥中克隆到至少 6 个 LOX 家族成员, 其中 *AtLox1* 参与机械伤胁迫反应, 其表达水平受脱落酸 (ABA) 和茉莉酸 (JA) 诱导 (Melan et al, 1993); 反义抑制 *AtLox2* 的表达可显著降低组织内部 JA 的含量, 认为 *AtLox2* 是参与 JA 生物合成的特异性成员 (Bell et al, 1995); 其它成员的功能尚不清楚。在马铃薯的 3 个 LOX 基因家族成员中, *PoLox1* 是调控马铃薯块茎发育的关键基因 (Kolomiets et al, 2001), *PoLox2* 主要在叶片中表达, 并参与挥发性物质的合成和信号转导 (León et al, 2002); *PoLox3* 则对机械伤非常敏感 (Royo et al, 1996)。烟草的 *NdLox1* 表达不受机械伤诱导, *NdLox2* 和 *NdLox3* 编码的蛋白具有 13-LOX 活性, 对机械伤和病虫害侵染敏感, 其中 *NdLox3* 是 JA 生物合成的特异性成员 (Rayko & Baldwin, 2003)。在番茄果实成熟衰老进程中, LOX 基因家族的 5 个成员同样具有功能的多样性。

### 5.3 果实成熟衰老进程中 LOX 基因家族成员的功能及其表达调控

番茄的 LOX 家族成员在果实成熟过程中具有不同的表达模式。*TanLoxA* 转录本水平在采后番茄果实成熟进程中持续下降, 在反义抑制 ACC 氧化酶的转基因番茄和对乙烯不敏感的 *nr* 突变体中维持稳定; 但在 *rin* 突变体中, *TanLoxA* 表达水平随果实生长而下降, 表明生长相关因子参与了该基因的

表达调控 (Griffiths et al, 1999a)。 *TamLoxB* 在果实生长发育进程中表达水平基本稳定; 果实成熟进程中积累的乙烯和外源乙烯处理均可显著诱导其 mRNA 积累, 但是在转基因果实和突变体中这种促进效应被延迟 (Griffiths et al, 1999)。 *TamLoxC* 对乙烯敏感, mRNA 水平可被果实成熟进程中的乙烯诱导; 在果实达到转色期阶段其表达水平也出现增强现象 (Griffiths et al, 1999)。 *TamLoxD* 主要在叶片、萼片和花中表达, 同时其表达可被机械伤所诱导, 在绿熟果和转色果中也有微弱的信号 (Heitz et al, 1997)。 *TamLoxE* 在成熟果实的转色期有表达信号并随成熟进程有增强趋势 (Chen et al, 2004)。不同的表达模式和调控方式暗示着 LOX 基因家族成员在果实成熟进程中可能具有各自特异性功能。

转基因技术的应用为明确 LOX 在果实成熟进程中的作用提供了更为直接的证据。Chen 等 (2004) 构建了特异性抑制 *TamLoxC* 基因表达的转基因番茄植株, 研究发现己烯醛和己烯醇含量极显著下降, 仅为野生型成熟果实的 1.5%。但将番茄的 *TamLoxA* 和 *TamLoxB* 表达水平特异性抑制 80%~88%, 成熟进程中果实的挥发性芳香物质含量并没有发生显著性改变 (Griffiths et al, 1999b)。 *TamLoxD* 虽然具有 13-LOX 活性, 但主要在叶片中表达, 并没有参与叶片和果实中己烯醛和己烯醇的生物合成; *TamLoxE* 不直接参与成熟番茄果实中 C6 类芳香物质的合成 (Chen et al, 2004)。综上所述, *TamLoxB* 和 *TamLoxC* 是番茄果实成熟衰老相关的特异性成员 (Ferrie et al, 1994; Heitz et al, 1997) 其中 *TamLoxC* 参与了果实 C6 类芳香物质的合成 (Chen et al, 2004); *TamLoxA* 可能在未成熟果实的防御反应中起作用 (Griffiths et al, 1999a); *TamLoxD* 可能在叶片机械伤反应方面有作用 (Heitz et al, 1997), 而 *TamLoxE* 的功能尚不清楚。

我们正在研究来自多年生果树猕猴桃的 6 个 LOX 基因家族成员的功能, 试图比对模式果实植物番茄 LOX 家族成员的功能差异。已有的研究发现, LOX 基因家族成员在猕猴桃果实成熟进程中具有不同表达谱, 乙烯参与其表达调控; *AdLox1* 可加速烟草叶片组织的衰老进程, 而 *AdLox2* 则没有显著效应; *AdLox1* 和 *AdLox5* 与果实成熟衰老相关 (Zhang et al, 2006)。此外, 人们相继从草莓 (CAE17327) 和苹果 (AAV50006) 果实中克隆得到了 LOX 基因, 但相关的基因功能研究未见报道。

## 6 目前需研究的问题

在果实成熟进程中的 LOX 效应仍有一些问题尚待澄清, 包括: (1) LOX 和乙烯之间的关系尚不明确。目前认为 LOX 参与果实成熟进程中乙烯生物合成的依据主要来自于生理学的相关性研究, 缺乏更为直接的证据支持。果实成熟进程中 LOX 与乙烯的关系, 也可能与不同家族成员的功能特异性有关。(2) LOX 与果实芳香物质的关系需深入研究。虽然 LOX 在果实脂肪酸代谢产生的 C6 类醛和醇的生物合成过程中有重要作用, 但 LOX 是否为限制性因子仍不清楚。(3) LOX 对低温的响应, 特别是在低温敏感型果实中对低温胁迫的防御反应的作用机制需要探索。

拟南芥测序结果显示, 60% 的基因以基因家族形式存在, 其中 50% 为超过 5 个成员的基因家族 (The *Arabidopsis* Genome Initiative, 2000)。从基因家族的视角开展 LOX 在果实成熟进程中的功能研究是植物功能基因组学的重要组成部分, 荧光定量 PCR、转基因技术和生物信息学等技术的相互交叉是未来研究的有效手段。

## References

- Bartle Y J P, Schwede A M. 1989. Production of volatile components in ripening kiwifruit (*Actinidia chinensis*). Journal of Agriculture and Food Chemistry, 37: 1023 - 1025.
- Bell E, Creelman B A, Mullet J E. 1995. A chloroplast lipoxygenase is required for wound-induced jasmonic acid accumulation in *Arabidopsis*. Proceedings of the National Academy of Science (USA), 92: 8675 - 8679.

- Bokkha O, Virolainen E, Frgerstedt K V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 91: 179 - 194.
- Chen G P, Hackett R, Walker D, Taylor A, Lin Z F, Grierson D. 2004. Identification of a specific isoform of tomato lipoxygenase (TomloxC) involved in the generation of fatty acid-derived flavor compounds. *Plant Physiology*, 136: 2641 - 2651.
- Chen Kun-song, Xu Chang-jie, Lou Jian, Zhang Shang-long, Ross G S. 1999. Lipoxygenase in relation to the ripening and softening of *Actinidia* fruit. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 25 (2): 138 - 144. (in Chinese)
- 陈昆松, 徐昌杰, 楼健, 张上隆, Ross G S. 1999. 脂氧合酶与猕猴桃果实成熟软化的关系. *植物生理学报*, 25 (2): 138 - 144.
- Chen Kun-song, Zhang Shang-long. 1998. The role of lipoxygenase in ripening and senescence of fruits. *Acta Horticulturae Sinica*, 25 (4): 338 - 344. (in Chinese)
- 陈昆松, 张上隆. 1998. 脂氧合酶与果实的成熟衰老——文献综述. *园艺学报*, 25 (4): 338 - 344.
- Defilippi B G, Dandekar A M, Kader A A. 2005. Relationship of ethylene biosynthesis to volatile production, related enzymes, and precursor availability in apple peel and flesh tissues. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 53: 3133 - 3141.
- de Pooter H L, Schamp N M. 1989. Involvement of lipoxygenase mediated lipid catabolism in the start of the autocatalytic ethylene production by apples (cv Golden Delicious): a ripening hypothesis. *Acta Horticulture*, 258, 47 - 53.
- Ding Jian-guo, Chen Kun-song, Xu Wen-ping, Xu Chang-jie. 2003. Regulation of 1-methylcyclopropene on the ripening and softening of post-harvest kiwifruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (3): 277 - 280. (in Chinese)
- 丁建国, 陈昆松, 许文平, 徐昌杰. 2003. 1-甲基环丙烯处理对美味猕猴桃果实成熟软化的影响. *园艺学报*, 2003, 30 (3): 277 - 280.
- Dou Shi-juan, Chen Kun-song, Lü Jun-liang, Zheng Jin-tu. 2002. Physiological role of allene oxide synthase in postharvest 'Huang-hua' pear fruit (*Pyrus pyrifolia* Nakai). *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 28 (2): 105 - 110. (in Chinese)
- 窦世娟, 陈昆松, 吕均良, 郑金土. 2002. 采后黄花梨果实中丙二烯氧合酶的生理功能. *植物生理与分子生物学学报*, 28 (2): 105 - 110.
- Echeverría G, Graell J, López M L, Lara I. 2004. Volatile production, quality and aroma-related enzyme activities during maturation of 'Fuji' apples. *Postharvest Biology and Technology*, 31: 217 - 227.
- Ferrie B J, Beaudoin N, Burkhardt W, Bowsher C G, Rothstein S. 1994. The cloning of two tomato lipoxygenase genes and their differential expression during fruit ripening. *Plant Physiology*, 106: 109 - 118.
- Feussner I, Wastemack C. 2002. The lipoxygenase pathway. *Annual Review of Plant Biology*, 53: 275 - 297.
- González-Aguilar G A, Tiznado-Hernández M E, Zavaleta-Gatica R, Martínez-Téllez M A. 2004. Methyl jasmonate treatments reduce chilling injury and activate the defense response of guava fruits. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 313: 694 - 701.
- Griffiths A, Barry C, Alpuche-Solis A G, Grierson D. 1999a. Ethylene and developmental signals regulate expression of lipoxygenase genes during tomato fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 50: 793 - 798.
- Griffiths A, Prestage S, Linforth R, Zhang J L, Tayb R A, Grierson D. 1999b. Fruit-specific lipoxygenase suppression in antisense-transgenic tomatoes. *Postharvest Biology and Technology*, 17: 163 - 173.
- Heitz T, Bergey D R, Ryan C A. 1997. A gene encoding a chloroplast-targeted lipoxygenase in tomato leaves is transiently induced by wounding, systemin, and methyl jasmonate. *Plant Physiology*, 114: 1085 - 1093.
- Knee M. 2002. Fruit quality and its biological basis. *Sheffield Academic Press*: 89 - 106.
- Kobmets M V, Hannapel D J, Chen H, Tymeson M, Gladon R J. 2001. Lipoxygenase is involved in the control of potato tuber development. *Plant Cell*, 13: 613 - 626.
- Kou Xiao-hong, Yan Shi-jie, Wu Cai-re, Wang Ru-fu, Liang Li-ya, Guo Chun-rong, Li Chen, Zhang Ai-lin. 2002. Effect of lipoxygenase on ripening and softening of jujube fruit. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 18 (2): 127 - 130. (in Chinese)
- 寇晓虹, 闫师杰, 吴彩娥, 王如福, 梁丽雅, 郭春绒, 李臣, 张爱琳. 2002. 脂氧合酶与枣果成熟软化的关系. *农业工程学报*, 18 (2): 127 - 130.
- Lara I, Graell J, López M L, Echeverría G. 2006. Multivariate analysis of modifications in biosynthesis of volatile compounds after CA storage of 'Fuji' apples. *Postharvest Biology and Technology*, 39: 19 - 28.
- Lara I, Miró R M, Fuentes T, Sayez G, Graell J, López M L. 2003. Biosynthesis of volatile aroma compounds in pear fruit stored under long-term controlled-atmosphere conditions. *Postharvest Biology and Technology*, 29: 29 - 39.
- León J, Royo J, Vancanneyt G, Sanz C, Silkowski H, Griffiths G, Sánchez-Serrano J J. 2002. Lipoxygenase H1 gene silencing reveals a specific role in supplying fatty acid hydroperoxides for aliphatic aldehyde production. *Journal of Biological Chemistry*, 277: 416 - 423.

- Lee S H, Ahn S J, In Y J, Cho K, Chung G C, Cho B H, Han O. 2005. Differential impact of low temperature on fatty acid unsaturation and lipoxygenase activity in figleaf gourd and cucumber roots. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 330: 1194 - 1198.
- Luo Yun-bo. 1994. Effects of lipoxygenase on the postharvest physiology of tomato fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 21 (4): 357 - 360. (in Chinese)
- 罗云波. 1994. 脂氧合酶与番茄采后成熟的关系. *园艺学报*, 21 (4): 357 - 360.
- Melan M A, Dong X N, Endara M E, Davis K R, Ausubel F M, Peteman T K. 1993. An *Arabidopsis thaliana* lipoxygenase gene can be induced by pathogens, abscisic acid, and methyl jasmonate. *Plant Physiology*, 101: 441 - 450.
- Per   A G, Sanz C, Ol  s R, Ol  s J. 1999. Lipoxygenase and hydroperoxide lyase activities in ripening strawberry fruits. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 47: 249 - 253.
- Porta H, Rocha-Sosa M. 2002. Plant lipoxygenases: physiological and molecular features. *Plant Physiology*, 130: 15 - 21.
- Rayko H, Baldwin I T. 2003. Antisense LOX expression increases herbivore performance by decreasing defense responses and inhibiting growth-related transcriptional reorganization in *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, 36, 794 - 807.
- Royo J, Vancanneyt G, P  ez A G, Sanz C, St  mann K, Rosahl S, S  chez-Serrano J J. 1996. Characterization of three potato lipoxygenases with distinct enzymatic activities and different organ-specific and wound-regulated expression patterns. *Journal of Biological Chemistry*, 271: 21012 - 21019.
- Sevanian A, Ursini F. 2000. Lipid peroxidation in membranes and low-density lipoproteins: similarities and differences. *Free Radicals Biology and Medicine*, 29: 306 - 311.
- Sheng J, Luo Y, Wainwright H. 2000. Studies on lipoxygenase and the formation of ethylene in tomato. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 75: 69 - 71.
- Sheng Jip-ing, Luo Yun-bo, Shen Lin. 2000. Effects of PG and LOX on fruit softening and ultrastructure changes of postharvest tomato fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 27 (4): 276 - 281. (in Chinese)
- 生吉萍, 罗云波, 申琳. 2000. PG和 LOX对采后番茄果实软化及细胞超微结构的影响. *园艺学报*, 27 (4): 276 - 281.
- Siedow J N. 1991. Plant lipoxygenase: structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 145 - 188.
- The *Arabidopsis* Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 408, 796 - 815.
- Todd J F, Paliyath G, Thompson J E. 1990. Characteristics of a membrane-associated lipoxygenase in tomato fruit. *Plant Physiology*, 94, 1225 - 1232.
- Wu Min, Chen Kun-song, Zhang Shang-long. 1999. Involvement of lipoxygenase in the postharvest ripening of peach fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 26 (4): 227 - 231. (in Chinese)
- 吴敏, 陈昆松, 张上隆. 1999. 成熟过程中脂氧合酶活性变化. *园艺学报*, 26 (4): 227 - 231.
- Xu Wen-ping, Chen Kun-song, Li Fang, Zhang Shang-long. 2000. Regulations of lipoxygenase, jasmonic acid and salicylic acid on ethylene biosynthesis in ripening kiwifruit. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 26 (6): 507 - 514. (in Chinese)
- 许文平, 陈昆松, 李方, 张上隆. 2000. 脂氧合酶、茉莉酸和水杨酸对猕猴桃果实成熟软化进程中乙烯生物合成的调控. *植物生理学学报*, 26 (6): 507 - 514.
- Zhang B, Chen Kun-song, Judith Bowen, Andrew Allan, Richard Epley, Sakuntala Karunairetnam, Ian Ferguson. 2006. Differential expression within the LOX gene family in ripening kiwifruit. *Journal of Experimental Botany*, 57: 3825 - 3836.
- Zhang Y, Chen K S, Chen Q J, Zhang S L, Ren Y P. 2003a. Effects of acetylsalicylic acid (ASA) and ethylene treatments on ripening and softening of postharvest kiwifruit. *Acta Botanica Sinica*, 45 (12): 1447 - 1452.
- Zhang Y, Chen K S, Zhang S L, Ferguson I. 2003b. The role of salicylic acid in postharvest ripening of kiwifruit. *Postharvest Biology and Technology*, 28: 67 - 74.