

# 采后园艺产品能量代谢与调控的研究进展

蒋跃明, 王 慧, 易 春, 屈红霞, 段学武

(中国科学院华南植物园 植物资源保护与可持续利用重点实验室;

广东省应用植物学重点实验室, 广东 广州 510650)

**摘 要:** 能量供应是维持生物体正常生命活动的基础, 能量物质亏损诱发了园艺作物采后衰老发生. 文章简述了采后园艺产品能量代谢与调控的研究进展, 并从能量的合成、转运和耗散的运行与调控机制方面进行了展望.

**关键词:** 能量; 园艺作物; 采后; 衰老; 病害; 亏损

**中图分类号:** X 17 **文献标志码:** A

## 1 采后园艺产品能量概述

生物生命活动依赖于能量供应. 能量伴随物质代谢过程, 以腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)形式贮存, 主要用于生物合成、营养物质运输、基因信息传递、离子载体和通道调节等<sup>[1]</sup>. ATP作为能量的直接利用形式, 可分为胞内ATP和胞外ATP 2种. 胞内ATP的存在最早发现于1929年, 作为细胞内各种生化反应和生理代谢的直接能量来源, 是生命存活的基础. 近年来研究还发现, ATP除了作为“能量货币”调节生命代谢活动, 胞外的ATP分子还承担着信号分子的角色<sup>[2-3]</sup>.

园艺产品在采后衰老时常伴随着物质转化、呼吸代谢途径和呼吸链组分的改变. 在正常生命活动中, 园艺产品通常能够合成足够能量以维持组织的正常代谢; 但当处于衰老或在不良环境胁迫条件下, 呼吸链受损、ATP合成能力降低, 细胞因能量耗竭而出现代谢与功能的紊乱, 结果导致细胞结构的破坏和细胞内功能组分丧失, 最终形成细胞不可逆损伤而导致细胞以凋亡方式死亡<sup>[1,4]</sup>. 可见, 维持细胞内能量水平可保持园艺产品的正常生命活动, 从而能维持品质, 延长采后贮运货架期.

线粒体一方面是生物体进行呼吸作用和能量合成的场所, 另一方面是生物体最早表现出功能性衰退的细胞器<sup>[1]</sup>. 由线粒体功能下降而引起的细胞能量缺乏, 可减弱采后园艺产品各种生理应激的能力<sup>[4]</sup>. 当采后园艺产品组织衰老时, 线粒体可出现数量的减少和体积增大, 总体积下降, 脂质过氧化产物累积, 线粒体DNA缺失加重, 线粒体膜电位降低, 氧化磷酸化耦联效率降低、ATP生成下降, 导致了细胞发生能量亏损. SAQUET等<sup>[5]</sup>发现“Conference”梨(*Pyrus ussuriensis*)和“Jonagold”苹果(*Malus pumila* Mill.)气调贮藏2个月, “Jonagold”苹果组织中的ATP含量下降明显, 而“Conference”梨仅略微下降. 荔枝果实采后在衰老过程中, 果皮组织能量水平明显下降, 生理代谢失调, 可能是导致果实衰老、品质劣变的一个重要因素<sup>[6]</sup>; 与此同时, 组织能量亏损, 导致了以荔枝(*Litchi chinensis* Sonn.)霜疫霉菌为主的病害大量发生<sup>[1]</sup>. 可见, 维持组织能量代谢水平可明显保持园艺产品品质, 推迟衰老和抑制病害发生.

## 2 能量与采后园艺作物衰老

能量亏损可能是决定细胞死亡的重要因素. 对于整体植株发育而言, ATP合成体系和利用体

收稿日期: 2016-06-10; 修回日期: 2016-06-29

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(973计划); 国家自然科学基金资助项目(31271971); 中国科学院重点部署资助项目(KSZD-EW-Z-021-3-3)

作者简介: 蒋跃明(1963-), 男, 研究员, 博士. E-mail: ymjiang@scbg.ac.cn

系处于相对动态平衡之中;当能荷值( EC) 大于一阈值时,生长发育顺利,当 EC 小于这一阈值时,便意味着生长停滞或衰老;而对于细胞个体而言,细胞中的 ATP 水平下降是细胞死亡的决定因素<sup>[7]</sup>. 当细胞 ATP 水平维持在正常范围时,细胞存活;一旦低于这一水平,细胞即走向死亡,其中 ATP 水平降低是衰老起始的显著特征<sup>[1]</sup>. “Jonagold” 苹果在气调贮藏过程中 ATP 含量明显下降<sup>[5]</sup>. 荔枝果实随着褐变指数增加,ATP 含量和能荷水平也迅速降低<sup>[8]</sup>. 香石竹( *Dianthus caryophyllus* L.) 切花花瓣伴随内卷和枯萎等衰老症状的发生,ATP 合成下降<sup>[9]</sup>. 通过合适处理可维持园艺作物细胞核苷酸和能荷水平,有效延缓组织衰老和褐变. 例如,气调贮藏呼吸代谢低,耗能少,ATP 累积<sup>[10]</sup>. 经纯氧处理后“淮枝”荔枝果皮组织中的 ATP 含量和能荷水平较高,果皮褐变率降低<sup>[8]</sup>. 采用低氧( 5% O<sub>2</sub> + 95% N<sub>2</sub>) 处理香石竹切花,明显提高组织中的 ATP 和能荷水平,延长花期<sup>[11]</sup>. 外加 ATP 明显延长香石竹花期,且相应的能量水平较高<sup>[12]</sup>. 可见,组织能量亏损导致衰老和褐变;反之,维持组织能量代谢水平可明显推迟衰老和抑制褐变的发生. 普遍认为,ATP 含量和 EC 具有一致性,二者水平直接反应生命代谢活动的强弱.

细胞膜是生物体的重要组成部分. 在植物衰老过程中,膜透性增强,膜内外离子梯度丧失和一些重要膜脂蛋白如离子泵功能下降<sup>[13]</sup>. 膜系统的破坏是采后果蔬衰老的原初反应,它意味着膜完整性的丧失、细胞离子泄露和去区域化,表现为膜透性的增加<sup>[14]</sup>. 正常植物细胞能合成足够能量以维持细胞内膜代谢等的平衡;而处于衰老或环境胁迫下的植物细胞表现为 ATP 合成能力下降,代谢与功能的紊乱,膜结构和完整性、区域化丧失,底物和酶作用,最终导致细胞不可逆死亡. 膜系统的伤害可能与细胞内能量亏损有关<sup>[15-16]</sup>. TRIPPI 等<sup>[9]</sup>发现香石竹切花在瓶插期间细胞膜透性增加与组织能量亏损呈正相关;提高香石竹切花组织 ATP 和能荷水平可降低质膜透性和减轻细胞膜劣变发生<sup>[11]</sup>. 荔枝果实随着贮藏时间延长,组织内的 ATP、ADP 和能荷值下降,果皮质膜透性增加,细胞膜完整性遭到破坏<sup>[8]</sup>. 脂类是细胞膜的主要组成部分;而膜脂成分的变化可能会改变膜的生物物理和生物化学特性,导致膜区域化的丧失<sup>[17]</sup>. 研

究表明,ATP 在脂类的合成和细胞膜的修复中起重要作用<sup>[16]</sup>. RAWYLER 等<sup>[18]</sup>研究表明,ATP 合成与膜脂降解之间存在相关性:当 ATP 合成速率低于一定阈值时,膜脂水解产物,如自由脂肪酸和 N-乙酰磷脂酰乙醇胺含量明显增加. SAQUET 等<sup>[19]</sup>研究结果也表明,随着“Conference”梨在延迟气调贮藏期间,组织能量代谢水平增加,多聚不饱和脂肪酸如油酸和亚油酸等含量明显上升. 因此,保持细胞内 ATP 和能荷水平可影响到细胞膜结构的完整性,进而保持植物正常生命活动,从而延迟衰老发生.

### 3 能量与采后园艺作物病害

植物衰老是一个有序的细胞程序性死亡过程,受到能量水平的调控,而衰老所引起的抗病力下降受 ATP 调控. 作为代谢过程,抗毒素和病程相关蛋白合成等生理过程都与能量水平紧密相关. 在果实收获初期,荔枝霜疫霉菌潜伏在荔枝果实表面,与寄主细胞之间维持着平衡;但随着果实衰老加剧,细胞膜被破坏,病原菌-寄主间的平衡被打破,病原菌感受到信号后萌发侵入菌丝和产生毒素降解细胞,果实细胞快速走向死亡<sup>[20-21]</sup>. 伴随细胞膜衰老、膜脂降解和潜伏的病原菌被活化,进而侵染果实组织. 在受病菌侵染的植物细胞中,呼吸速率增强,ATP 含量相应增加;其代谢变化与植物体对病原菌反应紧密相关,但是寄主细胞坏死或降解伴随的生理生化代谢(如氧自由基清除能力降低、酚类物质含量下降和膜功能衰退等)与细胞衰老过程相似<sup>[1, 22-24]</sup>.

在植物受到病原物侵染后,第一个明显的反应是寄主的呼吸作用增强,能量合成升高,以应对相关病害响应的代谢所需能量,消除病原菌的侵染作用<sup>[25]</sup>. 能荷值在感染初期差别较小,但到侵染后期,寄主的氧化磷酸化解偶联,ATP 供应不足,细胞受伤害,寄主抗病能力降低,能荷趋向降低,在寄主死亡时最终下降至零. 在病原菌侵染初期,果实组织的能荷值保持相对恒定,说明代谢平衡能维持细胞正常生命活动状态<sup>[26-27]</sup>. 在病害发生期间,能量对植物组织的自由基产生、抗氧化和抗病能力有重要影响. 因此,“细胞内 ATP 调控系统”是植物抗病的机制之一.

## 4 胞外 ATP( Extracellular ATP $\mu$ ATP) 在采后园艺作物衰老中的信号作用

自 20 多 a 前存在动物体膜上嘌呤能受体“Purinoreceptors”(P2X 和 P2Y) 的发现, 已有大量研究证明  $\mu$ ATP 和  $\mu$ ADP 能直接与该类受体结合, 激活二次信使, 诱导特异基因表达, 调节神经传递(神经递质功能)、免疫应答、细胞生长、细胞凋亡、分泌代谢、离子通道活性等生命活动过程<sup>[28-30]</sup>。尽管早期研究发现, 在植物中外施 ATP 可调节诱导机械运动<sup>[31]</sup>, 改变核酸内切酶活性<sup>[32]</sup>, 提高  $K^+$  摄取量<sup>[33]</sup>, 减弱胞质环流<sup>[34]</sup>, 调节气孔开放<sup>[35]</sup> 和刺激花粉管生殖核分裂<sup>[36]</sup>; 但仍认为主要通过调节胞内能量水平来改变细胞生长代谢或响应。直到近年,  $\mu$ ATP 对第二信使(胞内钙浓度  $[Ca^{2+}]_{cyt}$ ) 和过氧化物的影响的研究, 发现  $\mu$ ATP 也是直接信使物质, 对细胞存活具有关键的作用<sup>[3, 37]</sup>。

Apyrase(腺苷三磷酸酶和腺苷二磷酸酶) 是水解 ATP 释放能量的最有效的一类酶。现在植物中发现的 Apyrase 大都是位于质膜上, 但活动位点指向胞外基质的胞外酶<sup>[38]</sup>。这是因为植物在受到机械刺激、损伤或生长旺盛的代谢活动中, 细胞分泌大量 ATP 到胞外基质<sup>[12, 37]</sup>。仅微摩尔级的  $\mu$ ATP 便足以引起强烈的细胞信号响应<sup>[3]</sup>, 而 Apyrase 便不断分解移除过多 ATP 分子, 维持一定的  $\mu$ ATP 水平。因此, Apyrase 作为胞外酶对控制  $\mu$ ATP 水平起非常关键作用。

TANG 等<sup>[39]</sup> 发现, 当胞外 ATP 浓度大量增加时, 生长素的运输被阻断, 大量积累在生长位点中。由于生长素的两重性, 反而抑制了根系生长; 而植物细胞胞外存在微摩尔级的  $\mu$ ATP 即可诱导植物细胞信号传递, 激发嘌呤能受体以转换传递途径<sup>[3, 42]</sup>; 而浓度过高反而影响生长素等生长调节因子抑制生长。WU 等报道, 在 Apyrase 受抑制的根系中  $\mu$ ATP 水平大大提高。因此, 根系生长受到胞外 ATP 含量调节,  $\mu$ ATP 水平又受到 Apyrase 的调控<sup>[40]</sup>。另一方面,  $\mu$ ATP 对于生长发育甚至细胞存活必不可少; Apyrase 活性增加导致胞外 ATP 的匮乏, 抑制了马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 的生长<sup>[41]</sup>。目前, 关于胞外 ATP 在采后园艺作物的生理生化作用与机制还不明确, 特别是在调控衰老

方面。因而, 深入揭示  $\mu$ ATP 在采后园艺作物中的作用, 可促进对采后园艺作物衰老机制的进一步认识。

## 5 果蔬产品采后能量代谢的调控

在采后园艺作物组织中, 高能损耗会导致线粒体的呼吸活性增强, 氧化磷酸化和 ATP 合成速率升高, 继而活性氧产生增加; 但过量的自由基积累和活性氧产生可影响线粒体上的酶和电子传递链而导致线粒体损伤, 阻断能量产生进程而引起能量供给不足<sup>[4, 42]</sup>。不过, 在一定范围内, 植物组织可通过增强交替氧化酶(AOX) 和解耦联蛋白(UCP) 活性及其表达水平, 调控氧化磷酸化和 ATP 合成速率, 从而维持能量供需动态平衡<sup>[43-44]</sup>。在香蕉(*Musa paradisiaca*)、芒果(*Mangifera indica* L.)、番木瓜(*Carica papaya* L.)、菠萝(*Ananas comosus*)、苹果和草莓(*Fragaria daltoniana* Cay) 等果实成熟衰老过程中, 均发现 AOX 和 UCP 的表达<sup>[45-46]</sup>。AOX 和 UCP 可使果实在逆境(高氧、厌氧和低温等) 下调节能量平衡, 抵抗氧化胁迫, 保持三羧酸循环的运行, 降低线粒体电子传递链中活性氧产生水平<sup>[47-48]</sup>。结合前面提到的电子传递链与氧化磷酸化和末端氧化系统, 可初步认为果蔬产品在采后过程中能量代谢存在着多种多样的调控方式或途径。

线粒体膜上存在多种能量载体蛋白, 其中 ADP/ATP 载体蛋白(AAC) 和 ATP 转运蛋白(ANT) 负责 ATP 在线粒体和胞质之间的运输<sup>[42]</sup>。AAC 介导线粒体中高浓度的 ATP 运入胞质, 同时反向交换运出等量的 ADP, 是线粒体 ATP 浓度的主要调节者<sup>[49-50]</sup>。敲除 AAC 导致拟南芥根(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) 呼吸速率降低, 根的生长放缓<sup>[51]</sup>。可见, ATP 转运功能在减少能量损耗、维持生物体内细胞器功能具有特别意义。

蔗糖非酵解型蛋白激酶(Sucrose non-fermenting related protein kinase, SnRK) 是细胞内的“能量调节器”, 参与植物体内多种信号途径的转导, 对植物的抗逆性起到重要作用<sup>[42, 52]</sup>。生物体在热休克和缺氧等胁迫条件下, ATP 合成受到干扰或 ATP 消耗可激活腺苷酸活化蛋白激酶(AMP-activated protein kinase, AMPK), 关闭消耗 ATP 的代谢活动(如脂类、蛋白质的合成), 同时激活产生 ATP

相关的代谢途径(如葡萄糖和脂肪酸的氧化)<sup>[42]</sup>. AMPK 不仅通过磷酸化调控酶的活性产生直接效应,而且通过调控转录水平对代谢过程产生长远的影响<sup>[53]</sup>.可见,生物体 SnRK 可能感知 ATP 亏损信号从而调控能量合成、转运和耗散相关基因的转录,从而维持组织能量动态平衡;而持续胁迫或过度胁迫,则超出组织自身能量调控范围,不能修复胁迫所造成的伤害,细胞、组织或整个植物最终出现功能性衰老<sup>[42,54]</sup>.

生物能量调控涉及到能量合成(ATP 合成酶)、转运(AAC 和 ANT)、耗散(AOX 和 UCP)以及感知调控的蔗糖非酵解型蛋白激酶(SnRK)等.以采后荔枝果实为材料,发现荔枝果实在采后衰老过程中,SnRK 可能感知衰老及 ATP 亏缺信号,调控 ATP 合成、转运、耗散基因的表达,维持能量平衡.其中 *LcAtpB* 可作为荔枝衰老起始的标记基因,*LcAOX1* 表达上升和 AOX 活性增强可能是导致采后荔枝果实能量亏缺的重要原因(图 1).

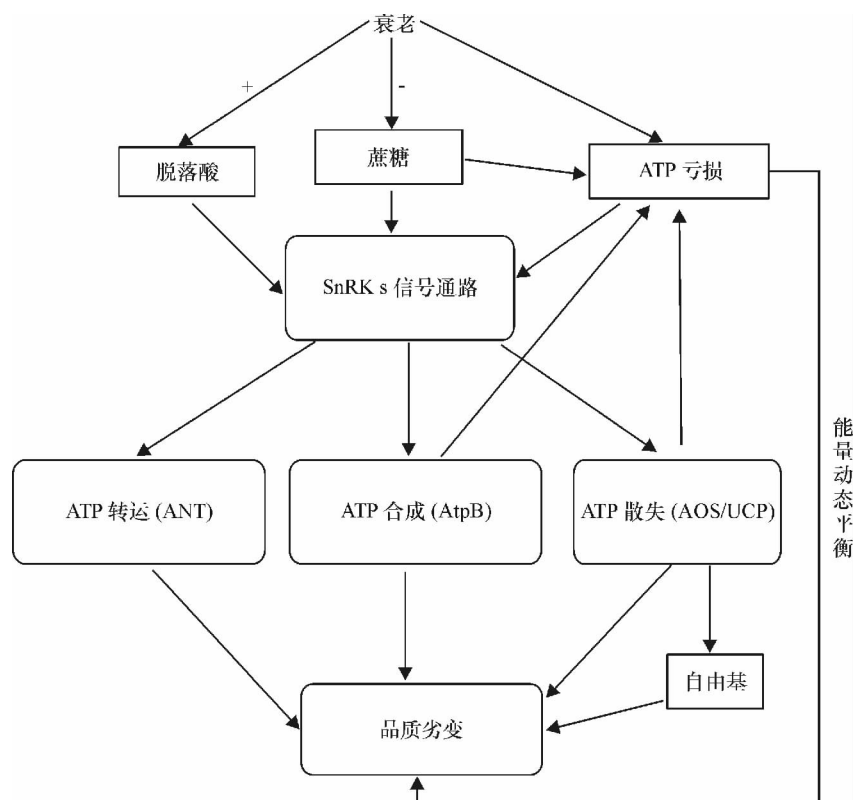


图 1 荔枝果实采后衰老过程可能的能量调控机制

Fig. 1 Possible mechanism to account for energy regulation in senescent litchi fruit

## 6 展 望

生物体能量的产生和利用是一个高度协调的生命活动.在园艺作物采后过程中能量代谢存在着多种多样的调控方式,包括能量合成、耗散和转运等过程,并且相互之间影响着细胞内能量的供应.另外,因能量调控元件的多样性和能量调控体

系的复杂性,在生物体内如何精细调控细胞能量水平和有效利用?特别是有关能量信号分子、UCP、ACC 与 SnRK 的分子调控方式还不清楚.在采后园艺作物中,解析能量调控的关键途径和能量信号启动园艺产品采后衰老的原初过程具有重要意义;同时,对于从能量角度出发为研发园艺产品采后品质控制新技术提供理论指导.

### 参考文献:

[1] 易春. 能量对采后荔枝果实的衰老和抗病性的调控作用[D]. 北京: 中国科学院, 2009.

YI C. Regulation role of energy in senescence and disease resistance of harvested litchi fruit[D]. Beijing: Chinese Acade-

- my of Sciences ,2009.
- [2] RALEVIC V ,BURNSTOCK G. Receptors for purines and pyrimidines[J]. *Pharmacol Rev* ,1998 ,50: 413-492.
- [3] DEMIDCHIK V ,NICHOLS C ,OLIYNYK M ,et al. Is ATP a signaling agent in plants? [J]. *Plant Phys* ,2003 ,133: 456-461.
- [4] JIANG Y M ,JIANG Y L ,QU H X ,et al. Energy aspects in ripening and senescence of harvested horticultural crops[J]. *Stewart Postharv Rev* 2007 ,2: 5.
- [5] SAQUET A A ,STREIF J ,BANGERTH F. Changes in ATP ,ADP and pyridine nucleotide levels related to the incidence of physiological disorders in ‘Conference’ pears and ‘Jonagold’ apples during controlled atmosphere storage[J]. *J Hort Sci Biotech* ,2000 ,75: 243-249.
- [6] LIU H ,SONG L L ,JIANG Y M ,et al. Short-term anoxia treatment maintains tissue energy levels and membrane integrity and inhibits browning of harvested litchi fruit[J]. *J Sci Food Agr* ,2007 ,87: 1767-1771.
- [7] RITCHER C ,SCHWEIZER M ,COSSARIZZA A ,et al. Control of apoptosis by the cellular ATP level[J]. *FEBS Lett* ,1996 ,378: 107-110.
- [8] DUAN X W ,JIANG Y M ,SU X G ,et al. Role of pure oxygen treatment in browning of litchi fruit after harvest[J]. *Plant Sci* ,2004 ,167: 665-668.
- [9] TRIPPI V S ,PAULIN A. The senescence of cut carnations: a phasic phenomenon[J]. *Phys Plant* ,1984 ,60: 221-226.
- [10] XUAN H ,STREIF J ,SAQUET A ,et al. Application of boron with calcium affects respiration and ATP/ADP ratio in ‘Conference’ pears during controlled atmosphere storage[J]. *J Hort Sci Biotech* ,2005 ,80: 633-637.
- [11] TRIPPI V S ,PAULIN A ,PRADET A. Effect of oxygen concentration on the senescence and energy metabolism of cut carnation flowers[J]. *Phys Plant* ,1988 ,73: 374-379.
- [12] SONG L L ,JIANG Y M ,GAO H Y ,et al. Effects of adenosine triphosphate on browning and quality of harvested litchi fruit[J]. *Amer J Food Tech* ,2006 ,1(2): 173-178.
- [13] BROWN D J ,BEEVERS H. Fatty acid of rice coleoptiles in air and anoxia[J]. *Plant Phys* ,1987 ,84: 555-559.
- [14] 蒋跃明,傅家瑞,徐礼根. 膜对采后园艺作物衰老的影响[J]. *广西植物* ,2002 ,22: 160-166.
- JIANG Y M ,FU J R ,XU L G. Membrane effects in postharvest senescence of horticultural crops[J]. *Guihaia* ,2002 ,22: 189-195.
- [15] HARWOOD J L. Fatty acid metabolism[J]. *Annu Rev Plant Phys Mol Biol* ,1988 ,39: 101-138.
- [16] OHLROGGE J ,BROWSE J. Lipid biosynthesis[J]. *Plant Cell* ,1995 ,7: 957-970.
- [17] MARANGONI A G ,PALMA T ,SANLEY D W. Membrane effects in postharvest physiology[J]. *Posth Biol Tech* ,1996 ,7: 193-217.
- [18] RAWYLER A ,BRAENDLE R. N-Acylphosphatidylethanolamine accumulation in potato cells upon energy shortage caused by anoxia or respiratory inhibitors[J]. *Plant Phys* ,2001 ,127: 240-251.
- [19] SAQUET A A ,STREIF J ,BANERTH F. Energy metabolism and membrane lipid alterations in relation to brown heart development in ‘Conference’ pears during delayed controlled atmosphere storage[J]. *Posth Bio Tech* ,2003 ,30: 123-132.
- [20] YI C ,QU H X ,JIANG Y M ,et al. ATP-induced changes in energy status and membrane integrity of harvested litchi fruit and its relation to pathogen resistance[J]. *J Phyt* ,2008 ,156: 365-371.
- [21] YI C ,JIANG Y M ,SHI J ,et al. ATP-regulation of antioxidant properties and phenolics in litchi fruit during browning and pathogen infection process[J]. *Food Chem* ,2010 ,118: 42-47.
- [22] PRUSKY D. Pathogen quiescence in postharvest diseases[J]. *Annu Rev Phytop* ,1996 ,34: 413-434.
- [23] FENG L Y ,WU F W ,LI J ,et al. Antifungal activities of polyhexamethylene biguanide and polyhexamethylene guanide against citrus sour rot pathogen *Geotrichum citri-aurantii* in vitro and in vivo[J]. *Posth Biol Tech* ,2011 ,61: 160-164.
- [24] Yi C ,JIANG Y M ,SHI J ,et al. Effect of adenosine triphosphate on changes of fatty acids in harvested litchi fruit infected by *Peronophythora litchii* [J]. *Posth Bio Tech* ,2009 ,54: 59-164.
- [25] BAYLEY J ,MERRETT M J. Adenosine triphosphate concentration in relation to respiration and resistance to infection in tissues infected by virus[J]. *New Phyt* ,1968 ,68: 257-263.
- [26] CAO S F ,CAI Y T ,YANG Z F ,et al. Effect of MeJA treatment on polyamine ,energy status and anthracnose rot of loquat fruit[J]. *Food Chem* ,2013 ,145: 86-89.

- [27] CHEN M Y , LIN H T , ZHANG S , et al. Effects of adenosine triphosphate ( ATP ) treatment on postharvest physiology , quality and storage behavior of longan fruit [J]. Food Bio Tech , 2015 , 8: 971-982.
- [28] BODIN P , BURNSTOCK G. Purinergic signaling: ATP release [J]. Neurochem Res , 2001 , 26: 959-969.
- [29] BURNSTOCK G. Purinergic nerves [J]. Pharmacol Rev , 1972 , 24: 509-581.
- [30] BURNSTOCK G , KNIGHT G E. Cellular distribution and functions of P2 receptor subtypes in different systems [J]. Int Rev Cytol , 2004 , 240: 31-51.
- [31] JAFFE M J. The role of ATP in mechanically stimulated rapid closure of the Venus's flytrap [J]. Plant Physiol , 1973 , 51: 17-18.
- [32] UDVARDY J , FARKAS G L. ATP stimulates the formation of nucleases in excised Avena leaves [J]. Z Pflanzenphys , 1973 , 69: 394-401.
- [33] LÜTTGE U , SCHÖCH EV , BALL E. Can externally applied ATP supply energy to active ion uptake mechanisms of intact plant cells? [J]. Aust J Plant Phys , 1974 , 1: 211-220.
- [34] WILLIAMSON R E. Cytoplasmic streaming in chara: A cell model activated by ATP and inhibited by cytochalasin B [J]. J Cell Sci , 1975 , 17: 655-668.
- [35] NEJIDAT A , ITAI C , ROTH-BEJERANO N. Stomatal response to ATP mediated by phytochrome [J]. Plant Phys , 1983 , 57: 367-370.
- [36] KAMIZYO A , TANAKA N. Studies on the generative nuclear divisions. III. Effects of exogenous ATP on the generative nuclear divisions in *Lilium longiflorum* [J]. Cytologia , 1982 , 47: 195-205.
- [37] JETER C , TANG W , HENAFF E , et al. Evidence of a novel cell signaling role for extracellular adenosine triphosphates and diphosphates in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell , 2004 , 16: 2652-2664.
- [38] THOMAS C , SUN Y , NAUS K , et al. Apyrase functions in plant phosphate nutrition and mobilizes phosphate from extracellular ATP [J]. Plant Phys , 1999 , 119: 543-551.
- [39] TANG W , BRADY S R , SUN Y , et al. Extracellular ATP inhibits root gravitropism at concentrations that inhibit polar auxin transport [J]. Plant Phys , 2003 , 131: 147-154.
- [40] WU J , STEINEBRUNNER I , SUN Y , et al. Apyrases ( nucleoside triphosphate-diphosphohydrolases ) play a key role in growth control in *Arabidopsis* [J]. Plant phys , 2007 , 144: 961-975.
- [41] KIM S Y , SIVAGURU M , STACEY G. Extracellular ATP in Plants. Visualization , localization , and analysis of physiological significance in growth and signaling [J]. Plant Phys , 2006 , 142: 984-982.
- [42] 王慧. 荔枝果实采后衰老的能量合成、转运、耗散的运行与调控机制 [D]. 北京: 中国科学院 , 2015.
- WANG H. Characteristics and regulation mechanisms of energy synthesis , translocation and dissipation in postharvest senescent fruit of litchi ( *Litchi chinensis* Sonn.) [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences , 2015.
- [43] ALMEIDA A M , JARMUSZKIEWICZ W , KHOMSI H , et al. Cyanide-resistant , ATP-synthesis-sustained , and uncoupling-protein-sustained respiration during postharvest ripening of tomato fruit [J]. Plant Phys , 1999 , 119: 1323-1329.
- [44] VERCESI A E , BORECKY J , GODOY MAIA I D , et al. Plant uncoupling mitochondrial proteins [J]. Annu Rev Plant Biol , 2006 , 57: 383-404.
- [45] BORECKY J , NOGUEIRA F T S , OLIVEIRA K A P , et al. The plant energy-dissipating mitochondrial systems: depicting the genomic structure and the expression profiles of the gene families of uncoupling protein and alternative oxidase in monocots and dicots [J]. J Exp Bot , 2006 , 57: 849-864.
- [46] CONSIDINE M J , GOODMAN M , ECHTAY K S , et al. Superoxide stimulates a proton leak in potato mitochondria that is related to the activity of uncoupling protein [J]. J Biol Chem , 2003 , 278: 22298-22302.
- [47] TIAN M , GUPTA D , LEI X Y , et al. Effects of low temperature and ethylene on alternative oxidase in green pepper ( *Capsicum annuum* L.) [J]. J Hort Sci Biotech , 2004 , 79: 493-499.
- [48] PURVIS A C , SHEWFELT R L , GEGOGINE J W. Superoxide production by mitochondria isolated from green bell pepper fruit [J]. Phys Plant , 1995 , 94: 743-749.
- [49] KLINGENBERG M. The ADP and ATP transport in mitochondria and its carrier [J]. Biochim Biophys Acta , 2008 , 1778: 1978-2021.
- [50] PALMIERI F , PIERRI C L , DE GRASSI A , et al. Evolution , structure and function of mitochondrial carriers: a review

- with new insights [J]. *Plant J*, 2011, 66: 161-181.
- [51] PALMIERI L, SANTORO A, CARRARI F, et al. Identification and characterization of ADNT1, a novel mitochondrial adenine nucleotide transporter from *Arabidopsis* [J]. *Plant Phys* 2008, 148: 1797-1808.
- [52] LIU M S, LI H C, LAI Y M, et al. Proteomics and transcriptomics of broccoli subjected to exogenously supplied and transgenic senescence-induced cytokinin for amelioration of postharvest yellowing [J]. *J Prot*, 2013, 93: 133-144.
- [53] BAENA-GONZALEZ E. Energy signaling in the regulation of gene expression during stress [J]. *Molec Plant*, 2010, 3: 300-313.
- [54] CROZET P, MARGALHA L, BUTOWT R, et al. SUMOylation represses SnRK1 signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2016, 85: 120-133.

## Advance in energy generation and control of harvested horticultural crop

JIANG Yue-ming, WANG Hui, YI Chun, QU Hong-xia, DUAN Xue-wu

(Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization; Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany,  
South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** Cellular energy supply is a key factor in controlling senescence and disease while the senescence and disease of postharvest horticultural crops may be attributed to limited availability of energy or low energy generation. The paper reviewed the recent advance in energy generation and control and then proposed the regulation mechanism of energy availability based on the synthesis, translocation and dissipation of harvested horticultural crops.

**Key words:** energy; horticultural crop; postharvest; senescence; disease; deficit

【责任编辑: 陈 钢】