

果菜类蔬菜中不饱和脂肪酸研究进展

王祉丹¹, 薛婉钰¹, 周海霞², 张 果², 陈书霞¹

(1. 西北农林科技大学园艺学院·陕西省蔬菜工程技术研究中心 陕西杨凌 712100;

2. 郑州市农业科技研究院 郑州 450006)

摘 要: 不饱和脂肪酸是果菜类蔬菜果实中重要的组成部分, 广泛参与生长发育、果实品质形成和抗逆等多种生理过程, 其含量及成分因作物种类、栽培技术、环境条件以及果实采后处理等不同而发生变化。不饱和脂肪酸的种类和含量不但影响生长发育等过程, 还影响果实品质的形成, 尤其对芳香物质如醛、醇及酯等的种类和含量起重要的调控作用。主要综述了近年来不饱和脂肪酸对果菜类蔬菜生长发育的影响, 以及不饱和脂肪酸种类和含量影响果实香气物质代谢的调控过程, 以期为果菜类蔬菜生长发育及果实品质提升奠定基础。

关键词: 果菜类蔬菜; 不饱和脂肪酸; 脂氧合酶; 脂肪酸合成

中图分类号: S641+S642+S643

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2025)08-001-08

Research progress on unsaturated fatty acids in fruit vegetables

WANG Zhidan¹, XUE Wanyu¹, ZHOU Haixia², ZHANG Guo², CHEN Shuxia¹

(1. College of Horticulture, Northwest A & F University/Shaanxi Provincial Vegetable Engineering Technology Research Center, Yangling 712100, Shaanxi, China; 2. Zhengzhou Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450006, Henan, China)

Abstract: As important component of the fruits of fruit vegetables, unsaturated fatty acids widely involved in various physiological processes, including growth and development, fruit quality formation and stress resistance. Their content and composition vary depending on factors such as crop species, cultivation techniques, environmental conditions and fruit postharvest treatment. The content and type of unsaturated fatty acids not only affect growth and development process, but also affect the formation of fruit quality, especially playing an important role in the content and type of aromatic substances, such as aldehydes, alcohols and esters. This review mainly summarizes recent research on the impact of unsaturated fatty acids on the growth and development of fruit vegetables, as well as the regulation process of the content and type of unsaturated fatty acids affecting the metabolism of fruit aroma compounds, in order to lay a foundation for the growth and development of fruit vegetables and the improvement of fruit quality.

Key words: Unsaturated fatty acid; Fruit vegetables; Lipxygenase; Fatty acid synthesis

果菜类蔬菜是以嫩果实或成熟的果实为产品器官的一类蔬菜, 包括茄果类蔬菜如番茄、茄子、辣椒等, 瓠果类蔬菜如黄瓜、西瓜、甜瓜、南瓜等, 荚果类蔬菜如菜豆、豌豆、扁豆等。它们因丰富的种类和营养价值而备受消费者青睐, 具有较高的商业价值。其果实富含多种不饱和脂肪酸, 且种类丰富。可被分为单不饱和脂肪酸和多不饱和脂肪酸, 其中单不饱和脂肪酸主要为油酸, 多不饱和脂肪酸主要是亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸, 如菜豆中的亚麻酸和亚油酸是主要脂肪酸成

分, 占脂肪酸总量的 63%~83%, 其次是棕榈酸和油酸^[1]; 南瓜籽中的亚油酸和油酸是重要的脂肪酸成分, 分别占其脂肪酸总量的 44.2%和 33.6%^[2]。不饱和脂肪酸广泛参与植物抗逆抗病、果实发育等多个生理生化过程中, 在植物生长发育中发挥着重要作用。

笔者聚焦于不饱和脂肪酸对果菜类蔬菜的影响, 总结研究结果并提出新的问题, 旨在为提高果实品质、抗病虫害以及贮藏等方向提供更多的思路。

收稿日期: 2025-02-23; 修回日期: 2025-04-22

基金项目: 西安市科技计划项目(22NYF004); 国家重点研发计划(2023YFE0206900)

作者简介: 王祉丹, 女, 在读本科生, 研究方向为蔬菜品质调控。E-mail: zhidanwang@nwsuaf.edu.cn

通信作者: 陈书霞, 女, 教授, 研究方向为蔬菜品质调控与种质创新。E-mail: shuxiachan@nwsuaf.edu.cn

1 果菜类蔬菜不饱和脂肪酸的种类及其合成途径

近年来,随着分子生物学和基因工程技术的发展,对不饱和脂肪酸代谢途径的研究也日益深入,这些研究成果为通过基因工程手段改良果菜类蔬菜的品质和抗逆性提供了重要的理论依据和实践指导。

脂肪酸代谢和合成主要存在于内质网和质体中。植物脂质可在多个酶作用下,经过一系列去饱和和延伸的过程合成以 C16 和 C18 为主的多不饱和脂肪酸^[3]。果菜类蔬菜中单不饱和脂肪酸主要为油酸,是饱和脂肪酸在 $\Delta 9$ 脂肪酸去饱和酶作用下催化合成^[4];多不饱和脂肪酸以亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸为主。

有研究将高等植物中合成多不饱和脂肪酸的途径分为两类,其中亚麻酸既可以通过磷脂酰胆碱途径合成,也可以通过油酸、亚油酸脱饱和途径合成。油酸在 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶或 $\Delta 12$ 脂肪酸去饱和酶作用下合成亚油酸;亚油酸进一步通过 $\Delta 15$ 去饱和酶作用合成亚麻酸^[5-6]。其中,脂肪酸去饱和酶(FAD)对植物脂肪酸合成具有重要作用^[7],其广泛参与胚乳^[8]、叶片和根瘤发育^[9]。FAD 将双键引入脂肪酸的烃链,进而形成不饱和脂肪酸^[10],该过程主要发生在细胞质膜和内质网中^[11]。

2 果菜类蔬菜中不饱和脂肪酸参与的功能

2.1 植物生长发育及成熟衰老

不饱和脂肪酸的含量和成分在果实发育过程中存在差异。不饱和脂肪酸等脂质含量的差异与果实成熟、衰老过程中细胞膜通透性的改变相关^[12]。在番茄中,游离亚油酸和亚麻酸很容易被脂氧合酶的作用氧化,产生相应的 9-或 13-氢过氧化物衍生物,然后作为氢过氧化物裂解酶通路的底物^[13],从而影响采后果实的成熟和衰老^[14]。对冷敏感的黄瓜和甜瓜等植物的脂肪酸成分及含量进行分析发现,C18 不饱和脂肪酸中最多的是非酯化脂肪酸^[15]。而非酯化脂肪酸含量较低会影响叶绿体结构和功能,其中,亚麻酸会影响光化学活性^[16]和叶绿体功能^[17]。由于植物叶绿体膜中三不饱和脂肪酸是膜脂肪酸的主要成分,其中较高的不饱和脂肪酸含量有助于提高类囊体膜流动性,进而有利于植物获取和分配光能^[18]。不饱和脂肪酸通过影响细胞膜

通透性、光化学活性、叶绿体结构和功能等途径影响果菜类蔬菜生长发育和成熟衰老的生理生化过程。

2.2 醛类及醇类香气的合成

高等植物具有的独特气味主要是由醇、醛、酮、烯烃、酯、酸等挥发性化合物组成,其中,葫芦科作物特有的特征香气化合物醛和醇类是以不饱和脂肪酸为底物氧化形成的。这些包括直链醇、醛、酮、酸、酯在内的挥发性化合物基本上通过包括 α 氧化和 β 氧化的三个脂肪酸代谢过程合成^[19-20]。有研究表明,内源脂肪酸在组织破碎的情况下,通过脂氧合酶的过氧化作用产生相应的脂氢过氧化物^[21];再通过氢过氧化物裂解酶转化为相应的 C6 或 C9 醛类物质^[22],进一步在醇脱氢酶的还原作用下形成相应的 C6 或 C9 醇类及酯类物质^[23]。这些醛类及其醇类、酯类物质的不同含量和种类组成使果菜类蔬菜具有特殊的香气,香气的浓郁程度也是消费者的关注点之一。

糖和脂肪酸含量的降低会导致黄瓜果实 C9 醛及其醇类香气显著增加,C6 醛及其醇类香气显著减少^[24]。在甜瓜中,研究者在酿酒酵母中异源表达了来自烟草的 LOX(脂氧合酶)和来自甜瓜的 HPL(氢过氧化物裂解酶),该研究实现了从易于获得的多不饱和脂肪酸底物中生产(2E)-2-壬烯醛^[25]。在番茄目前已鉴定出的 400 多种挥发性化合物中,己醛含量的增加被认为是以亚油酸为主的游离脂肪酸氧化的结果^[26],而顺-3-己烯醛和反-2-己烯醛主要由亚麻酸形成^[27],而番茄中(E)-2-己烯醛和己醛的积累也与亚麻酸的含量呈正相关^[28],这表明不饱和脂肪酸含量的改变会影响果实中挥发性化合物的积累。*TomloxC* 是一种叶绿体靶向脂氧合酶亚型,可以使用亚油酸和亚麻酸作为底物生成挥发性 C6 风味化合物^[29]。

2.3 逆境胁迫的防卫

研究发现,甜椒在遭受冷害后饱和脂肪酸 16:0 和 18:0 含量会显著升高^[30]。当亚油酸被液态氧作用时,磷脂双分子层被破坏,降低了果实的抗寒性^[31]。在番茄中,通过过表达 *FAD3* 和 *FAD7*,可促进亚油酸转化为亚麻酸,提高了叶片和果实中亚麻酸与亚油酸的比值,增强了植株的耐寒性^[32-33]。

有研究表明,脂肪酸含量的降低是脂质过氧化的结果^[34],而冷胁迫条件下,膜脂过氧化是细胞膜损伤的主要原因,不饱和脂肪酸易被脂氧合酶氧化而导致膜脂过氧化,细胞膜饱和度变化影响果实品

质^[35]。饱和脂肪酸中引入双键可降低酰基链密度进而影响细胞膜流动性和耐寒性^[36]。因此,细胞膜不饱和脂肪酸和饱和脂肪酸的比例可影响果实在贮藏过程中的冷害程度^[37-38]。降低脂肪酸不饱和度和链长影响细胞膜透性,从而对黄瓜根部细胞质膜产生影响,进而影响植物抗氧化能力^[39]。

多数植物外表皮通常覆盖着以晶体形式存在的化合物,这些化合物共同组成了表皮蜡质,为植物抵御非生物逆境及病原菌侵害等提供支持^[40]。植物蜡质主要通过以 C16 和 C18 脂肪酸在脂肪酸延伸酶复合物的作用下形成 20~34 个碳原子的长链脂肪酸,再分别通过产生伯醇和蜡酯的酰基还原途径及产生烷烃、醇、酮和醛等脱羧途径而构成的复杂网络合成蜡质^[41]。

2.4 植物抗病过程

十八碳烯酸等不饱和脂肪酸是植物防御信号的重要组成部分^[42]。JA(茉莉酸)作为植物重要的防御激素,与诱导性抗性的形成相关,主要由亚麻酸衍生而来^[43],在脂氧合酶的作用下产生醛类等小分子挥发物,这些脂肪酸衍生物也被称为绿叶挥发物,能够吸引害虫的天敌或诱导自身产生对病原的抗性^[44]。过表达 *TomloxD* 能激活 JA 合成途径,促进防御相关基因的表达,从而增强植株对昆虫及病原体侵染的抗性^[45]。同时,FAD(脂肪酸去饱和酶)也可通过影响 HPL 途径的底物含量参与植物对蚜虫的防御过程^[46]。另外,感染病原的番茄植株在嫩芽和根中的脂肪酸总量相比未感染的植株显著增加,JA 处理植株会进一步引起植物茎和根中的脂肪酸总量升高,同时脂肪酸氧化导致幼苗中的花生酸等含量相比根部显著降低^[47]。

综上,不饱和脂肪酸作为植物防御病害的主要影响因素,通过 JA、FAD、HPL 等途径参与植物抗病过程,尽管已知不饱和脂肪酸在以上合成途径中起重要作用,但其具体代谢途径和调控机制仍需进一步研究,从而更好地提高果菜类蔬菜抗病品质。

3 影响果菜类蔬菜果实不饱和脂肪酸种类和含量的因素

3.1 遗传因素

蔬菜种子中硬脂酸转化为亚麻酸的过程主要依赖于脂肪酸去饱和酶基因 *LeFAD3*,在番茄根中具有丰富的表达量,其表达受到温度依赖性调节^[33]。有研究发现,在番茄中过表达 *FAD3* 和 *FAD7*,可促进亚油酸转化为亚麻酸,提高了叶片和

果实中亚麻酸与亚油酸的比值^[32],其中过表达 *LeFAD3* 后,根部亚麻酸含量明显高于叶部^[33]。

ω -3 脂肪酸去饱和酶也是 α -亚麻酸生物合成的关键酶。通过在亚油酸 ω -3 位引入第 3 个双键而影响 α -亚麻酸的含量^[48]。同时,由于植物体中存在不同亚型的脂氧合酶,可能导致对亚麻酸和亚油酸等脂肪酸底物具有不同的选择性和活性^[49],而不饱和脂肪酸在底物水平上的差异也会引起下游代谢物的差异。在大肠杆菌中表达的辣椒 *CaLOX1* 酶催化亚油酸的氢过氧化^[50],有研究利用放射性标记亚油酸和亚麻酸,确认了多不饱和脂肪酸均被转化为 9-氢过氧化物和 13-氢过氧化物,其中 13 型氢过氧化物在番茄果实匀浆中被转化为挥发性醛^[21], 9-LOX 酶分别催化 18:2 亚油酸/18:3 亚麻酸转化为 9-氢过氧化物十八烯酸(二/三)烯酸(9-HPOD/T),而 13-LOX 酶催化亚油酸/亚麻酸合成 13-氢过氧化物十八烯酸(13-HPOT)^[51]。脂氧合酶也能通过调节不饱和脂肪酸含量而调节膜脂质流动性,从而影响黄瓜根部响应低温逆境的能力^[41]。沉默转基因番茄植株中 *TomloxA*、*TomloxB*、*TomloxC*、*TomloxD* 和 *TomloxE* 等 5 个基因,可以显著提高 α -亚麻酸和亚油酸含量^[52],为培育品质更好的番茄奠定基础。

3.2 环境因子

植物的生长发育始终受到环境的影响。有研究对不同的番茄栽培种的代谢物进行分析,发现两个变种的番茄品种脂肪酸含量受栽培季节的影响而表现出显著差异^[53],且植物表皮蜡质的合成过程也会受到环境因素的影响,例如缺水、高辐射和低温等条件^[54]。

温度作为重要的环境因子,对植物生长发育起到重要调控作用。特别是低温对膜脂质不饱和度的影响与植物耐寒性相关^[55]。低温会影响黄瓜不饱和脂肪酸的比例,从而影响黄瓜的生命活动^[41]。辣椒在长期低温的条件下,通过温度依赖性调节 *CaFAD7* 的表达,引起脂肪酸饱和度变化,从而保持适度的膜流动性^[56]。当番茄细胞在逆境下积累较多的亚油酸和亚麻酸时,会降低棕榈酸、硬脂酸和油酸的含量,继而影响下游基因的表达而直接促进内源性多胺、脯氨酸和一氧化氮的积累^[57]。温度也可通过影响脂氧合酶活性从而影响作物不饱和脂肪酸含量。前人对野生型番茄及基因沉默后的番茄进行热水处理,发现热水处理抑制了多聚半乳糖醛酸酶及脂氧合酶部分活性^[58]。

此外,光照也能调控脂肪酸合成,当把植物从亮处转移到暗处,发现植物叶片的脂肪酸合成速率显著下降^[59],黄瓜的糖和脂肪酸含量会因遮阴有所降低。因植物的光合作用降低导致果实中的可溶性糖含量下降,而随着可溶性糖含量的损失,糖酵解途径中大部分关键酶的转录水平也降低,所以可能导致果实中合成脂肪酸的前体含量降低,亚油酸含量显著降低^[24]。

3.3 逆境胁迫

RNA 病毒感染植物后也会激活宿主细胞中的脂质合成途径,进而影响脂质含量^[60]。

土壤富含多种营养元素,给植物提供营养的同时,也可能造成重金属胁迫。一些重金属元素可能通过影响抗氧化酶活性而影响脂肪酸含量。如重金属镉、铜、镍等降低脂肪酸不饱和度和链长^[39]。而缺少营养物质也会引起果实不饱和脂肪酸含量改变,如缺磷会引起黄瓜果实膜脂肪酰基结构的改变,导致细胞膜饱和度增加^[35]。

盐胁迫会引起活性氧含量升高,而多不饱和脂肪酸易发生相应的氧化作用。番茄幼苗在受到盐胁迫后会激活脂氧合酶途径,以不饱和脂肪酸为底物产生脂肪酸氢过氧化物及其衍生物^[61],进而导致不饱和脂肪酸含量降低。

有研究发现,甜椒在田间灌溉与干旱两个不同条件下生长,脂肪酸组成方面存在差异,但对比灌溉幼苗与干旱胁迫幼苗,不饱和度没有显著变化^[62]。干旱胁迫下,果实中的一些特定磷脂含量会增加,通常会激活脂肪酸代谢,提高番茄种子中的 α -亚麻酸的表达水平^[63]。

目前,已有报道的逆境胁迫包括重金属胁迫、盐胁迫、干旱胁迫等,通过动态调控脂肪酸代谢相关酶活性和基因表达,影响膜稳定性及植物逆境响应,为作物抗逆性改良和采后保鲜提供了理论依据。

3.4 外源物质处理

近年来,不同物质和处理方法对脂肪酸代谢、抗氧化能力和酶活性影响的研究备受关注。维生素 E 可与脂质过氧化链反应中产生的脂质自由基发生反应,保护膜上的多不饱和脂肪酸免受活性氧和自由基的破坏^[64]。

水杨酸处理植株会引起植物茎和根中的脂肪酸总量升高^[47]。磷酸三钠和水杨酸共同处理后,甜椒中关键脂肪酸去饱和酶基因表达水平则显著上调,提高了脂肪酸去饱和的效率,引起不饱和脂肪酸与饱和脂肪酸比率升高^[30]。

其他物质如褪黑素可通过 LOX 途径使甜椒膜脂质含量和不饱和脂肪酸与饱和脂肪酸比率升高^[38],甘氨酸甜菜碱可通过抑制脂氧合酶和磷脂酶 D 的活性提高亚麻酸和亚油酸含量以维持高不饱和脂肪酸水平^[31], γ -氨基丁酸(GABA)是一种广泛存在于生物体内的非蛋白质氨基酸,对植物生长发育具有重要作用^[65]。而外源施加 GABA 可以增加亚油酸和油酸含量,达到减轻种子老化程度的作用^[2];钙处理盐胁迫后的草莓植株有助于在胁迫初期维持叶片中较高的不饱和脂肪酸含量,并在盐胁迫后期能减缓不饱和脂肪酸分解的速度^[66]。在生产和采后过程中,可根据实际需求对果实进行外源物质处理进而达到保鲜、贮藏等目的。

3.5 栽培技术

合理的栽培技术措施是调节果菜类蔬菜生长发育的重要手段。有多项研究表明,栽培技术对植物脂肪酸含量的合成与积累具有重要作用,国内外的报道主要集中于粮食作物以及油料作物,如谷物^[67]、蓖麻^[68]、花生^[69]等,阐述了不同播期导致产品的脂肪酸含量及组成不同,为研究播期对果菜类蔬菜不饱和脂肪酸含量的影响提供了参考,如番茄脂肪酸含量受栽培季节的影响而表现出显著差异^[53]。

适期播种、合理施肥灌水、适时蹲苗、及时防治病虫害等措施对植物的影响均是环境因素或逆境胁迫的影响,而合理的整枝打杈、吊蔓绑蔓、及时去除老叶、有机无机肥料配施等管理措施可调整果菜类蔬菜株型及枝、叶、果的分布,改善植株的通风透光条件,以截获更多的光能、 CO_2 和 O_2 ,从而提高光合效率,平衡生殖生长与营养生长的关系,调节生物学产量和产品器官的关系^[70],且降低了病虫害发生的可能性^[71]。但关于此类栽培技术措施是否明显影响果菜类蔬菜果实中不饱和脂肪酸含量、植株调整方式是否对果实不饱和脂肪酸含量有影响等的相关研究较少,仍待深入研究。

4 果菜类蔬菜不饱和脂肪酸相关性状精细定位

有研究者对果菜类蔬菜不饱和脂肪酸含量相关性状进行了精细定位。Jarret 等^[72]对西瓜基因库中不同脂肪酸的分布范围进行了记录,即亚油酸(45.37%~73.00%)、油酸(7.89%~33.95%)、硬脂酸(5.03%~13.84%)、棕榈酸(9.68%~14.38%),为其他研究不饱和脂肪酸含量及组成的学者提供了基础。Sandlin 等^[73]开发了一个遗传图谱,其中包括

357 个 SNP 标记,跨越 14 个连锁组(LGs),标记之间的平均差距为 4.2 cM。目前还没有针对瓜类作物开发出用于标记辅助选择改良油质的 DNA 标记。

对西瓜进行遗传分析,其染色体 2、3、5、6、7 和 8 上共检测到 8 个 QTL,棕榈酸和油酸各 3 个,硬脂酸和亚油酸各 1 个,油酸 QTL ($R^2=17.9\%$)与亚油酸 QTL ($R^2=21.5\%$)在 Chr 6 上共定位^[74]。由于性状之间的高度负相关(-0.92),这两种性状的共定位是可以预期的,与两种脂肪酸共同的途径是一致的,即通过 ω -6 脂肪酸去饱和酶使油酸去饱和产生植物中的亚油酸^[75]。Chr 3 上棕榈酸 ($R^2=24.7\%$)、Chr 6 上油酸 ($R^2=17.9\%$)和亚油酸 ($R^2=21.5\%$)的主效 QTL 为 MAS 调控西瓜种子中饱和脂肪酸与不饱和脂肪酸水平提供了可能的靶点^[74]。以上定位和测定为研究和改良西瓜种子脂肪酸组成和含量提供了基础。

5 总结与展望

不饱和脂肪酸作为脂肪酸的主要成分广泛参与到植物生命活动的过程中,其含量及成分的变化,不仅受到植物体内与脂肪酸合成和代谢相关基因的调控,也受到外界环境的影响。不饱和脂肪酸及其衍生物不仅是构成植物品质及维持植物基本生命活动的重要成分,也在植物遭受逆境胁迫时起到感知和传递外界信号的重要作用。通过深入研究植物表皮蜡质的合成机制及其在抗逆性和抗虫中的作用,结合基因工程和合成生物学技术,未来有望培育出抗逆性更强、品质更优的果菜类蔬菜品种,同时为农业和工业提供新的解决方案。

尽管已有研究表明不饱和脂肪酸与挥发性化合物的生成密切相关,但具体代谢途径和调控机制仍需进一步研究,未来可深入研究脂肪酸代谢与香气的关系以及环境条件(如光照、温度、水分)对脂肪酸代谢和香气化合物合成的影响。生产者可根据果菜类蔬菜不同生长特性选择适宜的播期、灌水量等,以提高果菜类蔬菜的不饱和脂肪酸含量,进而提高产品风味品质、抗逆品质等。

此外,脂肪酸的变化是一个复杂的调控过程,果菜类蔬菜不饱和脂肪酸相关性状精细定位与分子标记开发的研究还较少,未来可通过整合遗传学、分子生物学等,借鉴西瓜的研究成果,在其他瓜类作物中开发 SNP 标记和 QTL 定位,构建高密度遗传图谱,针对脂肪酸代谢相关基因开发功能性标记,用于筛选具有优良脂肪酸组成的育种材料。

明确调控不饱和脂肪酸合成和代谢相关的分子调控机制、对果菜类蔬菜饱和脂肪酸相关性状进行精细定位和分子标记开发有助于解析不饱和脂肪酸在植物抗逆抗病及生长发育相关过程所起到的重要作用,对增强果实对生物和非生物胁迫的抗性及其改良外观和风味品质具有一定的理论指导意义。

参考文献

- [1] LOS F G B, ZIELINSKI A A F, WOJECCHOWSKI J P, et al. Beans (*Phaseolus vulgaris* L.) whole seeds with complex chemical composition[J]. Current Opinion in Food Science, 2018, 19 (Suppl. 1): 63-71.
- [2] AFSHARI R T, SEYYEDI S M. Exogenous γ -aminobutyric acid can alleviate the adverse effects of seed aging on fatty acids composition and heterotrophic seedling growth in medicinal pumpkin[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 153: 112605.
- [3] JADHAV S, SINGH B, SALUNKHE D K. Metabolism of unsaturated fatty acids in tomato fruit: Linoleic and linolenic acid as precursors of hexanal[J]. Plant and Cell Physiology, 1972, 13 (3): 449-459.
- [4] DYER J M, STYMNE S, GREEN A G, et al. High-value oils from plants[J]. Plant Journal, 2008, 54(4): 640-655.
- [5] 王利民,符真珠,高杰,等.植物不饱和脂肪酸的生物合成及调控[J].基因组学与应用生物学,2020,39(1):254-258.
- [6] ZHANG M, BARG R, YIN M G, et al. Modulated fatty acid desaturation via overexpression of two distinct ω -3 desaturases differentially alters tolerance to various abiotic stresses in transgenic tobacco cells and plants[J]. Plant Journal, 2005, 44 (3): 361-371.
- [7] WANG T Y, XING J W, LIU X Y, et al. Histone acetyltransferase general control non-repressed protein 5 (GCN5) affects the fatty acid composition of *Arabidopsis thaliana* seeds by acetylating fatty acid desaturase 3 (FAD3)[J]. Plant Journal, 2016, 88 (5): 794-808.
- [8] TRONCOSO-PONCE M A, BARTHOLE G, TREMBLAIS G, et al. Transcriptional activation of two delta-9 palmitoyl-ACP desaturase genes by MYB115 and MYB118 is critical for biosynthesis of omega-7 monounsaturated fatty acids in the endosperm of *Arabidopsis* seeds[J]. Plant Cell, 2016, 28 (10): 2666-2682.
- [9] LAKHSSASSI N, COLANTONIO V, FLOWERS N D, et al. Stearoyl- Acyl carrier protein desaturase mutations uncover an impact of stearic acid in leaf and nodule structure[J]. Plant Physiology, 2017, 174(3): 1531-1543.
- [10] SAKAMOTO A, MURATA N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants[J]. Plant Cell and Environment, 2002, 25(2): 163-171.
- [11] OHLROGGE J, BROWSE J. Lipid biosynthesis[J]. Plant Cell, 1995, 7(7): 957-970.
- [12] THOMPSON J E, FROESE C D, MADEY E, et al. Lipid metabolism during plant senescence[J]. Progress in Lipid Research, 1998, 37(2/3): 119-141.

- [13] LAGUNES L, TOVAR B, MATA M, et al. Effect of exogenous ethylene on ACC content and ACC oxidase activity during ripening of Manila mangoes subjected to hot water treatment[J]. Plant Foods Human Nutrition, 2007, 62(4): 157-163.
- [14] VELAZQUEZ-LOPEZ A A, DE LA CRUZ-MEDINA J, GARCIA H S, et al. Lipoxygenase and its relationship with ethylene during ripening of genetically modified tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. Food Technology and Biotechnology, 2020, 58(2): 223-229.
- [15] JOANNA G, VIOLETTA S, ZBIGIEW K. Composition of non-esterified fatty acids in chloroplasts of closely related chill-sensitive plants[J]. Phytochemistry, 1989, 28(7): 1813-1816.
- [16] HARWOOD J L. Involvement of chloroplast lipids in the reaction of plants submitted to stress[J]. Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics, 1998(6): 287-302.
- [17] SU M Y, LIU C, QU C X, et al. Nano-anatase relieves the inhibition of electron transport caused by linolenic acid in chloroplasts of spinach[J]. Biological Trace Element Research, 2009, 131(1): 99.
- [18] YAMAUCHI Y, FURUTERA A, SEKI K, et al. Malondialdehyde generated from peroxidized linolenic acid causes protein modification in heat-stressed plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(8/9): 786-793.
- [19] BEAULIEU J C, LEA J M. Characterization and semiquantitative analysis of volatiles in seedless watermelon varieties using solid-phase microextraction[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2006, 54(20): 7789-7793.
- [20] FEUSSNER I, WASTERNAK C. The lipoxygenase pathway[J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 275-297.
- [21] VICK B A, ZIMMERMAN D C. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species[J]. Plant Physiology, 1984, 75(2): 458-461.
- [22] LIIVONCHANKA A, FEUSSNER N. Lipoxygenases: Occurrence, functions and catalysis[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(3): 348-357.
- [23] VICK B A, ZIMMERMAN D C. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant-species[J]. Plant Physiology, 1984, 75(2): 458-461.
- [24] XUE W Y, LIU N, LU P F, et al. Photosynthesis and fatty acid metabolism reveals the effects of shading treatment on the fruit aroma quality of cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2024, 337: 113508.
- [25] TANG Y F, ZHANG C, CAO S X, et al. The effect of *CmLOXs* on the production of volatile organic compounds in four aroma types of melon (*Cucumis melo*) [J]. PLoS One, 2015, 10(11): e0143567.
- [26] VILJANEN K, LILLE M, HEINIO R L, et al. Effect of high-pressure processing on volatile composition and odour of cherry tomato puree[J]. Food Chemistry, 2011, 129(4): 1759-1765.
- [27] GALLIARD T, MATTHEW J A. Lipoxygenase-mediated cleavage of fatty acids to carbonyl fragments in tomato fruits[J]. Phytochemistry, 1977, 16: 339-343.
- [28] TAKAHASHI K, GOTO-YAMAMOTO N. Simple method for the simultaneous quantification of medium-chain fatty acids and ethyl hexanoate in alcoholic beverages by gas chromatography-flame ionization detector: Development of a direct injection method[J]. Journal of Chromatography A, 2011, 1218(43): 7850-7856.
- [29] CHEN G P, HACKETT R, WALKER D, et al. Identification of a specific isoform of tomato lipoxygenase (*TomloxC*) involved in the generation of fatty acid-derived flavor compounds[J]. Plant Physiology, 2004, 136(1): 2641-2651.
- [30] GE W Y, ZHAO Y B, KONG X M, et al. Combining salicylic acid and trisodium phosphate alleviates chilling injury in bell pepper (*Capsicum annuum* L.) through enhancing fatty-acid desaturation efficiency and water retention[J]. Food Chemistry, 2020, 327: 127057.
- [31] YAO W S, XU T T, FAROOQ S U, et al. Glycine betaine treatment alleviates chilling injury in zucchini fruit (*Cucurbita pepo* L.) by modulating antioxidant enzymes and membrane fatty acid metabolism[J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 144: 20-28.
- [32] DOMINGUEZ T, HERNANDEZ M L, PENNYCOOKE J C, et al. Increasing ω -3 desaturase expression in tomato results in altered aroma profile and enhanced resistance to cold stress[J]. Plant Physiology, 2010, 153(2): 655-665.
- [33] YU C, WANG H S, YANG S, et al. Overexpression of endoplasmic reticulum omega-3 fatty acid desaturase gene improves chilling tolerance in tomato[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2009, 47(11/12): 1102-1112.
- [34] FADHLAOU M, LADERRIERE V, LAVOIE I, et al. Influence of temperature and nickel on algal biofilm fatty acid composition[J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2020, 39(8): 1566-1577.
- [35] KNOWLES L, TRIMBLE M R, KNOWLES N R. Phosphorus status affects postharvest respiration, membrane permeability and lipid chemistry of European seedless cucumber fruit (*Cucumis sativus* L.) [J]. Postharvest Biology and Technology, 2001, 21(2): 179-188.
- [36] JOOSTE M, ROHWER E A, KIDD M, et al. Comparison of antioxidant levels and cell membrane composition during fruit development in two plum cultivars (*Prunus salicina* Lindl.) differing in chilling resistance[J]. Scientia Horticulturae, 2014, 180: 176-189.
- [37] KONG X M, GE W Y, WEI B D, et al. Melatonin ameliorates chilling injury in green bell peppers during storage by regulating membrane lipid metabolism and antioxidant capacity[J]. Postharvest Biology and Technology, 2020, 170: 111315.
- [38] CHAROENPHUN N, PHAM N H, RATTANAWUT J, et al. Exogenous application of melatonin on the preservation of physicochemical and enzymatic qualities of pepper fruit from chilling injury[J]. Horticulturae, 2024, 10(6): 550.

- [39] KABALA K, JANICKA-RUSSAK M, BURZYŃSKI M, et al. Comparison of heavy metal effect on the proton pumps of plasma membrane and tonoplast in cucumber root cells[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(3):278-288.
- [40] GAN L, WANG X L, CHENG Z J, et al. *Wax crystal-sparse leaf 3* encoding a β -ketoacyl-CoA reductase is involved in cuticular wax biosynthesis in rice[J]. Plant Cell Reports, 2016, 35(8):1687-1698.
- [41] LEE S H, AHN S J, IM Y J, et al. Differential impact of low temperature on fatty acid unsaturation and lipoxygenase activity in figleaf gourd and cucumber roots[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2005, 330(4):1194-1198.
- [42] NANDI A, KROTHAPALLI K, BUSEMAN C M, et al. *Arabidopsis sfd* mutants affect plastidic lipid composition and suppress dwarfing, cell death, and the enhanced disease resistance phenotypes resulting from the deficiency of a fatty acid desaturase[J]. Plant Cell, 2003, 15(10):2383-2398.
- [43] H THOMAS. Biogenesis of aromas[M]. Washington, DC: American Chemical Society, 1986.
- [44] SONG G C, RYU C M. Two volatile organic compounds trigger plant self-defense against a bacterial pathogen and a sucking insect in cucumber under open field conditions[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(5):9803-9819.
- [45] YAN L H, ZHAI Q Z, WEI J N, et al. Role of tomato lipoxygenase D in wound-induced jasmonate biosynthesis and plant immunity to insect herbivore[J]. PLoS Genetics, 2013, 9(12):e1003964.
- [46] LI X, YANG H Q, LU G Q. Low-temperature conditioning combined with cold storage inducing rapid sweetening of sweet potato tuberous roots (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) while inhibiting chilling injury[J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 142:1-9.
- [47] MAURINO V G, ENGQVIST M K M. 2-Hydroxy acids in plant metabolism[J]. Arabidopsis Book, 2015, 13(4):e0182.
- [48] BROWSE J, SOMERVILLE C. Glycerolipid synthesis: Biochemistry and regulation[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42:467-506.
- [49] BANNENBERG G, MARTINEZ M, HAMBERG M, et al. Diversity of the enzymatic activity in the lipoxygenase gene family of *Arabidopsis thaliana*[J]. Lipids, 2009, 44(2):85-95.
- [50] HWANG I S, HWANG B K. The pepper 9-Lipoxygenase gene *CaLOXI* functions in defense and cell death responses to microbial pathogens[J]. Plant Physiology, 2010, 152(2):948-967.
- [51] GONZÁLEZ-GORDO S, CAÑAS A, MUÑOZ-VARGAS M A, et al. Lipoxygenase (LOX) in sweet and hot pepper (*Capsicum annum* L.) fruits during ripening and under an enriched nitric oxide (NO) gas atmosphere[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(23):15211.
- [52] HU T Z, ZENG H, HU Z L, et al. Simultaneous silencing of five lipoxygenase genes increases the contents of α -linolenic and linoleic acids in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruits[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(49):11988-11993.
- [53] MASETTI O, CIAMPA A, NISINI L, et al. Cherry tomatoes metabolic profile determined by ¹H-High Resolution-NMR spectroscopy as influenced by growing season[J]. Food Chemistry, 2014, 162:215-222.
- [54] LEE S B, SUH M C. Cuticular wax biosynthesis is up-regulated by the *MYB94* transcription factor in *Arabidopsis*[J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(1):48-60.
- [55] MAO L C, PANG H Q, WANG G Z, et al. Phospholipase D and lipoxygenase activity of cucumber fruit in response to chilling stress[J]. Postharvest Biology and Technology, 2007, 44(1):42-47.
- [56] GE W Y, KONG X M, ZHAO Y B, et al. Insights into the metabolism of membrane lipid fatty acids associated with chilling injury in post-harvest bell peppers[J]. Food Chemistry, 2019, 295:26-35.
- [57] AGHDAM M S, LUO Z S, JANNATIZADEH A, et al. Employing exogenous melatonin applying confers chilling tolerance in tomato fruits by upregulating ZAT2/6/12 giving rise to promoting endogenous polyamines, proline, and nitric oxide accumulation by triggering arginine pathway activity[J]. Food Chemistry, 2019, 275:549-556.
- [58] MAZON-ABARCA W M, LEON-GARCIA E, DE LEON J A R, et al. Effect of hot water treatment on ripening of tomato var. TA234 silenced with the *TomLoxB* gene[J]. Cytos Journal of Food, 2022, 20(1):13-24.
- [59] POST-BEITENMILLER D, ROUGHAN G, OHLROGGE J B. Regulation of plant fatty acid biosynthesis: Analysis of acyl-coenzyme a and acyl-acyl carrier protein substrate pools in spinach and pea chloroplasts[J]. Plant Physiology, 1992, 100(2):923-930.
- [60] DE CASTRO I F, TENORIO R, RISCO C. Virus assembly factories in a lipid world[J]. Current Opinion in Virology, 2016, 18:20-26.
- [61] DELAPLACE P, FRETTERINGER P, GHANEM M E, et al. Lipoxygenase pathway and antioxidant system in salt stressed tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.)[J]. Biotechnologie Agronomie Societe et Environnement, 2009, 13(4):529-536.
- [62] ELSAYED H. Effect of water-stress on the lipid and fatty-acid composition of sweet-pepper (*Capsicum annum* L.)[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 1992, 169(3):161-168.
- [63] ASAKURA H, YAMAKAWA T, TAMURA T, et al. Transcriptomic and metabolomic analyses provide insights into the upregulation of fatty acid and phospholipid metabolism in tomato fruit under drought stress[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(9):2894-2905.
- [64] SHAO H B, CHU L Y, LU Z H, et al. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells[J]. International Journal of Biological Sciences, 2008, 4(1):8-14.
- [65] SHEL P B J, BOZZO G G, TROBACHER C P, et al. Hypothesis/review: Contribution of putrescine to 4-aminobutyrate (GABA)

- production in response to abiotic stress[J]. *Plant Science*, 2012, 193:130-135.
- [66] 李青云. 草莓对盐胁迫的反应及调控研究[D]. 河北保定: 河北农业大学, 2005.
- [67] WELCH R W. Fatty acid composition of grain from winter and spring sown oats, barley and wheat[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1975, 26(4):429-435.
- [68] FARHADI N, SOURI M K, ALIREZALU A, et al. Effect of sowing dates on quantity and quality of castor bean(*Ricinus communis* L.) under semi-arid condition in Iran[J]. *Zeitschrift Fur Arznei- & Gewurzpflanzen*, 2013, 18(2):72-77.
- [69] AKCURA S, TAS I, KOKTEN K, et al. Effects of irrigation intervals and irrigation levels on oil content and fatty acid composition of peanut cultivars[J]. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 2021, 49(2):12224.
- [70] 卢明武. 探讨南方温室大棚番茄整枝技术[J]. *南方农业*, 2017, 11(17):1-2.
- [71] 马静, 周志伟. 辣椒整枝打杈的方法及注意事项[J]. *现代农村科技*, 2024(8):40.
- [72] JARRET R L, LEVY I J. Oil and fatty acid contents in seed of *Citrullus lanatus* Schrad[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2012, 60(20):5199-5204.
- [73] SANDLIN K, PROTHRO J, HEESACKER A, et al. Comparative mapping in watermelon[*Citrullus lanatus*(Thunb.) Matsum. et Nakai][J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125(8):1603-1618.
- [74] MERU G, MCGREGOR C. Quantitative trait loci and candidate genes associated with fatty acid content of watermelon seed[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2014, 139(4):433-441.
- [75] YU S L, PAN L J, YANG Q L, et al. Comparison of the $\Delta 12$ fatty acid desaturase gene between high-oleic and normal-oleic peanut genotypes[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2008, 35(11):679-685.