

果蔬采后苯丙烷代谢及其调控研究进展

杨雨悦, 才佳卉*, 田国振, 葛永红, 方慧欣

(渤海大学食品科学与工程学院, 辽宁锦州 121013)

摘要: 苯丙烷代谢 (Phenylpropanoid Metabolism) 是植物中一条关键的次生代谢通路, 通过以苯丙氨酸为起始底物的一系列酶促级联反应, 生成木质素、黄酮类、酚酸等多种代谢产物, 在果蔬采后贮藏品质维持、逆境响应及植物激素信号传导等过程中发挥核心作用。本文系统总结了该途径的核心代谢过程、关键酶的功能特性与其活性调控机制, 以及转录因子和激素信号在苯丙烷代谢调控网络中的协同作用。同时, 梳理了物理调控、绿色化学调控和生物调控等采后保鲜技术在苯丙烷代谢中的应用进展。当前研究中仍存在不同代谢通路交叉调控机制未完全阐明、多逆境条件下代谢流分配规律不明确等问题。本文可为果蔬采后贮藏保鲜的基础研究与产业技术优化提供科学理论参考, 推动果蔬采后品质保持与减损增效技术的发展。

关键词: 苯丙烷代谢; 关键酶; 调控机制; 采后保鲜

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2027.8.0711

Research Progress on Phenylpropanoid Metabolism and Its Regulation in Postharvest Fruits and Vegetables

YANG Yuyue, CAI Jiahui*, TIAN Guozhen, GE Yonghong, FANG Huixin

(College of Food Science and Engineering, Bohai University, Jinzhou 121013, China)

Abstract: Phenylpropanoid metabolism is a key secondary metabolic pathway in plants. Through a series of enzymatic cascade reactions using L-phenylalanine as the starting substrate, various metabolites, such as lignin, flavonoids, and phenolic acids, are generated and play a central role in the maintenance of postharvest storage quality, stress responses, and phytohormone signaling in fruits and vegetables. In this review, we systematically summarize the core metabolic processes of this pathway, functional characteristics of key enzymes, their activity-regulation mechanisms, and the synergistic roles of transcription factors and hormone signals in the phenylpropanoid metabolism regulatory network. Furthermore, we review progress in the application of postharvest preservation technologies, including physical, green chemical, and biological regulatory approaches, to modulating phenylpropanoid metabolism. Current research challenges include the incomplete elucidation of crosstalk mechanisms between different metabolic pathways and an unclear understanding of metabolic flux distribution under multi-stress conditions. This review provides a scientific and theoretical reference for basic research and optimization of industrial technology for the postharvest storage and preservation of fruits and vegetables, thereby promoting the development of technologies for maintaining quality, reducing losses, and enhancing efficiency in postharvest production.

Key words: phenylpropanoid metabolism; key enzymes; regulatory mechanism; postharvest preservation.

果蔬在采收后, 水分及营养物质的输入被切断, 但仍会进行呼吸作用, 在这一过程中有机物质不断消耗, 代谢产物不断积累, 导致果实成熟衰老, 品质裂变^[1]。同时, 果蔬采后贮藏运输过程中, 经常会受到非生物胁迫如盐、寒冷、高温和干旱, 以及生物胁迫如病原菌及害虫侵袭, 激活次生代谢途径, 生成多种次生代谢产物, 参与并增强自身的免疫防御反应^[2]。其中, 苯丙烷代谢途径作为最重要的次生代谢途径之一, 在调控果蔬采后品质、逆境响应、延缓果蔬成熟衰老等方面发挥着不可替代的核心作用^[3]。该途径以苯丙氨酸为起始底物, 通过一系列酶促级联反应生成香豆酸、阿魏酸、芥子酸等关键中间产物, 随后分解转化, 进一步合成木质素、黄酮类、酚酸以及花青素等多种次生代谢产物^[4]。这些代谢产物不仅是影响果蔬色泽、风味和营养品质的重要因素, 还在增强

收稿日期: 2026-05-11; 修回日期: 2026-08-06; 接受日期: 2026-08-10

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目 (32402198); 辽宁省科技厅博士启动项目 (2025-BS-0802); 辽宁省教育厅青年项目 (LJ212410167020)

作者简介: 杨雨悦 (2002-), 女, 硕士研究生, 研究方向: 果蔬采后生物学与贮藏保鲜, E-mail: 15837374082@163.com

通讯作者: 才佳卉 (1994-), 女, 博士, 讲师, 研究方向: 果蔬采后生物学与贮藏保鲜, E-mail: caijiahui@bhu.edu.cn

抗氧化能力、抵御病原侵染增强抗病性、抑制褐变发生以及提升耐贮性等方面具有显著作用^[5]，对于维持果蔬采后品质，提高商品价值和食用安全性具有重要意义。

苯丙烷代谢途径不仅是连接初生代谢与次生代谢的关键枢纽，产生的代谢产物还可作为信号分子参与调控植物的免疫反应，其往往被快速激活以启动防御响应^[6,7]。苯丙氨酸解氨酶（Phenylalanine Ammonialyase, PAL）、肉桂酸-4-羟化酶（Cinnamic Acid 4-Hydroxylase, C4H）、4-香豆酸辅酶 A 连接酶（4-Coumarate-CoA Ligase, 4CL）作为苯丙烷代谢途径的核心关键酶，构成了苯丙烷代谢的共有途径，核心关键酶活性变化直接调控代谢流的强度和方向^[8,9]。研究表明，采后逆境胁迫条件下，这些关键酶的活性显著升高，可促进酚类物质和木质素的快速积累，增强果实的抗病性和耐贮性。此外，苯丙烷代谢途径并非孤立存在，其与细胞壁代谢、活性氧代谢以及激素信号通路之间存在复杂的相互调控网络，共同参与调控果蔬采后成熟衰老进程。

近年来，随着转录组、代谢组、蛋白质组等多组学技术的飞速发展，植物苯丙烷代谢途径的完整酶促反应流程、关键结构基因功能已基本阐明，水稻、烟草、拟南芥等模式植物的转录调控机制与激素信号网络也取得了显著进展。但当前相关综述多集中于植株生长发育、田间生物与非生物胁迫等领域，极少专门针对采后果蔬进行系统、全面的梳理总结。少数涉及果蔬的综述也仅聚焦木质素、花青素等单一产物，或仅介绍保鲜技术应用，缺乏对整体途径的系统解析。关于苯丙烷代谢途径在采后果蔬中的代谢过程、转录调控、激素的信号传导及采后保鲜技术的调控作用还有待于梳理和探讨。基于此，本文系统综述果蔬采后苯丙烷代谢途径的核心代谢过程、关键酶与转录因子的功能特性、采后保鲜技术对苯丙烷代谢途径的调控规律及研究进展，以期对果蔬贮藏保鲜领域相关基础研究和产业技术优化提供科学参考。

1 果蔬采后苯丙烷代谢的核心构成与功能

苯丙烷代谢是果蔬应对采后各类环境与生物胁迫的核心防御代谢途径，通路内关键酶、中间产物及下游分支产物分工明确、协同作用，共同维持果实采后品质，参与果实成熟进程。在植物中苯丙烷代谢途径的下游主要分为木质素、类黄酮及酚酸衍生物三大合成分支。不同分支生成特异性酚类代谢产物，分别调控细胞壁结构、果实色泽与抗氧化抗病能力，共同决定果蔬采后贮藏品质与胁迫响应水平。

1.1 核心代谢通路

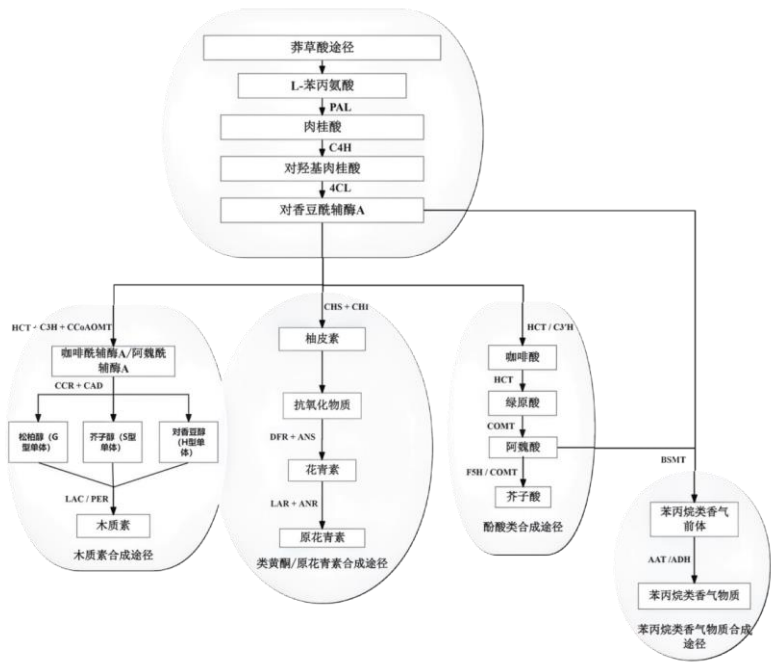


图 1 苯丙烷代谢通路及下游分支

Fig.1 Phenylpropanoid Pathway and Its Downstream Branches

注：苯丙烷代谢途径以莽草酸途径生成的 L-苯丙氨酸为起始底物，经关键限速酶催化进入不同分支通路，分流生成木质素、酚

酸、类黄酮、苯丙烷香气四大类采后关键品质代谢产物,分别调控果实抗病性、抗氧化能力、果皮色泽与贮藏风味。PAL, 苯丙氨酸解氨酶; C4H, 肉桂酸-4-羟化酶; 4CL, 4-香豆酸辅酶 A 连接酶; HCT, 对香豆酰辅酶 A 经莽草酸/奎宁酸羧基肉桂酰转移酶; C3'H, 对香豆酸 3-羟化酶; CCoAOMT, 咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶; CCR, 肉桂酰辅酶 A 还原酶; CAD, 肉桂醇脱氢酶; LAC, 漆酶; PER, 过氧化物酶; CHS, 查尔酮合酶; CHI, 查尔酮异构酶; DFR, 二氢黄酮醇 4-还原酶; ANS, 花青素合酶; LAR, 无色花色素还原酶; ANR, 花青素还原酶; COMT, 咖啡酸 O-甲基转移酶; F5H, 阿魏酸 5-羟化酶; BSMT, 苯甲酸/水杨酸羧基甲基转移酶; AAT, 醇酰基转移酶; ADH, 醇脱氢酶。

苯丙烷代谢途径是植物中一种高度保守且受转录因子、环境因素等精细调控的次生代谢通路,研究表明其不仅广泛存在于多种植物中,也在少数微生物中被发现^[10]。苯丙烷代谢途径由一条上游共有基础通路和若干个分支通路途径构成,主要包括木质素合成途径、类黄酮合成途径以及原花青素特异性合成途径^[11],起始底物为莽草酸途径产生的苯丙氨酸^[12]。共有核心代谢通路包含三个连续的关键酶促反应,分别由 PAL、C4H 和 4CL 催化完成^[13]。这些酶在植物响应生物与非生物胁迫、调控次生代谢生物合成方面发挥关键作用,通过这些酶促反应,将底物依次转化为肉桂酸,对羟基肉桂酸和对香豆酰辅酶 A^[14]。经过公共代谢途径后,通过不同的分支途径,这些中间产物又作为后续代谢反应的底物,最终转化成为各种苯丙素类化合物,如木质素、黄酮、异黄酮、苯甲酸酯糖苷和生物碱等。作为整个代谢的核心环节,苯丙烷代谢途径中前三步可直接决定代谢通量的大小、不同次生代谢产物的生成以及后续代谢反应是否能够顺利进行^[15]。在自然界的大多数植物体中,途径的起始步骤是 L-苯丙氨酸在 PAL 的催化下脱氨生成肉桂酸,该反应是苯丙烷代谢途径中的限速步骤,其酶活性直接影响代谢进程^[16]。PAL 作为该途径中的关键限速酶,广泛存在于各类果蔬中,在采后逆境(如低温、损伤)条件下其活性迅速升高,从而开启整个途径的代谢反应进程^[17]。在最核心的关键反应阶段,肉桂酸在 C4H 的作用下生成 4-香豆酸。C4H 的表达强度受到转录因子调控,属于高度特异性的细胞色素 P450 单加氧酶家族。4-香豆酸通过 4CL 的进一步催化作用,转化生成 4-香豆酰辅酶 A,通过有选择性地与不同底物结合,进而调控代谢过程进入到木质素、黄酮类或酚酸类等不同支路。

1.2 代谢产物的采后生理功能

苯丙烷代谢产物种类繁多,其采后生理功能具有多样性,主要集中在品质维持、逆境防御及营养价值提升三个方面^[18]。木质素是植物细胞壁的重要组成成分,在采后阶段主要通过两方面发挥作用,一方面通过沉积在细胞壁中来增强细胞结构稳定性与机械强度,维持果蔬器官形态,减少采后水分散失及机械损伤,同时在细胞壁形成物理屏障,抵御病原菌的侵入与扩散^[19,20],另一方面过量的木质素积累导致果蔬硬度增加,色泽和品质裂变,影响食用价值。在低温、热处理、机械损伤等胁迫条件下,木质素合成会显著上调,参与伤口愈合和抗逆应答,减轻冷害、褐变等造成的细胞破坏,但过度积累易导致果实木质化、质地变硬,影响食用品质。柑橘果实木质化积累会导致果肉纤维素和果胶等物质快速积累,汁泡失水变硬,致使汁泡粒化^[21]。木质化细胞增加会导致枇杷果实硬度增加,品质裂变^[22]。木质素积累导致梨果实石细胞数量增加,果肉粗糙,降低果实口感^[23]。同时,石细胞增加导致梨和苹果果皮中果锈增加,影响果皮色泽^[24]。由此可见,木质素过度积累会导致采后果蔬出现果肉质变硬、果实颜色劣变等品质问题。

黄酮类物质是苯丙烷代谢下游重要的次生代谢产物,具有强大的抗氧化能力^[25],能够清除采后果蔬体内积累的活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS),减轻氧化应激损伤,降低膜脂过氧化程度,缓解果蔬在采后低温、氧化胁迫下的冷害与褐变。同时,黄酮类具有抑菌抗病作用,能抑制病原微生物生长,提高果实贮藏期抗病性,影响害虫的生长繁殖^[26]。作为苯丙烷途径中另一必不可少的分支,类黄酮途径主要合成黄酮、异黄酮、花色苷、黄酮醇等一系列代谢产物,这些黄酮类物质随着果实成熟大量积累^[27]。研究表明,随着菠萝果实成熟,总酚和黄酮含量显著增加,黄酮醇、黄酮和苯丙烷途径在果实黄化中起着关键作用^[28]。成熟和过熟的香蕉果实具有较高的类黄酮水平,随着果实成熟叶绿素 a 和 b 的含量减少,而胡萝卜素和花青素在果皮和果肉中的含量增加^[29],表明黄酮类化合物参与果实成熟进程。外源柚皮素能有效延缓苹果果实淀粉降解,抑制相关的细胞壁修饰酶缓解果实软化^[30],木犀草素能减轻甜樱桃细胞过氧化氢积累和膜脂过氧化作用^[31],槲皮素处理能够增加猕猴桃对扩展青霉菌的抗性。由此可见,黄酮类物质在维持果实色泽、果实贮藏品质、增强抗氧化能力及提升抗病性方面发挥多重保护功能。

酚酸类物质作为苯丙烷代谢的重要中间产物和终端产物,能够减轻膜氧化损伤,维持细胞膜完整性,延缓果

实衰老。酚酸类还能直接抑制病原菌繁殖,降低果实腐烂率,提升采后保鲜效果。作为重要合成前体,酚酸类可为木质素、黄酮类物质的合成提供底物,实现代谢通路间的协同调控,此外还可以参与胁迫应答与品质维持^[32,33]。酚酸类化合物包括苯甲酸型、苯乙酸型、肉桂酸型及其衍生物等多种类型,不同类型的酚酸不仅具有独特的分子骨架,还在植物中呈现出差异化的分布特征与生物活性^[34]。如咖啡酸和原儿茶酸具有较好的抗氧化活性^[35],1-咖啡酰奎宁酸和咖啡因调节番茄果实成熟^[36]。Paulo 等^[37]的研究结果表明,阿魏酸能够减轻紫外线辐射对真皮成纤维细胞造成的 DNA 氧化损伤,进而影响果实成熟。绿原酸作为苹果、梨等果蔬中含量丰富的酚酸类物质,可以通过清除 ROS、抑制 PPO 活性,缓解酚类物质的氧化褐变进程,维持果实色泽品质^[38]。植物衰老主要是由 ROS 的积累引起的,多酚通过猝灭活性氧、抑制活性氧和清除自由基提高果实抗氧化能力。此外,多酚还调节抗氧化反应途径相关基因的表达,促进抗氧化酶的表达^[39]。

低温会打破果蔬苯丙烷代谢、膜脂代谢、细胞壁代谢与抗氧化系统的代谢平衡,冷敏型果蔬受低温胁迫后内源苯丙烷代谢合成受抑制,抗氧化物质不足,进而出现膜脂氧化、细胞壁降解紊乱,引发果实软化、组织褐变等冷害症状。外源苯丙氨酸处理可以提高油桃果实中总黄酮和总类胡萝卜素含量,抑制果胶裂解酶、多聚半乳糖醛酸酶和 β -半乳糖苷酶的活性,延缓原果胶降解,提高果实硬度,缓解冷害造成的油桃果实软化^[40]。同样,外源苯丙氨酸处理能显著维持番茄和茄子果实总酚和类黄酮水平,通过增强活性氧清除系统活性,促进脯氨酸和酚类物质积累,提高膜稳定性来缓解茄子果实冷害^[41]及提高番茄果实抗冷性^[42]。由此可知外源苯丙氨酸可以激活苯丙烷代谢途径,通过提高黄酮类代谢物含量,提高活性氧清除能力及果实抗氧化能力,增强膜稳定性来缓解果实冷害,进而提高果实贮藏品质。

2 果蔬采后苯丙烷代谢的调控机制研究进展

苯丙烷代谢产物的积累水平并非固定不变,而是受内源信号与外界贮藏条件共同调控。激素、转录因子、温度、机械损伤等均可影响转录、基因及酶活等调控通路运转,直接改变果实着色、褐变与抗病抗冷害能力。

2.1 分子调控网络

2.1.1 苯丙烷代谢响应内部信号调控

苯丙烷代谢是植物关键的次生代谢途径之一。果蔬在采收后会因自身呼吸作用产生内源胁迫,苯丙烷代谢会受植物内部信号调控;而在热、氧气、光照等外界环境因子刺激下,苯丙烷代谢又会受外部信号诱导调控,从而改变下游代谢通量及代谢产物。PAL 作为苯丙烷代谢途径的起始酶和限速酶,催化第一步反应,同时也是连接果蔬初生代谢和苯丙烷代谢途径的关键点^[43,44]。C4H 与 PAL 形成的复合物会产生协同作用,能显著提升代谢途径的整体效率,其活性调控直接影响后续所有酚类衍生物的合成。对香豆酸、阿魏酸、芥子酸及咖啡酸等多种重要次生代谢产物由 C4H 催化肉桂酸在 4 位羟基化生成,同时植物黄酮类化合物的生物合成过程也受到 C4H 活性变化的影响^[45]。4CL 是苯丙烷代谢途径三个共同步骤中最后一个关键酶,位于苯丙烷代谢途径向下游途径分流的分支点,该酶在木质素、黄酮类等重要次生代谢产物的生物合成中处于核心地位,直接调控代谢流向下游分支的分配^[46]。4CL 具有底物特异性,表现为不同亚型的 4CL 可结合不同的底物,从而决定代谢流的分配方向^[47],例如,偏向结合对香豆酸的 4CL 亚型更倾向于推动黄酮类合成,而偏向结合阿魏酸的亚型则更利于木质素合成。由于植物种类的不同,影响该 4CL 表达的基因数量也有差异,形成了基因结构和功能不相同的同源多基因家族,分别调控不同的下游分支。研究表明非生物胁迫导致 4CL 表达被快速激活^[48],表明 4CL 在抗老化途径中发挥作用。此外有人推测 4CL 的功能与植物所经历的环境胁迫密切相关^[49]。因此,提高 4CL 的表达水平可能是提高植物抗逆性的有效方法。最后苯丙烷代谢途径经过不同酶类的催化,代谢流分配到木质素、类黄酮等途径。其中羟基肉桂酰基转移酶(Hydroxycinnamoyl Transferase, HCT)被认为是控制木质素代谢走向的关键因子,而查尔酮合酶(Chalcone Synthase, CHS)则被认为是控制类黄酮代谢走向的关键酶^[50]。

2.1.2 苯丙烷代谢响应外界信号调控

外界胁迫可以通过调节不同分支途径中相关基因的表达以及酶活性变化,从而影响代谢流向。植物细胞内 Ca^{2+} 、 H_2O_2 与 NO 通过信号交叉互作,从转录调控、翻译后修饰及蛋白互作等多维度协同激活苯丙烷代谢通路,调控黄酮、木质素等次生代谢产物的合成^[51]。钙离子作为植物细胞内最重要的第二信使之一^[52],参与多种植物抵抗生物胁迫和非生物胁迫的调控。外源 Ca^{2+} 促进水杨酸(Salicylic Acid, SA)、茉莉酸甲酯(Methyl Jasmonate,

MeJA)、 β -氨基丁酸(β -aminobutyric acid, BABA)和赤霉素(Gibberellins, GA)诱导番茄叶片中酚类物质积累^[53]。 Ca^{2+} 浓度的变化可以在转录水平上调节PAL的表达,从而影响果实储存期间的PAL活性^[54],通过对外部刺激的响应来促进植物中多种次生代谢产物的产生。研究表明质外体 Ca^{2+} 激活NADPH氧化酶与质膜结合生成过氧化氢(H_2O_2)^[55], H_2O_2 作为第二信使,进一步激活下游信号。 H_2O_2 是最稳定的一种ROS,作为细胞间的通信分子和细胞内的信号分子转导、触发下游响应^[56],此外 H_2O_2 通过调节猕猴桃中的ROS代谢促进果实软化^[57]。外源NO能促进马铃薯创伤块茎SA、吲哚-3-乙酸(Indole-3-Acetic Acid, IAA)、细胞分裂素等激素的积累,降低茉莉酸(Jasmonic Acid, JA)含量^[58]。 Ca^{2+} 作为上游核心信号,通过激活CDPK29激酶磷酸化HSFA2a等关键转录因子,同时与RBOH蛋白互作,构建 Ca^{2+} - H_2O_2 信号模块,启动下游代谢程序^[59]; H_2O_2 依托氧化修饰激活MAPK级联通路,解除转录抑制效应,显著放大苯丙烷通路关键结构基因的转录水平^[60];NO主要通过S-亚硝基化修饰MYB转录因子与钙通道蛋白,既提升了基因表达效率,又维持胞质 Ca^{2+} 信号稳态^[61]。三重信号分子存在氧化还原平衡,形成动态平衡调控网络,通过调控苯丙烷代谢通量,响应植物逆境胁迫。

2.1.3 转录因子参与调节苯丙烷代谢

作为基因表达的核心调控元件,转录因子在植物细胞中能与次生代谢途径关键酶基因的启动子以直接或间接方式相互作用,通过调控相关关键酶基因的表达,实现对次生代谢产物生物合成的精准调控^[62]。近年来,WRKY、ERF、MYB、NAC、MADS等家族转录因子在果蔬采后苯丙烷代谢中的调控作用被广泛报道。光信号转导途径组分PpBBX18可以激活PpWRKY44转录因子,提高PpCHS, PpDFR, PpF3H和PpUGT的表达促进红皮梨果实花色苷的积累。同时PpWRKY44与PpMYB10启动子结合,共同响应光信号转导^[63]。乙烯响应因子(Ethylene Response Factors, ERFs)隶属于AP2/ERF基因家族的重要组成,作为乙烯信号传导途径下游的核心调控因子,其在植物损伤胁迫响应与次生代谢产物生物合成过程中扮演关键角色^[64]。SIEF.H5和SIEF.H7通过促进番茄果实纤维素生物合成,调节细胞壁的形成和果实硬度,从而影响番茄果实发育和成熟^[65]。WRKY是植物特有的锌指类转录因子家族,调控植物生长发育、次生代谢及生物与非生物胁迫应答。PbrMYB4通过结合Pbr4CL1启动子,激活木质素生物合成基因,正调控梨果实石细胞中的木质素生物合成^[66]。MYB是广泛存在于真核生物、依据保守MYB结构域分类的转录因子家族,植物中主要调控花青素合成、细胞分化、次生代谢及生物与非生物胁迫响应。在香蕉中, MaMYBPA1和MaMYBPA2与MaANS相互作用以促进类黄酮合成。MaMYBA1和MaMYBA2作为转录因子复合物与bHLH和WD40蛋白共同发挥作用,激活花色苷生物合成,而MaMYBPR1/MaMYB4、MaMYBPR2、MaMYBPR3和MaMYBPR4抑制花青素的合成^[67]。NAC转录因子家族依靠N端保守NAC结构域结合靶基因顺式作用元件,广泛调控植株生长发育、衰老及生物与非生物胁迫应答。NAC家族转录因子FvVND4c和FvMYB46直接调节下游因子,协同调节次生细胞壁的增厚和类黄酮的积累^[68]。NAC衰老相关因子CitNSF1可激活Cit4CL1的转录从而在柑橘汁胞颗粒化过程中速木质素的积累^[69]。MADS转录因子家族依靠保守MADS结构域结合靶基因调控花器官发育、果实成熟、植株形态建成及逆境响应。枇杷MADS家族转录因子EjAGL15,与枇杷果实木质素含量的变化呈正相关,同时可以激活多个与木质素生物合成相关基因,在枇杷果实衰老诱导的果肉木质化中发挥正调作用^[70]。由此可知转录因子可通过激活苯丙烷代谢途径相关基因正调节果实成熟。

此外,表观遗传调控可以通过调节苯丙烷代谢关键酶基因如PAL等参与果实成熟。草莓贮藏期H3K27me3组蛋白修饰会沉默苯丙烷结构基因,DNA去甲基化处理则可解除PAL启动子甲基化抑制、提升果实抗病酚类物质含量^[71]。冬枣中ZjMYB13与ZjWRKY55通过蛋白互作形成复合体,共同激活木质素合成相关基因的表达,增强果实对黑斑病的抗性^[72];无花果果实软化过程中,FcERF100受到上游转录因子FcERF28和FcNOR的双重调控,形成了ERF-NAC复合体动态调控果实软化的分子机制^[73];在采后‘桂妃’芒果中,高浓度外源乙烯诱导的MiMYB8通过直接结合MiPAL1启动子并抑制其转录,负向调控果皮着色^[74];外源褪黑素处理通过调控冷藏桃果实中PpPAL、PpPPO、PpPOD等褐变相关基因启动子区的DNA甲基化水平,上调PpPAL表达并抑制PpPPO和PpPOD的转录,从而促进酚类物质积累、减轻冷害褐变^[75]。采后果实品质调控的分子机制已从单一转录因子的功能描述,深入到转录因子协同拮抗互作与表观遗传修饰等多层次协同调控网络的系统解析,为果实采后品质改良和贮藏保鲜提供了重要的理论依据。

2.1.4 植物激素参与调节苯丙烷代谢

MeJA、油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)、乙烯(Ethylene, ETH)、SA等激素信号可以通过调节转录因子,进而影响苯丙烷代谢关键酶基因表达,如AchMYC2通过MeJA信号被诱导,并在转录水平上激活AchPAL、AchC4H

和 *Ach4CL* 的表达,从而加速猕猴桃果实内酚酸的生物合成^[76]。MADS-box 转录因子 *MdJa2* 可以独立调控苹果花青素和原花青素合成途径,此外, *MdJa2* 可以响应 BR 信号,与 *MdBZR1* 相互作用激活下游靶基因^[77]。伤害胁迫能显著增加葡萄果实花色苷含量, *VvMYBA1* 与 *VvWRKY5* 相互作用可以增强 *VvMYBA1* 对靶基因 *VvUFGT* 的激活作用,同时 *VvWRKY5* 能够直接结合 JA 生物合成相关基因 *VvLOX* 的启动子,促进花色苷积累^[78]。此外, AP2/ERF 转录因子通过作用于 MAPK 级联反应的下游,启动防御相关基因的表达、激活 JA/ETH 通路或调节次生代谢物的生物合成来参与植物病害抗性^[79]。此外, JA 和 ETH 激素信号在苯丙烷代谢调控中存在协同与拮抗关系, EIN3/EIL1 与 MYC2 成为其调控节点。研究表明番茄成熟阶段乙烯大量累积、EIN3/EIL1 富集,抑制 MYC2 及 JA 合成通路基因 (*LOXD*、*OPR3*、*AOS*) 表达,JA 介导番茄果实抗灰霉能力下降,成熟果实易感病^[80]。番茄果实成熟后期 EIL1 会靶向激活茉莉酸代谢基因 *CYP94C1*,从而降低活性茉莉酸 JA-Ile 的水平,下调茉莉酸调控的防御相关基因^[81]。SA 处理增强 PAL、C4H 和 4CL 的基因表达和酶活性,增加了酚类物质的含量,同时通过调节关键植物激素 (包括 GA、JA、SA 和 ABA) 的信号传导途径来缓解猕猴桃果实冷害^[82]。1-MCP 通过降低乙烯合成及信号转导基因表达,下调苯丙烷代谢基因表达缓解鸭梨冷害症状^[83]。

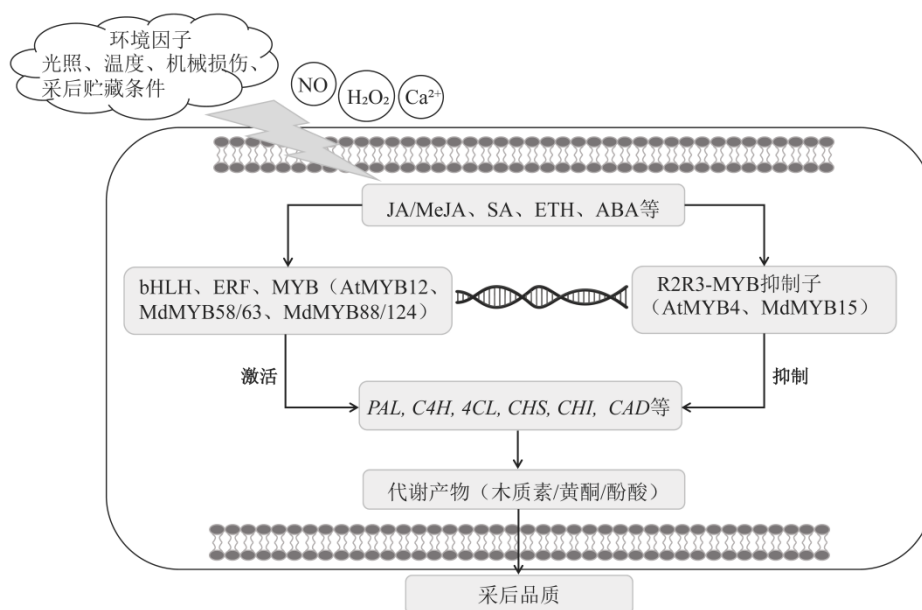


图2 分子调控网络

Fig.2 Molecular Regulatory Network

注: 采后贮藏环境因子通过 Ca^{2+} 、 H_2O_2 、NO 等信号分子与激素信号协同调控 MYB、bHLH、ERF 家族转录因子及 R2R3-MYB 抑制子的表达; 其中激活型转录因子可上调苯丙烷代谢关键酶基因 (*PAL*、*C4H*、*4CL*、*CHS*、*CHI*、*CAD* 等) 的转录水平, 促进木质素、黄酮类及酚酸类代谢产物的合成与积累, 而抑制型转录因子则对关键酶基因表达起负调控作用, 削弱次生代谢物生成。这些代谢产物最终参与果蔬采后抗氧化能力、抗病性、果皮色泽与风味物质形成, 最终决定贮藏期间果蔬综合采后品质。

2.2 多组学解析苯丙烷代谢调控网络

随着测序技术的快速发展, 多组学测序在植物学研究中得到了越来越多的关注。关于苯丙烷代谢途径中关键功能基因的挖掘、转录调控体系、以及各类信号传导通路的解析日渐完善。多组学测序发现苯丙烷代谢途径可以影响果实成熟。转录组分析发现 1-MCP 和 SO_2 通过下调葡萄苯丙烷途径中 *PAL*、*C4H* 和 *CHI* 的表达, 抑制了酚酸、白藜芦醇和某些类黄酮的合成。此外, 1-MCP 还抑制葡萄果实脱落、腐烂以及乙烯和脱落酸合成和信号转导途径相关基因^[84]。花色苷代谢组和转录组联合分析发现 *MdNAC77L* 与花色苷含量的变化高度相关, 可以促进多种花色苷相关酶基因的表达。ABA 诱导 *MdNAC77L* 的表达, 进而激活了 *DFR*、*ANS* 和 *UGT* 的启动子, 参与苹果果实成熟^[85]。对丁香油处理的葡萄进行营养成分测定和转录组分析, 发现丁香油处理增加了酚类化合物的含量, 提高抗氧化能力, 同时显著调节细胞壁、苯丙烷代谢、抗氧化酶等代谢途径以及 WRKY、MYB 家族转录因子的转录水平^[86]。转录组和代谢组分析揭示了 NO 和 H_2S 联合处理增强葡萄抗氧化能力, 促进酚类次级代谢物生物合成。NO 和 H_2S 可以上调苯丙素代谢中 *VvPAL*、*Vv4CL*、*VvFLS*、*VvCCR* 和 *VvPOD* 的表达, 增加 PAL、C4H、POD

和 β -葡萄糖苷酶的活性。此外,还激活类黄酮的生物合成,提高葡萄贮藏抗病抗力和抗氧化能力^[87]。由此可知外源处理及转录因子可以通过调控苯丙烷与类黄酮代谢关键基因,改变酚类、花色苷等物质积累,进而影响果实成熟、抗氧化能力与贮藏抗病性。

番木瓜冷害导致果实出现软化障碍,转录组和代谢组分析发现冷害抑制了番木瓜果实纤维素、半纤维素和果胶降解及其代谢途径的关键转录因子及其靶基因的表达,从而导致软化障碍^[88]。转录组和代谢组分析表明,六偏磷酸钠改变青椒冷害过程中的脂质代谢,减少脂质氧化,增强苯丙烷类代谢和抗氧化酶活性,减轻 ROS 的过度积累^[89]。转录组合代谢组分析显示 MeJA 处理可以通过诱导类黄酮生物合成和糖基化减轻冷藏黄瓜的冷害症状^[90]。在冷藏过程中施用苯丙氨酸可有效减轻冷害并抑制番茄果实软化。代谢组学和转录组学分析表明,苯丙氨酸处理提高了苯丙烷类代谢关键酶活性,促进多种抗氧化酶的活性并减少了氧化损伤,并抑制果胶和纤维素的降解延缓果实软化^[91]。石榴果实冷藏期间易受到冷害导致籽粒褐变。转录组和代谢组分析发现石榴冷害过程中抗氧化防御、苯丙烷类生物合成和膜脂代谢等途径发生协同变化,抗氧化能力减弱,酶促反应加剧,脂质生物合成受阻,细胞膜完整性降低^[92]。转录组分析发现甘油脂代谢、苯丙氨酸代谢、类黄酮生物合成和氧化还原酶活性在菠萝果芯褐变过程中发生变化,低温通过维持抗氧化能力、减轻膜氧化损伤、抑制苯丙氨酸生物合成来缓解内部褐变^[93]。转录组和代谢组分析表明原花青素处理可以降低原花青素生物合成途径中的黄酮类化合物的含量,下调苯丙烷类生物合成途径相关基因表达,延缓采后荔枝果皮褐变^[94]。多组学研究表明低温引发不同果蔬冷害及褐变,通过调控苯丙烷代谢途径,影响细胞壁降解、膜脂代谢及类黄酮代谢与抗氧化系统可以缓解果蔬采后低温损伤与褐变。

此外还有蛋白质组学、miRNA 测序等技术手段,共同组成苯丙烷代谢的调控网络。通过蛋白质组学和代谢组学分析低温敏感和耐低温品种的甜椒果实中蛋白质和代谢物的组成和丰度差异,发现脂质、糖类、苯丙烷、谷胱甘肽和维生素在耐低温品种的甜椒果实中起到关键作用^[95]。在香蕉中,miR528 降低导致 PPO 表达上调,增加 ROS 加剧香蕉果实冷害^[96]。PbrmiR 397a 抑制漆酶基因的表达,并调节梨果实细胞木质化^[97]。通过转录组和 miRNA 测序分析发现生长素响应蛋白 IAA 9、蔗糖合成酶和果胶裂解酶协同调控,参与早熟和晚熟柚子果实成熟^[98]。

转录组学通过高通量测序解析基因表达水平,可高效筛选苯丙烷代谢及果实成熟、冷害、褐变相关的差异表达基因与关键转录因子(如 NAC、MYB、WRKY 等),明确调控通路与靶基因,是功能基因挖掘与调控机制解析的核心手段,但其仅反映转录水平变化,无法揭示蛋白丰度、代谢产物及翻译后调控变化。代谢组学能精准定量酚类、花色苷、脂质、糖类等苯丙烷及关联代谢物的积累差异,直接关联采后果蔬代谢变化(如抗氧化、抗冷、褐变、软化等),直观反映生理效应,但难以阐明代谢变化的上游分子调控根源。蛋白质组学可直接检测功能蛋白的表达与修饰差异,反映转录与表型间的蛋白调控变化关系,但检测通量与稳定性相对不足。miRNA 测序能发掘非编码 RNA 的表观调控作用,完善调控网络,但其靶基因验证与调控通路关联难度较大。多组学整合分析可以从基因、转录、蛋白、代谢、表观层面系统构建苯丙烷代谢调控网络,全面阐释外源处理、低温、激素等对果蔬采后品质与抗逆的调控机制,但对于苯丙烷代谢途径中一些关键调控节点及作用机制还有待于进一步研究与验证。

3 苯丙烷代谢调控在采后保鲜中的应用进展

果蔬在采收后会发一系列品质劣变,与苯丙烷代谢途径、次生代谢产物积累及基因转录调控网络密切相关,通过调控关键代谢通路、功能基因及转录因子可有效改善果蔬采后品质、延长贮藏时间。果蔬采后保鲜技术日趋丰富,主要包括物理调控、化学调控及生物调控三大技术类型。

3.1 物理调控技术

热处理是一种通过对采后果蔬施加适宜温度以杀灭或抑制病原微生物的采后保鲜技术^[99]。热处理能显著上调胡萝卜伤口处的 PAL、C4H、4CL 等苯丙烷代谢关键酶的活性,促进总酚、类黄酮和木质素的含量积累^[100]。经热处理后的厚皮甜瓜果实在苯丙烷途径增强,代谢关键酶活性明显提高,中间产物肉桂酸、香豆酸、阿魏酸等,终端产物总酚、类黄酮和木质素等含量显著积累^[101]。

紫外辐射(Ultraviolet Radiation, UV)处理组(每 6 h 照射 5 min)可通过调控苯丙烷代谢途径及植物信号激素转导关键基因的表达来影响白藜芦醇的合成^[102]。对采后桃果实进行 UV-B 辐射处理并结合转录组学分析发现, PAL、CHS、CHI 及 FLS 等苯丙烷代谢关键酶基因显著上调,苯丙烷代谢途径被强烈激活,花青素、黄酮、二氢黄酮醇及黄酮等特定类黄酮类物质含量明显增加^[103]。用不同时间的 UV-B 辐射处理生长中的葡萄果实,能够显

著促进其总多酚和总黄酮含量的增加^[104]。

气调保鲜是指通过调节贮藏环境中气体成分比例,如 O₂、CO₂、N₂ 等,并结合温湿度及气压控制以调控果蔬呼吸,延缓果蔬新陈代谢,增长其贮藏期的一种保藏方法^[105],可划分为自发气调包装(Modified Atmosphere Packaging, MAP)和控制气调(Controlled Atmosphere, CA)两大类^[106]。以草莓为实验材料研究发现,间歇高压静电场联合静磁场辅助气调包装能有效抑制草莓表面腐败真菌的生长,果实中总酚和木质素含量增加,苯丙烷代谢关键酶 PAL 和 4CL 的活性显著提高^[107]。

壳聚糖和苯丙氨酸复合涂膜处理可以提高总黄酮含量,降低腐烂率和调节生物活性成分,改善冷藏柑橘果实香气特征^[108]。壳聚糖处理上调 PAL 同时下调 LOX,提高了鳄梨外果皮中的表儿茶素含量,提高抗炭疽病能力^[109]。利用 L-茶氨酸和丁香酚制备金属有机框架(Metal-organic framework, MOF),并形成纤维膜材料,发现采用纤维膜包装能有效抑制葡萄果实霉变,减少维生素 C 和总酚含量的损失,显著延长葡萄的贮藏期^[110],推测可能参与苯丙烷代谢调节总酚含量。目前关于 MOF 技术在采后果蔬中的应用大多停留在颜色、硬度、可溶性固形物和可滴定酸等生理指标的测定,对于调控机制等研究还有待于进一步扩展。

以上物理保鲜技术均通过上调苯丙烷通路关键酶基因表达、提升酶活以富集酚类、木质素等抗逆物质,但作用方式存在显著差异。其中热处理、UV 辐射侧重快速诱导防御代谢,气调保鲜与涂膜包装则通过稳态调控延缓代谢过程。在实际生产过程中可以根据果蔬贮藏周期、胁迫类型选择相应物理调控手段,实现靶向调控苯丙烷代谢的保鲜效果。

3.2 绿色化学调控

植物激素参与调节苯丙烷代谢途径,BR 是一类广泛分布于植物界的内源植物激素。研究表明,经 24-表油菜素内酯(24-Epibrassinolide, 24-EBR)处理后的杏果实中 PAL、C₄H、4CL 的活性显著提高,促进木质素和总酚类物质的积累,并提升贮藏后期黄酮类化合物的含量^[111]。JA 与 ETH 作为采后果蔬逆境响应中的关键激素^[112],其信号通路与苯丙烷代谢途径的交叉调控机制已被深入解析。茉莉酸类主要由茉莉酸及其衍生物组成,可激活苯丙氨酸代谢,从而生物合成次生代谢物,如酚酸、类黄酮和木质素^[113]。马铃薯块茎^[114]和火龙果^[115]伤口栓皮化过程中,MeJA 可以促进苯丙氨酸代谢。SA 处理可调控植物体内活性氧代谢及苯丙烷途径关键酶的活性,诱导活性氧与酚类物质的生物合成,该效应与果实采后品质的提升显著相关^[116]。研究表明,植物体内 SA 合成途径能够受到外源水杨酸的刺激而激活, PAL 作为其中的关键酶,同时也是苯丙烷代谢途径的起始酶。植物苯丙烷代谢途径位于 SA 合成与信号传导通路的下游^[117]。外源 SA 处理过的感病和耐病香蕉品种根系中苯丙烷途径、木质素合成及黄酮类合成关键酶基因的表达量显著上调,从而增强其抗病性^[118]。金刺梨果实^[119]、杏果实^[120]经过水杨酸处理增加了苯丙烷代谢关键酶 PAL 与 4CL 的活性,从而使总酚与木质素的积累量有所增加。由此可知 SA 处理不仅可以促进自身合成,还可以提高 PAL 活性,提高苯丙烷代谢通量,同时上调多个代谢支路,形成正反馈作用。一方面增强果实 ROS 清除能力、维持细胞膜完整、提高果实抗氧化能力,另一方面抑制细胞壁降解延缓果实软化,同时持续提供内源水杨酸,提高果实抗性。此外,已有的相关研究表明,木质素的含量、分子结构及其合成途径与植物内源激素的代谢反应密切相关,如:吲哚乙酸、赤霉素、脱落酸及叶绿素等^[121,122]。木质素衍生的酚类结构能够对植物体内的生长素水平产生显著影响,从而使植物体的生长得到促进,例如 IAA 等。此外,苯丙烷衍生物的生物合成途径与色氨酸依赖的 IAA 生物合成途径关联密切,积累过剩可能会导致更多色氨酸被消耗,进而对衍生物的生物合成和 IAA 的转化产生影响,最终植物的生长发育会受到影响^[123]。

除植物激素外,一些代谢产物同样可以通过调节苯丙烷代谢途径,影响果蔬成熟衰老。甘氨酸甜菜碱处理增强了采后芒果 PAL、4CL、CHI 和过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性,促进总酚、黄酮和木质素等抗氧化化合物的积累,增强芒果果实抗病性^[124]。甘氨酸甜菜碱处理还可以通过提高抗氧化酶活性,调节糖代谢、谷胱甘肽代谢和苯丙烷类生物合成相关的基因表达,缓解采后甜柿果实冷害^[125]。褪黑素处理通过提高总酚、类黄酮、脯氨酸的含量,提高超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)、CAT 和 PAL 活性,延长葡萄果实贮藏时间^[126]。超声波和褪黑素联合处理,可以通过降低 ROS 的积累和多酚氧化酶的活性,提高花色苷、多酚、PAL 活性减少荔枝果皮褐变^[127]。外源多巴胺促进猕猴桃果实酚类和黄酮类化合物积累,提高 PAL 活性,缓解果实冷害^[128]。

植物精油作为天然抗菌剂,可通过调控苯丙烷代谢途径增强果蔬抗逆性^[129],如:采后蟠桃果实经一氧化氮协同丁香精油联合处理可提高 PAL 和 4CL 等防御酶的活性,增强果实的抗病性^[130];经以松油烯-4-醇(Terpinen-4-ol,

4-TRP) 为主要特征组分的茶树精油 (Tea Tree Oil, TTO) 处理, 可在 2 小时内诱导上调健康草莓果实中病程相关蛋白表达及苯丙烷代谢途径关键酶的活性与基因表达水平, 增加总酚、木质素等代谢产物的积累^[131]; 反式-2-己烯醛 (Trans-2-Hexenal, TH) 能提高番茄 POD 和 PAL 活性, 促进其次生代谢产物的含量增加^[132]; 通过激活苯丙烷代谢途径, 茶树精油可促进类黄酮、香豆素和酚类化合物的积累, 同时使草莓灰霉病的发病率降低^[133]; 肉桂醛、香芹酚和丁香酚纳米乳液可通过抑制真菌生长、减少过氧化氢的积累, 减轻脐橙青霉病的发生, 同时刺激苯丙烷代谢途径, 增加其抗病性^[134]。

外源多酚处理同样可以参与调节苯丙烷代谢途径, 如木犀草素处理可提高 PAL、C4H、4CL 活性, 以及基因表达水平, 表明木犀草素在转录和蛋白质水平上激活甜樱桃苯丙氨酸代谢途径。相反, 较高的 PAL, C4H 和 4CL 活性和较高的相关基因表达量可以增加甜樱桃果实中总黄酮和总花青素的含量, 进而诱导其防御反应^[135]。研究发现, 花色苷合成基因在外源花色苷处理的柑橘中显著上调, 这些基因主要在苯丙氨酸代谢途径和激素合成途径中富集^[136]。同样, 香芹酚处理通过提高葡萄柚中 PAL、CAD、POD 的活性和相关基因的表达, 促进木质素的生物合成, 从而提高抗病性^[137]。

多种外源处理可通过激活采后果蔬苯丙氨酸代谢关键酶促进总酚、类黄酮、木质素、花色苷、脯氨酸等抗病抗氧化代谢产物积累。其中 24-EBR、JA/MeJA、SA 等植物激素, 甘氨酸甜菜碱、褪黑素、多巴胺、外源多酚等代谢物质, 以及丁香精油、茶树精油、反式-2-己烯醛等植物精油, 均可调控该代谢通路, 最终有效减轻果蔬采后冷害及褐变发生, 增强果实抗病性, 延长贮藏期、改善采后贮藏品质。

3.3 生物调控技术

大量研究表明, 苯丙烷代谢途径经过基因工程手段进行遗传改造, 能够有效培育出高产、抗逆性强且营养品质更高的作物品种^[138]。如, 通过调控 *EjLAC12* 与 *EjLAC4* 漆酶基因的表达, 低温贮藏环境下枇杷^[139]、柑橘果实^[140] 中漆酶介导木质素聚合过程, 同时可抑制木质素沉积, 缓解采后低温冷害及木质化、汁囊粒化硬化等品质劣变问题, 延长货架期。木质素途径的莽草酸/奎宁酸羟基肉桂酰转移酶 (Shikimate/Quinate Hydroxycinnamoyl Transferase, HCT) 和黄酮类途径的查尔酮异构酶 (Chalcone Isomerase, CHI) 其表达量变化对代谢流分配具有显著影响, 沉默 *HCT* 或过表达 *CHI* 均可促进类黄酮物质的合成^[141,142]。此外, 在过表达尿苷二磷酸葡萄糖基转移酶 73C7 (*UGT73C7*) 番茄植株中, *UGT73C7* 可糖基化苯丙烷途径的上游代谢物对香豆酸和阿魏酸, 增强的糖基化作用可使苯丙烷代谢流向羟基肉桂酸和香豆素类物质的积累方向偏移, 使得其积累量增加^[143]。

CRISPR/Cas9 基因编辑技术现已成为解析果蔬苯丙烷代谢、总酚、类黄酮合成与木质素沉积调控网络的核心手段, 为酚类、类黄酮及木质素等次生代谢产物的研究提供了理论依据。利用 CRISPR/Cas9 对森林草莓 (*Fragaria vesca*) *FvMYB46* 转录因子进行靶向敲除, 会整体抑制苯丙烷代谢通量, 造成黄酮醇、槲皮素糖苷含量下降, 同时花药木质素含量也呈现局部减少^[144]。通过 CRISPR/Cas9 敲除 *R2R3-MYB* 转录因子能够显著上调苯丙氨酸途径上游关键限速基因 *SIPAL6* 和 *SI4CL3* 的表达, 使芦丁、番茄果肉等总酚、黄酮醇与黄酮类物质显著积累, 其中芦丁含量高达约 1 mg/g 鲜重^[145]。研究发现, 利用 CRISPR/Cas9 靶向敲除苹果中根皮苷生物合成的关键基因 *MdPGT1*, 植株叶片根皮苷含量降低, 但植株生长未受影响, 转录组分析显示苯丙烷和类黄酮途径相关基因表达发生差异化调控^[146]。在葡萄中利用 CRISPR/Cas9 敲除 *VvZIP36* 基因的一个等位基因后, 花青素积累显著增强, 而二苯乙烯类 (α -葡萄糖素)、木脂素及部分黄酮醇的合成则受到抑制^[147]。在辣椒中编辑抑制基因 *CcMYB24* 可解除其对苯丙烷通路的抑制作用, 显著提高果皮木质素含量, 提升果实硬度并延缓采后衰老^[148]。研究表明, CRISPR/Cas9 技术已成功应用于多种果蔬作物, 通过精准编辑苯丙烷代谢途径的关键转录因子或酶基因, 有效调控酚类、类黄酮及木质素等次生代谢产物的积累。

现有研究表明, 通过基因工程改造苯丙烷代谢途径可选育高产、抗逆、优质的果蔬作物: 调控 *HCT*、*CHI*、*UGT73C7* 等功能基因, 能够定向调控木质素积累与代谢流分配, 缓解果实低温木质化、硬化等采后劣变, 促进类黄酮、羟基肉桂酸等有益物质积累。CRISPR/Cas9 基因编辑技术可精准靶向编辑果蔬苯丙烷代谢通路的关键结构基因与 MYB、bZIP 等转录因子, 有效调控总酚、黄酮、花青素、木质素等次生代谢产物合成, 改善果实硬度、延缓采后衰老、提高贮藏品质。

表 1 外源处理调控果蔬苯丙烷代谢

Table 1 Regulation of Phenylpropanoid Metabolism in Fruits and Vegetables by Exogenous Treatments					
调控技术	处理方式	果蔬种类	关键酶/基因	调控效果	文献来源
物理 调控	热处理 (53 ℃ 3 min)	胡萝卜、厚皮甜瓜	酶: PAL、C4H、4CL	上调关键基因表达与酶活性, 促进总酚、类黄酮、木质素积累, 增强抗逆性	[100,101]
	紫外辐射 (UV-B 8 h/d、2 h/d)	桃、葡萄	酶: PAL、4CL 基因: PAL、CHS、CHI、FLS	诱导苯丙烷代谢相关基因高表达与, 增强酶活性, 促进总酚、类黄酮、白藜芦醇积累	[103,104]
	气调保鲜(5% O ₂ +5% CO ₂ +90% N ₂)	草莓	酶: PAL、4CL	增加总酚、类黄酮含量; 减轻果实霉变; 提高苯丙烷相关关键酶活性	[107]
	壳聚糖复合涂膜(浸泡 2/3 min); MOF 纤维膜(25 ℃ 24 h)	柑橘、鳄梨、葡萄	酶: PAL、LOX	提高总黄酮、表儿茶素含量; 减少维生素 C 和总酚损失; 降低腐烂率	[108-110]
	24-表油菜素内酯(0.9 mg·L ⁻¹)	杏	酶: PAL、C4H、4CL	促进木质素、总酚积累; 提升黄酮含量	[111]
绿色 化学 调控	水杨酸/茉莉酸甲酯 (浸泡 3/4/10 min)	香蕉、金刺梨、马铃薯、火龙果、杏	酶: PAL、4CL 基因: 防御相关基因	上调关键酶活性与基因表达, 促进总酚、木质素积累; 增强抗病性; 促进伤口栓皮化	[114,115,118-120]
	甘氨酸甜菜碱(浸泡 3/4/5min)	芒果、甜柿	酶: PAL、4CL、CHI、CAT	增强抗氧化酶活性, 促进总酚、黄酮、木质素积累; 缓解冷害	[124,125]
	外源多巴胺 (20 ℃ 20 min)	猕猴桃	PAL	提高 PAL 活性, 促进酚类和黄酮积累, 缓解冷害	[128]
	褪黑素(浸泡 3/5 min)	葡萄、荔枝	酶: PAL、SOD、CAT	提高总酚、类黄酮、花色苷含量; 延缓褐变	[126,127]
	植物精油 (熏蒸 40 min/12 h; 浸泡 2/4 min)	草莓、番茄、蟠桃、脐橙	酶: PAL、4CL、POD 基因: 防御相关基因	诱导防御酶活性与基因表达, 促进总酚、类黄酮、香豆素积累; 降低发病率	[130-133]
生物 调控	外源多酚(浸泡 3/4 min)	甜樱桃、葡萄柚	酶: PAL、C4H、4CL、CAD	激活苯丙烷代谢, 促进总黄酮、花青素、木质素积累; 诱导防御反应	[135,137]
	基因工程(过表达/沉默)	枇杷、柑橘、番茄	HCT 沉默/CHI 过表达; UGT73C7 过表达	改变代谢流分配; 促进类黄酮或香豆素积累; 增强抗病性	[139,140,143]
	CRISPR/Cas9(敲除负调控因子 或敲除正调控/代谢关键基因)	番茄、辣椒、草莓、葡萄、苹果	负调控转录因子 SIMYB、CcMYB24、FvMYB46; 通路功能基因/正调控因子 VvZIP36、MdPGT1	芦丁含量增加; 木质素含量增加; 延缓采后衰老; 酚类/花青素/根皮苷含量定向改变	[144-148]

4 结论

苯丙烷代谢途径作为调控果蔬采后品质形成与逆境响应的核心次生代谢通路, 其核心代谢网络、关键酶功能、调控机制及应用研究已取得显著进展。本文系统梳理了该途径的公共代谢通路与分支途径特征, 明确了 PAL、C4H、4CL 等关键酶在代谢流分配中的核心作用, 阐明了木质素、黄酮类、酚酸类等代谢产物在维持果蔬理化品质、增强抗逆性及提升营养价值中的多重功能, 深入解析了分子调控网络及核心酶的调控机制, 综述了热处理、UV 辐射、气调保鲜等物理技术与植物激素、关键代谢产物、植物精油等绿色化学调控技术, 以及基因工程改良等生物调控技术在采后保鲜中的应用成效与作用机理, 为产业实践提供了技术参考。

然而, 受限於苯丙烷代谢途径自身的复杂性及其与其他代谢通路的交叉关联性, 该领域仍存在诸多亟待解决的科学问题与技术瓶颈, 如: 苯丙烷代谢途径与其他代谢通路(如活性氧代谢、激素代谢、细胞壁代谢)的交叉调控网络尚未完全阐明, 不同信号通路间的互作分子机制及核心调控节点仍需深入解析, 不同逆境胁迫(生物胁迫与非生物胁迫)下苯丙烷代谢的特异性响应机制, 以及多逆境交叉胁迫下的代谢流重分配规律尚不明确。

随着研究技术的持续创新与研究深度的不断拓展, 果蔬采后苯丙烷代谢途径的调控机制将被进一步阐明, 其在采后保鲜中的应用将更加精准、高效与多元化, 为保障果蔬采后品质、减少产后损失、推动果蔬产业高质量发展可持续发展提供强有力的理论支撑与技术保障。

参考文献

- [1] COCETTA G, NATALINI A. Ethylene: management and breeding for postharvest quality in vegetable crops: a review [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 968315.
- [2] JIANG N, DOSEFF A I, GROTEWOLD E. Flavones: from biosynthesis to health benefits [J]. *Plants*, 2016, 5(2): 27.
- [3] 尚军,吴旺泽,马永贵.植物苯丙烷代谢途径[J].*中国生物化学与分子生物学报*,2022,38(11):1467-1476.
- [4] ZHANG X, LIU C J. Multifaceted regulations of gateway enzyme phenylalanine ammonia-lyase in the biosynthesis of phenylpropanoids [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(1): 17-27.
- [5] 宋修鹏,黄杏,莫凤连,等.甘蔗苯丙氨酸解氨酶基因(PAL)的克隆和表达分析[J].*中国农业科学*,2013,46(14):2856-2868.
- [6] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 180-209.
- [7] VLL-LLAURA N, FEMÁNDZ-ANCELO P, NATIVITAS-LIMA I, et al. ROS-scavenging-associated transcriptional and biochemical shifts during nectarine fruit development and ripening [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 171: 38-48.
- [8] 范高丽,张学梅,王雪雪,等.扩展青霉 *Rho4* 基因缺失关联苹果果实病健交界处苯丙烷代谢的激活[J].*食品科学*,2025,46(19):107-115.
- [9] FRASER C M, CHAPPLE C. The phenylpropanoid pathway in *Arabidopsis* [J]. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 2011, 9: e0152.
- [10] BARROS J, DIXON R A. Plant phenylalanine/tyrosine ammonia-lyases [J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(1): 66-79.
- [11] 马敬,苏磊,袁美,等.花生 *C₄H* 和 *ANR* 基因的克隆与表达研究[J].*核农学报*,2012,26(1):43-48.
- [12] 管玉格,王怡,袁宁,等.鲜切果蔬酚类物质生物合成机制及抗氧化活性研究进展[J].*中国食品学报*,2024,24(2):397-406.
- [13] 谢凤,郝乐,王振杰,等.苯丙烷代谢途径分支对生物胁迫响应的研究进展[J].*中国植保导刊*,2023,43(2):23-30.
- [14] MURO-VILLANUEVA F, MAO X, CHAPPLE C. Linking phenylpropanoid metabolism, lignin deposition, and plant growth inhibition [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2019, 56: 202-208.
- [15] 葛文佳,辛建攀,田如男.植物苯丙烷代谢及其对重金属胁迫的响应研究进展[J].*生物工程学报*,2023,39(2):425-445.
- [16] 黄小贞,赵德刚.植物苯丙氨酸解氨酶表达调控机理的研究进展[J].*贵州农业科学*,2017,45(4):16-20.
- [17] 谭一罗,张广旭,王康君,等.苯丙氨酸解氨酶基因响应小麦逆境胁迫的研究进展[J].*江西农业学报*,2022,34(5):76-80.
- [18] 岳志斌.*BoMYB12* 调控苯丙烷代谢提高甘蓝苗期黑腐病抗性研究[D].兰州:甘肃农业大学,2025.
- [19] BOERJAN W, RALPH J, BAUCHER M. Lignin biosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54(1): 519-546.
- [20] SATTler S E, FUNNELL-HARRIS D L. Modifying lignin to improve bioenergy feedstocks: strengthening the barrier against pathogens? [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 70.
- [21] YANG Q, LIU Y, LU W, et al. A laccase gene, *CitLAC4*, drives lignin biosynthesis in juice sacs during postharvest granulation of *Citrus sinensis* [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 234: 114182.
- [22] HUANG W, ZHU N, ZHU C, et al. Morphology and cell wall composition changes in lignified cells from loquat fruit during postharvest storage [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2019, 157: 110975.
- [23] HONG P, ZHANG J, SHI D, et al. Postharvest application of methyl jasmonate alleviates lignin accumulation in stone cells of pear fruit during low-temperature storage [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2024, 209: 112692.
- [24] CHENG X, LI G, MA C, et al. Comprehensive genome-wide analysis of the pear (*Pyrus bretschneideri*) laccase gene (*PbLAC*) family and functional identification of *PbLAC1* involved in lignin biosynthesis [J]. *PLoS ONE*, 2019, 14(2): e0210892.
- [25] ATMANI D, CHAHER N, ATMANI D, et al. Flavonoids in human health: from structure to biological activity [J]. *Current Nutrition and Food Science*, 2009, 5(4): 225-237.
- [26] LATTANZIO V M T, CARDINALI A. Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects [J]. *Phytochemistry: Advances in Research*, 2006, 66(2): 23-67.
- [27] CARLETTI G, NERVO G, CATTIVELLI L. Flavonoids and melanins: a common strategy across two kingdoms [J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2014, 10(10): 1159.
- [28] SONG K, ZHANG X, LIU J, et al. Integration of Metabolomics and Transcriptomics to Explore Dynamic Alterations in Fruit Color and Quality in 'Comte de Paris' Pineapples during Ripening Processes [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(22): 16384.

- [29] DE SOUZA A V, FAVARO V F S, DE MELLO J M, et al. Quantification of flavonoids, minerals, and pigments present in “Nanicão” bananas during the ripening process [J]. *Journal of Food Science*, 2024, 89(5): 2774-2786.
- [30] QIAO M F, HAN P L, WEI M M, et al. Naringenin as a bioactive preservative: Coordinated suppression of ethylene biosynthesis and cell wall disassembly delays apple senescence during storage [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 231: 113932.
- [31] LIU X, CUI X, JI D, et al. Luteolin-induced activation of the phenylpropanoid metabolic pathway contributes to quality maintenance and disease resistance of sweet cherry [J]. *Food Chemistry*, 2021, 342: 128309.
- [32] CHEN Z, WU J, MA Y, et al. Biosynthesis, metabolic regulation and bioactivity of phenolic acids in plant food materials [J]. *Food Science*, 2018, 39(7): 321-328.
- [33] GROMOVAYA V F, SHAPOVAL G S, MIRONYUK I E. Antiradical and antioxidant activity of biologically active carboxylic acids [J]. *Russian Journal of General Chemistry*, 2002, 72(5): 774-777.
- [34] 李星辉,胡楠.酚酸类化合物: 从植物提取到生物合成[J].合成生物学,2025,6(6):1367-1383.
- [35] GAO Q, LI Y, LI Y, et al. Antioxidant and prooxidant activities of phenolic acids commonly existed in vegetables and their relationship with structures [J]. *Food Science and Technology*, 2022, 42: e07622.
- [36] SHU P, SHENG J, QING Y, et al. Metabolomic profiling unveils metabolites that are co-regulated by the tomato fruit ripening and the cold stress response[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2025, 224: 113473.
- [37] PAULO F, SANTOS L. Microencapsulation of caffeic acid and its release using aw/o/w double emulsion method: Assessment of formulation parameters [J]. *Drying Technology*, 2019, 37(8): 950-961.
- [38] 李姿,彭亦瑾,姚瑶,等.对香豆酸、曲酸和绿原酸对苹果不同形态多酚氧化酶的抑制作用研究[J].食品工业科技,2025,46(19):20-33.
- [39] LIU X, WEI L, MIAO C, et al. Application of exogenous phenolic compounds in improving postharvest fruits quality: Classification, potential biochemical mechanisms and synergistic treatment [J]. *Food Reviews International*, 2024, 40(6): 1776-1795.
- [40] LIU Y, WU J, LI Y, et al. Phenylalanine application enhances resistance metabolite accumulation and antioxidant capacity to alleviate chilling injury in postharvest nectarines [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 231: 113912.
- [41] BARZEGAR T, NAJAFI R, RAZAVI F, et al. Hydrogen sulfide and phenylalanine alleviate chilling injury in eggplant fruits during cold storage by enhancing antioxidant activities and membrane stability [J]. *Journal of Food Processing and Preservation*, 2021, 45: e15933.
- [42] AGHDAM M S, MORADI M, RAZAVI F, et al. Exogenous phenylalanine application promotes chilling tolerance in tomato fruits during cold storage by ensuring supply of NADPH for activation of ROS scavenging systems [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 246: 818-825.
- [43] 王星,罗双霞,于萍,等.茄科蔬菜苯丙烷类代谢及相关酶基因研究进展[J].园艺学报,2017,44(9):1738-1748.
- [44] 彭东.光质、光强对烤烟苯丙烷代谢关键酶及多酚产物的影响[D].北京:中国农业科学院硕士学位论文,2013.
- [45] MILLR D J, LONG M, DONOVAN G, et al. Introduction of sense constructs of cinnamate 4-hydroxylase (*CYP73A24*) in transgenic tomato plants shows opposite effects on flux into stem lignin and fruit flavonoids [J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(11): 1497-1509.
- [46] 谷梦雅,王鹏杰,金珊,等.基于转录组分析不同强度红光对茶树苯丙烷类代谢的影响[J].应用与环境生物学报,2021,27(6): 1636-1644.
- [47] 宋康华,洪克前,侯晓婉,等.菠萝 *Ac4CL5* 基因的克隆及表达分析[J].中国南方果树,2025,54(2): 91-98.
- [48] KHAKDAN F, NASIRI J, RANJBAR M, et al. Water deficit stress fluctuates expression profiles of *4CL*, *C3H*, *COMT*, *CVOMT* and *EOMT* genes involved in the biosynthetic pathway of volatile phenylpropanoids alongside accumulation of methylchavicol and methyleugenol in different Iranian cultivars of basil [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 218: 74-83.
- [49] CHEN X H, WANG H T, LI X Y, et al. Molecular cloning and functional analysis of 4-Coumarate:CoA ligase 4(*4CL-like 1*) from *Fraxinus mandshurica* and its role in abiotic stress tolerance and cell wall synthesis [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 231.
- [50] IRANI S, TODD C D, WEI Y, et al. Changes in phenylpropanoid pathway gene expression in roots and leaves of susceptible and resistant *Brassica napus* lines in response to *Plasmodiophora brassicae* inoculation [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2019, 106: 196-203.
- [51] NIU L, LIAO W. Hydrogen peroxide signaling in plant development and abiotic responses: crosstalk with nitric oxide and calcium [J]. *Frontiers in plant science*, 2016, 7: 177967.
- [52] JIANG F, GAO S, LI M, et al. The multidimensional regulation roles and mechanisms of calcium in fruit quality [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2026, 68: 2747-2767.
- [53] 余朝阁,周娜,李天来,等.钙对化学诱抗剂诱导番茄叶片酚类物质含量的影响[J].沈阳农业大学学报,2014,45(1):6-10.

- [54] GAO Q, XIONG T, LI X, et al. Calcium and calcium sensors in fruit development and ripening [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 253: 412-421.
- [55] MA L, JIANG H, REN Y Y, et al. Overexpression of *StCDPK23* promotes wound healing of potato tubers by regulating *StRboh*s [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 185: 279-289.
- [56] HU C H, WANG P Q, ZHANG P P, et al. NADPH oxidases: the vital performers and center hubs during plant growth and signaling [J]. *Cells*, 2020, 9(2): 437.
- [57] YAN H L, CHEN H X, ZHAO J L, et al. Postharvest H₂O₂ treatment affects flavor quality, texture quality and ROS metabolism of 'Hongshi' kiwifruit fruit kept at ambient conditions [J]. *Food Chemistry*, 2023, 405: 134908.
- [58] 田登, 马露, 杨芳. 外源 NO 对马铃薯块茎创伤木栓化过程中内源激素的影响[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(6): 1157-1164.
- [59] ZHAO L, CASSAN-WANG H, ZHAO Y, et al. Calcium-dependent protein kinase PpCDPK29-mediated Ca²⁺-ROS signal and PpHSFA2a phosphorylation regulate postharvest chilling tolerance of peach fruit [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(6): 1938-1953.
- [60] WU X, ZHANG L, ZHONG Y, et al. Nitric oxide postharvest treatment improves disease resistance in ginger by regulating ROS homeostasis, phenylpropionic acid metabolism and S-nitrosylation levels [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2025, 215: 106694.
- [61] 朱丽娟, 侯佳迪, 王军萍, 等. NO 延缓新鲜果蔬成熟衰老和提高抗性效果及作用机制研究进展[J]. *食品工业科技*, 2021, 42(22): 398-405.
- [62] 张婧娴, 赵淑娟. 转录因子 MYB 在光诱导的苯丙烷次生代谢中的作用[J]. *药物生物技术*, 2015, 22(5): 461-464.
- [63] ALABD A, AHMAD M, ZHANG X, et al. Light-responsive transcription factor PpWRKY44 induces anthocyanin accumulation by regulating PpMYB10 expression in pear [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac199.
- [64] WANG L, ZHOU H, ZHANG Q, et al. Ethylene-triggered membrane lipid catabolism mediated by the PpERF110/113-PpPLD2 regulatory module exacerbates chilling injury in peach fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 240: 114443.
- [65] MA N, SUN P, LI Z Y, et al. Plant disease resistance outputs regulated by AP2/ERF transcription factor family [J]. *Stress Biology*, 2024, 4(1): 2.
- [66] LIU D, XUE Y, WANG R, et al. PbrMYB4, a R2R3-MYB protein, regulates pear stone cell lignification through activation of lignin biosynthesis genes [J]. *Horticulture Plant Journal*, 2025, 11(1): 105-122.
- [67] LUO H Y, LUO Q, BAO T T, et al. Advancements in the regulation of flavonoid compounds in monocotyledons and dicotyledons by plant MYB transcription factors [J]. *Horticulturae*, 2025, 11(10): 1244.
- [68] ZHANG B, DANG X, CHEN H, et al. Ectopic Expression of FvVND4c Promotes Secondary Cell Wall Thickening and Flavonoid Accumulation in *Fragaria vesca* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(9): 8110.
- [69] WANG W, HUANG C L, LIU Y C, et al. Citrus NAC senescence-associated factor 1 regulates post-harvest fruit lignification via activation of *4CL1* [J]. *The Plant Journal*, 2025, 123(4): e70429.
- [70] GE H, XU H X, LI X Y, et al. The MADS-box gene *EjAGL15* positively regulates lignin deposition in the flesh of loquat fruit during its storage [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1166262.
- [71] BALDWIN A, LECHON T, MARCHBANK A, et al. The H3K27me3 histone mark correlates with repression of colour and aroma development post-harvest in strawberry fruit [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2025, 76(9): 2487-2499.
- [72] 张暄, 刘瑶, 王文军, 等. 转录因子 ZjMYB13 和 ZjWRKY55 调控冬枣果实黑斑病抗病性的机制研究[R]. 泰安: 中国植物病理学会, 中国农业科学技术出版社, 2023: 249.
- [73] FAN Z, WANG Y, ZHAI Y, et al. ERF100 regulated by ERF28 and NOR controls pectate lyase 7, modulating fig (*Ficus carica* L.) fruit softening [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(7): 2611-2626.
- [74] ASLAM M M, KOU M, DOU Y, et al. The transcription factor MiMYB8 suppresses peel coloration in postharvest 'Guifei' mango in response to high concentration of exogenous ethylene by negatively modulating MiPAL1 [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(9): 4841.
- [75] BAO Z, ZHOU Q, YU Y, et al. Melatonin treatment induces DNA methylation to alleviate chilling induced-browning in cold stored peach fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2024, 208: 112686.
- [76] 魏晓博. 脱落酸与茉莉酸互作调控猕猴桃果实愈伤木栓质多聚酚类物质合成的作用机制[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
- [77] SU M Y, WANG S, LIU W J, et al. MdJa2 participates in the brassinosteroid signaling pathway to regulate the synthesis of anthocyanin

- and proanthocyanidin in red-fleshed apple [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 830349.
- [78] ZHANG Z, CHEN C, JIANG C, et al. VvWRKY5 positively regulates wounding-induced anthocyanin accumulation in grape by interplaying with VvMYBA1 and promoting jasmonic acid biosynthesis [J]. *Horticulture Research*, 2024, 11(5): uhae083.
- [79] PEI Y, XUE Q, SHU P, et al. Bifunctional transcription factors SlERF.H5 and H7 activate cell wall and repress gibberellin biosynthesis genes in tomato via a conserved motif [J]. *Developmental Cell*, 2024, 59(10): 1345-1359.
- [80] LIU L, XIANG M, SHI R, et al. Suppression of the Jasmonate Signaling Pathway by *EIN3-LIKE1* Increases Postharvest Susceptibility to Gray Mold in Ripening Tomato Fruits [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73(20): 12513-12524.
- [81] YANG T X, DENG L, SUN C L, et al. Tomato CYP94C1 inactivates bioactive JA-Ile to attenuate jasmonate-mediated defense during fruit ripening [J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(4): 509-512.
- [82] NIU Y X, YE L X, WANG Y, et al. Transcriptome analysis reveals salicylic acid treatment mitigates chilling injury in kiwifruit by enhancing phenolic synthesis and regulating phytohormone signaling pathways [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2023, 203: 112483.
- [83] HE J G, FENG Y X, CHENG Y D, et al. A comprehensive insight on the main physiological biochemical and related genes expression changes during the development of superficial scald in “Yali” pear [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 987240.
- [84] ZHANG J, XIE L J, WANG H J, et al. Metabolome and transcriptome analyses provide insight into the effect of 1-MCP and SO₂ preservatives on the synthesis and regulation of phenols in 'Shine Muscat' storage grapes [J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2024, 203: 116400.
- [85] SHI M Y, ZHANG Y, ZHANG T, et al. The NAC activator, MdNAC77L, regulates anthocyanin accumulation in red flesh apple [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2025, 11(6): 2009-2023.
- [86] JIANG N, WANG L, GAO Y, et al. Mechanism of improving the quality of table grapes (*Vitis*. spp.) by exogenous eugenol based on transcriptome [J]. *International Journal of Food Science and Technology*, 2024, 59(7): 5200-5212.
- [87] LIU R C, JI N, WANG R, et al. Transcriptomic and metabolomic analyses insight into the synergistic effects of nitric oxide and hydrogen sulfide fumigation on enhancing postharvest antioxidant defense and phenylpropane metabolism in ‘crystal’ grape [J]. *Food Bioscience*, 2025, 66: 106110.
- [88] ZHU Q N, ZHANG K Y, CHEN W X, et al. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal key factors regulating chilling stress-induced softening disorder in papaya fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2023, 205: 112534.
- [89] WANG X Q, YUAN S Z, SHI J Y, et al. Transcriptomic and metabolomic analysis of the delay in chilling injury in green bell peppers (*Capsicum annuum* L.) by sodium hexametaphosphate [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2024, 211: 112790.
- [90] YUAN X, SHUAI L, DENG X, et al. Exogenous MeJA pretreatment induces specific flavonoid biosynthesis and glycosylation to alleviate chilling injury in cold-stored cucumber fruit [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 233: 114016.
- [91] LIU Y, DENG W, CAO K, et al. Phenylalanine enhances phenylpropanoid metabolism, inhibits fruit softening and alleviates chilling injury in tomato fruit during cold storage [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 234: 114088.
- [92] SHEN Y W, WANG S, WAN R, et al. Integrated transcriptomic and physiological analysis highlights the candidate genes regulating enzymatic browning, antioxidant capacity, and lipid metabolism in pomegranate aril browning [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2026, 231: 113889.
- [93] SONG L L, XU Z L, LI F J, et al. Physiological and transcriptomic insights into low temperature-induced suppression of internal browning in postharvest pineapple (*Ananas comosus* L.) [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2025, 230: 113811.
- [94] ZENG J, SHEN W, BAI X, et al. Transcriptomic and Metabolomic Analyses Reveal That Proanthocyanidin Treatment Delays Pericarp Browning of Litchi fruit [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2026, 27(5): 2123.
- [95] XU D Y, YUAN S Z, CHEN B, et al. A comparative proteomic and metabolomic analysis of the low-temperature response of a chilling-injury sensitive and a chilling-injury tolerant cultivar of green bell pepper [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 318: 112092.
- [96] ZHU H, CHEN C, ZENG J, et al. Micro RNA 528, a hub regulator modulating ROS homeostasis via targeting of a diverse set of genes encoding copper-containing proteins in monocots [J]. *New Phytologist*, 2020, 225(1): 385-399.
- [97] XUE C, YAO J L, QIN M F, et al. *PbrmiR397a* regulates lignification during stone cell development in pear fruit [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(1): 103-117.

- [98] PAN H, LYU S H, CHEN Y Q, et al. MicroRNAs and transcripts associated with an early ripening mutant of pomelo (*Citrus grandis* Osbeck) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(17): 9348.
- [99] 胡均如,张敏.热处理提高采后果蔬低温贮藏期间活性氧清除能力的机制[J].食品与发酵工业,2021,47(12):269.
- [100] 孔蕊,柴秀伟,梁伟,等.热水处理促进胡萝卜的愈伤[J].食品科学,2022,43(7):182-190.
- [101] 袁莉.采后热处理对厚皮甜瓜抗病性的诱导及果实贮藏品质的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2011.
- [102] 罗千千.紫外线处理对花生芽白藜芦醇含量及采后贮藏品质的影响[D].沈阳:沈阳农业大学,2025.
- [103] SANTIN A, CASTAGNA A, RANIERI A. Transcriptomic Analysis on the Peel of UV-B-Exposed Peach Fruit Reveals an Upregulation of Phenolic- and UVR8-Related Pathways [J]. Plants, 2023, 12(9): 1818.
- [104] SHEN T, NIU R, XU Z, et al. Effects of UV-B irradiation time on fruit quality and flavonoid metabolites of wine grapes [J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(17): 73-82.
- [105] 赵晓彤.壳聚糖处理对红地球葡萄保鲜效果研究[D].太原:山西农业大学,2021.
- [106] WANG H W, MAKINO Y, INOUE J, et al. Influence of a modified atmosphere on the induction and activity of respiratory enzymes in broccoli florets during the early stage of postharvest storage [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2017, 65(39): 8538-8543.
- [107] ZHANG L, ZHANG M, MUJUMDAR A S, et al. Intermittent high voltage electrostatic field and static magnetic field assisted modified atmosphere packaging alleviate mildew of postharvest strawberries after simulated transportation by activating the phenylpropanoid pathway [J]. Food Chemistry, 2023, 434: 137444.
- [108] JURIĆ S, VUKOVIĆ M, BUREŠ M S, et al. Synergistic effect of composite chitosan/phenylalanine edible coating on the postharvest bioactive composition of mandarin fruit [J]. Food Science and Nutrition, 2025, 13(12): e71239.
- [109] OBIANOM C, ROMANAZZI G, SIVAKUMAR D. Effects of chitosan treatment on avocado postharvest diseases and expression of phenylalanine ammonia-lyase, chitinase and lipoxygenase genes [J]. Postharvest Biology and Technology, 2019, 147: 214-221.
- [110] HU G X, CHEN Y, HUI Y, et al. Preparation of polylactic acid/chitosan oligosaccharide films loaded metal-organic framework composite L-theanine and eugenol and its antibacterial and antioxidant properties [J]. Food Chemistry, 2025, 486: 144580.
- [111] 李雨花,张瑞杰,姚远丽,等.24-表油菜素内酯调控苯丙烷代谢增强杏果实抗病性的研究[J].现代食品科技,2017,33(9):71-76.
- [112] 王安乐,宋启玲,黄久珈.植物激素影响果实生长发育的调控作用研究进展[J].果树学报,2026,43(7):1932-1947.
- [113] DENG Y, LU S. Biosynthesis and regulation of phenylpropanoids in plants [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2017, 36(4): 257-290.
- [114] ZHOU F, JIANG A, FENG K, et al. Effect of methyl jasmonate on wound healing and resistance in fresh-cut potato cubes [J]. Postharvest Biology and Technology, 2019, 157: 110958.
- [115] LI X, LI M, WANG L, et al. Methyl jasmonate primes defense responses against wounding stress and enhances phenolic accumulation in fresh-cut pitaya fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 145: 101-107.
- [116] CHANG X H, WANG Z J, CHEN Z T, et al. Effect of preharvest salicylic acid treatment on postharvest disease of muskmelon and disease resistance-related enzyme and defense compounds induction [J]. Storage Process, 2019, 19: 51-56.
- [117] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(1): 180-209.
- [118] 段雅婕,杨宝明,郭志祥,等.外源水杨酸诱导香蕉苯丙烷类代谢提高对枯萎病抗性[J].热带作物学报,2022,43(9):1870-1879.
- [119] 董柏余,汤洪敏,姚秋萍,等.采后水杨酸处理对金刺梨果实活性氧和苯丙烷代谢的影响[J].食品工业科技,2021,42(17):308-315.
- [120] 赵亚婷.水杨酸和壳寡糖处理对杏果实苯丙烷代谢及其关键酶基因表达的研究[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2015.
- [121] AHMED A, TARIQ A, HABIB S. Interactive biology of auxins and phenolics in plant environment [M]. Singapore: Springer, 2020: 117-133.
- [122] NGUYEN T N, SON S H, JORDAN M C, et al. Lignin biosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.): its response to waterlogging and association with hormonal levels [J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 28.
- [123] VANHOLME B, El Houari I, BOERJAN W. Bioactivity: Phenylpropanoids best kept secret [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2019, 56: 156-162.
- [124] NIU X L, HU Y X, WANG X, et al. Glycine betaine and *MiWRKY53* enhance antioxidant capacity and disease resistance against *Colletotrichum gloeosporioides* in mango fruit [J]. Postharvest Biology and Technology, 2025, 224: 113464.
- [125] HE Y H, PAN Y X, WANG X L, et al. Glycine betaine treatment: Effects on alleviating chilling injury and related gene expression in

- 'Youhou' sweet persimmon during cold storage [J]. Journal of Food Science, 2025, 90(2): e70047.
- [126] WANG X F, DONG F X, JIANG Y S, et al. Exogenous melatonin and salicylic acid enhance postharvest quality and boost antioxidant capacity in *Vitis vinifera* cv.'Cuibao seedless' grape berries [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 223: 109850.
- [127] SIDDIQUI M W, HOMA F, SINGH D R, et al. Coupling melatonin and ultrasound modulates ROS production, antioxidant system, and biochemical attributes linked to oxidative browning in litchi pericarp [J]. Journal of Pineal Research, 2025, 77(6): e70100.
- [128] AGHDAM M S, ASLE-MOHAMMADI Z, EBRAHIMI A, et al. Exogenous dopamine application ameliorates chilling injury and preserves quality of kiwifruit during cold storage [J]. Scientific Reports, 2025, 15: 2894.
- [129] 段斌.植物精油典型组分诱导柑橘果实采后抗病性增强的机制解析[D].湘潭:湘潭大学,2023.
- [130] 刘晨,贾晓昱,潘艳芳,等.一氧化氮结合丁香精油雾化熏蒸处理对蟠桃采后贮藏品质的影响[J].食品工业科技,2026,47(14):380-389.
- [131] 王楠.茶树精油及其主要组分松油烯-4-醇对采后草莓品质和抗病性的影响研究[D].宁波:宁波大学,2020.
- [132] GUO M, FENG J, ZHANG P, et al. Postharvest treatment with trans-2-hexenal induced resistance against *Botrytis cinerea* in tomato fruit [J]. Australasian Plant Pathology, 2014, 44(1): 121-128.
- [133] 韩艳丽,陈岑,陈姝毓,等.不同植物精油对草莓灰霉病菌的体外抑菌效果研究[J].保鲜与加工,2024,24(6):18-24.
- [134] YANG R, MIAO J, CHEN X, et al. Essential oils nano-emulsion confers resistance against *Penicillium digitatum* in 'Newhall' navel orange by promoting phenylpropanoid metabolism [J]. Industrial Crops and Products, 2022, 187: 115297.
- [135] LIU X Y, CUI X M, JI D C, et al. Luteolin-induced activation of the phenylpropanoid metabolic pathway contributes to quality maintenance and disease resistance of sweet cherry [J]. Food Chemistry, 2021, 342: 128309.
- [136] LIN Y L, FAN L Q, HE J X, et al. Anthocyanins contribute to fruit defense against postharvest green mold [J]. Postharvest Biology and Technology, 2021, 181: 111597.
- [137] CHEN C Y, CAI N, WAN C P, et al. Cell wall modification and lignin biosynthesis involved in disease resistance against *Diaporthe citri* in harvested pummelo fruit elicited by carvacrol [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2022, 102(8): 3140-3149.
- [138] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(1): 180-209.
- [139] CHEN S, LI S, DAI S, et al. *EjLAC12* is involved in postharvest chilling injury in loquat fruits by regulating lignin polymerization [J]. Physiologia Plantarum, 2025, 177(2): e70237.
- [140] YANG Q, LIU Y, LU W, et al. A laccase gene, *CitLAC4*, drives lignin biosynthesis in juice sacs during postharvest granulation of *Citrus sinensis* [J]. Postharvest Biology and Technology, 2026, 234: 114182.
- [141] DARE A P, TOMES S, MCGHIE T K, et al. Overexpression of chalcone isomerase in apple reduces phloridzin accumulation and increases susceptibility to herbivory by two-spotted mites [J]. The Plant Journal, 2020, 103(1): 293-307.
- [142] CHEN Y, YI N, YAO S B, et al. C_sHCT-mediated lignin synthesis pathway involved in the response of tea plants to biotic and abiotic stresses [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(35): 10069-10081.
- [143] HUANG X X, WANG Y, LIN J S, et al. The novel pathogen responsive glycosyltransferase *UGT73C7* mediates the redirection of phenylpropanoid metabolism and promotes SNC1-dependent Arabidopsis immunity [J]. The Plant Journal, 2021, 107(1): 149-165.
- [144] RAI A, SKÅRN M N, ELAMEEN A, et al. CRISPR-Cas9-mediated deletions of *FvMYB46* in *Fragaria vesca* reveal its role in regulation of fruit set and phenylpropanoid biosynthesis [J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1): 256.
- [145] ZHANG R N, CAO Y L, ZHANG T, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of transcriptional repressor *SIMYB32* improves flavonols and flavanones accumulation in tomato fruit [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2026, 25(4): 1463-1474.
- [146] MIRANDA S, PIAZZA S, NUZZO F, et al. CRISPR/Cas9 genome-editing applied to *MdPGT1* in apple results in reduced foliar phloridzin without impacting plant growth [J]. The Plant Journal, 2023, 113(1): 92-105.
- [147] TU M, FANG J, ZHAO R, et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *VvZIP36* promotes anthocyanin accumulation in grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. Horticulture research, 2022, 9: uhac022.
- [148] YU S, ZHANG W, ZHANG L, et al. MYB24 negatively regulates the biosynthesis of lignin and capsaicin by affecting the expression of key genes in the phenylpropanoid metabolism pathway in *Capsicum chinense* [J]. Molecules, 2023, 28(6): 2644.