

文章编号:1004-7271(2004)04-0353-06

·综述·

环丙烯类乙烯作用抑制剂在园艺产品 采后保鲜上的应用

Applications of ethylene action inhibitors of cyclopropenes on postharvest freshness protection of horticultural products

翟进升^{1,2}, 刘艳红^{2,3}, 郑泉²

(1. 阜阳师范学院生物系,安徽 阜阳 236032; 2. 南京农业大学园艺学院,江苏 南京 210095;
3. 红河学院生物系,云南 蒙自 661100)

ZHAI Jin-sheng^{1,2}, LIU Yan-hong^{2,3}, ZHENG Quan²

(1. Department of Biology, Fuyang Teachers College, Fuyang 236032, China;
2. Horticultural College, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;
3. Department of Biology, Honghe College, Mengzi 661100, China)

关键词 园艺作物;采后;乙烯;1-MCP;衰老

Key words horticultural crops; postharvest; ethylene; 1-MCP; senescence

中图分类号 S609.3 文献标识码: A

园艺产品包括水果、蔬菜和花卉的采后保鲜一直是园艺作物采后生理研究的重点。研究已证实,乙烯在园艺产品的贮运保鲜中扮演着重要角色,它诱导果实的后熟及花、叶的衰老和脱落,被称为“催熟激素”。据美国农业部估计,园艺产品采后损失约 30% 是乙烯作用所造成。因此,抑制内源乙烯的合成和阻止乙烯作用的研究已成为园艺产品采后延衰保鲜技术研究的重要内容。

1 乙烯诱导园艺产品采后成熟和衰老的机制

乙烯是导致植物衰老的重要激素,借助分子生物学手段以抑制乙烯生成来延缓乙烯敏感型植物衰老的研究已取得长足的进展^[1]。近年来,乙烯在非跃变型水果和蔬菜以及不敏感型切花的衰老中的作用,引起了高度关注。外源乙烯仍然可以加速这些植物的衰老,如促进叶片黄花、诱导生理失调、产生异味、缩短瓶插寿命、加速腐烂等^[2-7]。相反,降低果蔬周围的乙烯,可以延长其寿命^[5-7]。对非跃变型果蔬来说,产生乙烯反应的乙烯临界浓度是 $0.005\mu\text{L/L}$,低于跃变型果蔬的乙烯临界浓度 $0.1\mu\text{L/L}$ ^[7]。据对美国超级市场中空气成份进行测定,所含乙烯常超过 $0.5\mu\text{L/L}$ 以上^[8]。关于乙烯的生理效应、生物合成途径及其调控目前已经比较清楚^[9],见图 1。

在多种植物中编码 ACS 和 ACO 的基因已经克隆和鉴定,并通过反义 RNA 技术对两种酶的基因进行了遗传学操作,从而为控制果实成熟和衰老提供了一条有效的方法^[10]。近年来,分子生物学和分子

遗传学的长足发展加速了植物乙烯信号传导的研究。研究者们采用上位分析法已构建了乙烯信号传导途径中基因作用的构架模型(见图2)^[11-13]。

由图2可知,ETR₁基因产物是在乙烯信号传导途径中最早起作用的。ERS₁、ERS₂、EIN₄是ETR₁的同系物,也编码乙烯受体蛋白。乙烯信号需与受体蛋白结合后才能通过CTR₁向下传递,最后产生乙烯反应^[10]。乙烯与受体的结合可能发生于质膜上。ETR₁及其同系物可能是金属蛋白(如含Cu²⁺或Cu⁺),乙烯与受体之间是通过与蛋白结合的转运金属而相互作用,且受体蛋白很可能是形成同型或异型二聚体与乙烯结合^[13]。Bleeker和Kende认为,受体与乙烯的结合是铜离子的配位化学键改变后,在结合部位引起的构象变化能传导到ETR₁二聚体的传递结构域上的结果^[12]。由于银离子与铜离子结构相似,因此,可以代替铜离子与乙烯结合,但银离子不能将乙烯信号传导到下游组分^[12,14]。

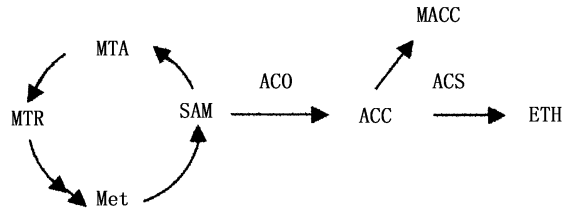


图1 乙烯生物合成途径

Fig.1 The way of ethylene biosynthesis
 MTR: 5'-甲硫基核糖 Met: 甲硫氨酸 SAM: S-腺苷甲硫氨酸
 MTA: 5'-甲硫基腺苷 ACS: ACC合成酶
 ACC: 1-氨基环丙烷-1-羧酸
 ACO: ACC氧化酶 MACC: N-丙二酰-ACC ETH: 乙烯

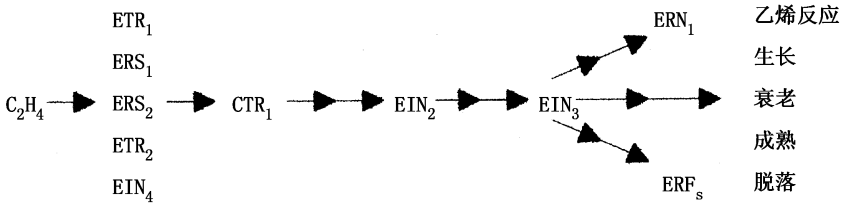


图2 乙烯信号传导途径的线性关系

Fig.2 Linear relationship of conduction approach of ethylene signal

2 延缓乙稀诱导植物器官衰老的方法

2.1 控制乙烯的生物合成

2.1.1 生物工程技术

通过对ACS和ACO两种酶基因的克隆和鉴定,并通过反义RNA技术对两种酶的基因进行操作,培育不产生或很少产生乙烯的转基因作物。这种方法已经取得很大进展,如耐贮藏的转基因番茄、甜瓜等^[10]。这些果蔬不出现呼吸高峰,不变红,在空气中不能正常成熟,只有外施了乙烯方能成熟变软,表现为正常的成熟颜色和风味。这种转基因番茄、甜瓜已在美英市场上出售^[15]。2002年日本的Kosugi等成功地培育出了不产生乙烯的转基因康乃馨,其瓶插寿命大大延长^[16]。

2.1.2 乙烯生物合成抑制剂

ACS需要磷酸吡哆醛为辅基,所以对磷酸吡哆醛的抑制剂很敏感。而氨氧乙酸(aminoxyacetic acid, AOA)和氨氧乙烯基甘氨酸(aminoethoxy vinyl glycine acid, AVG)也以磷酸吡哆醛为辅基,因此在AOA或AVG存在的情况下,则降低了ACS的活性,阻止了乙烯的合成^[17,18]。另外,Cu²⁺、氧化磷酸化解偶联剂(如2,4-DNP和CCCP),没食子酸内酯能抑制ACO的活性,阻止乙烯的合成。但这些化合物成本较高,或污染环境及食物,生产上不宜大量使用^[15]。

2.2 抑制乙烯的作用

转基因技术和乙烯合成抑制剂虽然可以抑制内源乙烯的合成,但环境中的外源乙烯同样可与乙烯受体发生作用^[18,19],引起器官的成熟与衰老。因此,阻止乙烯作用,切断乙烯的信号传导更具有实际意义。Ag⁺或硫代硫酸银(silver thiosulphate STS)是一种非常有效的乙烯作用抑制剂^[20,21],它可以取代受

体作用位点的 Cu^{2+} (也可能是 Cu^+) 而使受体失活, 不能与乙烯结合, 阻止了乙烯的信号传导^[22, 23]。STS 在观赏植物的保鲜防腐生产上已应用多年。但是, Ag^+ 是重金属离子, 容易造成环境污染, 而且不能用于果蔬采后保鲜上, 因此, 生产上将逐步被限用^[24, 25]。2,5-降冰片二烯(2,5-norbornadiene, 2,5-NBD)和重氮基环戊二烯(diazocyclopentadiene, DACP)也可以作用于乙烯受体, 使受体失活。但是, 2,5-NBD 有异味, 而且有致癌性, 生产上不能使用; DACP 必须在强光下才能发挥作用, 而在此条件下, DACP 极易爆炸, 不安全, 生产上也无法使用^[26]。

上述的乙烯合成抑制剂和乙烯作用抑制剂都不十分理想, 生产应用中存在这样或那样的问题, 因此, 研制新型、高效的乙烯作用抑制剂显得更为重要^[26]。

3 环丙烯类乙烯作用抑制剂

Sisler 和 Serek 在研究 DACP 阻止乙烯作用时, 发现它的光解产物对乙烯作用效果更好, 分析这些光解产物时发现环丙烯(cyclopropene, CP)、1-甲基环丙烯(1-methylcyclopropene, 1-MCP)和 3,3-二甲基环丙烯(3,3-dimethylcyclopropene, 3,3-DMCP)等, 见图 3。

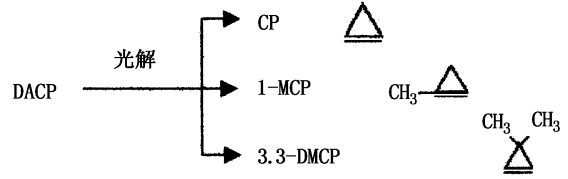


图 3 DACP 光解反应式

Fig. 3 Photolysis formula of DACP

这些环丙烯类化合物都能阻止乙烯的作用, 其中 CP 和 1-MCP 作用浓度比 3,3-DMCP 约低 1000 倍, 而 1-MCP 比 CP 性质更稳定, 更适用于商业应用^[25]。因此, 1-MCP 作为一种新型、高效的环丙烯类乙烯作用抑制剂, 更加受到人们的重视, 并被美国的公司开发成商用产品, 近年来被广泛地用于园艺作物产品延衰保鲜的研究和应用上。

1-MCP 常温下是气态, 无毒, 无味, 作用浓度低, 稳定性好, 对环境无污染。不仅可用于花卉的防腐保鲜上, 而且可用于果蔬等食品的保鲜贮运上^[26-34]。

4 1-MCP 的作用机理

4.1 1-MCP 和乙烯与受体的作用模式

1-MCP 和 CP、3,3-DMCP 都是环丙烯类化合物, 有一个丙烯环, 与乙烯一样都有一个双键, 并且都是平面结构, 可能比乙烯有更高的双键张力和化合能^[25, 35]。它们都可以与乙烯受体的金属离子结合, 因此, 它们与乙烯竞争受体, 阻止乙烯与受体的结合^[25, 35]。Sisler 等通过测定放射性标记乙烯与受体的结合和 Scatchard plot 实验都证明这种竞争作用的存在^[36-38]。另外 Serek 等通过 Lineweaver-Burk plots 实验也显示在香蕉和番茄成熟、鲜花衰老及豌豆苗生长过程中, 环丙烯类抑制剂与乙烯表现出明显的竞争作用^[26]。

乙烯可以通过从受体金属离子上吸附电子而引起配体取代反应, 从而形成活化的复合体^[36, 39, 40]。1-MCP 理论上也能发生上述反应, 但是, 它与受体的金属离子是高度地结合, 以至于被束缚其上, 不能形成活化的复合体, 因此, 有效地阻止了受体的作用。乙烯和 1-MCP 都能从受体上吸附电子, 它们的反应相似。假设乙烯可以离开受体, 并且这种离开是形成活化复合体所必须的, 那么乙烯就不是活化复合体的一部分, 而是它形成的启动子。Sisler 等提出的配体取代模式可以解释这些实验结果, 见图 4^[25]。模式包括以下几步 (1) 乙烯接近金属离子, 电子被吸附 (2) 对面的一个配体离开金属离子 (3) 另一个配体移向金属离子并与其结合, 乙烯离开, 活化复合体形成 (4) 1-MCP 以乙烯同样的方式发生作用, 但是, 它不从复合体上离开, 因此, 活化复合体不能形成。这个模式可以解释乙烯作用抑制剂的许多实验结果。模式中的 L_1 , L_2 , L_3 , L_4 和 L_5 配体的情况还不清楚, 但很可能其中一个或几个是由 ETR_1 的基因产物所确定^[41]。尽管这个模式还没有证实, 但它在设计实验阐明受体的作用方式时是非常有用的。1-MCP 与受体的亲和性要大于乙烯的十倍, 而且作用浓度比乙烯低的多^[42]。

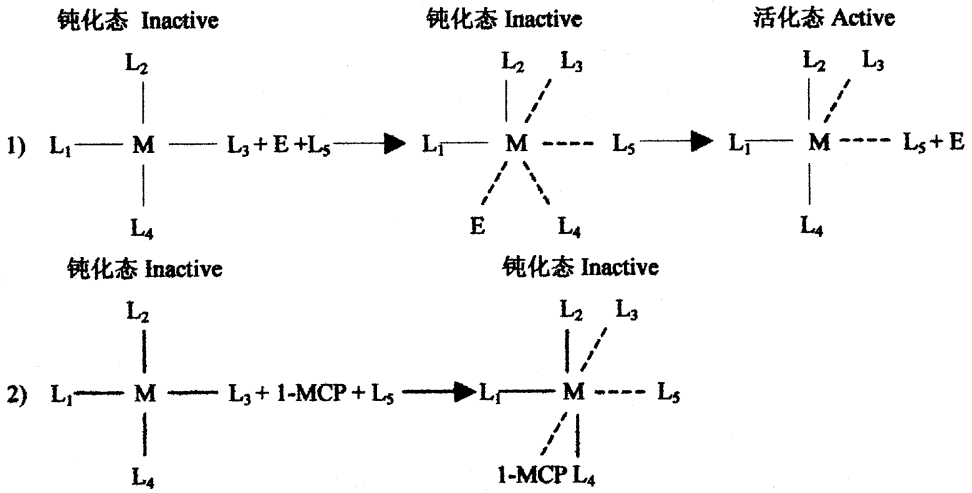


图 4 乙烯和 1-MCP 与乙烯受体作用的推测模式^[25]

Fig.4 Proposed model for action of ethylene and 1-MCP on the ethylene receptor

M 金属离子 E 乙烯 L1-L5 配体

4.2 1-MCP 对基因表达的调节

Nakatsuka 等和 Mullins 研究认为 1-MCP 可以通过调节乙烯合成途径中的 ACS 基因和 ACO 基因的表达而影响乙烯的生物合成。Nakatsuka 在用 1-MCP 处理番茄时发现乙烯合成和传导中的 LE-ACS₂、LE-ACS₄ 和 LE-ACO₁、LE-ACO₄ 及 NR 基因的表达完全受到抑制^[42-44]。

5 环丙烯类乙烯作用抑制剂的研究与应用进展

5.1 1-MCP 的研究与应用

自 1994 年 Serek 和 Sisler 发现 1-MCP 可作为一种高效的乙烯作用剂以来,有关该化合物抑制乙烯作用的效果、机理及应用方面的研究已有上百篇报道^[42]。1-MCP 可以广泛地用于水果、蔬菜和观赏植物的延衰保鲜上。据对 56 个属 64 种切花和盆花的研究,1-MCP 可以延长切花的采后寿命平均达 40% 左右,高的达 300% 以上^[42 45];同时,花朵开放质量提高,并可抑制某些作物的叶片黄花,以及落花、落叶现象。1-MCP 可以明显抑制一些盆花的落花、落叶和落蕾现象,延长盆花货架寿命 3-4 倍^[45],特别是在由于环境胁迫而诱导乙烯大量产生的条件下,其抑制效果更明显。

据对 40 多种水果和蔬菜进行的试验,1-MCP 对果实呼吸跃变前和跃变期进行处理,可显著降低乙烯释放率及呼吸速率,延长果实的贮藏及货架期。并对贮藏期间果实内含物及酶的变化也有一定的调节作用,但不同作物或品种之间有一定的差异。

1-MCP 常温下是气态,美国的两家公司已将其开发成含量 0.14% 的粉剂应用于生产。使用时在密闭的环境中加少量水即可释放出 1-MCP 气体。目前该产品在美国、加拿大和欧洲已经商用。该公司计划 2004 年在我国及亚洲其他国家进行商品登记和销售(私人通讯)。另外,1-MCP 的液体喷施剂在美国正在研制中^[46]。

5.2 其它环丙烯类乙烯作用抑制剂的研究进展

随着 1-MCP 的深入研究和广泛应用,近年来一些人工合成新型环丙烯类化合物不断出现并被用于抑制乙烯作用的研究上。Kebenei 等(2003)在以 1-MCP 作对照,分别比较了 1-己基环丙烯(1-Hexylcyclopropene, 1-HCP)和 1-辛基环丙烯(1-Octylcyclopropene, 1-OCP)抑制乙烯(2μL/L)对盆栽长寿花花期的影响时,结果表明,在同为 200nL/L 浓度时 1-OCP 比 1-MCP 作用效果更好,单花寿命延长 1/5 左右,

作用的时间更短,有效作用温度要求也更低;而 1-HCP 则要求浓度是 1-MCP 的 5-10 倍,作用时间稍短,作用温度相近^[47]。Sisler 等(2001,2003)比较了 20 种环丙烯类化合物对香蕉贮藏保鲜的作用时,均能抑制乙烯的作用,但其作用浓度和时间差异较大^[48,49]。Feng 等(2004)在以鳄梨、番茄等为材料,比较 1-MCP、1-ECR(1-乙基环丙烯)和 1-PCR(1-丙基环丙烯)的作用时,得到同样的结果^[50]。据分析这些环丙烯类化合物的性质和对乙烯受体的作用效果与其碳 1 位上的碳链长短有直接的关系。这些研究为进一步广泛研制新型乙烯作用抑制剂提供了参考。

6 结语

大量研究表明环丙烯类化合物作为乙烯作用抑制剂在园艺产品采后贮藏保鲜中表现出良好的应用前景和商业的可操作性。目前,有关环丙烯类乙烯作用抑制剂的研究可分为应用研究和理论研究两方面。应用研究方面(1)鉴于 1-MCP 在实践中应用效果的不确定性,应该对其使用浓度、处理时间、处理材料的差异等进行系统全面的研究。(2)对新合成的环丙烯类化合物进行延衰保鲜研究,比较筛选性质更稳定,应用性、安全性及商品性优于 1-MCP 的化合物。(3)研究环丙烯类乙烯作用抑制剂与其它理化保鲜手段连用,利用复合效应更好地进行园艺产品的贮运保鲜工作。基础理论研究方面(1)进一步从生理生化和分子水平上研究环丙烯类乙烯作用抑制剂的作用机理和效果,包括乙烯合成和乙烯信号传导途径两方面,以及与之相对的基因水平上发生的变化,并将之与乙烯受体的研究相结合。(2)研究环丙烯类乙烯作用抑制剂在园艺产品延衰保鲜中有关酶的变化,以及作用机理和效果,特别是有关园艺产品品质和病理方面的变化规律和机理。此外,由于环丙烯类乙烯作用抑制剂对乙烯有很好的抑制效果,因此,可作为研究乙烯作用机理的有效工具。

参考文献:

- [1] 罗云波. 果蔬采后生物技术研究进展 [A]. 园艺学年评 [C]. 北京: 科学出版社, 1995: 39-56.
- [2] 吴有梅, 顾采琴, 邵根福, 等. ABA 和乙烯在草莓采后成熟衰老中的作用 [J]. 植物生理学报, 1992, 18: 167-172.
- [3] 郭维明, 曾武清, 陈发棣. 乙烯对切花衰老的调节 [J]. 南京农业大学学报, 1997, 20(4): 24-29.
- [4] Kader A A. Ethylene-induced senescence and physiological disorders in harvested horticultural crops [J]. HortSci, 1985, 20: 54-57.
- [5] Wills B H, Kim G H. Effect of ethylene on postharvest life of strawberries [J]. Postharvest Biol Technol, 1995, 6: 249-255.
- [6] Wills B H, Kim G H. Effect of ethylene on postharvest quality of green bean [J]. Aust J Exp Agri, 1996, 36: 335-337.
- [7] Wills B H, Ku V V, Shohet D, et al. Importance of low ethylene levels to delay senescence of non-climacteric fruit and vegetables [J]. Aust J Exp Agri, 1999, 39: 221-224.
- [8] Dodge L L, Reid M S, Evans R. Factors affecting the postharvest life of cut flowers [J]. FloraCulture International, 1998 (2): 12-16.
- [9] Kende H. Ethylene biosynthesis [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1993, 44: 283-307.
- [10] 杨迎伍, 李正国, 张利, 等. 乙烯信号的接受与传导 [J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 547-552.
- [11] Ecker J R. The ethylene signal transduction pathway in plants [J]. Science, 1995, 268: 667-675.
- [12] Bleeker A B, Kende H. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants [J]. Annu Rev Cell Dev Biol, 2000, 16: 1-18.
- [13] Bleeker A B, Schaler G E. The mechanism of ethylene perception [J]. Plant Physiol, 1996, 111: 653-660.
- [14] Hirayama T, Alonso J M. Ethylene captures a Metal! Metal ions are involved in ethylene perception and signal transduction [J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41: 548-555.
- [15] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版) [M]. 高等教育出版社, 2001: 187-191.
- [16] Yusuke Kosugi, Keisuke Waki, Yujiro Iwazaki, et al. Senescence and gene expression of transgenic non-ethylene-producing carnation flowers [J]. J Japan Soc Hort Sci, 2002, 71(5): 638-642.
- [17] Borochoy A, Woodson W R. Physiology and biochemistry of flower petal senescence [J]. Hort Rev, 1989, 11: 35-43.
- [18] Reid M S, Wu M J. Ethylene and flower senescence [J]. Plant Growth Regul, 1992, 11: 37-43.
- [19] Abeles F B, Morgan P W, Saltveit M E. Ethylene in Plant Biology [M]. 2nd Ed. San Diego: Academic Press CA, 1992: 414.
- [20] Ameron A C, Reid M S. The use of silver thiosulfate anionic complex as a foliar spray to prevent flower abscission of Zygocactus [J]. Hort Science, 1981, 16: 761-762.
- [21] Serek M, Reid M S. Anti-ethylene treatments for potted Christmas cactus-efficacy of inhibitors of ethylene action and biosynthesis [J]. Hort Science, 1993, 28: 1180-1181.

- [22] Veen H. Silver thiosulfate :An experimental tool in plant scienc[J]. *Sci Hort* ,1983 ,20 :211 – 224.
- [23] Sisler E C ,Reid M S ,Yang S F. Effect of antagonists of ethylene action on binding of ethylene in cut carnation[J]. *Plant Growth Regul* ,1986 ,4 : 213 – 218.
- [24] Nell T A. Taking silver out of the longevity pictur[J]. *Grower Talk* ,1992 ,6 :35 – 38.
- [25] Sisler E C ,Serek M. Inhibitors of ethylene responses in plants at the receptor level :Recent developments[J]. *Physiologia Plantarum* ,1997 ,100 :577 – 582.
- [26] Serek M ,Sisler E C ,Reid M S. Novel gaseous ethylene binding inhibitor prevents ethylene effects in potted flowering plants[J]. *J Am Soc Hort Sci* , 1994 ,119 :1230 – 1233.
- [27] Serek M ,Sisler E C ,Reid M S. Effects of 1-MCP on the vase life and ethylene response of cut flowers[J]. *Plant Growth Regul* ,1995 ,16 :93 – 97.
- [28] Serek M ,Sisler E C ,Tirosh T ,et al. 1-Methylcyclopropene prevents bud ,flower and leaf abscission of geraldton waxflower[J]. *HortScience* ,1995 , 30 :1310.
- [29] Porat R ,Shlomo E ,Serek M ,et al. 1-Methylcyclopropene inhibits ethylene action in cut phlox flowers[J]. *Postharvest Biol Technol* ,1995 ,6 :313 – 319.
- [30] Macnish A J ,Simons D H ,Joyce D C ,et al. Responses of native Australian cut flowers to treatment with 1- Methylcyclopropene and ethylen[J]. *HortScience* , 2000 ,35 :254 – 255.
- [31] Macnish A J ,Joyce D C ,Hoffman P J ,et al. 1-Methylcyclopropene treatment efficacy in preventing ethylene perception in banana fruit and grevillea and waxflowers[J]. *Aus J Exp Agric* ,2000 ,40 :471 – 481.
- [32] Serek M ,Prabucki A ,Sisler E C ,et al. Inhibitors of ethylene action affect final quality and rooting of cuttings before and after storage[J]. *HortiScience* ,1998 ,33 :153 – 155.
- [33] Fan X ,Blankenship S M ,Mattheis J P. 1-Methylcyclopropene inhibits apple ripening[J]. *J Amer Soc Sci* ,1999 ,124(6) :690 – 695.
- [34] 孙希生 ,王文辉 ,王志华 ,等. 1-MCP 对 "金冠" 苹果采后生理效应的影响[A]. 雷建军主编. 园艺学进展(第 5 辑) [C]. 广州 :广州出版社 ,2002. 729 – 734.
- [35] Sisler E C ,Serek M. Compounds controlling the ethylene receptor[J]. *Bot Bull Acad Sin* ,1999 ,40 :1 – 7.
- [36] Sisler E C. Ethylene-binding components in plants[A]. In *The Plant Hormone Ethylene*(A. K. Mattoo and J. C. Suttle. eds) [C], CRC Press ,Boca Raton ,1991 :81 – 99.
- [37] Dupille E ,Sisler E C. Effect of ethylene receptor antagonist on plant material[A]. In *Postharvest Physiology , Pathology and Technologies for Horticultural Commodities*(A. Ait-Oubahou and M. El-Otmani ,eds) [C], Institute Agronomique et Veterinaire Hassan II ,Agadir. 1995 :294 – 301.
- [38] Sisler E C ,Dupille E ,Serek M. Effect of 1-methylcyclopropene and methylenecyclopropane on ethylene binding and ethylene action on cut carnations [J]. *Plant Growth Regul* ,1996 ,18 :79 – 86.
- [39] Sisler E C. Ethylene activity of some pi acceptor compound[J]. *Tob Sci* ,1977 ,21 :43 – 45.
- [40] Sisler E C ,Goren R. Ethylene binding-basis for hormone action in plants[J]. *What 's New in Plant Physiol* ,1981 ,12 :37 – 40.
- [41] Schaller G E ,Bleeker A B. Ethylene-binding sites generated in yeast expressing the Arabidopsis ETR1 gene[J]. *Science* ,1995 ,270 :1809 – 1811.
- [42] Blankenship S M ,Dole J M. 1-Methylcyclopropene :a review[J]. *Postharvest Biol Technol* ,2003 ,28 :1 – 25.
- [43] Nakatsuka A ,Shiomi S ,Kubo Y ,et al. Expression and internal feedback regulation of ACC synthase and ACC oxidase genes in ripening tomato fruit [J]. *Plant Cell Physiol* ,1997 ,38 :1103 – 1110.
- [44] Mullins E D ,McCollum T G ,McDonald R E. Consequences on ethylene metabolism of inactivating the ethylene receptor sites in diseased non-climacteric fruit[J]. *Postharvest Biol Technol* ,2000 ,19 :155 – 164.
- [45] 任小林 ,童 斌 ,烧景萍. 新型乙烯作用抑制剂 1-MCP 在园艺产品保鲜中的应用[J]. *保鲜与加工* ,2002 ,3 :3 – 5.
- [46] Hamrick D. Ethylbloc goes liquid[J]. *GrowerTalks* ,2001 ,65 :105.
- [47] Kebenei Z ,Sisler E C ,Winkelmann T ,et al. Efficacy of new inhibitors of ethylene perception in improvement of display life of kalanchoe (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln.) flowers[J]. *Postharvest Biol Technol* ,2003 , in Press :1 – 8.
- [48] Sisler E C ,Serek M ,Ron K A ,et al. The effect of chemical structure on the antagonism by cyclopropenes of ethylene responses in banana[J]. *Plant Growth Regul* ,2001 ,33 :107 – 110.
- [49] Sisler E C ,Alwan T ,Goren R ,et al. 1-substituted cyclopropenes :Effective Blocking Agents for Ethylene Action in Plants[J]. *Plant Growth Regul* , 2003 ,40 :223 – 228.
- [50] Feng X ,Apelbaum A ,Sisler E C ,et al. Control of ethylene activity in various plant systems by structural analogues of 1-methylcyclopropene[J]. *Plant Growth Regul* ,2004 ,42 :29 – 38.