

遮光灵武长枣果实糖积累和代谢相关酶活性特征

章英才¹, 陈亚萍¹, 景红霞¹, 苏伟东²

(1 宁夏大学 生命科学学院, 银川 750021; 2 宁夏红枣工程技术研究中心, 宁夏灵武 750400)

摘 要: 于灵武长枣盛花期对果实进行遮光处理, 以自然光照为对照, 通过测定果实生长指标、叶绿素含量、蔗糖代谢相关酶活性及其蔗糖代谢糖分含量等, 研究果实光合作用在果实糖积累中的作用及对果实多糖和总糖含量积累的影响。结果表明: (1) 遮光处理后, 果实单粒重、单粒体积以及果实中叶绿素含量均降低。 (2) 遮光处理不同程度增加了果实中转化酶、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶分解方向酶的活性, 而降低了其蔗糖合成酶合成方向酶的活性。 (3) 遮光处理主要影响果实着色期和成熟期的糖含量, 对果实发育初期糖含量影响较小; 果实多糖的形成与果实所受光照状况具有一定的关系, 而果实中总糖的积累与外界光照具有密切关系。可见, 果实遮光处理影响了果实发育过程中蔗糖代谢相关酶的活性, 从而影响果实糖分的代谢和积累。

关键词: 灵武长枣; 果实遮光; 糖积累; 蔗糖代谢相关酶

中图分类号: Q945. 78

文献标志码: A

Sugar Accumulation and Related Enzyme Activities in Shielding Light Fruit of *Ziziphus jujuba* Mill. cv. Lingwuchangzao

ZHANG Yingcai¹, CHEN Yaping¹, JING Hongxia¹, SU Weidong²

(1 School of Life Science, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China; 2 Ningxia Jujube Engineering Technology Research Center, Lingwu, Ningxia 750400, China)

Abstract: By contrast natural light fruit, the fruit of *Ziziphus jujuba* Mill. cv. lingwuchangzao were treated with shielding light at full flowering stage. The fruit growth index, chlorophyll content, enzyme activities of the sucrose metabolism and sugar content were measured to study the effects of photosynthesis on accumulation of fruit sugar and the content of polysaccharide and total sugar. The result showed that: (1) The weight and fruit volume of single fruit and content of chlorophyll reduced after shielding light treatment. (2) The activities of fruit invertase, sucrose phosphate synthase and the decomposition enzyme of sucrose synthase increased but the activities of the synthetic enzyme of sucrose synthase reduced with the different extent of shielding light treatment. (3) Shielding light treatment mainly affected sugar content in stages of color changing and ripe stage, but little effect on initial period of fruit development. In conclusion, the formation of polysaccharide in fruit had the certain relations to normal illumination, but the accumulation of total sugar in fruit had close relations to illumination. To sum up, shielding light treatment affected sugar metabolism and accumulation by influence enzyme activities of the sucrose metabolism in developmental fruit.

Key words: *Ziziphus jujuba* Mill. cv. lingwuchangzao; fruit shields light; sugar accumulation; sucrose metabolism related enzyme

果实作为同化产物贮藏的重要器官, 其生长发育所需的大部分有机物来自叶片, 少部分来自果实

自身的光合作用, 而果实光合作用对果实生长发育及营养物质积累的影响因植物种类及果实生长发育

收稿日期: 2013-09-13; 修改稿收到日期: 2013-10-11

基金项目: 国家自然科学基金(31160057)

作者简介: 章英才(1967—), 男, 教授, 硕士生导师, 主要从事植物学的研究。E-mail: yingcaizh@163.com

时期的不同而异。果实内积累的糖分主要有蔗糖、果糖、葡萄糖等,而与这些糖代谢密切相关的酶主要有转化酶(Ivr)、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)3种,转化酶又包括酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI),不同种类植物果实中蔗糖代谢酶在糖积累中的作用也存在差异。因而有必要研究果实光合作用对果实糖分积累及糖代谢相关酶活性的影响,而果实遮光处理是一种较为理想的研究方法。

不同植物果实遮光处理对果实糖积累和相关酶活性的影响不同。罗宵等^[1]研究表明,果实遮光处理主要影响宁夏枸杞着色期和成熟期的糖含量,不同程度地增加了果实 Ivr、SPS 和 SS 的活性。陈俊伟等^[2]报道,遮光处理促进了柑橘果实蔗糖相对含量的明显上升,也促进了光合产物向果皮运输,果皮中 SS、SPS 和 Ivr 活力在遮光处理后均有较大的提高。周兴本等^[3]指出,葡萄果实成熟后套袋果的可溶性总糖含量明显高于对照,套袋明显提高了果实发育前期果实中蔗糖的相对含量及 AI 活性。因此,遮光处理可通过提高糖代谢相关酶的活性,进而不同程度地提高了果实糖的含量。但遮光处理也使有些植物的果实呈现不同的表现,如两品种梨套袋果实糖含量均低于对照,套袋通过提高果实发育早期转化酶活性,降低果实发育后期 SPS 和 SS 的活性来影响糖分积累^[4];套袋红富士苹果果实在发育过程中总糖、还原糖、蔗糖、果糖、葡萄糖的含量均不同程度地降低,果实中糖代谢相关酶的活性也低于对照,但是变化动态相一致^[5]。说明遮光处理可通过降低糖代谢相关酶的活性来降低果实糖的含量。

灵武长枣(*Ziziphus jujuba* Mill. cv. lingwuchanzhao)是宁夏具有地方特色的优良鲜枣品种,兼有药用和食用价值,其果实内的多糖是重要的药用成分,而总糖是果实甜味的重要来源。许多研究证实了遮光处理对不同植物果实的糖代谢相关酶的影响不同,对糖积累的影响也千差万别,既可能提高也可能降低糖含量,进而影响果实品质,因此,本实验通过对灵武长枣果实进行遮光处理,研究遮光对其果实糖积累和相关酶活性的影响,进一步阐明果实光合作用对多糖和总糖含量积累的作用,为灵武长枣科学种植及果实品质调控提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 遮光处理及样品采集

以宁夏红枣工程技术研究中心实验基地 6 年生普通型灵武长枣为材料。采用随机设计,3 次重复,

每次重复选择植株 5~10 株,用 3 种不同颜色的毛线标记 6 月 10 日开放的花朵,每个重复标记花朵 3 000 朵。在盛花期选择光照良好的开花授粉后的果实,采用不透光牛皮纸袋进行遮光处理(SL),直到果实完熟。然后分别在果实膨大前期(细胞分裂停止,膨大刚刚开始)内的 7 月 10 日(花后 30 d)、果实快速膨大期(细胞快速膨大和鲜重快速增加)内的 8 月 19 日(花后 70 d)、果实着色期的 9 月 8 日(果实 1/3 着色,花后 90 d)、果实完熟期的 9 月 28 日(果实全部着色,花后 110 d)采集遮光处理的果实,并采集 6 月 10 日正常照光标记的同期未遮光的果实作为对照(CK)。部分样品保存于液氮中,带回实验室后放入-80℃冰箱,用于测定酶活性等指标,部分样品用于测定果实发育过程中的其它指标。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 果实外形指标 果实鲜重用千分之一的电子天平测定。果实体积按文献^[6]的方法测定。

1.2.2 光合色素含量 取各时期遮光处理和对照果实的向阳一侧果皮,用打孔器取样,按文献^[7]的方法测定叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量,重复 3 次。

1.2.3 蔗糖代谢相关酶的提取和活性 参考赵智中等^[8]和郑国琦等^[9]的方法,在 0~4℃条件下进行果实粗酶液的提取。酸性转化酶(AI)、中性转化酶(NI)、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(PS)的活性参考张明方等^[10]的方法进行测定。转化酶的活性为单位酶蛋白中的酶在单位时间内还原糖产生的速率,用 $\mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 表示;SS 和 SPS 的酶活性为单位酶蛋白中的酶在单位时间内催化底物合成蔗糖的速率,用 $\mu\text{g} \cdot \mu\text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 表示。

1.2.4 蔗糖代谢相关糖的提取和含量 参考赵智中等^[8]和郑国琦等^[9]的方法。用高效液相色谱(LC-20AT)测定糖的含量,色谱条件为:流动相(乙腈:重蒸水=85:15,V/V),流速 1.0 mL/min,氨基柱,柱温 30℃,RID-10A 示差检测器,LC solution 数据处理系统。

1.2.5 果实多糖和总糖含量 果实多糖含量的测定采用于 490 nm 下测定消光值的苯酚硫酸法^[11]。可溶性总糖的测定采用文献^[12]的方法。

1.3 数据处理

用 SPSS 19.0 和 Excel 软件进行统计处理。

2 结果与分析

2.1 遮光处理对果实重量和体积的影响

图 1,A 显示,灵武长枣果实遮光处理至花后 30

d 时,遮光果实和对照果实单粒重量均较小,但对照果实大于遮光果实单粒重量;从花后 30~70 d,遮光果实和对照果实单粒重量均迅速增大;花后 70~110 d,二者的单粒重量虽仍呈迅速增大趋势,但增大速度略有减缓。从总体变化趋势来看,仍表现为灵武长枣遮光果实的单粒重远小于同期对照果实。

同时,灵武长枣单粒体积随生育期的变化趋势与其单粒重相似(图 1, B),果实遮光处理至花后 30 d 时,遮光果实和对照果实单粒体积均较小,但对照果实仍大于遮光果实单粒体积;从花后 30~90 d,遮光果实和对照果实单粒体积均迅速增大;花后 90~110 d,遮光果实单粒体积增速明显减缓,但对照果实单粒体积仍处于迅速增大的趋势。总体来看,灵武长枣遮光果实的单粒体积始终远小于同期对照果实,即果实遮光显著影响了其生长发育。

2.2 遮光处理对果实色素含量的影响

图 2 表明,灵武长枣果实遮光处理从花后 30~110 d,果实中的叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和类胡萝卜素(Car)含量总体呈现下降趋势。其中,果实在花后 30 d 时,果实内叶绿素和类胡萝卜素含量最高,果实处于膨大前期;从花后 30~70 d,正常光照的果实 Chl a、Chl b 和 Car 含量分别下降 73%、76%和 73%,遮光果实则分别下降 65%、58%

和 80%;从花后 70~110 d,正常光照的果实 Chl a、Chl b 和 Car 含量分别下降 61%、27%和 27%,遮光果实则分别下降 36%、16%和 0。可见,灵武长枣果实中的光合色素含量在发育前期的下降幅度大于着色期和成熟期的下降幅度,正常光照果实的下降幅度大于遮光果实的下降幅度,而且遮光果实的 3 种光合色素含量总体均比正常光照的果实含量低。

2.3 遮光处理对果实蔗糖代谢相关酶活性的影响

图 3, A 结果表明,随着灵武长枣果实发育进程,遮光果实和正常光照果实中酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性均呈现逐渐减弱的趋势。在花后 30~70 d 迅速下降,果实 AI 和 NI 活性大幅减弱;从花后 70~110 d 果实 AI 和 NI 活性呈现为缓慢下降的趋势;花后 90 d 后两酶活性降幅减小。总之,灵武长枣果实发育进程中果实 AI 活性的降幅大于 NI,且遮光果实 AI 和 NI 的活性总体都高于同期正常光照果实。

同时,遮光果实和正常光照灵武长枣果实蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性变化趋势与转化酶相似,也随发育进程呈现逐渐减弱的趋势,花后 30~70 d 表

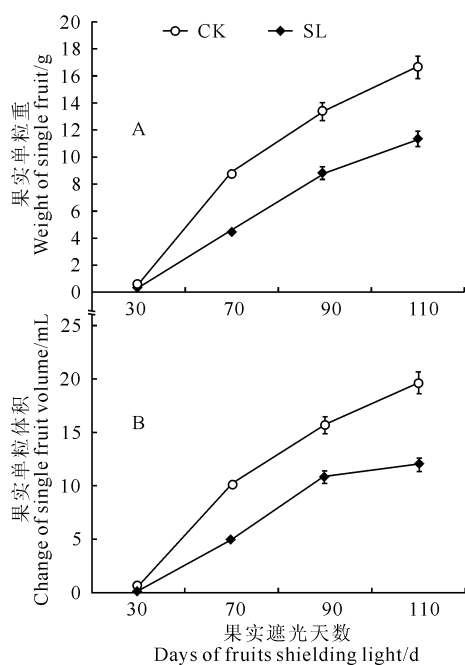


图 1 果实遮光后重量和体积的动态变化

SL. 牛皮纸袋遮光处理;下同

Fig. 1 The weight and volume changes of single fruit after shielding light

SL. Shielding light with kraft paper bags; The same as below

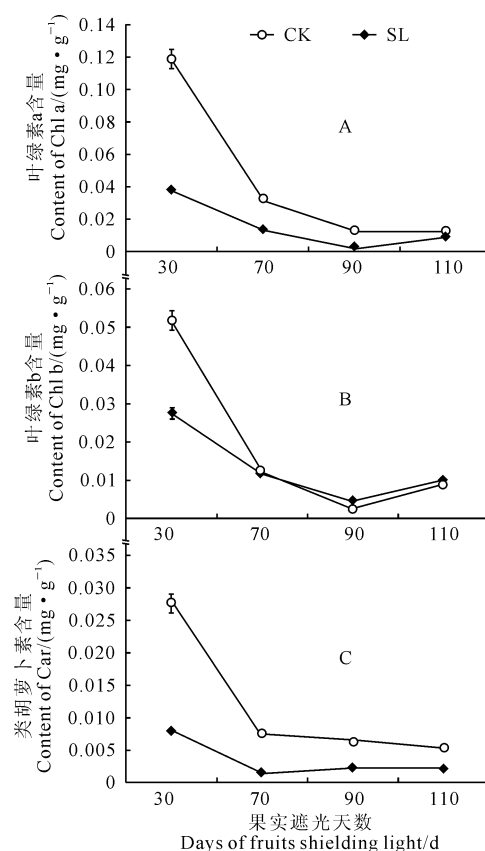


图 2 果实遮光后果实中光合色素含量的变化

Fig. 2 The changes of contents of photosynthesis pigments in fruit after shielding light

现为迅速下降,而花后 70~110 d 呈现为缓慢下降的趋势,且遮光果实 SPS 的活性总体都高于同期正常照光果实(图 3,B)。

另外,随着果实的发育进程,灵武长枣果实花后 30~70 d 的 SS 合成方向(SSs)和 SS 分解方向(SSd)的活性均呈现为迅速下降的趋势,并以 SSd 活性的下降幅度大于 SSs 活性,且遮光果实 SSd 的活性大于对照果实,而其 SSs 的活性小于对照果实;从花后 70~110 d,SSs 和 SSd 的活性呈现不同的变化趋势,SSd 的活性延续之前的下降趋势并继续减弱,且遮光果实 SSd 活性大于对照果实,而 SSs 的活性则逐渐升高,且遮光果实 SSs 的活性低于正常照光果实(图 3,C)。

根据以上蔗糖代谢相关酶的活性变化分析来看,调控灵武长枣果实内蔗糖代谢的关键酶为蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶,尤其是蔗糖合成酶合成方向的活性。

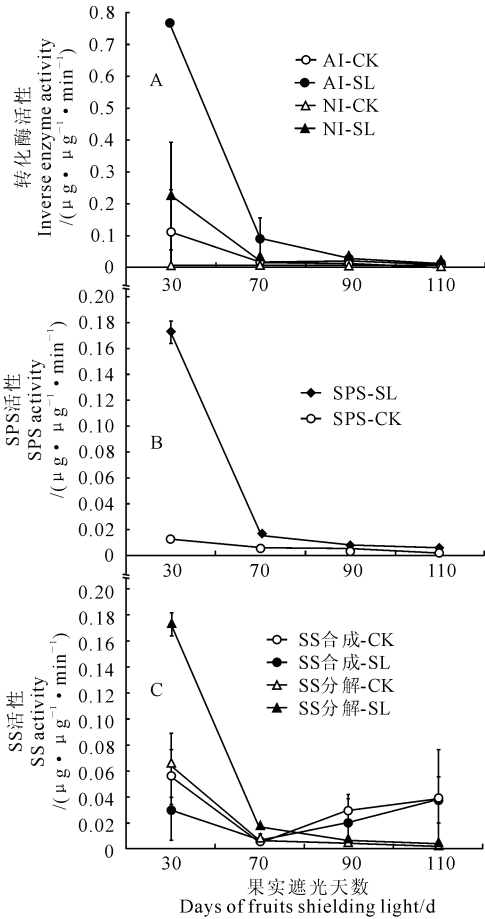


图 3 果实遮光后酸性转化酶、中性转化酶、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶活性的变化

Fig. 3 The changes of activities of AI, NI, SPS and SS(SSs, SSd) in fruits after shielding light

2.4 遮光对果实内蔗糖代谢相关糖分含量的影响

灵武长枣遮光果实和对照果实内葡萄糖、果糖和蔗糖含量的测定结果表明(图 4),遮光果实和正常光照果实的花后 30 d 时 3 种糖的含量差别不明显,但随着遮光处理天数的增加,遮光果实和正常光照果实 3 种糖的含量均呈增加趋势。其中,果实中葡萄糖和果糖含量增加得较快,而蔗糖含量在花后 30~70 d 时增加得较慢,从花后 70 d 开始蔗糖的含量迅速增加。遮光果实和正常光照果实 3 种糖含量的这种增加的趋势直到果实发育至花后 90 d 时发生了不同的变化。其中,遮光果实葡萄糖的含量逐渐下降,而果糖的含量仍延续之前的较快增加趋势,正常光照果实的葡萄糖和果糖含量均呈快速下降趋势,直到果实发育至花后 110 d;蔗糖的含量则表现为正常光照果实仍延续之前的快速增加趋势,直到果实发育至 110 d,而遮光果实基本上含量不增加。随着果实的发育,3 种糖的含量不论变化趋势如何,但遮光果实的含量总体低于同期正常光照下果实。

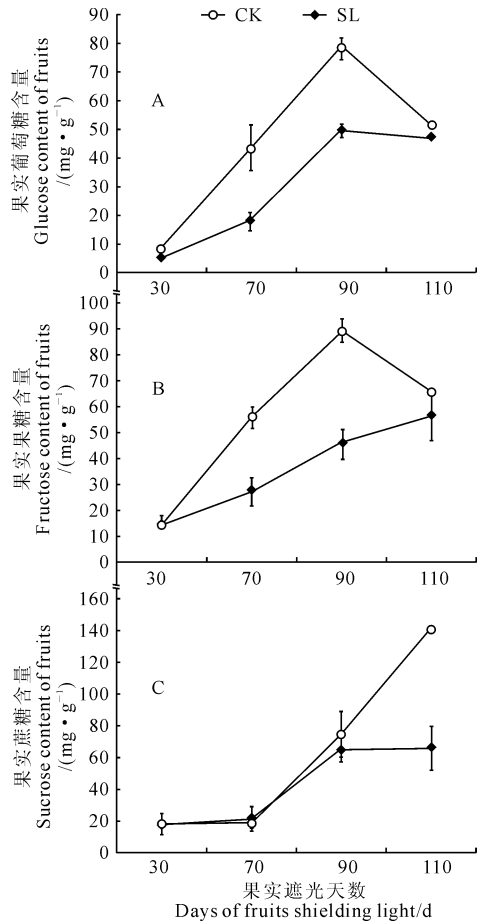


图 4 遮光后果实葡萄糖、果糖和蔗糖含量的变化

Fig. 4 The changes of glucose, fructose and sucrose contents in fruit after shielding light

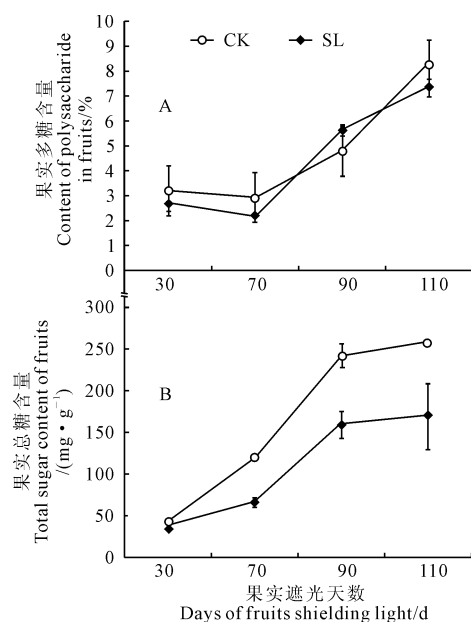


图5 遮光后果实多糖和总糖含量的变化

Fig. 5 The changes of polysaccharide and total sugar contents in fruit after shielding light

可见,灵武长枣果实发育前期遮光果实蔗糖、葡萄糖和果糖含量的下降幅度小于着色期和成熟期,遮光处理主要影响果实着色期和成熟期的糖含量。

2.5 遮光处理对果实多糖和总糖含量的影响

遮光处理使灵武长枣不同发育时期果实的多糖和总糖含量与对照相比总体下降,但其变化趋势各有特点,不同时期下降幅度也有一定差别(图5)。在果实快速膨大期之前,遮光果实和正常照光果实的多糖含量没有明显的增加,从果实快速膨大期、着色期至完熟期遮光果实和正常照光果实的多糖含量均迅速增加,虽然各发育阶段遮光果实比正常照光果实的多糖含量总体有所下降,但下降幅度不大,说明果实多糖的积累与外界光照条件有一定关系。同时,果实膨大前期遮光果实与对照果实的总糖含量无明显差异,从果实快速膨大期、着色期至完熟期遮光果实总糖含量比同期对照下降幅度逐渐加大,说明灵武长枣果实中总糖的积累与外界光照具有密切关系,另外也说明果实发育后期是总糖快速积累的关键时期,而且随着遮光天数的延长,遮光果实总糖含量始终低于正常照光的对照果实。

3 讨论

果实品质形成的关键因素是糖的积累,而果实糖的积累受糖代谢及相关酶活性等多种因素的影响^[13-14],糖的代谢变化是果实发育和品质形成的生化过程及调控的重要方面^[13,15]。果实遮光处理对

果实糖的积累是一个综合影响,果实遮光处理改变了果实发育过程中的光照、温度、湿度、气体等微环境条件,对果实糖代谢等生理过程产生了复杂的影响^[5],因而对果实的生长发育和品质形成产生了影响。

Yen等^[16]在葡萄柚上的研究发现,绿色果皮也具有光合作用的能力,且其同化产物主要供给果皮自身生长与发育的需要。陈俊伟等^[2]对柑橘研究结果表明,柑橘果皮光合速率的下降与果皮叶绿素含量密切相关。本研究表明,果实套袋遮光处理形成的弱光因素导致果实 Chl a、Chl b 和类胡萝卜素含量随着果实发育显著减少,阻碍了果皮叶绿素的合成和果皮本身的光合作用,果皮光合作用能力几乎丧失,使果皮所需的光合产物全部由叶片供应,加剧了果实不同部位对叶片光合产物的竞争,引起分配到果肉的光合产物数量减少,最终导致遮光果实的单粒重和体积也远小于同期的对照果实。

蔗糖代谢是糖积累的重要环节,糖卸载到果实中很大程度上取决于果实的库强,而库强大小的一个重要生理标志就是蔗糖代谢相关酶活性^[1,17],糖代谢相关酶活性的高低是衡量植物“库强”的重要指标^[2,18]。本研究表明,虽然遮光果实和正常照光果实转化酶、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶分解方向的活性变化相似,均呈现逐渐减弱的趋势,但遮光处理不同程度增加了果实转化酶、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶分解方向酶的活性,而降低了蔗糖合成酶合成方向酶的活性。遮光使果皮叶绿素含量下降,限制了光合作用,同时,套袋微环境中较高的温度影响了果实内同化物的代谢、运转速率,导致套袋果实的库强降低,而且高温还可能造成果实呼吸强度大幅度提高而消耗大量的光合产物,因此,果实必须从生理上完成有利于光合产物向果皮运输的改变。陈俊伟等^[2]认为果实自身光合作用被抑制后,果皮通过提高酶活力来增强库强度。因而,遮光果实通过调节蔗糖代谢相关酶的活性,使转化酶、蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶分解方向酶的活性增加,从而增强了果实的库强度,提高了果实维管束卸载光合产物的能力,满足了果实发育对碳水化合物的需求。另外,遮光初期果实中酶活性较高而果实中各种糖的含量与对照相比却较低,除套袋微环境影响了同化物的运转速率以及大量消耗等因素外,可能是因为幼果中旺盛的物质代谢和能量代谢,并进行着大量的细胞分裂和分化,由叶片运来的蔗糖被较大比例地迅速转化分解,用于构建各种细胞和组

织,所以各种糖分的积累较少^[3]。

本试验结果表明,套袋遮光果实在发育过程中果糖、葡萄糖、蔗糖、总糖和多糖的变化规律不完全一致,但各种糖的含量较对照低,说明套袋遮光不利于果实各种碳水化合物化合物的积累,降低了果实的内在品质。另外,遮光果实在发育前期,果实中蔗糖、葡萄糖和果糖含量的下降幅度较小,着色期葡萄糖和果糖含量的下降幅度较大,而成熟期蔗糖含量的下降幅度最大,说明遮光处理主要影响果实着色期和成熟期的糖含量,而对果实发育初期影响较小,这与罗宵等^[1]对宁夏枸杞果实遮光处理对果实糖积累影响的研究结果相似。遮光处理使处于不同发育阶段果实中多糖和总糖的含量与对照相比均有所下降,但不同时期的下降幅度有一定差别,且多糖含量下

降幅度较小而总糖含量下降幅度较大,说明果实多糖的形成与果实正常光照具有一定的关系,而果实中总糖的积累与外界光照具有密切关系,果实发育后期是总糖快速积累的关键时期。

总之,套袋遮光处理影响了灵武长枣果实糖的积累,降低了总糖和多糖的含量,从而影响灵武长枣的品质。遮光处理对果实糖积累的影响是多方面因素综合作用的结果^[19],如它引起果实叶绿素含量的减少而导致果皮光合作用能力的丧失,也影响了果实发育过程中糖代谢相关酶活性,以及引起的果实蒸腾速率降低直接或间接地减少了同化物向果实的输入等。因此,在灵武长枣生产实践中,要重视对枝条的修剪,抓住果实糖代谢影响的关键环节,科学合理调控果实品质。

参考文献:

- [1] LUO X(罗 宵),ZHENG G Q(郑国琦),ZHENG Z Y(郑紫燕),*et al.* Sugar accumulation and related enzyme activity in fruit of *Lycium barbarum* L. with shielding light[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2008,**28**(5):984—989(in Chinese).
- [2] CHEN J W(陈俊伟),ZHANG SH L(张上隆),ZHANG L CH(张良诚),*et al.* Effects of fruit shading on photosynthate partitioning, sugar metabolism and accumulation in developing satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) fruit[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报),2001,**27**(6):499—504(in Chinese).
- [3] ZHOU X B(周兴本),GUO X W(郭修武). Effect on bagging on the fruit sugar metabolism and invertase activities in Red Globe grape during fruit development[J]. *Journal of Fruit Science* (果树学报),2005,**22**(3):207—210(in Chinese).
- [4] KE F J(柯凡君),ZHANG H P(张虎平),TAO SH T(陶书田),*et al.* Sugar component contents and metabolism-related enzyme activities in developing pear fruits after bagging[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2011,**31**(7):1 422—1 427(in Chinese).
- [5] WEI J M(魏建梅),FAN CH H(范崇辉),ZHAO ZH Y(赵政阳). Studies on effect of bagging on fruit sugar accumulation and their related enzymes activity in Red Fuji apple[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究),2008,**26**(6):154—158(in Chinese).
- [6] FENG M(冯 美),ZHANG N(张 宁),SONG CH B(宋长冰). Study on fruit development of *Lycium barbarum* L. [J]. *Seed* (种子),2005,**24**(10):63—65(in Chinese).
- [7] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2006:71—77.
- [8] ZHAO ZH ZH(赵智中),ZHANG SH L(张上隆),XU CH J(徐昌杰),*et al.* Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报),2001,**28**(2):112—118(in Chinese).
- [9] ZHENG G Q(郑国琦),LUO X(罗 宵),ZHENG Z Y(郑紫燕),*et al.* Relationship between sugar accumulation and its metabolizing enzymes in *Lycium barbarum* L. [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2008,**28**(6):1 172—1 178(in Chinese).
- [10] ZHANG M F(张明方),LI ZH L(李志凌),CHEN K S(陈昆松),*et al.* The relationship between sugar accumulation and enzymes related to sucrose metabolism in developing fruits of musk-melon[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报),2003,**29**(5):455—462(in Chinese).
- [11] YANG J(杨 军),ZHANG Y C(章英才),SU W D(苏伟东),*et al.* Isolation and assaying of polysaccharide in *Zizyphus jujube* Mill cv. lingwuchangzao[J]. *Northern Horticulture* (北方园艺),2011,(14):35—37(in Chinese).
- [12] LIN L(林 玲),XIE J H(谢江辉),SUN G M(孙光明),*et al.* Sugar accumulation in fruit of *Zizyphus mauritiana* Lam. during its development[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报),2008,**30**(6):1 031—1 034(in Chinese).
- [13] LÜ Y M(吕英民),ZHANG D P(张大鹏). Accumulation of sugars in developing fruits[J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯),2000,**36**(3):258—265(in Chinese).
- [14] BERUTER J,STUDER F M E. The effects of girdling on carbohydrate partitioning in the growing apple fruit[J]. *Plant Physiol.*,1997,151:227—285.
- [15] CHEN J W(陈俊伟),ZHANG SH L(张上隆),ZHANG L CH(张良诚). Sugar transport,metabolism,accumulation and their regulation in fruits[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报),2004,**30**(1):1—10(in Chinese).
- [16] YEN C R,KOCH K E. Developmental changes in translocation and localization of ¹⁴C-labeled assimilates in grape fruit:light and dark CO₂ fixation by leaves and fruit[J]. *Social Horticulturae of Science*,1990,115:815—819.
- [17] VIZZOTO G,PINTON R,VARANINI Z,*et al.* Sucrose accumulation in developing peach fruits[J]. *Physiol. Plant*,1996,96:225—230.
- [18] CHEN J W(陈俊伟),ZHANG SH L(张上隆),ZHANG L CH(张良诚). Sugar accumulation mechanism in fruits[J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯),2000,**36**(6):497—503(in Chinese).
- [19] HUANG CH S(黄成思),SU ZH X(苏智先),HU J Y(胡进耀),*et al.* Effect of bagging on sucrose-metabolizing enzyme activities in *Citrus grandis* var. xinduyou[J]. *Guangxi Agricultural Sciences* (广西农业科学),2008,**39**(3):357—361(in Chinese).