

糖代谢相关酶在灵武长枣叶片和果柄糖积累中的作用

景红霞¹,章英才^{1*},陈亚萍¹,杨文远²

(1 宁夏大学 生命科学学院,银川 750021;2 宁夏大学 化学化工学院,银川 750021)

摘要:以不同发育时期灵武长枣为试材,测定果实生长发育过程中叶片、果柄可溶性糖含量及蔗糖代谢相关酶活性的变化,探讨果实生长发育过程中叶片、果柄糖的积累与蔗糖代谢相关酶活性的关系。结果表明:(1)灵武长枣叶片、果柄均主要以积累蔗糖为主,叶片、果柄中葡萄糖和果糖含量的变化平缓且随果实发育略有上升,蔗糖含量则呈先下降后迅速上升的趋势,且蔗糖含量始终高于葡萄糖和果糖的含量。(2)在果实的整个发育期,叶片和果柄的酸性转化酶(AI)活性均远高于中性转化酶(NI),AI在前期升高后变化较平稳,而蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(PS)活性的变化各不相同。(3)SS 分解方向酶活性(SSd)对叶片和果柄蔗糖的积累具有重要的调节作用。研究认为,蔗糖合成酶分解方向酶活性(SSd)对灵武长枣叶片和果柄蔗糖的积累起主要的调控作用。

关键词:灵武长枣;叶片;果柄;糖积累;蔗糖代谢相关酶

中图分类号:Q945.18

文献标志码:A

Roles of Sucrose-metabolizing Enzymes in Sugar Accumulation in Leaves and Carpopodiums of *Ziziphus jujuba* Mill. cv. Lingwuchangzao

JING Hongxia¹,ZHANG Yingcai^{1*},CHEN Yaping¹,YANG Wenyuan²

(1 School of Life Science, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2 School of Chemistry and Chemical Engineering, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Selecting *Ziziphus jujuba* Mill. cv. Lingwuchangzao as materials, we determined the changes of the soluble sugar contents and the activities of sucrose metabolism-related enzymes during the development of leaf and carpopodium to study the relationship between the sugar accumulation and its metabolizing enzymes in leaf and carpopodium during the development of fruit. The result showed that: (1) The leaf and carpopodium all mainly accumulated sucrose; the contents of glucose and fructose in leaf and carpopodium kept stable and increased slightly with fruit development, but the contents of sucrose decreased at early stage and increased quickly later. The content of sucrose was higher than that of glucose and fructose all the time. (2) The acid invertase(AI) activity in leaf and carpopodium was significantly higher than that of the neutral invertase(NI) during the whole growth development period of fruit. AI activity increased at early stage and kept stable at later stage, but the change trend of the activities of sucrose synthase(SS) and sucrose phosphate synthase(PS) was different. (3) The sucrose synthase activity in the sucrose decomposition direction(SSd) plays important regulation role in accumulating sucrose in leaf and carpopodium. To sum up, the SSd plays important regulative role in accumulating sucrose in leaf and carpopodium.

Key words: *Ziziphus jujuba* Mill. cv. Lingwuchangzao; leaf; carpopodium; sugar accumulation; sucrose metabolism-related enzymes

收稿日期:2014-04-23;修改稿收到日期:2014-07-02

基金项目:国家自然科学基金(31160057)

作者简介:景红霞(1988—),女,在读硕士研究生,主要从事植物学方面的研究。E-mail:1061715932@qq.com

*通信作者:章英才,教授,硕士生导师,主要从事植物学方面的研究。E-mail:yingcaizh@163.com

与糖代谢和积累密切相关的酶主要有蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphoate, SPS)、酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)。许多研究证实,蔗糖代谢相关酶与果实糖的积累密切相关,而且不同种类的酶对糖积累的影响不同,因果实不同的发育阶段或不同的组织而异,糖代谢相关酶可能同时对果实糖积累产生综合影响^[1]。蔗糖、葡萄糖和果糖是果实中主要的可溶性糖,其种类、含量和比例是决定果实内在品质的重要因素^[2]。果实内可溶性糖的含量不仅受糖代谢相关酶的调控^[3],同时还受叶片中合成的糖向果实输出量的影响。

蔗糖是植物叶片主要的光合产物,同时也是叶片通过韧皮部向库器官运输光合产物的主要形式^[4]。叶片中光合产物的合成和分解共存,蔗糖的积累由合成和分解共同调控。以蔗糖为光合产物运输主要形式的植物,蔗糖的积累和分解特征对叶片光合产物积累和运输具有调节作用^[5-6]。叶片中蔗糖的积累很大程度上可能受AI活性的控制^[7]。另有研究表明,大豆等植物叶片中SPS的活性与库强之间存在显著的正相关关系,SPS是蔗糖合成调节中的关键酶^[8-9];而库细胞中蔗糖的分解则主要由SS催化^[10],SS的活性甚至被有些学者认为是库器官强度的标志^[11-12]。但是,也有试验证实SS在植物光合组织中催化蔗糖合成的活性较高^[13]。因此,不同植物或器官中SS等蔗糖代谢酶的作用可能不同,源叶的同化能力与自身以及果实库器官糖分的积累和代谢紧密相关^[14],各主要糖的合成与转化在叶片和果实中可能存在着不同的酶调控机制^[15]。

灵武长枣(*Ziziphus jujuba* Mill. cv. Lingwuchangzao)是宁夏具有地方特色的优良鲜枣品种,具有食用和药用价值。目前,对灵武长枣的研究主要集中于产业化生产和鲜果保鲜、生物学特性、种质资源调查和品种选优等方面,对其果实内可溶性糖组分与糖代谢相关酶活性的季节变化研究较少,更缺少叶片内可溶性糖积累与糖代谢相关酶活性相关性方面的研究。本试验对不同发育时期灵武长枣叶片和果柄可溶性糖含量的动态变化特点、蔗糖代谢相关酶活性进行研究,并分析叶片和果柄糖积累与蔗糖代谢相关酶活性的关系,以期阐明不同发育时期叶片和果柄中光合产物积累对果实蔗糖、葡萄糖、果糖等糖含量的影响及其生理机制,为灵武长枣果实糖积累的调控以及改进高效优质栽培措施提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

样品于2012年取自宁夏红枣工程技术研究中心试验基地,以6年生普通型灵武长枣为研究材料。采用随机区组设计,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。在盛花期选择正常开花授粉后的果实,分别在果实膨大前期的7月10日(花后30 d)、果实快速膨大期的8月19日(花后70 d)、果实着色期的9月8日(花后90 d)、果实完熟期的9月28日(花后110 d)采集果实附近的叶片和果柄各150个。采集的叶片和果柄样品清洗干净后部分保存于液氮中,带回实验室后放入-80℃冰箱,用于测定酶活性等;部分样品45℃下烘干用于测定糖含量等指标。

1.2 方法

1.2.1 蔗糖代谢相关酶的提取和活性测定 (1)酶的提取 参考赵智中等^[16]和郑国琦等^[17]的方法,在0~4℃条件下进行酶液的提取。转化酶提取时透析液为稀释10倍的不含PVPP的提取液,SPS和SS的提取与转化酶相似,只是提取缓冲液和脱盐缓冲液不同。

(2)酶活性的测定 参考赵智中等^[16]和张明方等^[18]的方法。AI与NI活性测定方法相似,只是反应体系中醋酸-磷酸钾缓冲液的pH分别为4.5和7.5。AI, NI, SPS, SSd(分解)和SSs(合成)活性测定均以在反应体系中加入杀死的酶液作为对照。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 $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 表示;SS和SPS的酶活力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 $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 表示。

1.2.2 蔗糖代谢相关糖的提取和含量测定 参考赵智中等^[16]和郑国琦等^[17]的方法。分别称取不同发育时期多个叶片、果柄烘干粉碎后的混合样品,加提取液(乙醇:氯仿:水=12:5:3),再匀浆3~5 min,5 000 g离心15 min,取上清液,重复3次。合并提取液,转入分液漏斗,加水使之分层,5 000 g离心10 min去除氯仿层,用0.1 mol·L⁻¹ NaOH调pH值至7.0,在45℃真空中干燥,蒸馏水定容。用高效液相色谱(LC-20AT)测定葡萄糖、果糖和蔗糖的含量,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。

1.3 数据处理

用 SPSS 19.0、Excel 2007 软件进行统计处理。

2 结果与分析

2.1 叶片和果柄中可溶性糖含量的动态变化

由图 1 可知,叶片中葡萄糖、果糖和蔗糖的含量呈现出不同的变化趋势,在生长发育过程中,葡萄糖和果糖的含量变化相似,为逐渐上升的趋势,且葡萄糖的含量始终高于果糖的含量,花后 70~90 d 这 2 种糖的积累总量较为平缓,花后 110 d 葡萄糖和果糖的含量升至最高,分别为 5.86 mg/g 和 5.04 mg/g。蔗糖的含量随着叶片的发育呈先下降后逐渐上升的趋势,但蔗糖的含量始终高于葡萄糖和果糖的含量,花后 30~70 d 蔗糖含量逐渐下降,从花后 70 d 开始蔗糖含量不断升高,其增长速度远高于葡萄糖和果糖,至花后 110 d 含量增至最高,为 25.71 mg/g。除花后 70 d 外,蔗糖的含量是葡萄糖和果糖总含量的 2 倍以上。因此,在果实发育过程中叶片蔗糖的净增长量远高于葡萄糖和果糖,说明灵武长枣叶片以积累蔗糖为主。

图 2 显示,果柄中葡萄糖、果糖和蔗糖的含量呈不同的变化趋势。随着果实的发育,果柄中葡萄糖和果糖的含量变化相似,为逐渐上升的趋势,与叶片的变化趋势相同。花后 30~90 d,葡萄糖含量高于果糖含量;花后 110 d 果糖含量迅速增高,葡萄糖含量低于果糖的含量,分别为 4.7 mg/g 和 5.55 mg/g。与叶片不同,果柄中蔗糖的含量随着果实发育呈先下降后上升又略下降的趋势,但蔗糖的含量始终高于葡萄糖和果糖的含量。花后 30~70 d 蔗糖含量逐渐下降;从花后 70 d 开始蔗糖含量不断升高,其增长速度远高于葡萄糖和果糖;花后 90 d 含量增至最高,为 14.16 mg/g;花后 110 d 蔗糖含量略有下降,为 13.48 mg/g。与叶片相似,除花后 70 d 外,花后 30、90、110 d 蔗糖的含量分别是葡萄糖和果糖总含量的 1.8 倍、1.9 倍、1.3 倍。因此,在果实发育过程中果柄蔗糖的净增长量远高于葡萄糖和果糖,说明灵武长枣果柄也以积累蔗糖为主。

2.2 叶片和果柄中蔗糖代谢相关酶活性的变化

2.2.1 转化酶活性的变化 不同发育时期叶片 AI 的活性均远高于 NI,但 AI 和 NI 的变化趋势不同。从花后 30~110 d, AI 的活性变化特征表现为先上升后略下降并平稳保持至花后 110 d,而 NI 的活性变化特征为先上升后下降再上升(图 3)。较高活性的 AI 和逐渐升高的 NI 活性促进了叶片内蔗糖的

分解,使叶片内葡萄糖和果糖的含量不断增高。

在整个发育过程中,果柄 AI 的活性也远高于 NI,从花后 30~70 d, AI 的活性上升后保持较平稳的变化趋势,而 NI 的活性则下降后保持在较低平稳的变化趋势(图 4)。较高活性的酸性转化酶 AI 促进了果柄内蔗糖的分解,因而果柄内葡萄糖和果糖的含量不断增高。

2.2.2 蔗糖磷酸合成酶活性的变化 在果实发育的不同阶段,源叶 SPS 活性有所不同。叶片中 SPS 活性在花后 30 d 较低,之后逐渐升高并保持较高的活性(图 5),叶片中蔗糖的含量也同步迅速升高。

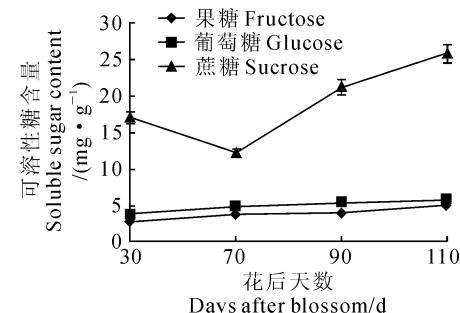


图 1 叶片发育过程中糖含量的变化

Fig. 1 Changes of sugar contents in leaves during development

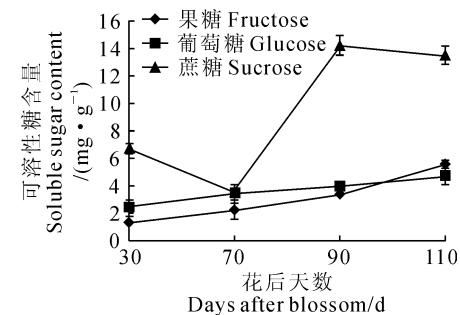


图 2 果柄发育过程中糖含量的变化

Fig. 2 Changes of sugar contents in carpodiums during development

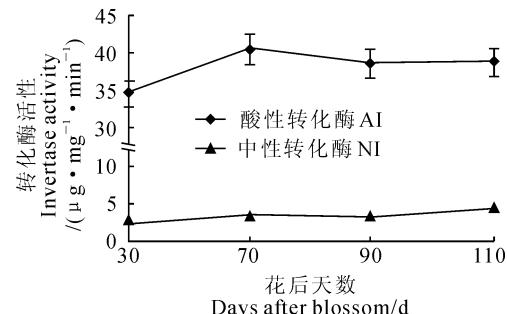


图 3 叶片发育过程中转化酶活性的变化

Fig. 3 Changes of AI and NI activities in leaves during development

果柄中 SPS 活性在花后 30~90 d 略有升高, 花后 90 d 开始大幅下降至果实成熟(图 6), 与果柄中蔗糖的含量在花后 90 d 开始下降的变化一致。

2.2.3 蔗糖合成酶活性的变化 SS 活性可分为合成(SSs)和分解(SSd)活性。叶片中 SSs 活性在花后 30~90 d 逐渐升高后略有下降; 叶片中 SSd 活性远高于 SSs, 其活性在花后 30~70 d 升至最高后, 持续下降至花后 110 d, 与叶片蔗糖含量在花后 30~70 d 逐渐下降、从花后 70 d 开始不断升高至花后 110 d 最高含量正好相反, 说明 SSd 对叶片的蔗糖含量具有明显的调节作用(图 7)。

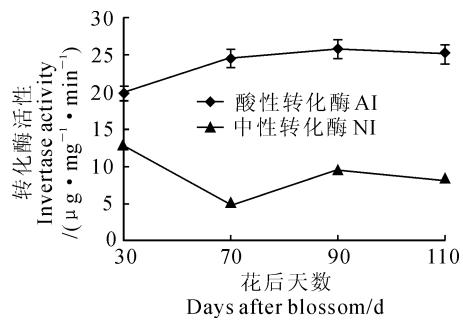


图 4 果柄发育过程中转化酶活性的变化

Fig. 4 Changes of AI and NI activities in carpodiums during development

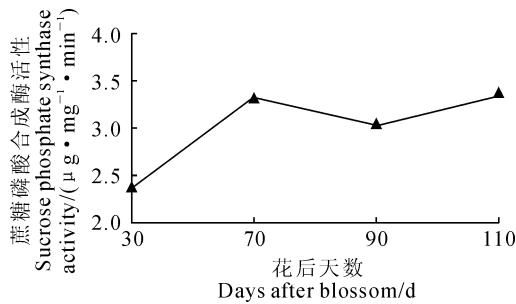


图 5 叶片发育过程中蔗糖磷酸合成酶活性的变化

Fig. 5 Changes of SPS activity in leaves during development

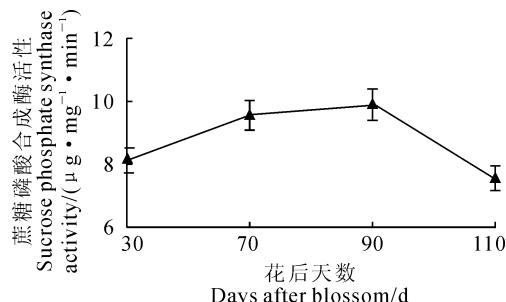


图 6 果柄发育过程中蔗糖磷酸合成酶活性的变化

Fig. 6 Changes of SPS activity in carpodiums during development

图 8 显示, 果柄中 SSs 和 SSd 的活性从花后 30 d 持续下降至花后 110 d, 在整个发育过程中 SSs 活性下降了 44%, SSd 活性下降了 40%, 且 SSd 活性远高于 SSs。

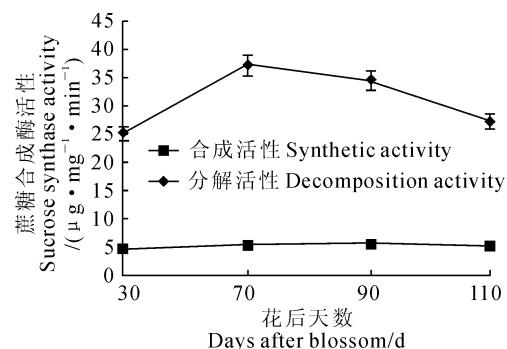


图 7 叶片发育过程中蔗糖合成酶活性的变化

Fig. 7 Changes of SS activities in leaves during development

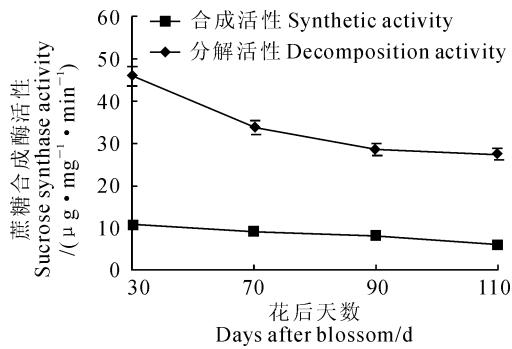


图 8 果柄发育过程中蔗糖合成酶活性的变化

Fig. 8 Changes of SS activities in carpodiums during development

▲ 分解类酶活性 Activity of decomposition enzymes
■ 合成类酶活性 Activity of synthetic enzymes
◆ 酶净活性 Net activity of enzymes

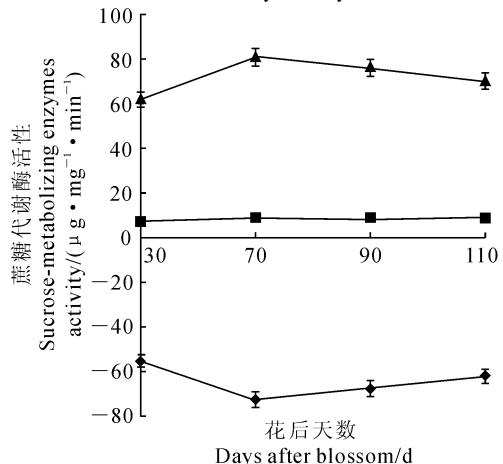


图 9 叶片发育过程中蔗糖代谢酶活性的变化

Fig. 9 Changes of sucrose-metabolizing enzyme activities in leaves during development

2.2.4 蔗糖代谢酶活性的变化

蔗糖代谢酶是糖代谢关键酶,由蔗糖合成酶类和蔗糖分解酶类组成。蔗糖代谢酶净活性为蔗糖合成酶类活性(SSs +

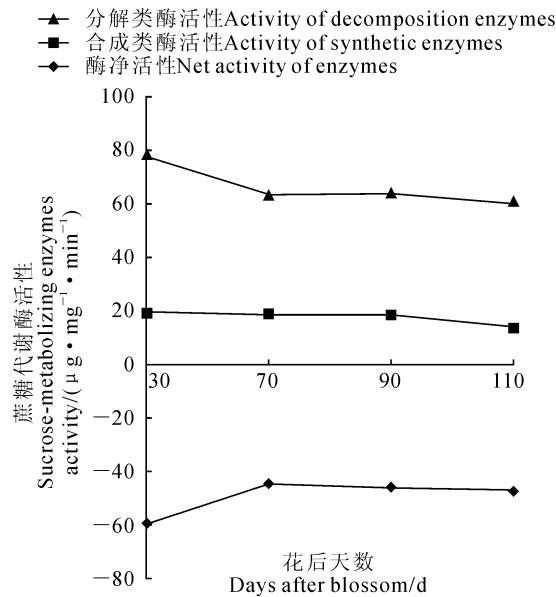


图 10 果柄发育过程中蔗糖代谢酶活性的变化

Fig. 10 Changes of sucrose-metabolizing enzyme activities in carpodiums during development

表 1 叶片糖积累和酶活性的相关性

Table 1 Relations between sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzyme activities in leaves

酶活性 Enzyme activity	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	蔗糖 Sucrose
酸性转化酶 AI	0.763	0.664	0.023
中性转化酶 NI	0.886	0.961*	0.624
蔗糖磷酸合成酶 SPS	0.260	0.092	0.354
SS 合成 SS in synthetic	0.811	0.669	0.447
SS 分解 SS in decomposition	0.327	0.141	-0.362
酶净活性 Enzyme net activity	-0.447	-0.289	-0.270

注: * 表示相关性达 0.05 显著水平。

Note: * Correlation is significant at the 0.05 level.

表 2 果柄糖积累和酶活性的相关性

Table 2 Relations between sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzyme activities in carpodium

酶活性 Enzyme activity	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	蔗糖 Sucrose
酸性转化酶 AI	0.854	0.679	0.494
中性转化酶 NI	-0.478	-0.278	0.257
蔗糖磷酸合成酶 SPS	-0.107	-0.364	-0.145
SS 合成 SS in synthetic	-0.987*	-0.992**	-0.700
SS 分解 SS in decomposition	-0.950	-0.832	-0.634
酶净活性 Enzyme net activity	0.740	0.529	0.229

注: * 和 ** 分别表示相关性达 0.05 和 0.01 显著水平。

Note: * and ** stand for significance of correlation coefficient at 0.05 and 0.01 level.

SPS)与蔗糖分解酶类活性(SSd + NI + AI)之差,它是反映蔗糖代谢酶综合作用的重要指标。

图 9、10 表明,随着果实的发育成熟,叶片合成酶类活性在花后 30~70 d 略有升高后保持平稳的变化趋势,而分解酶类活性在花后 30~70 d 迅速升高后又迅速下降直到果实成熟,叶片中酶净活性的变化趋势则与分解酶类活性变化完全相反,说明蔗糖代谢酶净活性变化主要取决于分解酶类活性的变化。果柄合成酶类活性始终处于下降趋势,花后 90~110 d 下降速度较快,而分解酶类活性在花后 30~70 d 迅速下降后,保持平稳且后期略有下降的变化趋势,果柄中酶净活性在花后 30~70 d 迅速升高后逐渐下降直到果实成熟,说明果柄蔗糖代谢酶净活性也主要受分解酶类活性的影响,叶片与果柄蔗糖代谢酶净活性的变化相反。因此,叶片和果柄中糖的代谢积累由蔗糖代谢相关酶转化酶、SS 和 SPS 的综合调控。

2.3 糖积累与酶活性的相关性

由表 1 可知,叶片中葡萄糖含量与 AI、NI 和 SSs 呈显著的正相关,相关系数分别为 0.763、0.886 和 0.811;果糖含量与 NI 呈显著正相关,相关系数为 0.961,且与 AI 和 SSs 也具一定正相关性;而蔗糖含量与各酶相关性不明显,酶净活性与葡萄糖、果糖、蔗糖均无显著相关性。可见,叶片中糖积累主要是由 AI、NI、SSs 等几种酶共同作用的结果。

由表 2 可知,果柄中葡萄糖含量与 AI 呈显著正相关,相关系数为 0.854,而与 SSs 和 SSd 活性呈显著负相关,相关系数分别为 -0.987 和 -0.950;果糖含量与 SSs 呈极显著负相关,相关系数为 -0.992,与 SSd 呈显著负相关,相关系数为 -0.832;而蔗糖含量与 SS 具一定负相关性,与其它酶的相关性不明显。可见,果柄中糖的积累是由多种酶共同作用的结果。

3 讨 论

灵武长枣果实生长期约为 110 d 左右,期间经过果实膨大前期、快速膨大期、着色期和完熟期。花后 30~70 d,叶片中各种酶的活性均处于升高过程中,分解类酶活性的增长远高于合成类酶活性的增长,酶的净活性随之下降,葡萄糖、果糖含量也因此升高,而蔗糖含量下降至最低,源叶中 SSd 活性始终高于 SSs,表明此时 SS 在叶片中主要起降解蔗糖的作用^[14];果实快速膨大期之后叶片酶净活性逐渐升高,蔗糖也快速积累,且叶片蔗糖的含量始终远高于葡萄糖和果糖的含量,与桃的研究结果相似^[2]。

蔗糖含量的迅速升高主要并不是因为促进蔗糖合成的 SSs 和 SPS 活性的明显升高,也不是由于催化蔗糖分解的转化酶活性的大幅下降,而是由于 SSd 活性的大幅下降,说明 SSd 对叶片蔗糖的积累具有明显的调节作用。AI 是蔗糖代谢的关键酶,是衡量同化产物的转化和利用、植物细胞代谢及生长强度的指标,促进叶绿体中磷酸丙糖向外转运,光合产物以三碳糖形式从叶绿体进入细胞质并合成蔗糖,而这些蔗糖或分解、或进入液泡或输出细胞,从而控制叶片蔗糖的积累^[5]。后期蔗糖的积累与 AI 活性的适度下降及 SPS 活性的上升也有着重要的关系,源叶中蔗糖代谢酶的净活力与蔗糖和还原糖含量之间均无显著相关性。而且,叶片光合产物主要以蔗糖的形式存在并向各器官运输,当供大于求时也可能会引起叶片蔗糖含量的升高^[19]。

果柄是糖分由叶片向果实转运的通道,在灵武长枣果实发育过程中,果柄蔗糖含量的净增长量远高于葡萄糖和果糖,说明灵武长枣果柄与叶片相似,也以积累蔗糖为主。果柄中葡萄糖和果糖含量与 AI 呈显著的正相关,而与 SSs 和 SSd 活性呈显著或极显著负相关关系;而蔗糖的含量与 SS 具一定的负相关性,与其它酶的相关性不明显。由此可见,果柄中糖的积累是由多种酶共同作用的结果,果柄中蔗糖的积累主要不是由于 SSs 和 SPS 的合成,而主要是由于 SSd 等分解酶类活性的大幅下降及叶片中蔗糖不断运输进果柄的结果。

与叶片和果柄不同,果实发育初期,较高的转化酶活性显著影响还原糖的积累, AI 和 SSd 活性同时迅速升高,果实酶的净活性为负值^[1],且总体低于叶片和果柄酶的净活性,果实蔗糖含量低于叶片,叶片光合产物进入果实后被酶分解的比例较大,运输到果实中的蔗糖被 AI 不可逆分解为果糖和葡萄糖,被 SSd 分解为果糖和 UDPG^[20],促进了发育前期果实果糖和葡萄糖含量的迅速增高,增大了库强,是果实快速膨大期还原糖含量升高的主要原因, AI 、 NI 和 SSd 共同参与了果实果糖和葡萄糖的积累^[1]。 AI 和 SS 分解蔗糖形成还原糖为构建果实的形态奠定了物质基础,促进了果实的快速生长^[21-22]。研究表明^[1],果实中 AI 和 NI 活性的下降不是决定蔗糖积累的主因, AI 和 SSd 活性的降低只是蔗糖积累的一个信号,其活性的下降是果实大量积累蔗糖的前

提条件,与蔗糖含量呈显著负相关关系。当果实从着色期发育至成熟期时, AI 和 SSd 活性同时大幅降低,而 SSs 活性高于 SSd, SPS 活性也有一定程度升高,酶的净活力转为正值,蔗糖合成较多而被分解消耗的比例降低,主要用于蔗糖的迅速积累,是果实发育后期蔗糖含量快速增高的主要原因,蔗糖积累数量与 SSs 和 SPS 呈极显著和显著相关,而与 SSd 活性呈极显著负相关,与转化酶呈显著负相关^[23], SSs 和 SPS 是灵武长枣成熟时参与调节果实中蔗糖含量的关键酶^[1]。与梨果实 SS 和蔗糖含量变化相关性极显著、是导致蔗糖积累特征差异主因的研究结果一致^[24-25]。蔗糖的快速积累与转化酶活性的降低和 SS 活性的升高同步,以转化酶活性的降低为前提,转化酶和 SSd 是影响灵武长枣果实中蔗糖积累的限制性酶。蔗糖代谢相关酶的活性变化在一定程度上促进了果实蔗糖的积累,是多种糖代谢酶共同作用的结果,与叶片、果柄可溶性糖积累和代谢相关酶活性特征存在差异。

灵武长枣叶片、果柄和果实中葡萄糖、果糖和蔗糖含量及蔗糖代谢相关酶在果实不同发育阶段存在的差异源于处于不同发育阶段的果实库强的差异。灵武长枣果实快速膨大期之后叶片中蔗糖含量迅速升高,蔗糖的大量积累增加了库强,更有利于蔗糖从源叶向果实库的运输,满足了成熟期果实对蔗糖积累的大量需求,促进了成熟期果实蔗糖含量的迅速升高。在灵武长枣发育前期,果实中葡萄糖和果糖的比例较高,后期蔗糖含量随着果实发育而不断迅速增高,而 2 种还原糖含量均下降,成熟果实中蔗糖与还原糖之比为 1.2 : 1,发育成熟的果实主要积累蔗糖,是蔗糖积累型果实,最终由蔗糖和己糖共同构成果实的品质^[1]。因此,果实发育后期非还原糖的迅速积累除与果实中碳水化合物转化有关外,蔗糖代谢酶作用之外可能的原因在于,叶片以蔗糖形式运输至果实并积累的同化物量的显著增加^[26-28],并由此影响果实糖的含量、组成和果实品质。灵武长枣发育后期至成熟期,叶片、果柄和果实中蔗糖与还原糖的比值为叶片 > 果柄 > 果实,均主要以积累蔗糖为主,但葡萄糖、果糖和蔗糖积累与糖代谢相关酶活性的关系存在差异,代谢机制不同。因此,有必要进一步分析可溶性糖代谢相关酶及其基因表达,研究果实中糖积累差异的调控机制。

参考文献:

[1] ZHANG Y C(章英才), CHEN Y P(陈亚萍), JING H X(景红霞), et al. Relation between sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzymes in fruit of 'Lingwuchangzao'(Ziziphus jujuba Mill.) [J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2014, 31(2): 250—257(in Chinese).

[2] WANG Y Q(王艳秋), WU B H(吴本宏), et al. Soluble sugar contents in fruits and leaves during fruit development and their relationship in peach cultivars of difference in fruit glucose/fructose[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 2008, 41(7): 2 063—2 069(in Chinese).

[3] BERUTER J, STUDER FEUSI ME. Comparison of sorbitol transport in excised tissue discs and cortex tissue of intact apple fruit[J]. *Plant Physiol.*, 1995, 146: 95—102.

[4] ZHANG J(张洁), LI T L(李天来), et al. Effect of day time sub-high temperature on metabolism of photosynthate in tomato(*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaf and fruit after flowering[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), 2007, 43(4): 673—677(in Chinese).

[5] WU ZH J(吴正景), CHENG ZH H(程智慧), MENG H W(孟焕文), et al. Diurnal variation of invertase activities and sugar content in tomato leaves[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2007, 27(4): 705—709(in Chinese).

[6] ZHENG Z Y(郑紫燕), ZHENG G Q(郑国琦), LUO X(罗霄), et al. Study on the relationship between the sugar accumulation and its metabolizing enzymes in *Lycium barbarum* L. leaves, carpopodiums and fruits[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*(西北农业学报), 2009, 18(4): 332—338(in Chinese).

[7] BÜSSIS D, HEINEKE D, SONNEWALD U, et al. Solute accumulation and decreased photosynthesis in leaves of potato plants expressing yeast-derived invertase either in the apoplast, vacuole or cytosol[J]. *Planta*, 1997, 202(1): 126—136.

[8] WORRELL A C, BRUNEAU J M, SUMMERFELT K, et al. Expression of a maize sucrose phosphate synthase in tomato alters leaf carbohydrate partitioning[J]. *Plant Cell*, 1991, 3; 1 121—1 130.

[9] CHAMPIGNY M L. Integration of photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in higher plants[J]. *Photosyn. Res.*, 1995, 46: 117—127.

[10] QUICK W P, SCHAFER A A. Sucrose Metabolism in Sources and Sinks[M]//ZAMSKI E, SCHAFER A A. Photoassimilate Distribution in Plants and Crops. New York: Marcel Dekker, 1996: 115—159.

[11] WANG F, SANZ A, BRENNER M L, et al. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength[J]. *Plant Physiol.*, 1993, 101: 321—327.

[12] ZAMSKI E, SCHAFER A A. Photoassimilate Distribution in Plants and Crops[M]. New York: Marcel Dekker, 1996, 709—728.

[13] GEIGENBERGER P, STITT M. Sucrose synthase catalyses a readily reversible reaction *in vivo* in developing potato tubers and other plant tissues[J]. *Planta*, 1993, 189: 329—339.

[14] CAI G F(蔡贵芳), LIU Y(刘艳), et al. Characteristics of carbohydrate metabolism in source leaves of *Cucumis melo* L. cv. Hetao during fruit development[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*(内蒙古农业大学学报), 2012, 33(4): 46—50(in Chinese).

[15] GUO X F(郭雪峰), LI SH H(李绍华), LIU G J(刘国杰), et al. Seasonal changes in carbohydrate content and related enzyme activity in fruit and leaves of 'Yanfengyihao' peach variety[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2004, 21(3): 196—200(in Chinese).

[16] 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).

[17] ZHENG G Q(郑国琦), LUO X(罗霄), 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).

[18] 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 Muskmelon[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*(植物生理与分子生物学学报), 2003, 29(5): 455—462(in Chinese).

[19] LI Y G(李永庚), YU ZH W(于振文), et al. Studies on the dynamic changes of the synthesis of sucrose in the flag leaf and starch in the grain and related enzymes of high-yielding wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 2001, 27(5): 658—664(in Chinese).

[20] CHEN L L(陈露露), WANG T(王涛), et al. Study on enzyme activities involved in sugar accumulation and sucrose metabolism in Cuiguan pear under plastic tunnel culture[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2011, 28(3): 400—405(in Chinese).

[21] HUBBARD N L, PHARR D M, HUBER S C. Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species[J]. *Plant Physiol.*, 1991, 82: 191—196.

[22] ZHANG X M(张秀梅), DU L Q(杜丽清), XIE J H(谢江辉), et al. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in Cayenne pineapple fruit[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2006, 23(5): 707—710(in Chinese).

[23] CHEN M X(陈美霞), ZHAO C K(赵从凯), CHEN X S(陈学森), et al. Relationship between accumulation of sugar and sucrose-metabolizing enzymes during apricot fruit development[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2009, 26(3): 320—324(in Chinese).

[24] MORIGUCHI T, ABE K, SANADA T. Levels and role of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, and acid invertase in sucrose accumulation in fruit of Asian pear[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1992, 117: 247—278.

[25] YANG ZH J(杨志军), YUE W Q(乐文全), ZHANG SH L(张绍铃), et al. The difference of soluble sugar accumulation and related enzymes activities in pear fruit from hybrid offspring[J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报), 2012, 39(6): 1 055—1 063(in Chinese).

[26] VIZZOTTO G, PINTON R, VARANINI Z, et al. Sucrose accumulation in developing peach fruit[J]. *Physiol. Plant*, 1996, 96: 225—230.

[27] QIAO Y X(乔永旭), LIU SH T(刘栓桃), et al. Study on the correlation of sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzymes during the developing period of Muskmelon(*Cucumis melon*) [J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2004, 21(5): 447—450(in Chinese).

[28] ZHAO Y H(赵永红), LI X L(李宪利), GAO D SH(高东升). Sugar accumulation and related enzyme activities in nectarine fruit under protected cultivation[J]. *Journal of Fruit Science*(果树学报), 2006, 23(1): 118—120(in Chinese).