

# 果实中糖分的积累与代谢研究进展

王贵元<sup>1</sup>, 夏仁学<sup>2</sup>, 吴强盛<sup>1</sup>

(1. 长江大学园艺园林学院 湖北荆州 434025; 2. 华中农业大学园艺林学学院, 湖北武汉 430070)

**摘要:**糖不仅是影响果实甜度的物质,而且还是酸、类胡萝卜素和其他营养成分及芳香物质等合成的基础原料,对果实品质的形成起着至关重要的作用。本文综述了果实中糖分的种类、转化和分布,糖分进入果实的途径,糖分在果实中的积累与代谢及糖分的调节与运输研究进展,以期为提高果实品质提供参考。

**关键词:**糖;果实;积累;代谢

**中图分类号:**Q 944.59; Q 946.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2007)03-0056-03

果实品质在很大程度上取决于果实内所含糖的种类和数量,糖不仅是影响果实甜度的物质,而且还是酸、类胡萝卜素和其它营养成分及芳香物质等合成的基础原料。因而,糖积累是果实品质形成的关键。深入了解糖分的积累和代谢机制,抓住关键环节,是提高果实品质的根本方法。近年来,国内外学者对果实中糖的组成和代谢进行了大量研究,文章综述了近年来的研究成果,以期调控果实的品质提供参考。

## 1 糖分的种类、转化和分布

决定果实甜味的主要是3种糖:葡萄糖、果糖和蔗糖。果糖最甜,蔗糖次之,葡萄糖更次,但葡萄糖的风味最好。成熟的甜、酸樱桃所含的糖主要是葡萄糖和果糖;苹果、梨、枇杷、柿含有3种糖,但葡萄糖和果糖大大高于蔗糖;而桃、杏及部分李品种和柑橘蔗糖占优势;葡萄以葡萄糖最多,果糖次之,几乎无蔗糖。由于糖的种类和糖含量的差异,使得不同的果实具有不同的风味。

在苹果等蔷薇科植物中,山梨醇是光合产物运输的主要形式<sup>[1]</sup>,进入果实中的山梨醇大部分在烟酰胺腺嘌呤二核苷酸—山梨醇脱氢酶( $\text{NAD}^+$ -SDH)的催化下转化为果糖,果糖的积累量与SDH的活性成正相关;在山梨醇氧化酶(SOX)的催化下,山梨醇转化为葡萄糖。几乎所有的果糖和葡萄糖均存在于液泡中,未被转化的山梨醇则主要存在于质外空间和液泡中,也有少量的蔗糖存在于质外空间和胞质中<sup>[2]</sup>。有人测得苹果果实细胞中各个不同区域的可溶性糖的浓度分别为:液泡 888 mmol/L,质外空间 57 mmol/L,胞质 37 mmol/L<sup>[3]</sup>。

在葡萄等浆果类果实中,蔗糖的浓度很低,且主要

集中在维管束组织区。浆果中存在着可溶性的可与细胞壁结合的转化酶,将蔗糖转化为果糖和葡萄糖,果实成熟时已基本上无蔗糖<sup>[4]</sup>。桃果实发育早期含大量果糖和葡萄糖,发育后期直至成熟主要含蔗糖,山梨醇和淀粉的含量一直很低且稳定<sup>[5]</sup>。

在柑橘类果实中,蔗糖为光合产物运输的主要形式。不同柑橘种类与品种的果实糖积累类型不同,温州蜜柑以积累蔗糖为主<sup>[6]</sup>,而甜莱檬以积累己糖为主<sup>[7]</sup>。在果实发育过程中蔗糖与葡萄糖和果糖的变化是不一致的,果实不同部位糖积累也不一样。温州蜜柑果实汁囊中蔗糖的积累速度始终高于果糖和葡萄糖,而在果皮组织中3种糖的含量一直比较接近;成熟时汁囊中的蔗糖、果糖和葡萄糖分别占可溶性糖的65%、20%和14%<sup>[8]</sup>。‘马叙’葡萄果实膨大中期之前汁囊中的蔗糖含量明显高于白皮层、维管束和囊瓣皮,之后下降,而白皮层、维管束和囊瓣皮中的蔗糖含量上升并超过汁囊;成熟时汁囊中的蔗糖和己糖分别占可溶性总糖的45%和55%<sup>[8]</sup>。在克里曼丁橘和甜橙的成熟过程中,汁囊中蔗糖含量上升,果皮中还原糖上升<sup>[9]</sup>。在酸莱檬等偏酸果实中,蔗糖含量在果实发育早期达到最大值之后随着有机酸含量的上升,蔗糖含量逐渐下降<sup>[10]</sup>。在以积累己糖为主的甜莱檬果实汁囊中,蔗糖占总糖含量不超过20%<sup>[7]</sup>。脐橙在幼果期蔗糖含量高于己糖,而在果实膨大后期己糖积累速度超过蔗糖,至成熟期以积累蔗糖为主<sup>[10, 11, 12]</sup>。

## 2 糖分进入果实的途径

前人已经阐明,糖分从叶内合成到进入果实大致经历下列复杂的过程:叶绿体同化 $\text{CO}_2$ 生成磷酸丙糖;磷酸丙糖经磷酸丙糖转运蛋白(TPT)介导运到叶肉细胞的细胞质中;在细胞质中合成蔗糖;合成的蔗糖经短距离运输到韧皮部装载区;蔗糖装载入韧皮部;蔗糖在筛管中长距离运输;蔗糖从韧皮部卸出;蔗糖经韧皮部后

第一作者简介:王贵元,男,1978年生,博士,主要从事果树生理研究 E-mail: guiyuanwang@163.com.

基金项目:长江大学博士科研启动基金 编号:0354.

收稿日期:2006-11-10

运输进入果实代谢和贮藏<sup>[3]</sup>。这些过程都是相互关联与协调的。然而,糖分在源与库之间的运输是相当复杂的,主要包括下列3个阶段。

### 2.1 韧皮部运输阶段

柑橘叶片合成的光合产物在进入果实汁胞之前的最后韧皮部阶段是位于柑橘囊瓣表皮上的3个维管束:一个背维管束和两个隔膜维管束。<sup>[4]</sup> C示踪试验表明,大部分光合产物通过背维管束进入汁胞<sup>[4]</sup>。光合产物在韧皮部的卸载有两条细胞学途径:质外体卸载途径和共质体卸载途径。在同一植物的同一器官中这两条途径可能会同时存在,或不同的发育时期采取不同的途径。

### 2.2 糖分的韧皮部后运输阶段

果实中积累糖分的贮藏薄壁细胞通常位于韧皮部卸出后的非维管区。光合产物在韧皮部后非维管束区运输急剧减慢<sup>[5]</sup>。因此,果实中的韧皮部后非维管运输是果实糖分积累的限速因子。

糖的韧皮部后运输可以走质外体途径也可以走共质体途径。共质体途径是指蔗糖从韧皮部卸出到果实非维管组织及在非维管组织内部运输,是借助于胞间连丝从一个细胞扩散到另一个细胞,不离开共质体空间,不经过任何膜运转步骤就达到目的地。而质外体途径是依赖于特异的运输蛋白,将糖从质外体空间穿膜运入贮藏薄壁细胞中<sup>[6]</sup>。已有的研究表明,在果实发育的不同阶段,糖韧皮部后运输采取不同的途径。

### 2.3 糖分进入果实细胞液泡

细胞的液泡是果实积累糖分的主要细胞器。伏令夏橙果实内,葡萄糖和果糖的75%和全部的蔗糖存在于液泡中<sup>[17]</sup>。苹果中糖的主要成分葡萄糖和果糖几乎都在液泡中。

Echeverria等<sup>[7]</sup>用高纯的甜菜糖果实汁胞的液泡进行的研究表明,蔗糖是通过“易化扩散”作用进入液泡中的,汁胞的液泡中存在酸性转化酶将蔗糖分解为己糖,使液泡内外产生一定的浓度梯度,促使蔗糖向液泡内运输。Milner等<sup>[18]</sup>对番茄果实的研究也表明,糖分进入果肉细胞中的液泡也是通过“易化扩散”方式,但番茄果肉中是与细胞壁结合的转化酶水解韧皮部卸出的蔗糖,从而形成蔗糖浓度梯度。

## 3 糖代谢与果实中糖分的积累

### 3.1 与糖代谢和积累有关的酶

蔗糖合成酶(SS),蔗糖磷酸合成酶(SPS)和转化酶(Ivr)是果实中糖代谢的关键酶。其中转化酶又包括酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI),催化蔗糖分解为单糖。SPS被认为是催化蔗糖合成的主要酶,而SS既能催化蔗糖合成又能催化蔗糖分解。

果实中糖的积累与这3种酶的活力变化有关。赵智中等<sup>[14]</sup>对温州蜜柑的研究表明,蔗糖代谢相关酶的综合

作用是影响果实糖分积累的重要因子。着色期前果实中分解酶的活性高而合成酶的活性低故蔗糖积累缓慢进入着色期后,蔗糖代谢相关酶的净活性转为正值,因此蔗糖迅速积累。

幼果期SS、Ivr蔗糖分解酶活力较高具有重要的生理意义。因为,幼果期处于细胞分裂、分化高峰期,需要构建各种细胞器、细胞壁和细胞液成分。高的蔗糖分解酶活力有利于将输入的蔗糖迅速分解生成单糖供合成淀粉、纤维素、半纤维素和各种细胞成分,以及供呼吸消耗,为旺盛的生理活动提供能量。而果实成熟期间蔗糖分解酶活力低有利于蔗糖积累。

### 3.2 蔗糖与植物糖代谢基因的表达

由于酶活力在果实发育不同阶段和果实不同部位不同,因此,酶基因的表达可能与时间和空间有关。那么,植物体内是以什么信号来传达酶基因表达的时期和部位呢?近来有人提出蔗糖在植物体内运输具有携带信号给基因的功能,即糖可以使一些基因被诱导,而使另一些基因被阻遏<sup>[19,20]</sup>。当植株中碳水化合物缺乏时,产生正调节,使光合作用、再运输和输出的基因表达增强,而使贮藏和利用碳水化合物基因的mRNA减少;当植株中碳水化合物丰富时,通过基因阻遏和诱导相结合,起与缺乏时相反的作用<sup>[19]</sup>。

果实中糖水平还影响其它基因的表达。如在果实成熟和衰老过程中色素变化及叶绿体到有色体之间的转化也受碳水化合物敏感基因的影响。在柑橘果皮中,糖调节叶绿体到有色体之间互变,迟熟甜橙在春天果皮中糖含量下降时,果皮又重新变绿<sup>[21]</sup>。

## 4 糖分的调节与运输

### 4.1 酶调节

糖卸载到果实中在很大程度上取决于果实的库强,而库强大小的一个重要的生化标志就是与糖代谢相关的关键酶的活性。为了使糖分顺利地运输到果实,就得保持库/源之间糖的浓度梯度。对此,一个重要的调节方式就是蔗糖或山梨醇在进入果实后转化为其它的化合物。蔗糖转化为果糖、葡萄糖或淀粉,山梨醇转化为果糖或葡萄糖,此外还要在细胞内进行区隔化贮藏等。桃果实发育早期蔗糖含量很低,但成熟时蔗糖的含量达到其总糖的80%,所以SS在前期起分解蔗糖的作用,而后期起合成蔗糖的作用<sup>[22]</sup>。在柿果中未发现SS,而只有Ivr参与蔗糖的分解,在去掉柿蒂片后柿果停止生长,主要是由于AI的活性极低而不能使蔗糖转化为果糖和葡萄糖<sup>[23]</sup>。可见柿蒂与AI的活性有关,并可能是蔗糖进行代谢的重要部位。

### 4.2 激素调节

内源植物激素是植物器官间、组织间、胞间信息传递和胞内信号转导系统中最基本的组成物质,在各种水

平上调节许多植物生理过程。它对植物体内碳同化物分配的调节涉及到源至库之间的每一个环节。如糖在源中的装载和卸载以及在库细胞中的代谢等。

夏国海等<sup>[24]</sup>将<sup>14</sup>C蔗糖与外源激素 IAA、GA 和 ABA 同时通过果柄引入离体葡萄果实,结果表明:GA 和 IAA 促进果实发育前期(幼果期和膨大期)对蔗糖的吸收,而在后期(转色期)作用愈来愈小,至成熟期完全无效;而 ABA 主要在转色期对果实的蔗糖吸收起促进作用。Ofosu—Anim 等<sup>[25]</sup>对草莓的研究也表明,在授粉后 25 d 和 35 d 喷布一定浓度的外源 ABA 和 IAA,均可以促进果实中糖的积累。综合前人的研究,ABA 促进果实中糖分积累的机制主要有以下几种理论:ABA 调节蔗糖—质子共运输体相联系的 ATP 酶(ATPase)活性,直接促进糖分的维管束卸载;ABA 可增加转化酶活性,促进蔗糖的分解;ABA 可防止库组织贮藏细胞糖分的外渗;ABA 可启动和促进与成熟相关的物质代谢过程<sup>[26,27]</sup>。

另外,王永章等<sup>[28]</sup>对‘新红星’苹果在果实成熟期喷乙烯利后发现,乙烯利处理后在显著加速淀粉降解的同时显著增加了蔗糖含量,而对果糖和葡萄糖的含量无显著的影响。因此,乙烯利处理后增加了 SS、SPS 及淀粉酶的活性,但没有改变 AI 下降的状况。由此可见,激素对糖分积累的调节也与果实发育的时期和部位有关,糖分的最终积累状况往往是各种激素综合作用的结果。

#### 4.3 渗透调节

果实在发育过程中的糖分主要通过主动的渗透调节来完成,渗透调节由可渗性的小分子物质完成,其能力与溶质的分子数有关,而与溶质的分子量无关。例如在水分胁迫下,柑橘果实通过积累其可溶性碳水化合物含量,以促使果实降低水势,因而水分进入细胞,膨压保持不变。

#### 5 小结与展望

综上所述,果实糖分运输和积累的机理是一个复杂的过程。研究果实发育过程中糖的积累可增进对果实发育全过程的了解。目前,人们对糖分进入果实的途径、果实糖分积累过程中有关酶活力变化动态、酶和糖在细胞内的分布等信息已经较为清晰,但也还存在诸多问题需进一步阐明与研究。用分子生物学手段和反向遗传学手段研究有关酶基因对果实糖分积累的直接作用是进一步研究的方向。

#### 参考文献:

- [1] Wayne H L, John D E. Sugar alcohol metabolism in sinks and sources. In plants and crops: Sources—sink Relations[M]. New York: Marcel Dekker Inc, 1996: 185-207.
- [2] Yamaguchi H, Kanayama Y, Soejima J, Yamaki S. Changes in the amounts of the NAD—dependent sorbitol dehydrogenase and its involvement in the development of apple fruit[J]. J Amer Soc Hort Sci, 1996, 121(5): 848-852.
- [3] Yamaki S. Isolation of vacuoles from immature apple fruit flesh and compartmentation of sugars, organic acids, phenolic compounds and amino

- acids[J]. Plant Cell Physiol 1984, 25(1): 151-166.
- [4] Davis C, Robinson S P. Sugar accumulation in grape berries[J]. Plant Physiol, 1996, 111: 275-283.
- [5] Vizzoto G, Pinton R, Varanini Z. Sucrose accumulation in developing peach fruit[J]. Plant Physiol, 1996, 96: 225-230.
- [6] Komatsu A, Moriguchi T, Koyama K. Analysis of sucrose synthase genes in citrus suggests different role and phylogenetic relationships[J]. J Exp Bot, 2002, 53: 61-67.
- [7] Echeverria E, Gonzalez P G, Brune A. Characteration of proton and sugar transport at the tonoplast of sweet lime juice cells[J]. Physiol Plant, 1997, 101: 291-300.
- [8] Lowell C A, Tomlison P T, Koch K E. Sucrose metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit[J]. Plant Physiol, 1989, 90: 1394-1402.
- [9] Tadeo J L, Ortiz J M, Estelles A. Sugar changes in Clementine and orange fruit during ripening[J]. Hort Sci, 1987, 62: 531-537.
- [10] Echeverria E, Burns J K. Vacuolar acid hydrolysis as a physiological mechanism for sucrose breakdown[J]. Plant Physiol, 1989, 90: 530-533.
- [11] 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 等. 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用[J]. 园艺学报, 2001, 28(2): 112-118.
- [12] 王利芬, 夏仁学, 周开兵, 纽荷尔脐橙果肉糖积累和蔗糖代谢相关酶活性的变化[J]. 果树学报, 2004, 21(3): 220-223.
- [13] Frommer W B, Sonnwald U. Molecular analysis of carbon partitioning in Solanaceous species[J]. J Exp Bot, 1995, 46: 587-607.
- [14] 陈俊伟, 张上隆, 张良诚. 温州蜜柑果实发育进程中光合产物运输分配及糖积累特性[J]. 植物生理学报, 2001, 27(2): 186-192.
- [15] 陈俊伟, 张上隆, 张良诚. 柑橘果实遮光处理对发育中的果实光合产物分配、糖代谢与积累的影响[J]. 植物生理学报, 2001, 27(6): 499-504.
- [16] Damon S, Hewitt J, Nieder M, B. Bennett A. Sink metabolism in tomato fruit: Phloem unloading and sugar uptake[J]. Plant Physiol, 1988, 87: 731-746.
- [17] Echeverria E, Valich J. Carbohydrate and enzyme distribution in protoplasts from Valencia orange juice sacs[J]. Phytochem, 1988, 27: 73-76.
- [18] Milner I D, Ho L C, Hall J L. Properties of proton and sugar transport at the tonoplast of tomato fruit[J]. Physiol Plant, 1995, 94: 399-410.
- [19] Koch K E. Carbohydrate—modulated gene expression in plants[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1996, 47: 509-540.
- [20] Smeekens S, Rook F. Sugar sensing and sugar—mediated signal transduction in plants[J]. Plant Physiol, 1997, 115: 7-13.
- [21] Huff A. Sugar regulation of plastid interconversions in epicarp of citrus fruit[J]. Plant Physiol, 1984, 76: 307-312.
- [22] Moriguchi T, Yamaki S. Purification and characteration of sucrose synthase from peach fruit[J]. Plant Cell Physiol, 1988, 29(8): 1361-1366.
- [23] Hirano K, Yonemori K, Sugiuma A. Involvement of sugar metabolism in persimmon growth inhibition by calyx lobe removal[J]. J Amer Soc Hort Sci, 1996, 121(3): 466-472.
- [24] 夏国海, 张大鹏, 贾文锁. IAA、GA 和 ABA 对葡萄果实<sup>14</sup>C蔗糖输入与代谢的调控[J]. 园艺学报, 2001, 27(1): 6-10.
- [25] Ofosu—Anim J, Kanayama Y, Yamaki S. Sugar uptake into strawberry fruit is stimulated by abscisic acid and indoleacetic acid[J]. Physiol Plant, 1996, 97: 169-174.
- [26] Davis C, Robinson S P. Sugar accumulation in grape berries[J]. Plant Physiol, 1996, 111: 275-283.
- [27] Bremner M L. Hormonal control of assimilate partitioning: regulation in the sink[J]. Acta Hort, 1989, 239: 141-146.
- [28] 王永章, 张大鹏. 乙烯对成熟期新红星苹果果实碳水化合物代谢的调控[J]. 园艺学报, 2000, 27(6): 391-395.