

蔗糖代谢相关酶在果实中的作用

苏 艳, 原牡丹, 侯智霞, 苏淑钗

(北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 北京 100083)

摘 要: 蔗糖积累是果实品质形成的关键, 而蔗糖代谢又是糖积累的重要环节, 现综述近年来果树中蔗糖代谢关键酶——转化酶、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖合成酶(SS)在果实发育期间对果实内糖类物质代谢的作用特性, 以期为果品生产中适时采取措施合理调控糖类代谢, 提高果实品质提供参考。

关键词: 果实; 转化酶; 蔗糖磷酸合成酶; 蔗糖合成酶

中图分类号: Q 533⁺.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)09-0050-05

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物, 是同化物在韧皮部运输的主要形式^[1-2], 蔗糖从叶片通过韧皮部向库器官输送碳源和能量, 供应植物的生长和淀粉、脂肪等贮藏物质的合成。果实是果树中主要的库器官, 蔗糖作为光合产物经韧皮部运输, 进入果实后被迅速代谢, 转化为己糖、有机酸、淀粉等, 以保持韧皮部运输及卸载的蔗糖浓度梯度, 使蔗糖源源不断的向果实运转并积累。

糖积累是果实品质形成的关键, 而蔗糖代谢又是糖积累的重要环节, 故许多学者试图从蔗糖代谢相关酶的活性变化来探讨果实糖积累的机理。近十多年来, 人们对苹果^[3-4]、梨^[5]、葡萄^[6]、柑橘^[7-9]、甜瓜^[10-11]、荔枝^[12]、番茄^[13-14]、油桃^[15]等的研究表明, 蔗糖代谢相关酶对果实糖的积累、运输和转化起重要作用, 蔗糖合成酶(SS)、转化酶、蔗糖磷酸合成酶(SPS)是蔗糖积累的关键酶。

1 转化酶

1.1 转化酶的基本性质

转化酶是蔗糖代谢的关键酶, 参与蔗糖的分解, 在植物体内具有重要的生理作用, 早在 1913 年, Michaelis 和 Mentens 就对转化酶进行了研究。在过去的几十年中, 已从许多植物和组织中分离纯化了转化酶, 并对其生化特性和生理功能进行了广泛的研究, 尤其是

第一作者简介: 苏艳(1983-), 女, 在读硕士, 主要研究方向是经济林植物生理栽培。E-mail: suyan19830909@163.com。

通讯作者: 侯智霞。E-mail: hzx2004@163.com。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30500349); 北京市教委共建资助项目(JD100220648)。

收稿日期: 2008-03-19

[11] Malamy J, Carr J P, Klessig D F et al. Salicylic acid—a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection [J]. Science, 1990, 250: 1001-1004.

[12] 饶力群, 官春云. 过氧化氢、水杨酸与植物抗病性关系的研究进展[J]. 湖南农业大学学报, 2000, 26(1): 9-14.

[13] Vernooij B, Friedrich L, Morse A et al. Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction [J]. Plant Cell, 1994, 6: 959-968.

[14] Sticherl. systemic acquired resistance [J]. Annu Rev Phytopathol, 1997, 35: 235-270.

[15] 刘凤权, 王金生. 水杨酸诱导水稻幼苗抗白叶枯病研究[J]. 植物保护学报, 2000, 27(1): 47-52.

[16] 蔡新忠, 郑重. 植物系统性获得抗病性的产生机理和途径[J]. 植物保护学报, 1999, 26(1): 83-90.

[17] Raskini. Role of Salicylic acid in plant [J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43: 439-463.

[18] 杨剑平, 段碧华, 潘金豹, 等. 水杨酸和水分胁迫对玉米苗过氧化氢代谢的影响[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2002, 18(2): 8-11.

[19] 束良佐, 李爽. 水杨酸浸种对水分胁迫下玉米幼苗某些生理过程的影响[J]. 南京农业大学学报, 2002, 25(3): 9-11.

[20] 陶宗娅, 程水源. 水杨酸在小麦幼苗渗透胁迫中的作用[J]. 西北植物学报, 1999, 19(2): 296-302.

[21] 汪晓峰, 张宪政. ASA 提高小麦抗旱性效应的研究[J]. 植物学通报, 1998, 15(3): 48-50.

[22] Aptev, Lalorayamm. Inhibitory action of phenolic compounds on abscisic acid induced abscission [J]. J Exp Bot, 1982, 33: 826-829.

[23] He J X, Wen J Q, Chong K, et al. Changes in transcript levels of chloroplast psbA and pabD genes during water stress in wheat leaves [J]. Physiol Plant, 1998, 102: 49-54.

[24] 余小平, 贺军民, 张键, 等. 水杨酸对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 西北植物学报, 2002, 22(20): 401-405.

[25] 叶梅荣. NaCl 胁迫下水杨酸浸种对水稻幼苗生长的影响[J]. 安徽技术师范学院学报, 2002, 16(4): 44-46.

[26] 张士功, 高吉寅. 水杨酸和阿司匹林对小麦盐害的缓解作用[J]. 植物生理学报, 1999, 25(2): 159-164.

[27] 康国章, 孙谷畴, 王正询. 水杨酸对低温胁迫香蕉幼苗呼吸作用的影响[J]. 广西植物, 2004, 24(2): 359-362.

[28] 孙艳, 崔鸿文, 胡荣. 水杨酸对黄瓜幼苗壮苗的形成及抗低温胁迫能力的生理效应[J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 616-620.

近年来,随着分子生物学手段的运用,植物转化酶基因的克隆、基因及其蛋白的结构和基因的表达调控等方面的进展,进一步促进了转化酶生理功能及调控机制的研究。

转化酶(invertase),又称蔗糖酶或 β -呋喃果糖苷酶。可将蔗糖不可逆地裂解形成葡萄糖和果糖。转化酶主要有2类,即酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutralinvertase, NI),也有报道碱性转化酶的存在^[16],但多数报道均将中性转化酶同碱性转化酶看作同一种转化酶^[17]。AI的最适pH值在3.0~5.0,又可分为可溶性AI和不溶性AI两种,前者主要分布在液泡中,后者主要存在于细胞壁上。NI的最适pH值在7.0左右,是一种胞质酶,活性通常较低^[18]。不同植物有不同的转化酶,转化酶的分子量大小从50 kD到80 kD,为单体或二聚体。目前转化酶的基因已从番茄^[19]、胡萝卜^[20]、玉米^[21]、马铃薯^[22]、甘蔗^[23]、葡萄^[24]、甜瓜^[25]等作物中被克隆。

1.2 转化酶在蔗糖代谢中的作用

转化酶可调节韧皮部糖的卸载、通过控制蔗糖吸收速度调节贮藏器官中糖的组成,以保持植物体内库、源之间的蔗糖浓度梯度^[17, 26-27],从而调节糖类物质的代谢、运转和积累。

多数研究表明,果实发育过程中转化酶活性与果实中蔗糖含量呈负相关,这一变化在苹果^[3]、葡萄^[9]、番茄^[13]等植物中都已发现。转化酶活性随果实的发育而变化。在番茄的野生种和栽培种以及甜瓜中已证明酸性转化酶活性的下降是果实发育中蔗糖积累必须的前提^[25, 28-29]。甜瓜成熟过程中,甜瓜果实的整个发育期,在花后25~30 d之前,果实中蔗糖含量很低,之后蔗糖含量迅速上升,到成熟时达到最大值,总体上呈上升趋势;而转化酶活性变化趋势与之相呼应,总体上是逐渐降低的。花后25~30 d之前活性较高,之后降至检测水平之下^[11]。西瓜、越桔、苹果、葡萄、菠萝、黄金梨等果实中也有类似现象。在番茄果实生长发育过程中,前期转化酶活性较低,番茄果实中有一定的蔗糖积累,伴随着转化酶活性的升高,蔗糖的含量逐渐降低,至果实成熟,酶活性达最高,几乎测不出蔗糖的含量,而这时葡萄糖和果糖的含量达到最高,表明在番茄果实发育过程中,六碳糖的来源是蔗糖,高的转化酶活性阻止了蔗糖的积累,蔗糖的含量与酸性转化酶及中性转化酶活性均达到极显著负相关,相关系数分别为-0.9706和-0.9669^[13]。在温州蜜柑果实发育过程中,幼果时期转化酶活性较高,随果实发育而快速下降^[30]。

多数研究认为中性转化酶(NI)是一种胞质酶,在成熟组织中,酸性转化酶(AI)水平较低,而中性转化酶(NI)对其蔗糖水解更为重要^[19]。不同果实中不

同类型转化酶的功能有所区别,菠萝果实发育过程中,NI与AI的变化趋势相同,但是NI的活性明显高于AI,在菠萝果实迅速生长前期,酸性和中性转化酶活性都出现峰值,此时NI活性是AI活性的1.81倍^[31]。Hubbard等^[32]报道,草莓中的AI在幼果期高,随着果实的发育而持续降低,NI在果实发育的中期阶段最高,而后下降,但成熟时活性大于AI。黄金梨果实发育初期,可溶性酸性转化酶和细胞壁结合酸性转化酶活性较高,随着果实的发育,活性逐渐降低。而可溶性中性转化酶在整个发育过程中维持较低活性且变幅较小^[33]。Gao等^[34]发现甜瓜果实的NI在子房发育早期开花前5 d到花后5 d这段时间内的活性大于AI。Ran-wala等^[35]也发现网纹甜瓜NI活性在未成熟组织中较高,随着果实发育,其下降的趋势与AI相同,因此他认为在甜瓜果实蔗糖代谢中NI功能可能与其它蔗糖贮藏型果实组织不同。在柠檬汁胞中的中性转化酶(NI)活性随着果实成熟而下降,在成熟时保持极低水平,而此时AI活性则较高,是其它酶活性的6倍以上,而蔗糖含量是随着果实成熟而下降,表明柠檬汁胞中糖分的利用在果实成熟前与NI活性有极大的关系,在成熟期则与高AI活性有关^[9]。

2 蔗糖磷酸合成酶在蔗糖代谢中的作用

2.1 蔗糖磷酸合成酶的基本性质

蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)是一种可溶性酶,最适pH值约为7.0,存在于细胞质中,催化如下反应:UDPG+6-磷酸果糖→6-磷酸蔗糖+UDP。上述反应的生成物6-磷酸蔗糖通常由磷酸蔗糖磷酸化酶(SPP)迅速降解成蔗糖和磷酸根离子;而SPS和SPP又是以复合体的形式存在于植物体内,所以SPS催化蔗糖生成在事实上是不可逆的^[36]。

SPS在1955年由Leloir首次在小麦胚芽中测到;1959年在萌发的小麦和1969年在水稻种子也发现其存在。随着研究材料范围扩大和深入,人们发现光合组织和非光合组织(果实)中都广泛存在着SPS。SPS是一种低丰度蛋白(不到可溶性蛋白的0.1%),且不稳定。1990年初在菠菜和玉米中纯化了SPS,它由分子量117~138 kD的亚基构成,为二聚体或四聚体。1991年玉米^[37]的SPS cDNA被克隆;之后菠菜、甜菜、柑桔、苹果、甘蔗、水稻的SPS基因也相继被克隆^[38]。

2.2 蔗糖磷酸合成酶在蔗糖代谢中的作用

蔗糖磷酸合成酶(SPS)在蔗糖合成积累中起着重要的作用。SPS在蔗糖代谢中的作用主要表现在SPS影响源强和库强,调节光合产物在蔗糖和淀粉的分配,参与细胞分化与纤维细胞壁合成^[39]。Doehlet等^[40]对大豆的研究表明,SPS是影响大豆叶片中蔗糖合成的关键酶,Hubbard^[10]的研究认为甜瓜的蔗糖合成能力反映在SPS的活性上,并决定着蔗糖合成积累。李永庚等^[41]发现

SPS 在小麦旗叶光合产物向蔗糖的转化过程中也起关键性的调节作用。SPS 作为蔗糖合成积累的关键酶在葡萄、番茄、成熟的香蕉等果实中的蔗糖代谢中也有类似结论^[6,42]。

许多果实成熟过程中蔗糖积累与 SPS 活性的升高密切相关。温州蜜柑幼果期和膨大期果实中转化酶对蔗糖积累的影响较大,随着转化酶活性降低,蔗糖逐渐积累。进入着色期果实中蔗糖的迅速积累与 SPS 活性升高相一致^[30,43]。在香瓜、香蕉、猕猴桃、芒果、草莓等也得到相似的结论。柑橘果实膨大期糖积累时,SPS 活力升高有利于汁胞中蔗糖的合成积累,SPS 成为成熟期汁胞中活性最高的酶^[44]。网纹甜瓜果实蔗糖积累与可溶性 AI 活性下降和 SPS 活性上升相关^[45,46]。在网纹甜瓜果实发育过程中,SPS 的活性从 $7 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$ 增加到 $32 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW}) \cdot \text{h}^{-1}$,蔗糖积累能力不同的甜瓜(基因型不同)具有相似的 AI 活性,但 SPS 的活性却各不相同^[32]。Laporte 等^[47]把玉米 SPS 基因转入番茄表明,提高叶片 SPS 活性将导致果实糖分含量增加。Miron 和 Schaffer^[48]报道,成熟期的普通番茄果实中蔗糖含量不超过 $15 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW})$,其 SPS 活性在整个果实的发育过程中都很低;而蔗糖积累型番茄成熟期果实中蔗糖含量约为 $118 \text{ mmol} \cdot \text{g}^{-1} (\text{FW})$,其 SPS 活性在果实发育末期约为前期的 8 倍。这些研究都体现了 SPS 对果实中蔗糖合成和积累的重要作用。也有研究表明脐橙果实糖积累始于果实膨大期,幼果期,果实内的 SPS 的活性很低,但随着果实的发育 SPS 的活性迅速增加,并在花后 150 d 达到高峰,随后快速下降,一直到成熟期都保持在较低水平^[49]。

果实不同部位 SPS 活性与蔗糖积累关系不同,脐橙果皮中的 SPS 活性与蔗糖含量呈显著负相关,而维管束和汁胞中的 SPS 活性与蔗糖含量呈正相关,但没有达到显著水平^[9]。究其原因,脐橙果实中蔗糖贮藏和运输中受到 SPS 的作用,同时还受其他酶或因素的影响;SPS 的作用属于精细调控,即当果皮中蔗糖含量高时将抑制 SPS 的活性,控制蔗糖的合成,反之,蔗糖含量较低时,SPS 将会促进蔗糖的合成^[10]。

3 蔗糖合成酶

3.1 蔗糖合成酶的基本性质

蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)有两种存在方式,大部分以可溶性状态存在于细胞质中,有些不溶性的 SS 附着在细胞膜上。催化如下可逆反应:果糖+UDPG \rightleftharpoons 蔗糖+UDP(蔗糖合成最适 pH 值 8.0~9.5,蔗糖裂解最适 pH 值 5.5~6.5)。SS 是由分子量约为 83~100 kD 的亚基构成的四聚体^[36]。植物生长发育中 SS 既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,大多数植物中至少有 2 种 SS 的同工酶,它们通常都有较高的

氨基酸序列同源性和相似的生化性质。它们在基因调控上有明显不同,基因表达有发育和器官特异性^[17]。SS 基因的大小约为 5.9 kb, cDNA 的长度约为 2.7 kb,编码约 820 个氨基酸。目前 SS 基因已经从马铃薯、玉米、甜菜、胡萝卜、甘蔗等植物中克隆^[50]。

3.2 蔗糖合成酶在蔗糖代谢中的作用

蔗糖合成酶(SS)是促使蔗糖进入各种代谢途径的关键酶之一。植物蔗糖代谢过程中蔗糖合成酶(SS)既能催化蔗糖合成又能催化蔗糖分解,是一种可逆酶。SS 正是通过这个可逆反应保持蔗糖的浓度梯度,来影响果实中的糖分积累。但通常认为 SS 主要起分解蔗糖作用^[51],SS 活性通常在那些合成淀粉或者细胞壁的组织中最高^[28]。

碳水化合物运输到特定的植物器官,是由库强和植物生产光合同化物的能力决定的,但糖卸载到果实中在很大程度上取决于果实库强的能力。SS 可以影响库强、调控输入蔗糖多少和代谢蔗糖的能力;SS 和转化酶调节蔗糖的分解与合成,使库器官与韧皮部保持一定的蔗糖浓度梯度,利于蔗糖运入细胞。因而 SS 和转化酶活性的改变直接影响库强。SS 影响库强的作用机理可能是:在果实汁胞外的 SS 催化蔗糖分解为 UDPG 和果糖,UDPG 和果糖经过三羧酸循环后生成 ATP,ATP 供能启动汁胞膜上的 H^+ 泵, H^+ 泵将胞外的扩泵入到汁胞内。这样,果实汁胞内的扩浓度增加,pH 值降低,有利于汁胞内的蔗糖被酸水解为葡萄糖和果糖,进而提高了细胞液浓度,降低了果实汁胞内的水势,增强了果实的渗透调节。由于汁胞外产生了 H^+ 浓度梯度,胞内高浓度的 H^+ 被运转到胞外的同时,胞外的蔗糖随着也被转运入胞内^[50]。

Fisher 等^[52]曾指出,SS 可能是蔗糖合成途径中的一个重要控制点,它的活性反映蔗糖生物合成途径的能力。研究表明苹果、梨、荔枝、桃等果树,蔗糖积累的关键酶是 SS^[12,53-54]。在甜橙等果树中,可溶和不可溶的转化酶在果实发育早期就基本消失,因此,在果实发育早期 SS 是影响甜橙果实库强的主要因子。番木瓜上也有同样的结论。Moriguchi 等^[54]对 23 种梨的研究发现,果实中 SS 的活性与蔗糖含量的相关系数为 0.633,而 SPS 的活性与蔗糖含量的相关系数仅为 0.445。对甘蔗和桃果实的研究也表明 SS 在蔗糖积累中的贡献远超过 SPS。

有研究证明蔗糖含量与 SS 之间存在很明显的正相关。Beruter 等^[55]的研究表明苹果发育后期,SS 与蔗糖的积累水平呈显著的正相关。王永章等对“红富士”苹果果实的研究也得到了相同的结果^[3]。在番茄果实发育过程中,蔗糖的含量与 SS 活性呈显著正相关,相关系数为 0.8886,SS 是影响普通栽培型番茄果实中糖积累的重要因子^[56],这与 Islam^[57]的试验结果一致。

不同时期不同果实内 SS 所起的作用不同。Akio Suzuki 等^[58] 研究日本梨果实糖代谢时发现,在果实发育过程中,产生两种不同形式的 SS,即 SS_I和 SS_{II},SS_I就是指 SS(分解方向),SS_{II}就是指 SS(合成方向)。SS_I在未成熟的果实中催化蔗糖分解,而 SS_{II}则是在成熟果实中催化蔗糖合成。在苹果中也有类似现象^[59]。温州蜜柑可食组织中 SS 的合成活性与分解活性的变化趋势基本相似,即幼果期 SS 的合成和分解活性都较高(但分解活性更高),随后迅速下降,在果皮组织中,SS 的合成活性在幼果期较低,之后略有上升,SS 的分解活性在幼果期较高,随后下降。膨大期以后 SS 的合成活性总是大于其分解活性^[30]。

4 蔗糖代谢相关酶之间的协同作用

蔗糖代谢相关酶的综合作用是影响果实糖积累的重要因子。果实发育中的蔗糖积累代谢不仅仅是单个酶在起作用,而是几种酶共同作用的结果。草莓果实中蔗糖浓度升高时,SPS、NI 和 SS 的活性都上升^[32];桃果实蔗糖积累过程中,SPS 活性保持稳定,转化酶活性呈下降趋势^[60],其他果实中也类似,几种蔗糖代谢关键酶可能同时对果实糖积累产生影响,因此在研究糖积累机理时应考虑几种蔗糖代谢关键酶的综合作用。

蔗糖代谢的相关酶的净活性是反映各种蔗糖代谢相关酶综合作用的指标。蔗糖分解酶类的活性=AI+NI+SS(分解方向);蔗糖合成酶类的活性=SPS+SS(合成方向);酶的净活性=SPS+SS(合成方向)-AI-NI-SS(分解方向)。赵智中等^[30] 的研究表明酶的净活性是影响温州蜜柑果实蔗糖积累的重要因子,温州蜜柑幼果期果实中的蔗糖代谢相关酶的净活性为很高的负值,这时果实中蔗糖的含量几乎接近于零,进入着色期酶的净活性变为正值,蔗糖积累速度加快,说明此时蔗糖在进入果实后被分解和消耗的比例相对较少。不同品种的苹果果实发育过程中,蔗糖代谢相关酶的净活性都经历了一个由负值向正值增加的过程^[59]。

5 结语

糖类物质在植物中的运转、积累、代谢和利用特性、信号作用、对生命活动的调节功能等方面研究一直是生命科学的热点内容。糖代谢相关酶类的研究已经深入到生理、生化、分子生物学等各个研究领域。果实尤其是肉质果实中蔗糖代谢相关酶的研究主要是围绕在这些酶对果实品质形成的调节方面。不同种类果实中糖类物质的积累代谢方式不同,这在很大程度上取决于蔗糖代谢相关酶类的作用。代谢相关酶的作用和调控机制在不同果实、乃至同种果实的不同发育时期的各有不同。在掌握各类果实中糖类及糖类代谢相关酶作用特性的基础上,进一步利用分子生物学手段来研究糖

代谢相关酶对果实糖分积累的调控机制,是探明果实糖积累机理,进而从内部机理寻求提高果实品质的关键技术的前提。

参考文献

[1] Chiu T J, Bush D R. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 4784-4788.
[2] D'Aoust M A, Yelle S, Nguyen-Quoc B. Antisense inhibition of tomato fruit sucrose in heterotrophic cell-suspension cultures of *Chenopodium rubrum* L[J]. Planta 1999, 182: 223-231.
[3] 王永章, 张大鹏. “红富士”苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合酶的关系的研究[J]. 园艺学报, 2001, 28(3): 259-261.
[4] 李培环, 董晓颖, 王永章. “新红星”苹果果实蔗糖合酶的活性及亚细胞定位[J]. 园艺学报, 2002(4): 275-377.
[5] Bhowmik P K, Matsui T, Kawada K, et al. Seasonal changes of asparagus spears in relation to enzyme activities and carbohydrate content[J]. Scientia Horticulturae, 2001, 88(1): 1-9.
[6] Hawker J S. Changes in the activities concerned with sugar metabolism during the development of the grape berries[J]. Phytochem, 1969, 4: 59-69.
[7] Lowell C A, Tomlinson P T, Koch K E. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit[J]. Plant Physiol, 1989, 90(4): 1394-1402.
[8] Komatsu A, Takanokura Y, Moriguchi T, et al. Differential expression of three sucrose phosphate synthase is forms during sucrose accumulation in citrus fruit[J]. Plant Sci, 1999, 140: 169-178.
[9] 刘永忠, 李道高. 柑橘果实糖积累与蔗糖代谢酶活性的研究[J]. 园艺学报, 2003, 30(4): 457-459.
[10] Hubbard N L, Huber S C, Pharr D M. Sucrose phosphate synthase and acid invertase as determinants of sucrose concentration in developing Muskmelon (*Cucumis Mel* L.) fruits[J]. Plant Physiol, 1989, 91(4): 1527-1534.
[11] 乔永旭. 甜瓜果实发育过程中糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系[J]. 果树学报, 2004, 21(5): 447-450.
[12] 王惠聪, 黄辉白, 黄旭明. 荔枝果实的糖积累与相关酶活性[J]. 园艺学报, 2003, 30(1): 1-5.
[13] 齐红岩, 李天来, 张洁, 等. 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 294-299.
[14] 刘以前, 沈火林, 石正强. 番茄果实生长发育过程中糖的代谢[J]. 华北农学报, 2006, 21(3): 51-56.
[15] 赵永红, 李宪利, 高东升. 设施油桃果实的糖积累与相关酶活性[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 118-120.
[16] Chengappa S, Guilleroux M, Phillips W. Transgenic tomato plants with decreased sucrose synthase are unaltered in starch and sugar accumulation in the fruit[J]. Plant Mol Biol, 1999, 40: 213-221.
[17] Sturm A, Tang G Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning[J]. Trends in Plant Sci (Reviews), 1999(4): 401-407.
[18] Stommel J R, Simon P W. Multiple forms of invertase from *Daucus carota* cell cultures[J]. Phytochem, 1990, 29: 2087-2089.
[19] Klann E, Yelle S, Bennett A B. Tomato fruit acid invertase complementary DNA nucleotide and deduced amino acid sequences[J]. Plant Physiol, 1992, 99: 351-353.
[20] Sturm A, Chrispeels M J. cDNA cloning of carrot extracellular β -fructofuranosidase and its expression in response to wounding and bacterial infection[J]. Plant Cell, 1990(2): 1107-1119.
[21] Kim J Y, Mahe A, Guy S, et al. Characterization of two member-

- sof the maize gene family, Incw3 and Incw4, encoding cell-wall-invertase[J]. Gene, 2000, 245: 89-102.
- [22] Hedley P E, Machray G C, Davies H V, et al. cDNA cloning and expression of a potato (*Solanum tuberosum*) invertase[J]. Plant Mol Biol, 1993, 22: 917-922.
- [23] Ma H M, Albert H H, Paul R, et al. Metabolic engineering of invertase activities in different subcellular compartments affects sucrose accumulation in sugarcane cells[J]. Au J Plant Physiol, 2000, 27: 11, 1021-1030.
- [24] Davies C, Robinson S P. Sugar accumulation in grape berries. Cloning of two putative vacuolar invertase cDNAs and their expression in grapevine tissues[J]. Plant Physiol, 1996, 111: 275-283.
- [25] 于喜艳, 赵双宜, 何启伟. 甜瓜果实酸性转化酶基因 cDNA 片段的克隆[J]. 园艺学报, 2003, 30(3): 346-348.
- [26] Klann E M, Hall Bradford, Bennett A B. Antisense acid invertase (TIV1) gene alters soluble sugar composition and size in transgenic tomato fruit[J]. Plant Physiol, 1996, 112: 1321-1330.
- [27] Bachelier C, Granam J, Manoir J du, et al. Integration of an invertase gene to control sucrose metabolism in strawberry cultivars[J]. Acta Horticult, 1997, 439: 161-163.
- [28] Mcollum T G, Huber D J, Cantliffe D J. Soluble sugar accumulation and activity of related enzymes during musk melon fruit development[J]. Amer Soc Hort Sci, 1988, 113: 399-403.
- [29] Hayata Y, Li X X, Osajima Y. Sucrose accumulation and related metabolizing enzyme activities in seeded and induced parthenocarpic musk melons[J]. Amer. Soc. Hort. Sci., 2001, 126: 676-680.
- [30] 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.
- [31] 张秀梅. 蔗糖代谢相关酶在卡因菠萝果实糖积累中的作用[J]. 果树学报, 2006, 23(5): 707-710.
- [32] Hubbard N L, Pharr D M, Huber S C. Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species[J]. Physiol Plant, 1991, 82: 191-196.
- [33] 李永梅, 王晓婷, 王永章, 等. 套袋对“黄金梨”果实糖代谢及相关酶活性的影响[J]. 北方园艺, 2007(7): 43-46.
- [34] Gao Z, Petreikov M, Zamski E, et al. Carbohydrate metabolism during early fruit development of sweet melon [J]. Physiol Plant, 1999, 106: 1-8.
- [35] Ranwala A P, Lwanami S S, Masuda H. Acid and neutral invertase in the mesocarp of developing muskmelon (*Cucumis melo* L. cv Prince) fruit[J]. Plant Physiol, 1991, 96: 881-886.
- [36] Huber S C, Huber J L. Role and regulation sucrose phosphate synthase in higher plants[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1996, 47: 431-445.
- [37] Worrell A C, Bruneau J M, Summerfelt K. Expression of a maize sucrose phosphate synthase in tomato leaf carbohydrate partitioning [J]. Plant Cell, 1991(3): 1121-1130.
- [38] 张明方, 李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(3): 289-295.
- [39] 刘凌霄, 沈法富, 卢合全, 等. 蔗糖代谢中蔗糖磷酸合酶的研究进展[J]. 分子植物育种, 2005, 3(2): 275-281.
- [40] Doehlert D C, Huber S C. Regulation of spinach leaf sucrose phosphate synthase by glucose-6-phosphate, inorganic phosphate, and pH[J]. Plant Physiol, 1983, 73(4): 989-994.
- [41] 李永康, 于振文, 姜东, 等. 冬小麦旗叶蔗糖和籽粒淀粉合成动态及与其有关的酶活性的研究[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 658-664.
- [42] Dali N, Michaud D, Yelle S et al. Evidence for the involvement of sucrose phosphate synthase in the pathway of sugar accumulation in sucrose-accumulating tomato fruits[J]. Plant Physiol, 1992, 99(2): 434-438.
- [43] Komatsu A, Takanokura Y, Moriguchi Tet, al. Cloning and molecular of cDNA encoding three sucrose phosphate synthase isoforms from a citrus fruit[J]. Mol Gen Genet, 1996, 252: 346-351.
- [44] 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.
- [45] Ricardo C P P, ApRees T. Invertase activity during the development of carrots roots[J]. Phytochem, 1970, 9: 239-247.
- [46] 张明方, 蒋有条, 余抗. 甜瓜不同变种果实发育过程中的糖分转化与酶活性变化[J]. 浙江农业学报, 1998, 10(6): 310-312.
- [47] Laporte M M, Galagan J A. Sucrose-phosphate synthase activity and yield analysis of tomato plants transformed with maize sucrose-phosphate synthase[J]. Planta., 1997, 203: 253-259.
- [48] Miron D, Schaffer A A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon esculentum* Mill, and the sucrose accumulation *Lycopersicon hisutum* Hub and Bonpl[J]. Plant Physiol, 1991, 95: 623-627.
- [49] 龚荣高, 张光伦, 吕秀兰, 等. 脐橙在不同生境下果实蔗糖代谢相关酶的研究[J]. 园艺学报, 2004, 31(6): 719-722.
- [50] Brandon R, Hockema Etxeberria E D. Metabolic contributors to drought-enhanced accumulation of sugars and acids in oranges [J]. J. Mer. Soc. Hort. Sci., 2001, 126(5): 599-605.
- [51] Elling L. effect of metal ions on sucrose from rice grains-a study on enzyme inhibition and enzyme topography[J]. Glycobiology, 1995, 5(2): 201-206.
- [52] Fisher D B, Wang N. Sucrose Concentration Gradients along the Post-Phloem Transport Pathway in the Maternal Tissues of Developing Wheat Grains[J]. Plant Physiol, 1995, 109: 587-592.
- [53] Farrar J F. Sink strength: what is it and how do we measure it (F)[J]. Plant Cell and Environ, 1993, 16(9): 1045-1046.
- [54] Moriguchi T, Abe K, Sanada T, Yamaki S. Levels and role of sucrose synthase, sucrose-phosphate synthase and acid invertase in sucrose accumulation fruit of Asian pear[J]. J Am Soc Hort Sci, 1992, 117: 274-278.
- [55] Beruter J, Studer Feusi M E. The effects of girdling on carbohydrate partitioning in the growing apple fruit[J]. Plant Physiol, 1997, 151: 227-285.
- [56] 齐红岩, 李天来, 刘海涛, 等. 番茄不同部位中糖含量和吸纳关酶活性的研究[J]. 园艺学报, 2005, 32(2): 239-243.
- [57] Islam M S, Matsui T, Yoshida Y. Carbohydrate content and activities of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and acid invertase in different tomato cultivars during fruit development [J]. Scientia Horticulturae, 1996, 65: 125-136.
- [58] Akio S, Kazuyuki A. Occurrence of two sucrose synthase isozymes during maturation of Japanese pear fruit[J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1996, 121(5): 943-947.
- [59] 宋辉, 刘金豹, 王孝娣, 等. 苹果加工品种的糖积累与蔗糖代谢相关酶活性[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 1-4.
- [60] Vizzotto G, Pinton R, vanini Z, et al. Sucrose accumulation in developing peach fruit. Physiol[J]. Plant, 1996, 96: 225-230.