

越橘叶片碳素代谢与果实糖含量积累的关系

许茹, 唐雪东*, 刘晓嘉, 高雪, 谭锐阳, 邵智辉

(吉林农业大学园艺学院, 长春 130118)

摘要: 试验以三年生‘北陆’越橘品种为材料, 在果实、叶片发育的不同时期进行取样, 测定葡萄糖、果糖、蔗糖、山梨醇含量及蔗糖合成酶和转化酶活性的动态变化。结果表明, 山梨醇是越橘叶片光合作用的主要产物; 叶片中分解方向的酶远大于合成方向的酶, 酸性转化酶活性一直较高; 蔗糖含量与酸性转化酶活性呈显著负相关。越橘果实中糖分积累以葡萄糖和果糖为主, 葡萄糖含量高于果糖; 且酸性转化酶和蔗糖合成方向的酶是越橘果实糖分积累的关键酶。

关键词: 越橘; 叶片; 果实; 糖代谢; 蔗糖代谢相关酶

中图分类号: S663.9

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2024)02-0070-05

The Relationship Between Leaves Carbon Metabolism and Fruit Sugar Accumulation of Blueberry

XU Ru, TANG Xuedong*, LIU Xiaojia, GAO Xue, TAN Ruiyang, SHAO Zhihui

(College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: The experiment used three-year-old Blueberry varieties as materials and samples were taken at different stages of fruit and leaves development to determine the dynamic changes of glucose, fructose, sucrose, sorbitol, and sucrose synthase and invertase activities. The results showed that sorbitol is the main product of photosynthesis in blueberry leaves; the enzymes in the decomposition direction were much larger than those in the synthesis direction, and the acid invertase activity was always higher; the sucrose content and acid invertase activity were significantly negatively correlated. The sugar accumulation in blueberry fruit is mainly glucose and fructose, and the glucose content is higher than fructose; and acid invertase and enzymes in the direction of sucrose synthesis are the key enzymes for sugar accumulation in blueberry fruit.

Key words: Blueberry; Leaves; Fruit; Sugar metabolism; Enzymes related to sucrose metabolism

越橘为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium* spp.)灌木类小浆果果树, 其商品名为蓝莓, 是一种古老且具经济价值的小浆果^[1]。近些年来, 越橘的栽培面积不断扩大、产量不断提高, 果实品质的改善成为越橘产业发展的重要问题。

越橘果实中蔗糖含量的积累与叶片糖代谢与蔗糖相关酶变化有重要关系, 了解叶片与果实之间碳水化合物的运输, 对越橘果实品质和产量的提高具有重要意义。Nicolás等^[2]有关桃的研究结果表明: 糖含量可以在叶片及果实间运转; 黄永敬等^[3]对砂糖橘的研究发现蔗糖分解酶活性的增

加会对果实发育产生影响。Beruter等^[4]、Nzima等^[5]、Atkinson等^[6]对苹果、开心果、櫻桃李研究结果表明: 树体发育过程中果实与源叶之间对糖分的吸收存在激烈的竞争。果实糖含量是决定果实品质高低的重要指标, 糖也是合成其他营养成分与结构物质的基础底物。大量研究表明, 果实糖的积累与果实内糖的代谢状况有关^[7]。蔗糖、葡萄糖和果糖是果实中主要的可溶性糖, 与蔗糖代谢和积累密切相关的酶主要有酸性转化酶(acid invertase, AI)、中性转化酶(neutral invertase, NI)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)^[8]。AI和NI不可逆催化蔗糖分解为葡萄糖和果糖, SS是蔗糖的双向作用酶类, SPS是催化蔗糖不可逆合成的酶类。根据植物体内蔗糖浓度的变化规律, 弄清蔗糖与相关物质和酶活性变化的关系, 对研究植物生长发育具有重要意义。

收稿日期: 2020-12-14

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0504205); 吉林省科技发展计划项目(20200702021NC)

作者简介: 许茹(1995-), 女, 在读硕士, 从事果树生理生态及栽培技术研究。

通讯作者: 唐雪东, 男, 博士, 教授, E-mail: tangxd94@126.com

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验于2019年5月~2019年10月在吉林农业大学越橘设施栽培基地和浆果研究所进行。温室大棚位于吉林农业大学设施教研基地,东经125.40°,北纬43.81°。供试越橘品种为3年生半高丛越橘‘北陆’苗木。

1.2 样品采集方法

采用随机区组方法采集果实、叶片,10株为一组,重复3次,每个时期每株采集新梢第4~6节位正常生长的叶片50片、果实30个,混合后装入密封袋中,放入冰盒中带回实验室将其放入-40℃冰箱中供相关指标的测试。分别于越橘幼果期(5月10日)、果实膨大期(5月18日)、果实绿转粉(6月16日)、果实粉转蓝(7月2号)、成熟期(7月8日)进行果实、叶片的采集,在秋梢生长期(7月15日)采集叶片。

1.3 糖含量测定

果糖含量测定采用1%间苯二酚试剂法^[9],在480 nm处测定OD值;葡萄糖含量测定采用硫酸和葡萄糖酶制剂法^[10],测定460 nm处OD值;蔗糖含量测定采用间苯二酚试剂法^[10],用蔗糖做标准曲线,测定480 nm处的OD值。

1.4 蔗糖相关酶的提取和活性测定

酶提取的整个过程在0~4℃下进行。酶活性的测定参照Nielsen等^[11],王慧聪等^[12]的方法稍做改进。酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)测定参照周兴本等^[13]的方法;蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)测定参照赵智中等^[14]的方法稍做改进。

1.5 山梨醇分析

采用高效液相色谱法测定山梨醇含量^[15]。

2 结果与分析

2.1 越橘叶片、果实发育过程中糖含量的变化

由图1可知,越橘叶片发育过程中糖含量变化趋势不同,其中山梨醇含量最高,果糖含量最低。葡萄糖含量呈“上升-下降-上升”的趋势,在5月10日时为最小值4.986 mg/mL,6月16日时达到最大值为6.258 mg/mL。果糖含量最少,总体呈“上升-下降-上升”的趋势,在6月16日时为最大值3.798 mg/mL,之后呈下降趋势,在7月2日为最小值1.088 mg/mL。蔗糖含量呈“上升-下降-上升”趋势,在6月16日时为最大值8.897 mg/mL,之

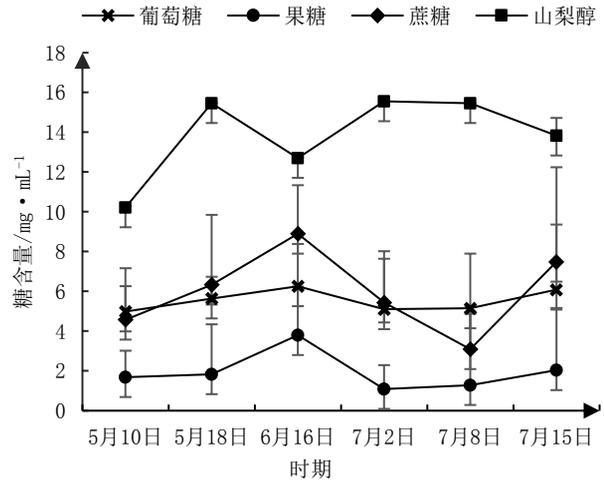


图1 越橘叶片发育过程中糖含量的变化

后呈下降趋势,在7月8日降为最小值3.093 mg/mL。山梨醇含量最多,呈“快速上升-下降-上升-缓慢下降”的趋势,在5月10日时为最小值10.223 mg/mL,7月2日时达到最大值为15.556 mg/mL。

由图2可知,葡萄糖含量最高,蔗糖和山梨醇含量很少。葡萄糖、果糖和蔗糖都是呈上升趋势,在5月10日是最小值,分别为18.534 mg/mL、9.832 mg/mL、2.122 mg/mL,之后呈上升趋势,在7月8日达到最大值,分别为39.023 mg/mL、24.757 mg/mL和4.356 mg/mL。山梨醇总体呈下降趋势,在5月10日为最高值4.515 mg/mL,之后缓慢下降,至7月8日降为最小值0.536 mg/mL。

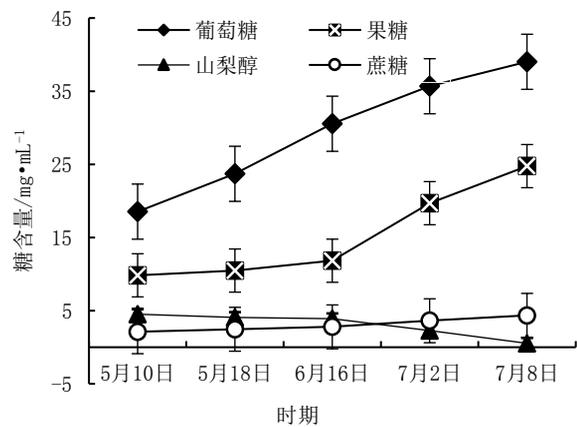


图2 越橘果实发育过程中糖含量的变化

2.2 越橘果实、叶片发育过程中转化酶活性的变化

转化酶根据最适pH值的不同可分为酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)。由图3可知,在5月10日至6月16日,越橘叶片发育过程中AI和NI变化不同,NI呈先上升再下降的趋势,AI呈缓慢下趋势,之后二者变化趋势相同,呈先上升后

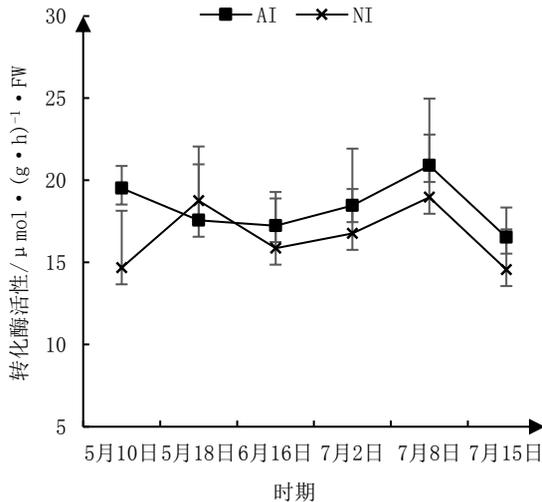


图3 越橘叶片发育过程中转化酶活性的变化

下降的趋势,在7月8日达到最大值,分别为 $20.899 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 、 $18.925 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,之后又再次下降,在7月15日降为最低值,分别为 $16.535 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 和 $14.566 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 。

由图4可知,越橘果实发育过程中转化酶变化趋势基本一致,都呈“上升-下降-上升”的趋势, AI 和 NI 都在6月16日为最小值,分别为 $15.389 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 和 $16.520 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,之后先快速上升再相对缓慢上升,在7月8日达到最大值,分别为 $38.507 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 和 $30.282 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 。

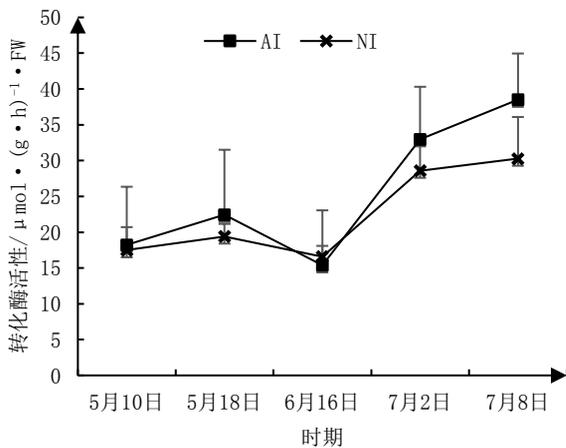


图4 越橘果实发育过程中转化酶活性的变化

2.3 越橘叶片、果实发育过程中合成酶活性的变化

合成酶分为蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS),其中蔗糖合成酶又分为分解方向酶(SSc)和合成方向酶(SSs)。由图5可知,越橘叶片发育过程中合成酶(SSc)总体变化趋势与SSs、SPS变化完全相反,SSs、SPS在5月10日为最小值,分别为 $8.256 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 、 $9.935 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,之后呈

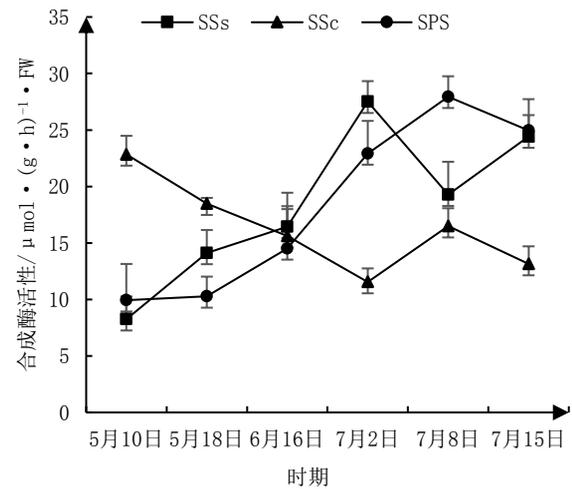


图5 越橘叶片发育过程中合成酶活性的变化

上升趋势,SSs在7月2日达到最大值 $27.504 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,SPS在7月8日达到最大值 $27.944 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 。SSs从7月2日~7月8日呈下降趋势,之后再次上升;SPS在7月8日~7月15日呈下降趋势。

由图6可知,越橘果实发育过程中SSs呈持续上升趋势,在5月10日为最小值 $9.935 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,7月8日达到最大值 $27.943 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 。SPS呈先上升后下降的趋势,在5月10日为最小值 $8.256 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,之后持续上升,在7月2日达到最大值 $18.566 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,7月2日~7月8日再次下降。SSc总体呈“下降-上升-下降”的趋势,在5月18日为最小值 $11.425 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$,在5月10日为最大值 $18.566 \mu\text{mol}\cdot(\text{g}\cdot\text{h})^{-1}\cdot\text{FW}$ 。

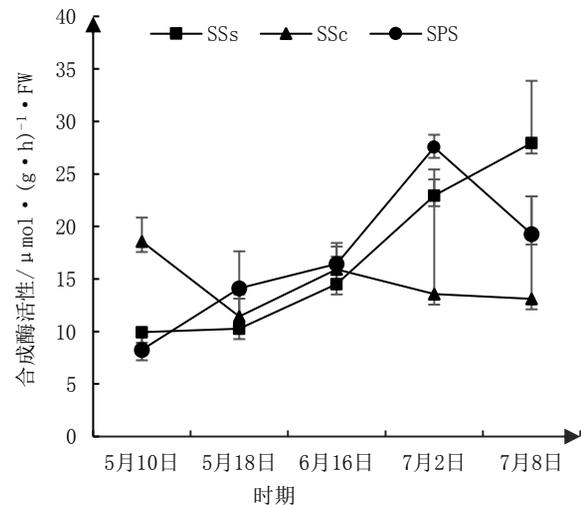


图6 越橘果实发育过程中合成酶活性的变化

2.4 越橘果实、叶片糖含量与酶活性的相关性分析

由表1可知,葡萄糖和蔗糖与AI呈显著负相关,相关系数分别为0.814、0.915,与其他酶相关性不明显;果糖和山梨醇与各种酶相关性不明显。

表1 叶片糖积累与蔗糖代谢相关酶活性的关系

蔗糖代谢酶	葡萄糖	蔗糖	果糖	山梨醇
AI 活性	-0.814*	-0.915*	-0.538	0.002
NI 活性	-0.261	-0.430	-0.322	0.753
SSc 活性	-0.326	-0.316	0.024	-0.638
SSs 活性	0.139	0.119	-0.246	0.659
SPS 活性	-0.057	-0.276	-0.358	0.540

注:“*”表示在0.05水平有显著相关性,“**”表示在0.01水平有极显著相关性。下同

由表2可知,葡萄糖、蔗糖与SSs呈显著正相关,相关系数分别为0.944、0.941;果糖与AI呈显著正相关,相关系数为0.949,与SSs呈极显著正相关,相关系数为0.989;山梨醇与SPS呈显著负相关,相关系数为0.921,山梨醇与其他酶相关性不明显。

表2 果实糖积累与蔗糖代谢相关酶活性的关系

蔗糖代谢酶	葡萄糖	蔗糖	果糖	山梨醇
AI 活性	0.773	0.734	0.949*	-0.760
NI 活性	0.818	0.790	0.960**	-0.806
SSc 活性	-0.474	-0.383	-0.423	0.667
SSs 活性	0.944*	0.941*	0.989**	-0.856
SPS 活性	0.832	0.822	0.708	-0.921*

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 越橘叶片糖代谢与果实糖含量的关系

蔷薇科果树中叶片的光合产物是山梨醇,本试验测定了越橘叶片在果实发育过程中各种糖的变化趋势,发现叶片中糖含量以山梨醇和蔗糖为主,果糖和葡萄糖含量较少,且山梨醇含量远远高于其他糖含量,由此可知山梨醇是越橘叶片中碳水化合物积累的主要形式。与苹果、梨、樱桃等^[7]研究结论相同,与软枣猕猴桃糖含量不同^[6]。

根据苹果有关研究可知,山梨醇在进入果实后,在山梨醇脱氢酶的催化下会转化为果糖,在山梨醇氧化酶的催化下会转化为葡萄糖^[7],根据试验中叶片和果实的糖含量变化可知,叶片中山梨醇含量较高,但在果实中较少并呈下降趋势,而果实中葡萄糖和果糖的含量呈上升趋势,由此可知,山梨醇转化为果糖和葡萄糖存在于果实中。但植物中可溶性糖的含量与其相关酶也有很大关系,

同样也要通过对相关酶活性进行分析。

3.1.2 越橘叶片、果实发育过程中糖代谢与转化酶的关系

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生化标志就是糖代谢相关酶的活性^[18]。蔗糖从越橘叶片运输到果实的过程中,绝大部分已经被水解,转化成还原糖,导致越橘小浆果内蔗糖的含量较低^[19]。尽管越橘小浆果中蔗糖含量低,但是蔗糖代谢是越橘小浆果中糖积累的重要环节,蔗糖合成酶类促进蔗糖的积累,蔗糖分解酶类促进己糖的积累^[14]。蔗糖转化酶具有不可逆地催化蔗糖分解为果糖和葡萄糖的作用,促进蔗糖的转运。在植物蔗糖代谢过程中,SS可以通过催化蔗糖的分解与合成,保持蔗糖的浓度梯度,来影响果实中糖分的积累。而SPS活性的大小在一定程度上决定了果实中蔗糖的累积量。Speth等^[20]在对桃果实的研究中发现,随着果实进入软化后熟阶段,蔗糖磷酸合成酶活性增加,蔗糖不断积累,蔗糖的积累与蔗糖磷酸合成酶活性的提高呈高度正相关。由表2可知,越橘蔗糖含量与SSs呈显著正相关,果实蔗糖含量虽然很少但是呈上升趋势,与对桃的研究结果一致。

在越橘‘北陆’果实中蔗糖合成酶类活性低于蔗糖分解酶类,从而导致越橘‘北陆’果实葡萄糖与果糖含量远高于蔗糖。在果实发育早期,高活性酸性转化酶主要为快速生长的组织提供己糖作为碳源。酸性转化酶与蔗糖的积累有着密切关系,研究表明,可溶性酸性转化酶是蔗糖积累的先决条件^[21]。由表1可知,叶片蔗糖含量与AI呈显著负相关,叶片中蔗糖含量减少,果实中葡萄糖含量与果糖含量增加。

3.2 结论

越橘叶片糖积累过程中,山梨醇含量最多,可知山梨醇是叶片光合作用的主要产物;叶片酸性转化酶活性很高,且与蔗糖含量呈显著负相关,所以叶片主要以转化酶为主。越橘果实以己糖积累为主,葡萄糖含量最多,蔗糖含量较低;在果实发育过程中,促进果实糖含量积累的为酸性转化酶和蔗糖合成方向的酶。

参考文献:

- [1] 刘 丽,郭俊英.我国蓝莓种质资源研究进展[J].安徽农学通报,2014,20(22):71-72.
- [2] Nicolás E, Lescourret F, Genard M, et al. Does dry matter parti-

- tioning to fruit in early- and late-ripening peach (*Prunus persica*) cultivars confirm the branch autonomy theory[J]. Hortie Sci Biotechnol, 2006, 81: 444-448.
- [3] 黄永敬, 马培怡, 吴文, 等. 砂糖橘夏梢生长对果实糖代谢及脱落的影响[J]. 园艺学报, 2013, 40(10): 1869-1876.
- [4] Beruter J, Droz P. Studies on locating the signal for fruit abscission in the apple tree[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 46(3-4): 201-214.
- [5] Nzima M D, Martin G C, Nishijima C. Effect of fall defoliation and spring shading on shoot carbohydrate and growth parameters among individual branches of alternate bearing 'Kerman' pistachio trees[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1999, 124 (1): 52-60.
- [6] Atkinson C J, Else M A, Stankiewicz A. The effects of phloem girdling on the abscission of *Prunus avium* L. fruits[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2002, 77 (1): 22-27.
- [7] 陈俊伟, 张上隆, 张良诚. 水果中的糖运输、代谢、积累及其调节[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(1): 1-10.
- [8] 周用宾, 蔡颖, 胡淑兰. 柑桔果实糖酸含量与风味品质的关系[J]. 园艺学报, 1985, 12(4): 282.
- [9] 张治安, 陈展宇. 植物生理学实验技术[M]. 长春: 吉林大学出版社, 2008: 100-105.
- [10] 张志良, 瞿伟菁, 李小芳. 植物生理学实验指导(第四版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 89-104.
- [11] Nielsen T H, Skiarbek H C, Karlsen P. Carbohydrate metabolism during fruit development in sweet pepper plants[J]. Physiol Plant, 1991, 82: 311-319.
- [12] 王慧聪, 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] 周兴本, 郭修武. 套袋对红地球葡萄果实发育过程中糖代谢及转化酶活性的影响[J]. 果树学报, 2005, 22(3): 207-210.
- [14] 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.
- [15] 陈俊伟, 陈子敏, 钱皆兵, 等. 杨梅果实发育进程中的碳水化合物代谢[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(4): 438-444.
- [16] 安娇, 刘铭, 贾佳林, 等. 软枣猕猴桃果实发育过程中糖酸组分及含量的变化[J]. 东北农业科学, 2020, 45(5): 88-91.
- [17] Yamaguchi H, Kanayama Y, Soejima J, et al. Changes in the amounts of the NAD-dependent sorbitol dehydrogenase and its involvement in the development of apple fruit[J]. Journal of American Society for Horticultural Science, 1996, 121(5): 848-852.
- [18] Vizzolo Q, Pinton R, Varanmin Z, et al. Sucrose accumulation in developing peach fruit[J]. Physiol Plant, 2003, 96: 225-230.
- [19] Xie Z S, Li B, Forney C F, et al. Changes in sugar content and relative enzyme activity in grape berry in response to root restriction[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 123(1): 39-45.
- [20] Speth M, Paul W Q, Christin A B. Carbohydrate metabolism during postharvest ripening in kiwifruit[J]. Planta, 1992, 188: 314-323.
- [21] 王丽娟. 植物转化酶在糖代谢中的作用[J]. 农业科学研究, 2010, 31(4): 70-75.

(责任编辑: 王昱)