

## 核桃果肉发育过程中糖含量及相关酶活性的变化

吴国良<sup>1,2</sup> 潘秋红<sup>2</sup> 张大鹏<sup>2\*</sup>(<sup>1</sup> 山西农业大学园艺学院, 太谷 030801; <sup>2</sup> 中国农业大学植物生理与生物化学国家重点实验室, 北京 100094)

**摘 要:** 以普通核桃为试材, 研究了核桃果肉发育过程中糖含量及其相关酶活性的变化。结果表明: 总糖含量呈现逐渐增长趋势, 在果实油脂转化期 (约花后 90 d) 达到极大值; 淀粉含量呈波动状态。各种可溶性糖含量变化各异, 果糖在果实发育前期含量最高, 后期有所降低; 葡萄糖含量变化不大; 蔗糖含量前期极低, 后期逐渐增加。酸性转化酶和淀粉酶前期活性很强, 后期降低; 蔗糖合成酶 (合成方向) 和蔗糖磷酸合成酶的活性变化趋势相似, 前期弱后期强。

**关键词:** 核桃; 果肉; 糖; 酸性转化酶; 蔗糖合酶; 蔗糖磷酸合酶

**中图分类号:** S 664.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2003) 06-0643-04

众所周知, 碳水化合物的充足供应是果实品质形成的重要因子。核桃是脂肪和蛋白质含量较高的坚果, 其种仁的产量和品质决定于果实发育过程中碳水化合物代谢状况<sup>[1]</sup>。有关果实发育过程中糖类代谢的研究已在苹果<sup>[2,3]</sup>、桃<sup>[4]</sup>、猕猴桃<sup>[5]</sup>及温州蜜柑<sup>[6,7]</sup>等果树上多有报道, 但核桃上仅见有光合作用及果实主要营养成分等的研究报告<sup>[8,9]</sup>, 有关果肉中糖类代谢与相关酶类研究尚未见报道。作者对核桃果实发育过程中果肉糖代谢及其相关的酶类进行了研究, 旨在探讨有关核桃果实发育的生理因子及对种仁品质形成的影响, 为进一步研究营养物质转化提供参考。

## 1 材料与方法

试验于 2000 ~ 2001 年 (两年) 在中国农业大学进行, 以 20 年生绵核桃 (*Juglans regia* L.) (晚实类型) 树为试材, 树势中庸, 管理水平一般。选定 10 株样树, 在树冠中部东西南北 4 个方位随机采样。在果实发育期内, 盛花期末开始每周采 1 次样, 每次 10 个果实, 测单果平均质量; 每半月采 1 次果实, 取果壳外部的青皮用液氮速冻, -80℃ 冰箱中保存, 为待测样。采用高氯酸法测定核桃果肉中的淀粉含量<sup>[10]</sup>, 参照 Blakeney 等<sup>[11]</sup>的方法测定糖含量, 相关酶活性测定方法参照文献 [2]。试验设两次重复, 每个重复平行测定 3 次, 取平均值。

## 2 结果与分析

## 2.1 核桃果实发育动态

据有关文献<sup>[1]</sup>, 核桃果实发育的物候期是: 果实从开花后受精起开始发育至成熟约需 130 d, 大体上可划分为 4 个时期: 果实迅速生长期、硬核期、油脂转化期和成熟期。根据果实生长动态观察, 核桃果实生长类型属于单 S 型曲线 (图 1), 这一点不同于桃等核果类的生长 (双 S 曲线) 而与肉质果类的苹果相似。根据形态及内部的代

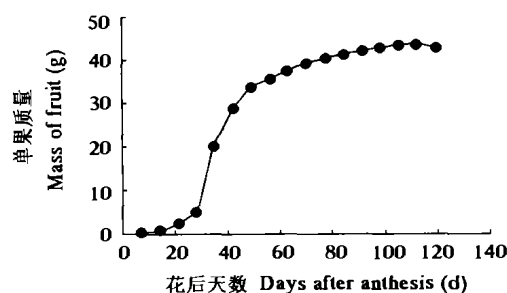


图 1 核桃果实发育阶段

Fig. 1 Stages of walnut fruit development

收稿日期: 2003-02-28; 修回日期: 2003-04-16

基金项目: 山西省自然科学基金项目资助 (20001091)

\* 通讯作者。Author for correspondence.

谢特点,把核桃果实发育划分为前期(外部形态特征上的变化期,即果实迅速生长期和硬核期,约花后 70 d)以及后期(内部营养物质转化期即油脂转化期和成熟期,约花后 80~120 d)是符合实际的。

## 2.2 核桃果肉糖含量的变化

核桃果肉糖含量测定结果显示:随着核桃果实的发育,果肉中总糖的变化趋势呈单峰曲线,前期积累缓慢,后期逐渐出现一增长高峰,至成熟期变化趋于平缓(图 2)。

从糖的种类来看,核桃果实发育前期果糖含量高,由花后 15 d 的  $34.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FM}$  剧增至花后 30 d 的  $55.40 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FM}$ ,接近于峰值的  $59.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FM}$ ,此后逐步减少,至成熟期略有增加;葡萄糖和蔗糖含量变化趋势相似,前期增长缓慢,在后期出现峰值,尤其是蔗糖在果实迅速生长期测定值为 0,硬核期含量逐渐增加,在果实进入油脂转化期(约花后 90 d)后达峰值(图 3)。淀粉含量变化与糖类不同,呈现前后波动趋势(图 2),其原因与果实发育进程中各种酶活性的变化密切相关。

## 2.3 与糖代谢相关的酶活性变化及其相互关系

**2.3.1 淀粉酶** 如图 3 所示,淀粉酶活性在果实发育前期最高,花后 30 d 测定结果为  $15.51 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ,中期活性有所降低,随后出现一个小高峰( $6.52 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ),其变化趋势与其作用的底物(淀粉)和产物(葡萄糖)的变化趋势相吻合。但酶活性与淀粉酶含量间相关系数未达显著水平。

**2.3.2 酸性转化酶** 酸性转化酶的活性随果实发育而变化(图 3),在果实迅速生长期活性较高(分别为  $200.54$  及  $625.174 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ),进入硬核期后活性急剧下降,花后 45 d 活性降至  $154.125 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ,在果实发育后期(油脂转化期,约花后 90 d 及 105 d)则维持较高水平(分别为  $280.593$  及  $277.806 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ),进入成熟期后降低。

**2.3.3 蔗糖合酶(SS)及蔗糖磷酸合酶(SPS)** 对 SS 测定其合成方向,结果表明(图 4):SS 及 SPS 两种酶活性变化趋势相似,果实发育前期活性较低(花后 30 d,SS 为  $158.607 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ,SPS 为  $171.24 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ),在花后 75 d 降至最低点(分别为  $46.591 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$  及  $104.9 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ ),此后,活性迅速增加,在果实发育后期达其最大值(为  $309.96 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$  及  $406.41 \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ pro}$ )。

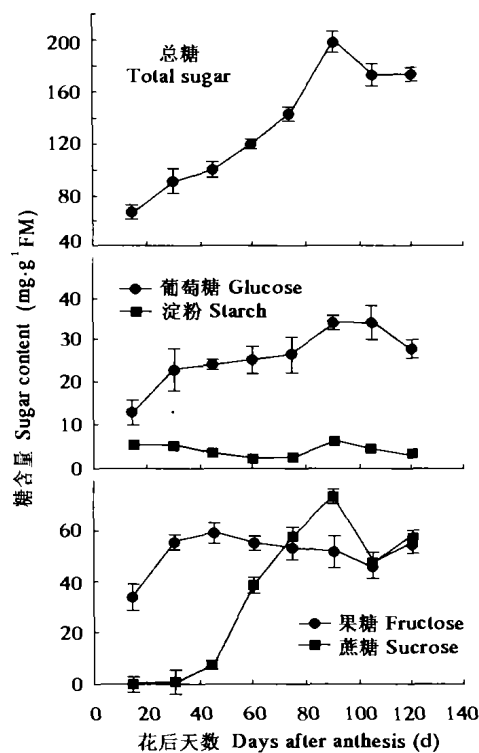


图 2 核桃果肉中淀粉和可溶性糖含量变化

Fig. 2 Changes of starch and soluble sugar contents in walnut flesh

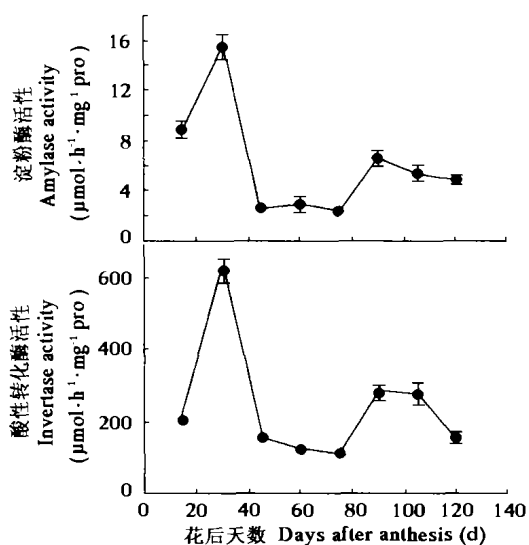


图 3 核桃果肉中酸性转化酶及淀粉酶活性的变化

Fig. 3 Changes of acid invertase and amylase activity in walnut flesh

2.3.4 相关性分析 相关性分析结果为: 总糖含量与蔗糖含量间相关系数达显著水平 ( $r = 0.8727^*$ ), SS 活性与总糖含量有显著的相关性 ( $r = 0.7711^*$ ), 与蔗糖含量的相关性达极显著水平 ( $r = 0.9257^{**}$ )。SPS 与蔗糖含量之间的相关性测定亦达显著性水平 ( $r = 0.7668^*$ )。

### 3 讨论

本研究结果显示, 在核桃果实发育过程中, 不同发育阶段各种酶对糖类代谢的作用程度不同, 对果肉中糖分积累的影响不同<sup>[3,16]</sup>。淀粉是碳水化合物的贮藏形式, 在核桃果实发育的初期淀粉酶的活性较强, 淀粉含量则处于波动状态, 其它各种可溶性糖的含量呈增长趋势 (图 2), 这同苹果果实中的结果相类似<sup>[2]</sup>。在本试验中, 从蔗糖占核桃果肉发育后期总糖含量的 1/3 以上的水平可知, 蔗糖是核桃光合作用的主要产物, 是果树有机碳运输的主要形式, 也是库代谢的主要基质<sup>[11]</sup>。这一点从总糖含量与蔗糖含量间相关系数达显著水平 ( $r = 0.8727^*$ ) 也可以看出来。核桃果实发育初期 (果实迅速生长期) 有较高的酸性转化酶活性, 而此期蔗糖浓度很低, 几乎检测不出, 而葡萄糖、果糖的含量升高, 为细胞分裂及果实迅速生长提供能源。随着果实发育进程, 转化酶活性降低, 蔗糖浓度逐渐提高, 这同苹果<sup>[3]</sup>、甜瓜<sup>[13]</sup>及葡萄<sup>[14]</sup>等植物中的试验结果相似, 再次印证了已有的结论: 即幼嫩的果实中酸性转化酶活性的增强可为组织的快速生长提供己糖, 果肉组织中含有大量的葡萄糖和果糖<sup>[13,15]</sup>。核桃中在酸性转化酶活性迅速降低的同时, SS 及 SPS 的活性也有所降低, 此时果肉中蔗糖迅速积累, 葡萄糖和果糖的变化较小, 表明这一时期果实内的物质代谢水平低, 果实发育进入了硬核期。随后迅速积累的蔗糖很可能来自于光合产物的输入, 这时总糖含量的迅速增加显然是蔗糖的贡献。70 d 以后, SS 及 SPS 活性重新大幅度提高, 淀粉酶和转化酶活性略有增加, 表明这时果实内部的物质代谢再度活跃, 果实进入了油脂转化期, 高浓度的蔗糖为果实营养物质的转化提供了基础。由试验结果可知, 蔗糖合成酶 (合成方向) 的活性有两个峰值 (图 4), 其变化趋势为高一低一高型, 与总糖含量呈正相关 ( $r = 0.7711^*$ ), 与蔗糖含量呈极显著的正相关 ( $r = 0.9257^{**}$ ), 这说明 SS 酶活性与糖的代谢关系密切; 蔗糖磷酸合成酶活性变化呈现相似的趋势, 与蔗糖含量呈正相关 ( $r = 0.7668^*$ )。虽然这一时期转化酶的活性有所提高, 但葡萄糖提高的幅度不大, 果糖稍有降低, 即转化酶一方面分解液泡中的蔗糖, 而 SS 及 SPS 亦在合成蔗糖, 综合其结果, 蔗糖含量仍呈现持续增长趋势。据已有资料, 桃<sup>[4]</sup>及猕猴桃<sup>[5]</sup>中蔗糖的积累与 SPS 酶活性升高相关, 结合本研究结果我们可以得出初步结论: 在核桃果实青皮中蔗糖积累是酸性转化酶与蔗糖合酶及蔗糖磷酸合成酶等数种酶综合作用的结果。

应当指出, 蔗糖合酶有合成和分解两个作用方向, 本研究中分解方向的活性极小, 与温州蜜柑<sup>[7]</sup>的结果不同, 其差异是树种间的差异还是别有原因, 尚待进一步研究。

### 参考文献:

- 1 郝荣庭, 张毅萍. 中国核桃. 北京: 中国林业出版社, 1994. 202
- 2 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. 园艺学报, 2000, 27 (6): 391 ~ 395
- 3 Beurter J. Sugar accumulation and changes in the activities of related enzymes during development of the apple fruit. J. Plant Physiol., 1985, 125: 331 ~ 341
- 4 Vizzoto G, Pinton R, Varanini Z, et al. Sucrose accumulation in developing peach fruit. Physiol. Plant, 1996, 96: 225 ~ 230
- 5 Maceræ E, Quiek W P, Benk C, et al. Carbohydrate metabolism during postharvest ripening in kiwifruit. Planta, 1992, 188: 314 ~ 325
- 6 Komatsu A, Takanokura Y, Moriguchi T, et al. Differential expression of three sucrose phosphate synthase isoforms during accumulation in citrus fruit

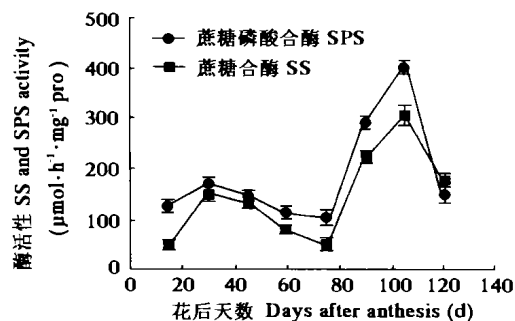


图 4 核桃果肉中蔗糖合酶及蔗糖磷酸合酶活性的变化

Fig. 4 Changes of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase activity in walnut flesh

(*Citrus unshiu* Marc.). *Plant Sci.*, 1999, 140: 169 ~ 178

- 7 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. *园艺学报*, 2001, 28 (2): 112 ~ 118
- 8 张志华, 王文江, 高 仪, 等. 核桃光合特性的研究. *园艺学报*, 1993, 20 (4): 319 ~ 323
- 9 张志华, 高 仪, 王文江, 等. 核桃果实成熟期间主要营养成分的变化. *园艺学报*, 2001, 28 (6): 509 ~ 511
- 10 Wang F, Sanz A, Brenner M L, et al. Sucrose synthase, starch accumulation and tomato fruit strength. *Plant Physiol.*, 1993, 101: 321 ~ 327
- 11 Blakeney A B, Mutton L L. A simple colorimetric method for determination of sugar in fruit and vegetable. *J. Sci. Food Agri.*, 1980, 31: 889 ~ 897
- 12 Farrar J, Pollock C, Gallagher J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Sci.*, 2000, 154: 1 ~ 11
- 13 Gao Z, Petreikov M, Zamski E, et al. Carbohydrate metabolism during early fruit development of sweet melon (*Cucumis melo*). *Physiol. Plant.*, 1999, 106: 1 ~ 8
- 14 Davis C, Robinson S P. Sugar accumulation in grape berries. Cloning of two putative vacuolar invertase cDNAs and their expression in grapevine tissue. *Plant Physiol.*, 1996, 111: 275 ~ 283
- 15 Krishnan H B, Puepke S G. Cherry fruit invertase: partial purification, characterization and activity during fruit development. *J. Plant Physiol.*, 1990, 135: 662 ~ 666
- 16 Yamaki S. Physiology and metabolism and compartment: biochemistry of sugar metabolism and compartmentation in fruit. *Acta Hort.*, 1995, 398: 109 ~ 120

## Changes of Sugar Content and Sugar Metabolizing Enzyme Activities in the Flesh of Developing Walnut Fruit

Wu Guoliang<sup>1,2</sup>, Pan Qihong<sup>2</sup>, and Zhang Dapeng<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticultural Science, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China; <sup>2</sup> State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract:** The contents of total sugar, sucrose, glucose, fructose and the activities of sucrose-metabolizing enzymes containing acid invertase, sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and amylase in the fruit flesh of *Juglans regia* L. were analyzed. The results showed that the highest content of total sugar was found in the late developmental stage, with the starch content being varied during fruit development and contents of soluble sugars changing according to the kinds of sugars. The fructose content gradually decreased in the late developmental stage, but the contents of sucrose and the glucose increased. The activities of acid invertase and amylase were higher at the early developmental stage than at the late developmental stage; and the activities of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase showed a similar change pattern with lower activities at the early developmental stage and higher activities at the late developmental stage.

**Key words:** Walnut; Flesh; Sugar; Acid invertase; Sucrose synthase; Sucrose phosphate synthase

### 新书推荐

## 《中国果树志·杏卷》

《中国果树志·杏卷》由全国 71 个单位 80 余名专家历时 23 年的编撰, 2003 年 12 月终于问世了。这是世界首部系统研究杏树的科技专著, 全书共 114 万字, 彩图 300 幅, 专述了中国杏树的起源、传播、演化、栽培历史、地理分布和生产现状, 以及杏树的生物学特性、栽培技术要点、贮藏与加工技术等, 全书共记载描述和评价了杏的品种资源 1643 个, 充分反应了我国杏属资源的多样性和开发利用的潜力。

(张加延)

购书者请汇款 (165 元, 含邮费) 至: 北京中关村南大街 12 号,

中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部, 邮编 100081。