

短期夜间低温对栽培番茄和野生番茄果实蔗糖代谢的影响

齐红岩*, 姜岩岩, 华利静

(沈阳农业大学园艺学院, 设施园艺省部共建教育部重点实验室, 辽宁省设施园艺重点实验室, 沈阳 110866)

摘 要: 在人工气候室内以低温敏感的栽培番茄 (*Solanum lycopersicon*) ‘Money Maker’ 和耐低温的野生番茄 (*S. habrochaites*) ‘LA1777’ 为试材, 研究了短期 (4 d) 夜间 15 °C 处理和 9 °C、6 °C 及其恢复处理对番茄果实糖含量和蔗糖代谢相关酶活性的变化。结果表明: 6 °C 处理 0.5 d, 耐低温的番茄 (‘LA1777’) 果实中果糖和葡萄糖含量升高, 低温敏感番茄 (‘Money Maker’) 果实中两种糖含量无显著变化。6 °C 处理 ‘Money Maker’ 中蔗糖和淀粉的含量显著降低, 而 ‘LA1777’ 中含量提高。在恢复期, 两种番茄的蔗糖含量均恢复到对照水平, 6 °C 处理的葡萄糖和果糖未恢复到对照水平, 而 9 °C 与对照无显著差异。6 °C 处理降低两种番茄果实中转化酶和蔗糖合成酶 (SS 分解方向) 的活性, 无法恢复至对照水平, ‘Money Maker’ 果实中 SS 合成方向的活性和蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性提高, 而 ‘LA1777’ 变化不显著。说明短期夜间低温条件下耐低温的番茄是通过提高果实中总的碳水化合物含量来适应低温胁迫的, 而低温敏感的番茄则是降低果实中碳水化合物含量来响应低温。

关键词: 番茄; 夜间低温; 糖; 蔗糖代谢相关酶

中图分类号: S 641.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 02-0281-08

Responses to Short-term Low Night Temperature of Sucrose-metabolizing in Domesticated Tomato and Wild Relative

QI Hong-yan*, JIANG Yan-yan, and HUA Li-jing

(College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Key Laboratory of Protected Horticulture, Ministry of Education, Key Laboratory of Protected Horticulture of Liaoning Province, Shenyang 110866, China)

Abstract: Chilling-sensitive tomato (*Solanum lycopersicon*) ‘Money Maker’ and chilling-tolerant wild tomato (*S. habrochaites*) ‘LA1777’ were cultivated in phytotron, and effects of low night temperature of 15 °C (control), 9 °C and 6 °C and recovery on carbohydrate content and sucrose-metabolizing enzymes activities in tomato fruits were investigated. The results showed that fructose and glucose levels increased in chilling-tolerant wild tomato (‘LA1777’) fruits after 0.5 d treatment at 6 °C, while with no significant change in chilling-sensitive tomato (‘Money Maker’) fruits. The sucrose and starch levels in ‘Money Maker’ fruits decreased significantly at 6 °C, but increased in ‘LA1777’. During the recovery period, the sucrose levels in two types tomato fruits both recovered to control level. The fructose and glucose

收稿日期: 2011 - 11 - 09; **修回日期:** 2011 - 12 - 27

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2009CB119000); 国家 ‘十二五’ 科技支撑计划项目 (2011BAD12B03); 辽宁省重大科技攻关项目 (2010215003)

* E-mail: hyqiaaa@126.com; Tel: 024-88487166

contents in fruits after low night temperature-treatment could not recovered to the control level, except for 9 °C. The invertase and sucrose synthase (SS hydrolysis direction) activities decreased in two types of tomatoes at 6 °C, and could not recovery to the control level; However, the sucrose synthase synthesis direction and sucrose phosphate synthase (SPS) activities increased in chilling-sensitive tomato (‘Money Maker’) fruits while with no significant change in chilling-tolerant wild tomato (‘LA1777’). These results demonstrate that the chilling-tolerant tomato (‘LA1777’) enhances higher level of total carbohydrate content to acclimate chilling stress under short-time low night temperature, while chilling-sensitive tomato responses to low temperature by decreasing it.

Key words: tomato; low night temperature; carbohydrate; sucrose-metabolizing enzymes

番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 是典型的喜温蔬菜, 在秋冬茬和冬春茬设施生产中经常因持续的夜间低温导致果实膨大速度慢而影响最终的产量和品质 (王丽娟 等, 2006)。糖的积累和代谢是影响果实产量和品质的重要因素, 因此研究夜间低温胁迫对设施番茄糖积累和代谢的影响, 对于调控设施番茄的产量和品质具有重要意义。许多学者试图从糖代谢对低温响应的不同来探讨植物适应低温的生理机制。番茄幼苗 (Brüggemann et al., 1992; 刘玉凤 等, 2011)、拟南芥 (Taji et al., 2002) 和黄瓜 (Miao et al., 2007) 经低温胁迫后, 叶片中可溶性糖含量增加, 而猕猴桃 (张玉 等, 2004) 和薄皮甜瓜 (郝敬虹 等, 2009) 经过低温胁迫后, 果实中的可溶性糖含量显著下降, 糖代谢相关酶活性变化不一致。这说明不同作物的糖代谢对低温胁迫的反应不同。Kortstee 等 (2007) 的研究表明, 栽培番茄 ‘Money Maker’ 成熟果实中以己糖为主, 而野生番茄 ‘LA1777’ 成熟果实中以积累蔗糖为主, 主要是由于栽培番茄成熟果实中可溶性酸性转化酶 (SAI) 和蔗糖合成酶 (SS, 分解方向) 活性比野生番茄高。但有关夜间低温胁迫及恢复处理对这两种不同类型番茄果实中糖代谢影响如何, 还未见相关报道。

本试验中研究了这两种番茄在果实膨大期夜间低温及恢复处理对果实中糖含量及糖代谢关键酶活性的影响, 以期阐明不同低温耐性番茄品种的糖代谢对低温胁迫的响应机制, 探讨糖代谢与番茄耐低温之间的关系, 为耐低温品种材料的选择和低温逆境调控措施的制定提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试材与处理

供试番茄为栽培番茄 (*Solanum lycopersicon*) ‘Money Maker’ (低温敏感型) 和野生番茄 (*S. habrochaites*) ‘LA1777’ (耐低温型), 分别由荷兰瓦赫宁根大学作物育种实验室和加州大学戴维斯分校的番茄种质资源中心 (<http://www.tgrc.ucdavis.edu>) 惠赠。试验于 2009 年 2—7 月在沈阳农业大学园艺科研基地日光温室内进行。2 月 25 日播种, 幼苗长至 2 片真叶时分苗至 25 cm × 25 cm 塑料钵中, 定量浇水, 单干整枝, 开花当天进行人工授粉, 留 2 穗果。授粉后 30 d 移入人工气候室进行夜间低温处理: 夜温分别设为 15 °C (对照)、9 °C 和 6 °C, 处理时间为 19: 00—次日 7: 00; 白天均升温为 25 °C, 相对湿度和光照条件各处理相同, 相对湿度 60%, 7: 00—19: 00 光照为 $(440 \pm 40) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 19: 00—次日 7: 00 无光照。连续夜间低温处理 4 d, 每个处理 30 株。低温处理后移至日光温室进行恢复, 夜间温度为 15 ~ 20 °C, 直至果实成熟。

分别在夜间低温处理后 0 d、0.5 d、1.5 d、4 d、R-5 d (恢复 5 d)、R-23 d (转色期, 恢复 23 d) 和 R-46 d (成熟期, 恢复 46 d) 取第一穗果的果肉 (去除胶质和胎座) 用于糖含量和糖代谢相关酶

活性的测定。单株取样, 3 次生物学重复。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 糖和淀粉含量

糖的提取依据齐红岩等(2005)的方法并稍加改进。测定方法及色谱条件为: Waters 600E 高效液相色谱, Alltech 糖柱, Alltech 2000ES 型蒸发光散射检测器。流动相比比例为 75%乙腈:25%超纯水, 流速为 $1.2 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, 柱温 35°C , 进样量 $5 \mu\text{L}$, 蒸发光散射检测器(ELSD)的漂移管温度为 90°C , 载气为空气, 流速为 $2.0 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ 。标样为果糖、葡萄糖和蔗糖, 保留时间分别为 5.079、6.256 和 8.101 min, 用 Waters Millennium 软件进行控制及数据处理。

取测糖后的干燥残渣, 采用高氯酸水解法测定果实中的淀粉含量(牛森, 1992)。

1.2.2 糖代谢相关酶活性

酶的提取方法: 采用齐红岩等(2006)的方法。取冷冻的样品, 加少量的石英砂和 10 mL Hepes 缓冲液($50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Hepes-NaOH, pH 7.5, $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA, $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 , $2.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ DTT, $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 抗坏血酸和 5%不溶性的 PVPP), 冰浴研磨成匀浆, 4 层纱布过滤, $12\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ (4°C) 离心 20 min, 取上清液逐渐加硫酸铵至 80%饱和度, 再 $12\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ (4°C) 离心 20 min, 弃上清液, 用提取缓冲液 3 mL 溶解沉淀, 再用稀释 10 倍的提取缓冲液(不加 PVPP)透析 20 h。取第一次离心后的沉淀, 加入 3 mL 包含 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的 Hepes 缓冲液, 4°C 震荡培养 4 h, $12\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 20 min, 上清液中包含束缚型酸性转化酶, 透析 20 h 后测定。以上所有操作均在 $0 \sim 4^\circ\text{C}$ 进行。

酶活性的测定: 在 Balibrea 等(1997)的方法上加以改进。主要测定可溶性酸性转化酶(SAI)、束缚型酸性转化酶(CWI)、中性转化酶(NI)、蔗糖合成酶分解方向(SS hydrolysis)和合成方向(SS synthesis)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)的活性。SS 合成方向和 SPS 单位为 $\text{Sucrose } \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$, 转化酶和 SS 分解方向酶活性单位为 $\text{Glucose } \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。

试验中的尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)、6-磷酸果糖等生化试剂均购自美国 Sigma-Aldrich 公司。采用 Excel 2003 进行数据处理, DPS 2000 软件进行统计分析, Origin 7.5 分析软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中可溶性糖及淀粉含量的影响

两种番茄果实中果糖和葡萄糖含量随着果实发育逐渐升高, 其中‘Money Maker’中两种糖含量各时期均远高于‘LA1777’(图 1, a~d)。蔗糖含量在两种番茄中差异较大, ‘Money Maker’中含量较低, 且在果实发育过程中变化不大(图 1, e); 而‘LA1777’果实中蔗糖含量随果实发育逐渐升高, 至果实成熟达到最大, 约为前者的 10 倍(图 1, f)。这说明‘Money Maker’番茄为已糖积累型, 而‘LA1777’番茄为蔗糖积累型。

不同夜间低温持续处理 4 d 后, 6°C 处理‘Money Maker’果实中果糖和葡萄糖的含量略高于对照和 9°C 处理, 但差异不显著(图 1, a、c)。而低温处理 0.5 d 后, ‘LA1777’果实中果糖和葡萄糖含量提高, 至 4 d 时, 6°C 处理显著高于对照和 9°C 处理(图 1, b、d)。 6°C 处理后各时期‘Money Maker’果实中蔗糖含显著降低量, 而处理 4 d 时‘LA1777’果实中蔗糖含量显著提高(图 1, i), 9°C 处理 1.5 d 后‘Money Maker’果实中蔗糖含量降低, 之前与对照无显著差异(图 1, e), 而‘LA1777’果实中 9°C 处理与对照差异不显著(图 1, f)。

在恢复期, 6°C 处理的‘Money Maker’果实中果糖和葡萄糖含量均显著高于 9°C 处理与对照,

后两者间差异不显著,直至果实成熟(图1, a、c)。低温处理的果实成熟期蔗糖含量均显著高于对照(图1, e)。恢复后5 d, ‘LA1777’中果糖和葡萄糖含量均与对照无显著差异。以后随着果实发育,两种糖含量逐渐提高,至果实成熟,6℃处理未恢复到对照水平,而9℃与对照无显著差异(图1, b、d)。蔗糖含量在恢复期均恢复到对照水平(图1, f)。

随着番茄果实发育,淀粉含量逐渐降低(图1, g、h)。夜间低温处理0.5 d, ‘Money Maker’果实中淀粉含量显著低于对照,之后与对照无显著差异。6℃处理0.5 d后, ‘LA1777’果实中淀粉含量略高于对照和9℃处理,之后处理与对照之间差异不显著。在恢复期,两种番茄果实中淀粉均能恢复到对照水平。

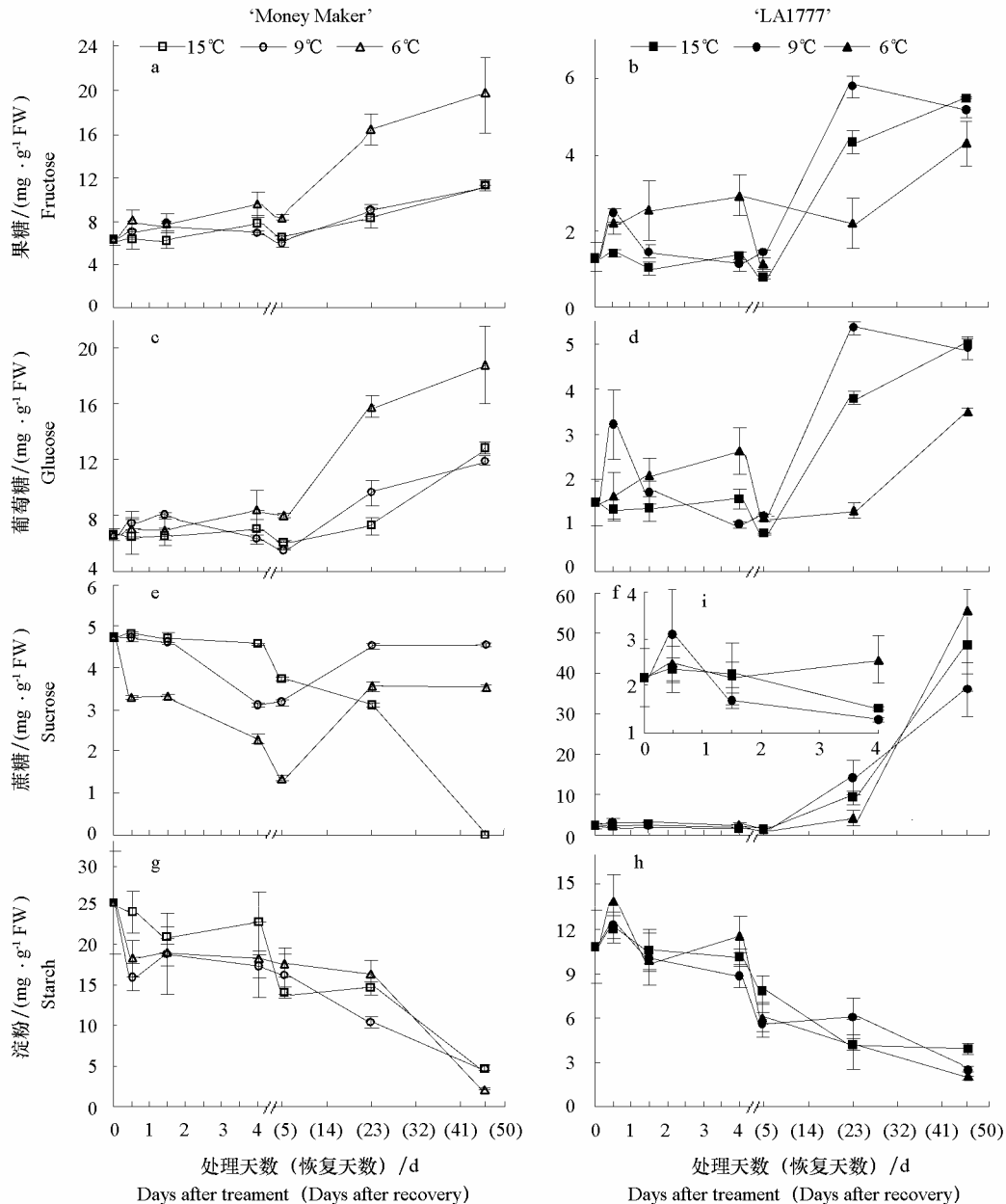


图1 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中果糖、葡萄糖、蔗糖和淀粉含量的影响

图i为夜间低温处理4 d内 ‘LA1777’果实中蔗糖含量的变化。

Fig. 1 Effects of low night temperature on fructose, glucose, sucrose and starch content in domesticated tomato and wild relative tomato fruits

Fig i represents the change of sucrose content in fruit of ‘LA1777’ under 4 days low night temperature.

2.2 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中糖代谢相关酶活性的影响

2.2.1 对中性转化酶（NI）和可溶性酸性转化酶（SAI）活性的影响

图 2 表明, ‘Money Maker’ 果实中 NI 和 SAI 活性从低温处理开始直至恢复后 5 d (花后 30~39 d) 一直较低, 随着果实发育逐渐提高, 至成熟后期达最大值, NI 的活性远低于 SAI。‘LA1777’ 果实中 SAI 和 NI 活性在整个处理和恢复期均远低于 ‘Money Maker’, 尤其是果实成熟期仍然较低, 这是成熟果实中蔗糖积累的前提。6 °C 处理后, ‘Money Maker’ 果实中 SAI 活性显著降低, 1.5 d 后, NI 活性也显著低于对照和 9 °C (图 2, e、f)。夜间 6 °C 处理, ‘LA1777’ 果实中 NI 和 SAI 的活性降低, 9 °C 处理和对照之间无显著差异 (图 2, b、d)。在恢复期, 夜间 6 °C 处理的两种番茄果实中两种酶活性均未恢复到对照水平。‘Money Maker’ 果实中 9 °C 处理高于对照, 而在 ‘LA1777’ 果实中和对照差异不显著。

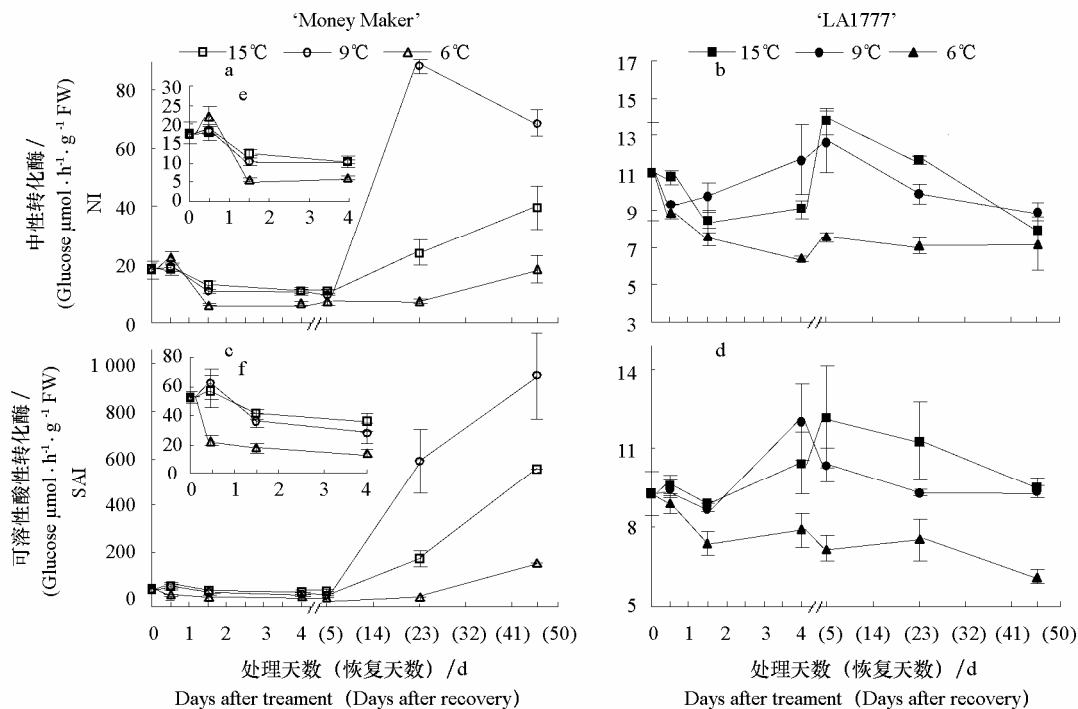


图 2 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中 NI 和 SAI 活性的影响

图 e, f 分别为夜间低温处理 4 d 内 ‘Money Maker’ 果实中 NI 和 SAI 活性的变化。

Fig. 2 Effects of low night temperature on NI and SAI activity in domesticated tomato and wild relative tomato fruits

Fig e, f represents the change of NI and SAI activity in fruit of ‘Money Maker’ under 4 days low night temperature, respectively.

2.2.2 对蔗糖合成酶分解方向（SS hydrolysis）和束缚型酸性转化酶（CWI）活性的影响

图 3 表明, ‘Money Maker’ 果实从低温处理开始直至恢复后 5 d (花后 30~39 d) SS (hydrolysis) 和 CWI 活性水平一直较低, 随着果实发育逐渐提高, 至成熟后期达最大值, CWI 的活性低于 SS (hydrolysis)。‘LA1777’ 果实中 SS (hydrolysis) 和 CWI 活性在整个处理和恢复期均远低于 ‘Money Maker’。夜间 6 °C 处理, ‘Money Maker’ 和 ‘LA1777’ 两种番茄果实中 SS (hydrolysis) 和 CWI 活性均显著降低, 前者高于后者, 对照和 9 °C 处理间无显著差异 (图 3, e、f、b、d)。在恢复期, 夜间 6 °C 处理两种番茄果实中两种酶活性均未恢复到对照水平。

2.2.3 对蔗糖磷酸合成酶（SPS）和蔗糖合成酶合成方向（SS synthesis）活性的影响

夜间低温处理后, ‘Money Maker’ 果实中 SPS 活性提高, 6 °C 和 9 °C 处理分别在 1.5 d 和 4 d 达到最大值, 显著高于对照 (图 4, a)。夜间 6 °C 处理, SS (synthesis) 活性显著提高, 各时期均高于

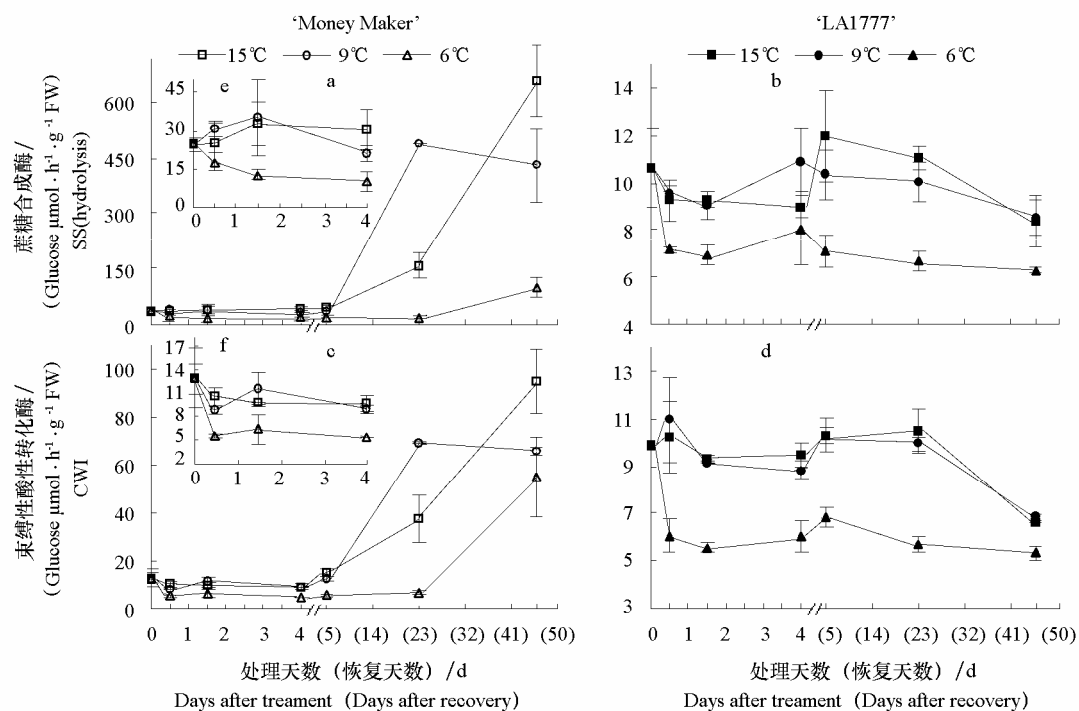


图3 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中SS(分解方向)和CWI活性的影响

图e, f 分别为夜间低温处理4 d内‘Money Maker’果实中SS(分解方向)和CWI活性的变化。

Fig. 3 Effects of low night temperature on SS (hydrolysis direction) and CWI activity in domesticated tomato and wild relative tomato fruits

Fig e, f represents the change of SS (hydrolysis direction) and CWI activity in fruit of ‘Money Maker’ under 4 days low night temperature, respectively.

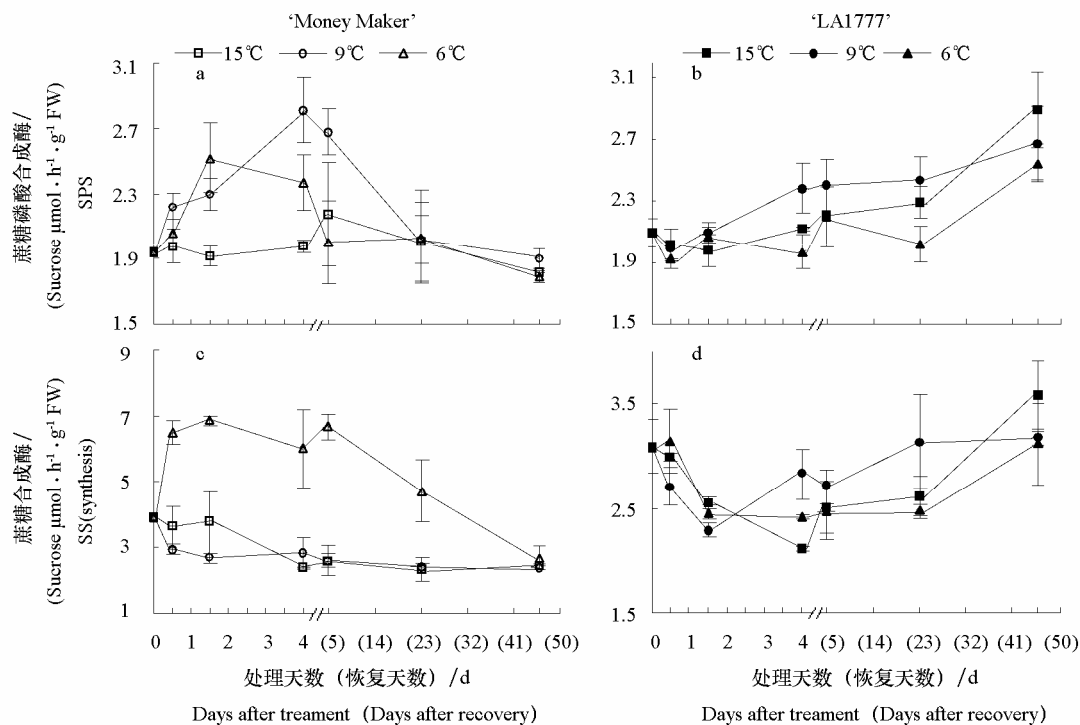


图4 夜间低温对栽培番茄与野生番茄果实中SS(合成方向)和SPS活性的影响

Fig. 4 Effects of low night temperature on SS (synthesis) and SPS activity in domesticated tomato and wild relative tomato fruits

对照和 9 °C 处理, 后两者差异不显著 (图 4, c)。随着 ‘LA1777’ 果实发育, SS (synthesis) 活性呈先降低后升高的趋势, SPS 活性逐渐升高, 至成熟后期达到最大。与对照相比, 夜间低温对 SS (synthesis) 和 SPS 活性影响不显著 (图 4, b、d)。在恢复期, 两种番茄果实中两种酶活性均可恢复到对照水平。

3 讨论

3.1 栽培番茄与野生番茄果实中糖积累对低温胁迫的响应

本试验结果表明, 夜间 6 °C 处理 0.5 d 后, 野生番茄 (‘LA1777’) 果实中果糖和葡萄糖含量快速增加, 而栽培型番茄 (‘Money Maker’) 果实中果糖和葡萄糖含量变化不大, 直到低温 4 d 时, 6 °C 处理才升高。这说明 ‘LA1777’ 和 ‘Money Maker’ 两种不同低温耐性的番茄对低温胁迫的反应速度和程度不同, 耐低温的野生番茄在低温胁迫时能更快地提高果糖和葡萄糖含量来适应外界胁迫。另外, 夜间 6 °C 处理后, ‘Money Maker’ 中蔗糖和淀粉含量显著降低, 但是 ‘LA1777’ 中提高。从这个角度也可以看出野生番茄 ‘LA1777’ 是通过提高果实中总的碳水化合物含量来适应低温胁迫的, 而 ‘Money Maker’ 则是降低果实中碳水化合物含量来响应低温。‘LA1777’ 响应低温的机制与黄瓜 (袁伟, 2004)、高羊茅 (王世珍和蔡庆生, 2004) 和水稻 (王国莉和郭振飞, 2007) 等作物类似, 而 ‘Money Maker’ 响应低温的机制则与薄皮甜瓜 (郝敬虹 等, 2009)、草莓 (Wang & Camp, 2000)、猕猴桃 (张玉 等, 2004) 和柑橘 (邱文伟 等, 2005) 等相同。王丽娟等 (2006) 在普通栽培番茄 ‘辽园多丽’ 的试验中也得出低温处理后果实中可溶性糖降低的结论。

3.2 栽培番茄与野生番茄果实中蔗糖代谢相关酶的活性对低温胁迫的响应

刘玉凤等 (2011) 的研究表明, 夜间低温降低了番茄叶片中酸性转化酶 (AI)、中性转化酶 (NI)、蔗糖合成酶 (SS) 及蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 的活性, 提高了叶片中可溶性糖的含量。然而, 在猕猴桃中低温可抑制采后果实中 SPS 活性上升和 AI 活性下降, 延缓蔗糖积累 (张玉 等, 2004)。夜间低温显著增强了薄皮甜瓜果实中 AI 和 NI 活性, 降低了 SS 和 SPS 活性 (郝敬虹 等, 2009)。在本试验中, ‘Money Maker’ 和 ‘LA1777’ 两种番茄经低温 6 °C 处理, 果实中转化酶 (SAI、CWI) 和 SS (分解方向) 的活性均降低, 并且在恢复期无法恢复, 特别是前者。夜间低温促进了 ‘Money Maker’ 果实中 SS (合成方向) 和 SPS 活性增大, 而对 ‘LA1777’ 影响不显著。可见, 不同作物糖代谢对低温的响应不同。即使是同一作物, 都是番茄, 不同品种、不同器官糖代谢机制亦不相同。

从糖代谢机制方面, 栽培番茄 ‘Money Maker’ 果实内主要的可溶性糖是葡萄糖和果糖, 两者的形成主要依赖于 SAI 和 SS (hydrolysis) 的活性; 而野生番茄 ‘LA1777’ 成熟期以积累蔗糖为主, 蔗糖的合成主要依赖于成熟阶段 SPS 的活性的升高和 SAI 活性的降低, 这是蔗糖积累的前提, 与 Kortstee 等 (2007) 研究结果一致。

关于两种不同低温耐性番茄糖代谢的相关基因的表达对夜间低温的响应如何是下一步的研究内容。

References

- Brüggenmann W, van der Kooij Thomas A W, van Hasselt Philip R. 1992. Long-term chilling of young tomato plants under low light and subsequent recovery II. Chlorophyll fluorescence, carbon metabolism and activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta Tomato Fruits*, 186: 179 - 187.

- Balibrea M E, Rus-Alv  rez A M, Bolar  n M C, P  rez-Alfocea F. 1997. Fast changes in soluble carbohydrates and proline contents in tomato seedlings in response to ionic and non-ionic iso-osmotic stresses. *Journal of Plant Physiol*, 151: 221 – 226.
- Hao Jing-hong, Li Tian-lai, Meng Si-da, Zhao Bo, Sun Li-ping. 2009. Effects of night low temperature on sugar accumulation and sugar-metabolizing enzyme activities in melon fruit. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (10): 3592 – 3599. (in Chinese)
- 郝敬虹, 李天来, 孟思达, 赵 博, 孙利萍. 2009. 夜间低温对薄皮甜瓜果实糖积累及代谢相关酶活性的影响. *中国农业科学*, 42 (10): 3592 – 3599.
- Kortstee A J, Appeldoorn N J G, Oortwijn M E P, Visser R G F. 2007. Differences in regulation of carbohydrate metabolism during early fruit development between domesticated tomato and two wild relatives. *Planta*, 226: 929 – 939.
- Liu Yu-feng, Li Tian-lai, Jiao Xiao-chi. 2011. Effects of short-term sub-low night temperature treatment and recovery on the photosynthesis and sucrose-metabolizing of tomato leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (4): 683 – 691. (in Chinese)
- 刘玉凤, 李天来, 焦晓赤. 2011. 短期夜间亚低温及恢复对番茄光合作用和蔗糖代谢的影响. *园艺学报*, 38 (4): 683 – 691.
- Miao M M, Xu X F, Chen X H, Xue L B, Cao B S. 2007. Cucumber carbohydrate metabolism and translocation under chilling night temperature. *Plant Physiol*, 164: 621 – 628.
- Niu Sen. 1992. Analysis of crop quality. Beijing: China Agriculture Press: 46. (in Chinese)
- 牛 森. 1992. 作物品质分析. 北京: 中国农业出版社: 46.
- Qi Hong-yan, Li Tian-lai, Liu Hai-tao, Zhang Jie. 2005. Studies on carbohydrate content and sucrose-metabolizing enzymes activities in different parts of tomato. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (2): 239 – 243. (in Chinese)
- 齐红岩, 李天来, 刘海涛, 张 洁. 2005. 番茄不同部位中糖含量和相关酶活性的研究. *园艺学报*, 32 (2): 239 – 243.
- Qi Hong-yan, Li Tian-lai, Zhang Jie, Liu Hai-tao. 2006. Relationship between carbohydrate change and related enzymes activities during tomato fruit development. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (2): 294 – 299. (in Chinese)
- 齐红岩, 李天来, 张 洁, 刘海涛. 2006. 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系. *园艺学报*, 33 (2): 294 – 299.
- Qiu Wen-wei, Zhang Guang-lun, Zhang Song. 2005. Advances in research on sugar metabolism and its ecological control in citrus et al fruit. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 23 (1): 114 – 119. (in Chinese)
- 邱文伟, 张光伦, 张 嵩. 2005. 柑橘等果实糖代谢及其生态调控研究进展. *四川农业大学学报*, 23 (1): 114 – 119.
- Taji T, Ohsumi C, Luchi S, Seki M, Kasuga M, Kobayashi M, Yamaguchi S K, Shinozaki K. 2002. Important roles of drought and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 29: 417 – 426.
- Wang Guo-li, Guo Zhen-fei. 2007. Responses of enzyme activities in carbon metabolism to chilling stress in rice with different chilling tolerance. *Acta Agronomica Sinica*, 33 (7): 1197 – 1200. (in Chinese)
- 王国莉, 郭振飞. 2007. 水稻不同耐冷品种碳代谢有关酶活性对冷害的响应. *作物学报*, 33 (7): 1197 – 1200.
- Wang Li-juan, Li Tian-lai, Qi Hong-yan, Zhao Ming-xing, Hao Wen-hui. 2006. Effects of long-term sub-low temperature on growth and development and dry matter distribution in tomato. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 37 (3): 300 – 303. (in Chinese)
- 王丽娟, 李天来, 齐红岩, 赵明兴, 郝文辉. 2006. 长期夜间亚低温对番茄生长发育及光合产物分配的影响. *沈阳农业大学学报*, 37 (3): 300 – 303.
- Wang Shi-zhen, Cai Qing-sheng. 2004. Sucrose phosphate synthetase and sucrose synthetase activities to the different parts of tall fescue in low temperatures. *Acta Agrestia sinica*, 12 (2): 129 – 131. (in Chinese)
- 王世珍, 蔡庆生. 2004. 高羊茅蔗糖合成能力在低温锻炼下的部位差异. *草地学报*, 12 (2): 129 – 131.
- Wang S Y, Camp M J. 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae*, 85: 183 – 199.
- Yuan Wei, 2004. Effects of sub-low temperature on growth and products of cucumber in greenhouse[M. D. Dissertation]. Jiangsu: Yangzhou University. (in Chinese)
- 袁 伟. 2004. 亚低温对温室黄瓜生长发育及产量的影响[硕士论文]. 江苏: 扬州大学.
- Zhang Yu, Chen Kun-song, Zhang Shang-long, Wang Jian-hua. 2004. Sugar metabolism and its regulation in postharvest ripening kiwifruit. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30 (3): 317 – 324. (in Chinese)
- 张 玉, 陈昆松, 张上隆, 王建华. 2004. 猕猴桃果实采后成熟过程中糖代谢及其调节. *植物生理与分子生物学报*, 30 (3): 317 – 324.