

# ‘鸭梨’×‘京白梨’杂交后代果实可溶性糖积累差异以及相关酶活性研究

杨志军<sup>1</sup>, 乐文全<sup>2</sup>, 张绍铃<sup>1</sup>, 姚改芳<sup>1</sup>, 张虎平<sup>1</sup>, 马翠云<sup>1</sup>, 吴俊<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>南京农业大学梨工程技术研究中心, 南京 210095; <sup>2</sup>河北省农林科学院昌黎果树研究所, 河北昌黎 066600)

**摘要:** 以‘鸭梨’×‘京白梨’杂交后代果实中分别表现高糖和低糖的个体 GT-Y10 和 DT-Y168 为试材, 研究其果实发育过程中总糖、蔗糖、果糖、葡萄糖和山梨醇含量以及糖代谢相关酶活性的变化。结果表明: GT-Y10 和 DT-Y168 中果糖含量最高, 分别占总糖含量的 45.77% 和 50.98%, 山梨醇含量次之, 蔗糖含量相对较低。成熟时, GT-Y10 的果糖含量显著低于 DT-Y168, 而蔗糖、葡萄糖、山梨醇乃至总糖含量均显著高于 DT-Y168。GT-Y10 和 DT-Y168 蔗糖含量差异主要由 SS (合成方向) 引起; 葡萄糖和果糖的差异主要由于 NAD<sup>+</sup>-SDH 和 NADP<sup>+</sup>-SDH 活性的差异引起, 同时受 AI、NI 和 SS (分解方向) 的影响; NAD<sup>+</sup>-SDH 和 NADP<sup>+</sup>-SDH 还造成山梨醇含量的差异。

**关键词:** 梨; 杂交后代; 糖; 代谢酶

**中图分类号:** S 661.2

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 06-1055-09

## The Difference of Soluble Sugar Accumulation and Related Enzymes Activities in Pear Fruit from Hybrid Offspring

YANG Zhi-jun<sup>1</sup>, YUE Wen-quan<sup>2</sup>, ZHANG Shao-ling<sup>1</sup>, YAO Gai-fang<sup>1</sup>, ZHANG Hu-ping<sup>1</sup>, MA Cui-yun<sup>1</sup>, and WU Jun<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>Pear Engineering Research Centre, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>Research Institute of Changli Fruit Tree, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Changli, Hebei 066600, China)

**Abstract:** Two individuals (GT-Y10, DT-Y168), showing comparative higher or lower sugar content with fruit respectively, from the population of ‘Yali’ × ‘Jingbaili’ were taken as materials. The contents of total sugar, sucrose, fructose, glucose, sorbitol and the activities of sugar related metabolizing enzymes were analyzed and compared. Results showed that the content of fructose in GT-Y10 and DT-Y168 was the highest, and accounted for 45.77% and 50.98% of total sugar content; The content of sorbitol following as the second, and the content of sucrose was comparative lower. At the stage of fruit ripening, the content of fructose in GT-Y10 was lower than that of DT-Y168, while the content of sucrose, glucose, sorbitol were higher in contrary, and resulted in total sugar difference between GT-Y10 and DT-Y168. The key enzyme that resulted in the difference of sucrose content between GT-Y10 and DT-Y168 was the sucrose synthase (synthetic activity), the difference of glucose and fructose content between GT-Y10 and DT-Y168 were

收稿日期: 2012-01-19; 修回日期: 2012-04-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31171928); 农业产业技术体系建设专项 (CARS-29-2)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wujun@njau.edu.cn; Tel: 025-84396580)

mainly resulted by  $\text{NAD}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase and  $\text{NADP}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase, meanwhile it also affected by acid invertase, neutral invertase and sucrose synthase (cleavage activity). The activity of  $\text{NAD}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase and  $\text{NADP}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase also made contribution to the difference of sorbitol content between GT-Y10 and DT-Y168.

**Key words:** pear; hybrid individual; sugar; related metabolizing enzyme

可溶性糖作为直接影响梨果实甜度和口感的主要成分,在果实风味品质的形成中具有举足轻重的作用(伍涛等,2011),因而成为杂交育种选择中衡量品质优劣的重要尺度之一。但是,由于梨高度的杂合性,糖分性状由多基因控制,其杂交后代表现出广泛的分离,对通过传统杂交育种来实现糖分性状的改良产生了巨大影响。因此,探讨杂交后代果实中糖分积累的差异,阐明糖分形成的生理及分子遗传机制,对于有效指导梨果实糖品质性状的遗传改良具有重要的意义。

相对于苹果、葡萄、桃等树种,有关梨果实中可溶性糖品质形成的研究相对滞后。高海燕等(2004)利用高效液相色谱法测定了白梨果实糖的组分,结果表明果实中含有的可溶性糖包括蔗糖、木糖、棉子糖和水苏糖等,其中果糖和葡萄糖是主要的可溶性糖。霍月青(2007)通过对70份砂梨品种的研究发现,总糖含量随着果实的生长呈上升的趋势,蔗糖在成熟前4~6周开始迅速积累并达到高峰,而果糖和葡萄糖有所下降,发育后期品种间的差异显著。徐让伟(2009)研究了高、低蔗糖类型的砂梨果实,结果表明,果实发育早期和中期两类型果实中蔗糖含量差异不显著,后期差异显著,而总糖含量在整个果实发育过程中差异不显著。姚改芳等(2010)分析了98个梨品种可溶性糖组分,结果表明,不同品种之间蔗糖的变异系数最大,可溶性总糖的差异主要由蔗糖的差异造成。总之,有关梨果实糖分品质的研究主要集中在不同品种资源的糖组分和含量测定、以及糖积累发育的特征分析,关于梨果实糖积累水平差异的生理基础及调控机制未见研究报道。本研究中拟通过对杂交后代中表现高糖与低糖的梨果实糖组分发育动态及相关酶活性的研究,探讨其产生糖分积累差异的生理基础,从而为指导梨杂交育种中糖度风味品质改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

材料于2010年取自河北省农林科学院昌黎果树研究所,以‘鸭梨’ $\times$ ‘京白梨’杂交后代中筛选出的高糖类型后代单株GT-Y10和低糖类型后代单株DT-Y168(崔艳波等,2011)为试验材料。考虑到梨果实糖分的积累主要在发育中后期,所以从花后45 d开始采样,每次取5个果实。采样时按树冠外围的上、东、南、西、北5个方向随机选取大小中等且无病虫害的果实,清洗干净后去皮,去核,将果肉混匀,采用四分法取样,取一部分用于糖组分的测定,其余样品液氮速冻后置于 $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中,待测相关酶活性。

### 1.2 测定方法

#### 1.2.1 可溶性糖含量的测定

可溶性糖提取参照Jia等(1999)的方法并进行改良。准确称取2 g果肉放入研钵中,加入提取液(80%的乙醇溶液)研磨,37 $^{\circ}\text{C}$ 水浴加热30 min,超声波提取15 min,再离心(4 $^{\circ}\text{C}$ ,12 000 $\times$ g,15 min),将上清液转到25 mL容量瓶中,重复提取3次,定容,取2 mL用旋转蒸发仪蒸干,用超纯水定容1 mL,再经过 $\text{C}_{18}$  SPE柱和0.45  $\mu\text{m}$  Sep-Pak微孔滤膜过滤后,进行HPLC分析。含量的

测定参照姚改芳等(2010)高效液相色谱法。

### 1.2.2 酶液的提取

酶液的提取均在  $0 \sim 4\text{ }^{\circ}\text{C}$  的条件下进行。酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)的提取参照赵智中等(2001)方法并改进。脱糖时按照 Islam 等(1996)的方法,透析液为稀释 10 倍的提取液(不含 PVPP),脱糖后的酶液用于酶活性分析。

蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)的提取步骤与转化酶相同,提取缓冲液为:  $200\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Hepes-NaOH,  $5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{MgCl}_2$ ,  $0.1\%$   $\beta$ -巯基乙醇,  $0.05\%$  Triton-X 100,  $0.05\%$  BSA,  $2\%$  PVPP,  $1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA,  $1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EGTA,  $10\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  抗坏血酸钠,  $10\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  半胱氨酸—盐酸和  $2\%$  甘油。脱盐缓冲液为:  $20\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Hepes-NaOH,  $0.25\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{MgCl}_2$ ,  $1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA,  $1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EGTA,  $0.01\%$   $\beta$ -巯基乙醇,  $0.05\%$  BSA 和  $0.2\%$  甘油。

依赖  $\text{NAD}^+$  山梨醇脱氢酶( $\text{NAD}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase,  $\text{NAD}^+$ -SDH)、依赖  $\text{NADP}^+$  的山梨醇脱氢酶( $\text{NADP}^+$ -dependent sorbitol dehydrogenase,  $\text{NADP}^+$ -SDH)和山梨醇氧化酶(sorbitol oxidase, SOX)的提取步骤与转化酶相同,提取液为:  $200\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  磷酸钾缓冲液,  $10\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  抗坏血酸钠,  $20\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇,  $0.1\%$  Triton-X 100,  $10\%$  PVPP。透析液为:  $20\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  磷酸钾缓冲液,  $20\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\beta$ -巯基乙醇。

### 1.2.3 酶活性的测定

AI 和 NI 活性与 SS 合成方向和分解方向的活性测定参照赵智中等(2001)的方法。SPS 的活性测定参照 Lowell 等(1989)的方法。 $\text{NAD}^+$ ( $\text{NAD}^+$ -SDH 和  $\text{NADP}^+$ -SDH)的活性测定参照徐让伟(2009)的方法。SOX 活性的测定参照 Yamaki 和 Ishikawa(1986)的方法。

## 2 结果与分析

### 2.1 高糖与低糖单株果实糖组分含量的变化

由图 1, I 可知,在果实的整个生长发育过程中,高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 总糖含量总体上升,且 GT-Y10 始终显著高于 DT-Y168 ( $P < 0.05$ )。GT-Y10 在花后 105 d 总糖含量达最大值,含量为  $121.09\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$ ,但在接近成熟时含量略有下降;而 DT-Y168 的总糖含量在花后 120 d 达到最大值,为  $95.68\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$ 。

果糖是梨果实糖组分中含量最高的糖分。高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实的果糖含量也是呈整体上升趋势,两者在花后 90 ~ 105 d 时含量比较接近;成熟时 GT-Y10 低于 DT-Y168 果实的果糖含量(图 1, II)。

梨果实中的蔗糖含量相对较低,在一定程度上呈上升趋势,但变化相对平缓,且在果实发育中期有含量水平的短暂下降。在整个发育期内,高糖单株 GT-Y10 果实的蔗糖含量始终高于低糖单株 DT-Y168 果实,两者间含量差异达显著或极显著水平(图 1, III)。

在果实发育的整个时期,高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 的葡萄糖含量总体呈上升趋势(图 1, IV),在果实发育后期,变化趋于平缓,维持稳定的含量水平。果实发育过程中,GT-Y10 果实的葡萄糖含量始终高于 DT-Y168 果实。

山梨醇含量的变化趋势在高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 中基本一致(图 1, V),在果实发育前期迅速上升,至花后 60 d 含量达到峰值,含量分别为  $52.77\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$  和  $51.75\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$ ,但两者间差异不显著;之后两者的山梨醇含量都呈下降趋势,至成熟时 GT-Y10 果实的含量水平极

显著高于 DT-Y168 果实 ( $P < 0.01$ )。

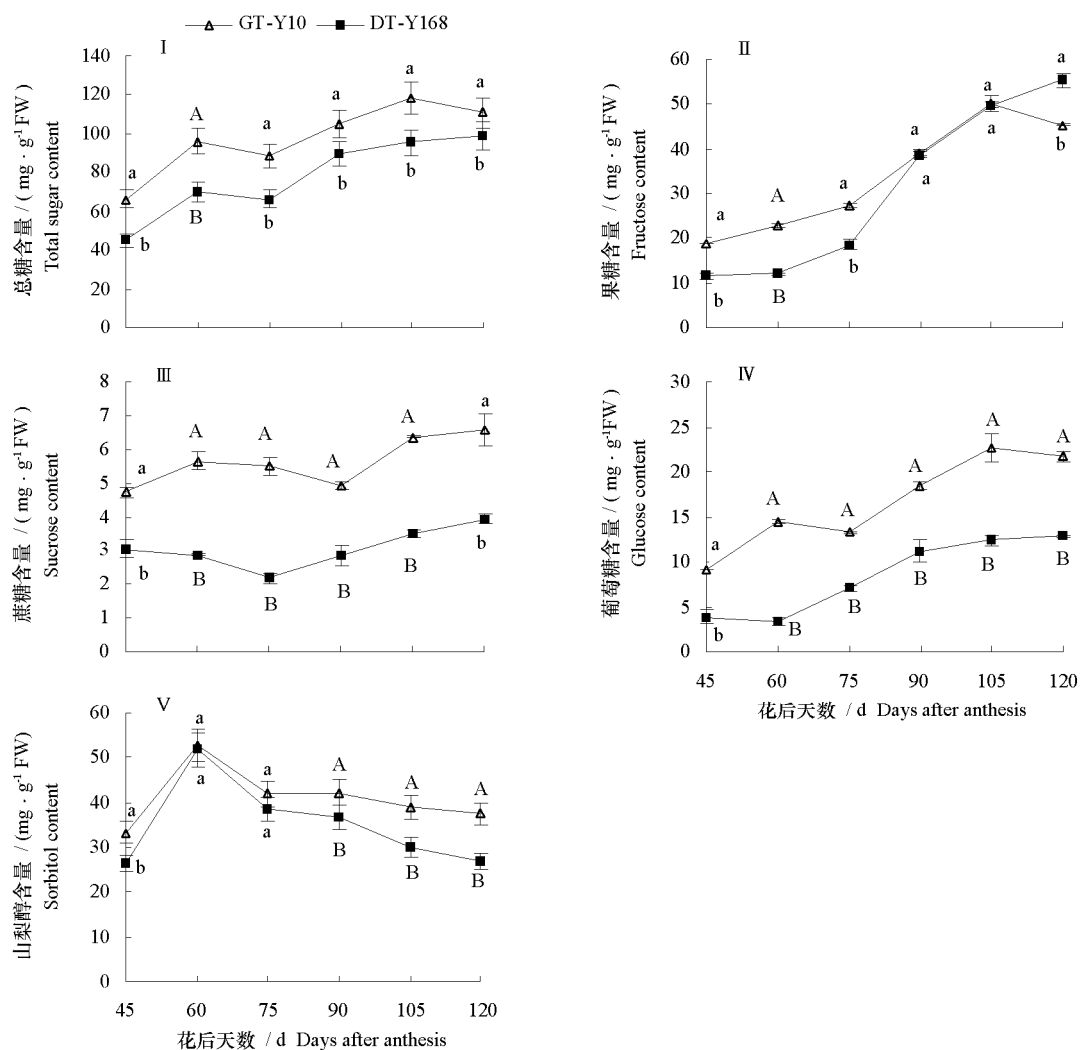


图 1 高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实总糖、果糖、蔗糖、葡萄糖和山梨醇含量的变化

大小写字母分别表示同一时期内差异达极显著水平 ( $P < 0.01$ ) 和显著水平 ( $P < 0.05$ )。下同。

Fig. 1 Changes of total sugar, fructose, sucrose, glucose and sorbitol content in GT-Y10 and DT-Y168 fruits

Different capital and small letters indicate respective significance at  $P < 0.01$  and  $P < 0.05$  levels. The same below.

## 2.2 高糖与低糖单株果实中蔗糖代谢相关酶活性的变化

高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实的 AI 酶活性在幼果期均较高, 且 DT-Y168 的酶活性要高于 GT-Y10 (图 2, I)。随着果实的发育, AI 酶活性呈明显下降趋势, 其中 GT-Y10 在花后 60 d 已降低到较低水平, 并保持稳定; DT-Y168 的酶活性下降速度相对平缓。相关性分析表明 (表 1), GT-Y10 中 AI 酶活性与蔗糖含量变化显著负相关 ( $r = -0.570^*$ ), 而 DT-Y168 中二者相关性不显著。

NI 酶活性在高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 中随着果实的发育总体呈现下降的趋势 (图 2, II)。花后 60 d, GT-Y10 的 NI 酶活性即下降到低水平, 此后一直在较低范围内波动; DT-Y168 的酶活性下降速度趋于平缓。相关性分析 (表 1) 表明, GT-Y10 中 NI 酶活性与蔗糖含量变化显著负相关 ( $r = -0.591^*$ ), 而 DT-Y168 中二者相关性不显著。

由图 2, III 可知, SPS 活性在高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 中呈平缓上升趋势; 除花后 90 d 外, 其它各时期 GT-Y10 显著高于 DT-Y168 ( $P < 0.05$ )。相关性分析 (表 1) 表明, GT-Y10 中 SPS 活性与蔗糖含量变化显著正相关 ( $r = 0.821^*$ ), 而 DT-Y168 中二者相关性不显著。

在果实发育前期, 高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 的蔗糖合成酶 (SS) 合成方向酶活性整体水平相对较低; 在花后 90 d, 两者的酶活性表现快速上升趋势, 至成熟期 GT-Y10 显著高于 DT-Y168 的 SS 酶活性 (图 2, IV)。相关性分析表明, 两者中的 SS (合成方向) 活性与蔗糖含量变化正相关, 相关系数分别为  $0.859^*$  和  $0.938^{**}$  (表 1)。

高糖单株 GT-Y10 与低糖单株 DT-Y168 的蔗糖合成酶 (SS) 分解方向酶活性变化趋势及水平相似, 两者无显著差异 (图 2, V)。相关性分析表明, GT-Y10 和 DT-Y168 中 SS (分解方向) 酶活性与蔗糖含量变化相关性均不显著。

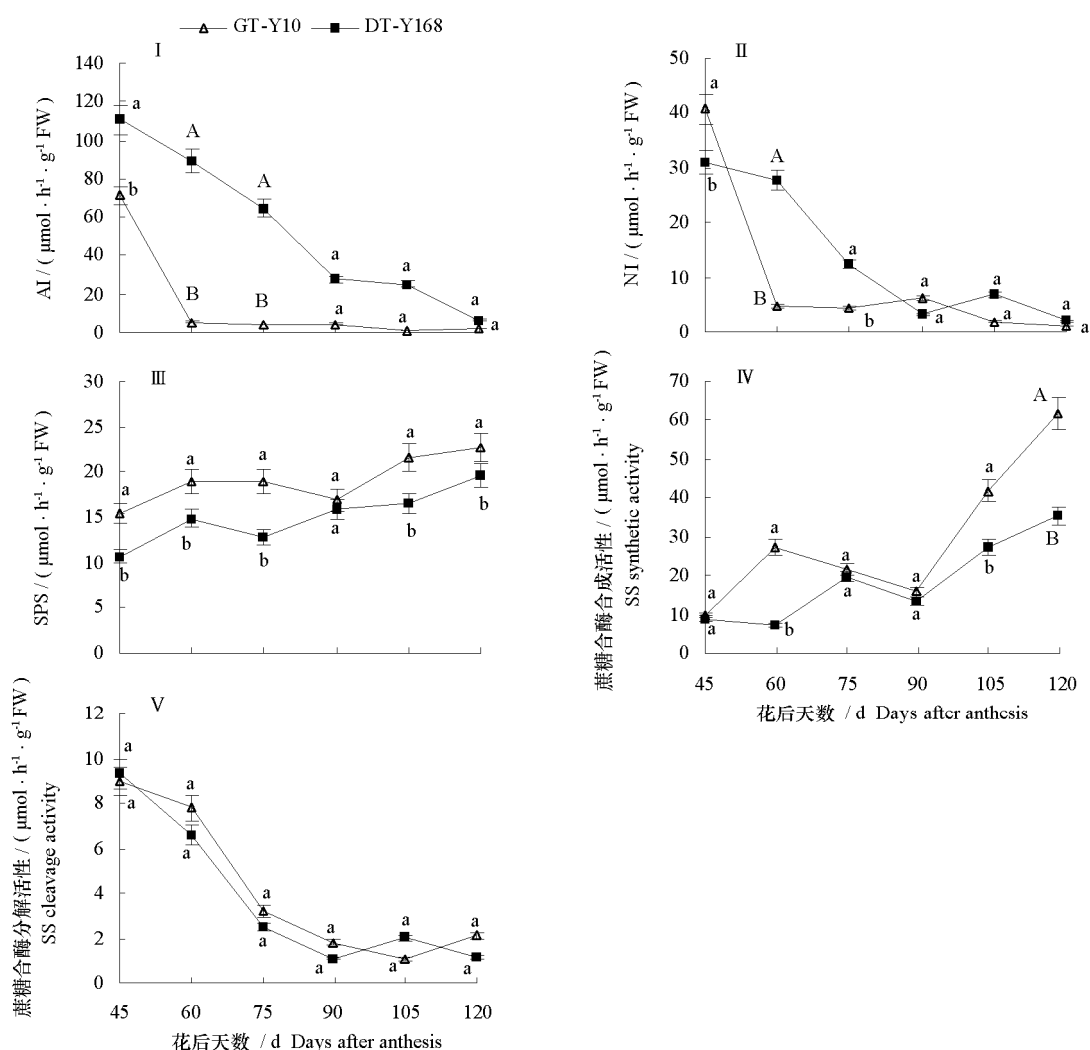


图 2 高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实蔗糖代谢相关酶活性的变化

Fig. 2 Changes of sucrose related metabolizing enzymes activities in GT-Y10 and DT-Y168 fruits

### 2.3 高糖与低糖单株果实中山梨醇代谢相关酶活性的变化

$\text{NAD}^+$ -SDH 活性在高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 中的变化存在一定差别 (图 3, I),

DT-Y168 在发育早期酶活性下降迅速,而 GT-Y10 下降趋势趋于平缓;在果实发育中后期,DT-Y168 酶活性有一定程度的上升,而 GT-Y10 呈现一定的上下波动。相关性分析表明(表 1),DT-Y168 中  $\text{NAD}^+\text{-SDH}$  酶活性与山梨醇含量变化显著负相关( $r = -0.818^*$ ),而 GT-Y10 中二者相关性不显著。

$\text{NADP}^+\text{-SDH}$  活性在高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 中变化趋势基本一致(图 3, II),表现上升与下降的反复波动,其中 GT-Y10 果实的酶活性始终高于 DT-Y168 果实。相关性分析表明(表 1),两者果实  $\text{NADP}^+\text{-SDH}$  的酶活性与山梨醇含量变化相关性均不显著。

由图 3, III 可知,高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实的 SOX 活性变化趋势基本一致,均维持在相对稳定的活性水平,变化幅度不大。

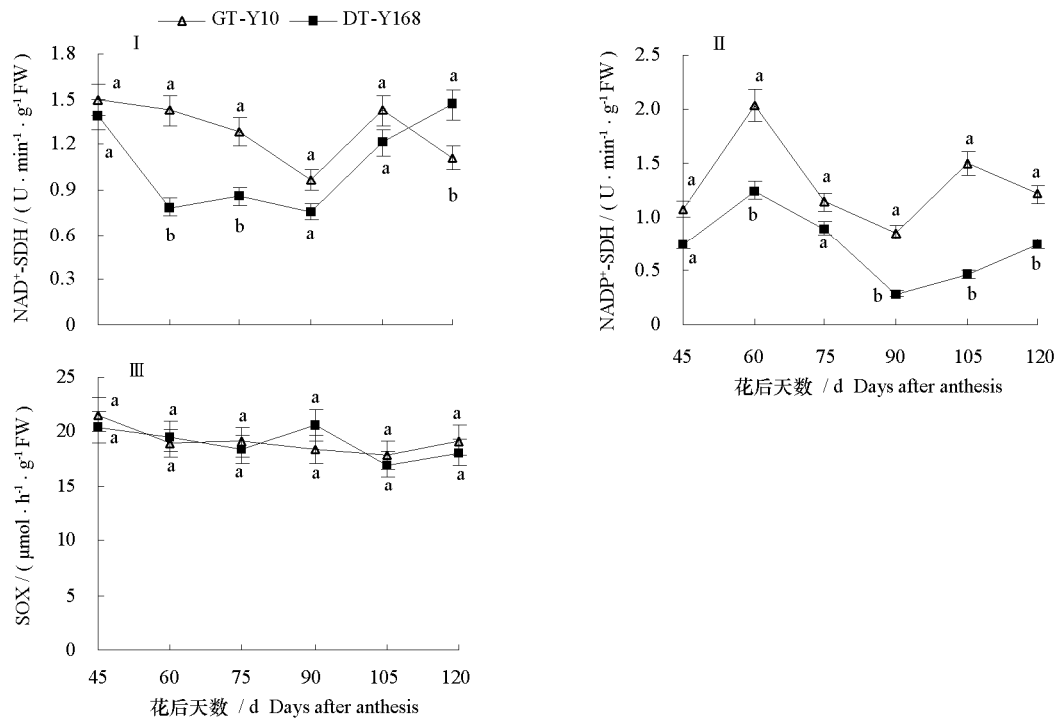


图 3 高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实山梨醇糖代谢相关酶活性的变化  
Fig. 3 Changes of sorbitol related metabolizing enzymes activities in GT-Y10 and DT-Y168 fruits

表 1 高糖单株 GT-Y10 和低糖单株 DT-Y168 果实中糖组分与相关代谢酶活性的相关系数  
Table 1 Correlations coefficients among contents of soluble sugar and related enzymes activities in GT-Y10 and DT-Y168

糖 Sugar	类型 Type	AI	NI	SS (分解) SS cleavage activity	SS (合成) SS synthetic activity	SPS	$\text{NAD}^+\text{-SDH}$	$\text{NADP}^+\text{-SDH}$	SOX
总糖 Total sugar	GT-Y10	-0.812**	-0.860**	-0.787**	0.585*	0.616*	-0.290	0.112	-0.609*
	DT-Y168	-0.941**	-0.884**	-0.902**	0.700*	0.832**	0.008	-0.250	-0.382
蔗糖 Sucrose	GT-Y10	-0.570*	-0.591*	-0.381	0.859**	0.821*	0.290	0.273	0.186
	DT-Y168	-0.440	-0.389	-0.279	0.938**	0.642	0.688	0.575	-0.560
葡萄糖 Glucose	GT-Y10	-0.775*	-0.777*	-0.821**	0.621*	0.628*	0.524	0.177	-0.285
	DT-Y168	-0.927**	-0.958**	-0.898**	0.762**	0.703*	0.324	0.662	0.374
果糖 Fructose	GT-Y10	-0.552	-0.679	-0.897**	0.572*	0.548	0.607	0.466	-0.173
	DT-Y168	-0.913**	-0.922**	-0.831**	0.826**	0.806**	0.831*	0.615	-0.389
山梨醇 Sorbitol	GT-Y10	-0.497	-0.532	0.243	-0.088	0.100	-0.094	-0.259	-0.165
	DT-Y168	0.226	0.317	0.085	-0.531	-0.209	-0.818*	-0.508	0.475

注: \*\*和\*分别表示在 0.01 和 0.05 水平上显著相关。  
Note: \*\*and \* means significant at 0.01 and 0.05 level, respectively.

### 3 讨论

#### 3.1 梨果实中可溶性糖组分及其比例

不同树种果实中糖组分不同, 果实成熟时, 杨梅(谢鸣 等, 2005)、桃(Vizzotto et al., 1996)、温州蜜柑(Chen et al., 2002)中糖的主要成分是蔗糖, 而葡萄(Davis & Robinson, 1996)、李(张元慧 等, 2004)、草莓(Ayaz et al., 2000)中糖的主要成分是己糖。本研究中发现, ‘鸭梨’ 和 ‘京白梨’ 杂交后代果实中果糖是主要成分, 成熟时 GT-Y10 和 DT-Y168 单株的果实中果糖分别占总糖的 45.77% 和 50.98%, 且果糖与总糖相关性极显著( $r$  分别为 0.903<sup>\*\*</sup> 和 0.905<sup>\*\*</sup>), 这与高海燕等(2004)和霍月青(2007)的结果相似; 而葡萄糖含量低于果糖含量, 成熟时分别占总糖的 19.52% 和 12.92%, 这与霍月青(2007)认为的葡萄糖含量所占的百分比一般在 10% ~ 30% 之间的结论相一致。在梨果实中, 同化物运输的主要形式是山梨醇, 而成熟时山梨醇含量仅次于果糖, 差异性分析表明, GT-Y10 和 DT-Y168 单株的果实中山梨醇含量差异极显著, 这与徐让伟(2009)关于砂梨糖组分的研究结论不同, 这主要是由于在不同的栽培品种之间糖组分的含量存在很大差异(姚改芳 等, 2010)。梨果实中蔗糖的含量相对较低, 本研究测定个体成熟时分别只占总糖的 5.42% 和 4.42%; 而霍月青(2007)的研究表明, ‘土佐锦’ 梨中蔗糖含量达到 50.14%。本课题组的相关研究表明, 不同栽培系统梨的糖分含量特征明显不同, 砂梨品种为高蔗糖和高山梨醇型, 葡萄糖含量相对较低, 西洋梨为高果糖和高山梨醇型, 秋子梨为高葡萄糖和高蔗糖型, 而白梨为高葡萄糖和高山梨醇型, 蔗糖含量较低(姚改芳 等, 2010)。本试验材料的亲本之一为 ‘鸭梨’, 蔗糖含量较低, 因此, 遗传特性导致后代中蔗糖含量相对较低。

#### 3.2 糖分积累差异及其与相关酶活性的关系

果实中糖分的积累与糖代谢相关的酶有着密切的关系。不同植物的果实糖积累机制和关键酶的种类有所不同。杨梅果实中转化酶对糖积累有着重要的影响(谢鸣 等, 2005), 在甜瓜中蔗糖的积累主要受 AI、NI 和 SPS 的影响(乔永旭 等, 2004), 核桃果实发育后期 SS 和 SPS 对蔗糖积累起着关键性的作用(吴国良 等, 2003), 普通栽培番茄果实中糖积累的重要因子是 AI、NI 和 SS(齐红岩 等, 2006)。

本研究中杂交后代成熟期 4 种可溶性糖组分差异水平均为显著或极显著, 决定了 GT-Y10 和 DT-Y168 个体分别表现高糖和低糖性状。果实发育初期, GT-Y10 和 DT-Y168 中蔗糖相对含量较低, 且差异显著或极显著, 这是由于 GT-Y10 和 DT-Y168 中能够降解蔗糖的 AI 和 NI 酶活性都相对较高, 且差异显著或极显著。许多研究表明, 果实中的 AI 和 NI 下降并不是糖积累的主要影响因子, 赵智中等(2001)研究认为 AI 和 NI 分解蔗糖形成果糖和葡萄糖只是有利于构建果实的形态; 许让伟(2009)认为 AI 和 NI 活性的降低只是蔗糖积累的一个信号。GT-Y10 和 DT-Y168 中的蔗糖、SPS、SS(合成方向)从花后 90 d 开始都呈逐渐上升的趋势, 由表 1 可知, DT-Y168 中的 SPS 与蔗糖相关性不显著, 而 GT-Y10 和 DT-Y168 中的 SS(合成方向)与蔗糖含量变化相关性极显著( $r$  分别为 0.859<sup>\*\*</sup> 和 0.938<sup>\*\*</sup>), 且发育后期两者的酶活性差异极显著, 这可能是导致 GT-Y10 和 DT-Y168 表现高蔗糖和低蔗糖的关键原因, 这与 Moriguchi 等(1992)认为 SS 是引起蔗糖积累特点不同的主要原因是相一致的。而 SS(分解方向)的活性在 GT-Y10 和 DT-Y168 中的差异不显著, 且与蔗糖含量的变化相关性不显著, 因此并不是蔗糖积累差异的关键原因。

山梨醇是梨的同化物运输的主要形式, 叶片中合成的山梨醇进入果实后, 大部分经过 SDH 和 SOX 的分解作用形成葡萄糖和果糖, 未被分解的贮存于质外体和液泡中。本研究结果表明, GT-Y10

和 DT-Y168 中幼果期山梨醇相关代谢酶的活性都较高,这可能是早期葡萄糖和果糖积累的原因,这与徐让伟(2009)的研究结论一致。而在果实发育后期,GT-Y10 和 DT-Y168 中  $\text{NAD}^+$ -SDH 的活性和果糖含量变化、 $\text{NADP}^+$ -SDH 的活性和葡萄糖含量变化趋势相一致,所以,  $\text{NAD}^+$ -SDH 和  $\text{NADP}^+$ -SDH 对果实中葡萄糖和果糖的积累有着重要的影响,这与杨洪强等(1999)的研究结果相类似。但表 1 显示,这两种酶与果糖和葡萄糖的相关性不显著,这主要是由于果实中果糖和葡萄糖的积累还与 AI、NI 和 SS(分解方向)的酶活性有关,因为 AI 和 NI 能够结合水催化蔗糖形成果糖和葡萄糖(Chengappa et al., 1999),SS(分解方向)能将蔗糖分解形成果糖(Huber & Huber, 1996; Oliveira et al., 2000; Tanase & Yamaki, 2000),且成熟时只有  $\text{NAD}^+$ -SDH 和  $\text{NADP}^+$ -SDH 在 GT-Y10 和 DT-Y168 中差异显著。因此,GT-Y10 和 DT-Y168 中葡萄糖和果糖的差异主要是由  $\text{NAD}^+$ -SDH 和  $\text{NADP}^+$ -SDH 引起的,同时还受 AI、NI 和 SS(分解方向)的影响。梨果实中山梨醇的积累主要受  $\text{NAD}^+$ -SDH、 $\text{NADP}^+$ -SDH 和 SOX 的调控,而在本试验中,成熟时 SOX 在 GT-Y10 和 DT-Y168 中的差异性不显著。因此,GT-Y10 和 DT-Y168 中山梨醇的差异也主要是  $\text{NAD}^+$ -SDH 和  $\text{NADP}^+$ -SDH 引起的。

## References

- Ayaz F A, Kuckislanglu M, Reunanen M. 2000. Sugar, non-volatile and phenolic acids composition of strawberry tree (*Arbutus unedo* L. var. *ellipsoidea*) fruit. *Journal of Food Composition and Analysis*, 13: 171 - 177.
- Chengappa S, Guillerous M, Philips W, Shields R. 1999. Transgenic tomato plants with decreased sucrose synthase are unaltered in starch and sugar accumulation in the fruit. *Plant Molecular Biology*, 40: 213 - 221.
- Chen Jun-wei, Zhang Shang-long, Zhang Liang-cheng, Zhao Zhi-zhong, Xu Jian-guo. 2002. Fruit photosynthesis and assimilate translocation and partitioning: Their characteristics and role in sugar accumulation in developing citrus unshiu fruit. *Acta Botanica Sinica*, 44 (2): 158 - 163.
- Cui Yan-bo, Chen Hui, Yue Wen-quan, Zhang Shu-jun, Wu Tao, Tao Shu-tian, Zhang Shao-ling. 2011. Studies on genetic tendency of fruit characters in reciprocal crosses generation between 'Jingbaili' and 'Yali' pear cultivars. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (2): 215 - 224. (in Chinese)
- 崔艳波, 陈 慧, 乐文全, 张树军, 伍 涛, 陶书田, 张绍铃. 2011. '京白梨'与'鸭梨'正反交后代果实性状遗传倾向研究. *园艺学报*, 38 (2): 215 - 224.
- Davis C, Robinson S P. 1996. Sugar accumulation in grape berries (Cloning of two putative vacuolar invertase cDNA and their expression in grapevine tissue). *Plant Physiology*, 111: 275 - 283.
- Gao Hai-yan, Wang Shan-guang, Liao Xiao-jun, Hu Xiao-song. 2004. Study on determination and correlation of soluble sugars and organic acids in pear juice from different cultivars. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 19 (2): 104 - 107. (in Chinese)
- 高海燕, 王善广, 廖小军, 胡小松. 2004. 不同品种梨汁中糖和有机酸含量测定及相关性分析. *华北农学报*, 19 (2): 104 - 107.
- Huber S C, Huber J L. 1996. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 431 - 445.
- Huo Yue-qing. 2007. Study on characteristics of sugars, acids and stone cell in different sand pears from germplasm resources[M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 霍月青. 2007. 砂梨品种资源糖酸及石细胞含量特点研究[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Islam M S, Matsui T, Yoshida Y. 1996. Carbohydrate content and the activities of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and acid invertase in different tomato cultivars during fruit development. *Scientia Horticulturae*, 65: 125 - 136.
- Jia H J, Hirano K, Okamoto G. 1999. Effect of fertilizer levels on tree growth and fruit quality of 'Hakuho' peaches (*Prunus persica*). *Journal of Japanese Society for Horticultural Science*, 68 (3): 487 - 493.
- Lowell C A, Tomlinson P T, Koch K E. 1989. Sucrose-metabolizing enzymes in transport and adjacent sink structure in developing citrus fruit. *Plant Physiology*, 90: 1394 - 1402.
- Moriguchi T, Abe K, Sanada T. 1992. Levels and role of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, and acid invertase in sucrose accumulation in fruit of Asian pear. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117: 247 - 278.



- Oliveira Do Nascimento J R, Cordenunsi B R, Lajolo F M. 2000. Sucrose synthase activity and expression during development and ripening in bananas. *Journal of Plant Physiology*, 156: 605 - 611.
- Qiao Yong-xu, Liu Shuan-tao, Zhao Zhi-zhong, Xing Guo-ming, He Qi-wei. 2004. Study on the correlation of sugar accumulation sucrose-metabolizing enzymes during the developing period of muskmelon (*Cucumis melo*). *Journal of Fruit Science*, 21 (5): 447 - 450. (in Chinese)
- 乔永旭, 刘拴桃, 赵智中, 邢国明, 何启伟. 2004. 甜瓜果实发育过程中糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系. *果树学报*, 21 (5): 447 - 450.
- 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.
- Tanase K, Yamaki S. 2000. Purification and characterization of two sucrose synthase isoforms from Japanese pear fruit. *Plant and Cell Physiology*, 41: 408 - 414.
- Vizzotto G, Pinton R, Varanini Z, Costa G. 1996. Sucrose accumulation in developing peach fruit. *Physiologia Plantarum*, 96: 225 - 230.
- Wu Guo-liang, Pan Qiu-hong, Zhang Da-peng. 2003. Changes of sugar content and sugar metabolizing enzyme activities in the flesh of developing walnut fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (6): 643 - 646. (in Chinese)
- 吴国良, 潘秋红, 张大鹏. 2003. 核桃果肉发育过程中糖含量及相关酶活性的变化. *园艺学报*, 30 (6): 643 - 646.
- Wu Tao, Tao Shu-tian, Zhang Hu-ping, Song Yue, Yao Gai-fang, Zhang Shao-ling. 2011. Effects of fruit thinning on fruit sugar accumulation and leaf photosynthetic characteristics of pear. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (11): 2041 - 2048. (in Chinese)
- 伍 涛, 陶书田, 张虎平, 宋 跃, 姚改芳, 张绍铃. 2011. 疏果对梨果实糖积累及叶片光合特性的影响. *园艺学报*, 38 (11): 2041 - 2048.
- Xie Ming, Chen Jun-wei, Cheng Jian-hui, Qin Qiao-ping, Jiang Gui-hua, Wang Li-hong, Wang Yun-bin, Qi Xing-jiang. 2005. Studies on the development and its relationship with sugar accumulation in bayberry fruit. *Journal of Fruit Science*, 22 (6): 634 - 638. (in Chinese)
- 谢 鸣, 陈俊伟, 程建徽, 秦巧平, 蒋桂华, 王力宏, 王允宾, 戚行江. 2005. 杨梅果实发育与糖的积累及其关系研究. *果树学报*, 22 (6): 634 - 638.
- Xu Rang-wei. 2009. Studies on changes of sugar accumulation and related enzymes activities in sand pear fruits and leaves [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 许让伟. 2009. 砂梨果实和叶片中糖积累及代谢相关酶活性变化研究 [硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Yamaki S, Ishikawa K. 1986. Roles of four sorbitol related enzymes and invertase in the seasonal alteration of sugar metabolism in apple tissue. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 111 (1): 134 - 137.
- Yang Hong-qiang, Xia Guo-hai, Jie Yu-ling, Cao De-hang. 1999. Advances in carbohydrate metabolism in fruits of horticultural plants. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (3): 307 - 311. (in Chinese)
- 杨洪强, 夏国海, 接玉玲, 曹德航. 1999. 园艺植物果实碳素同化物代谢研究进展. *园艺学报*, 30 (3): 307 - 311.
- Yao Gai-fang, Zhang Shao-ling, Cao Yu-fen, Liu Jun, Wu Jun, Yuan Jiang, Zhang Hu-ping, Xiao Chang-cheng. 2010. Characteristics of components and contents of soluble sugars in fruits from different species. *Scientia Agricultura Sinica*, 43 (20): 4229 - 4237. (in Chinese)
- 姚改芳, 张绍铃, 曹玉芬, 刘 军, 吴 俊, 袁 江, 张虎平, 肖长城. 2010. 不同栽培种梨果实中可溶性糖组分及含量特征. *中国农业科学*, 43 (20): 4229 - 4237.
- Zhang Yuan-hui, Guan Jun-feng, Yang Jian-min, Zhao Shu-tang. 2004. Study on changes of contents of pigments, total phenolics, sugars and polyphenol oxidase activity in fruit skin of plum cultivars during fruit development. *Journal of Fruit Science*, 21 (1): 17 - 20. (in Chinese)
- 张元慧, 关军锋, 杨建民, 赵树堂. 2004. 李果实发育过程中果皮色素、糖和总酚含量及多酚氧化酶活性的变化. *果树学报*, 21 (1): 17 - 20.
- Zhao Zhi-zhong, Zhang Shang-long, Xu Chang-jie, Cheng Kun-song, Liu Shuan-tao. 2001. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in Satsuma Mandarin fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (2): 112 - 118. (in Chinese)
- 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 陈昆松, 刘拴桃. 2001. 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*, 28 (2): 112 - 118.