

# 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系

齐红岩 李天来 张 洁 刘海涛

(沈阳农业大学园艺学院, 辽宁省设施园艺重点实验室, 沈阳 110161)

**摘 要:** 在日光温室内以普通栽培番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill) ‘辽园多丽’为试材, 在番茄开花后不同天数, 分别取果柄维管束、萼片、果肉、果胶质和胎座、心室隔壁和果实维管束, 分别测定各部位糖的组成和含量以及糖代谢相关酶的活性。结果表明, 在番茄果实发育过程中, 果肉中葡萄糖和果糖的含量与蔗糖合成酶 (SS) 活性呈显著和极显著负相关, 相关系数分别为  $-0.9497^*$  和  $-0.9598^{**}$ , 两者与转化酶的活性在果实整个发育期达到显著正相关; 而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  $-0.9669^{**}$ , 与 SS 活性呈显著正相关, 相关系数为  $0.8886^*$ 。在果实整个发育期, 3 种糖的含量均与蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 无显著相关, 说明番茄果实中各种糖的积累与代谢主要受 SS 和转化酶活性的调控, 与 SPS 活性关系不大。果实中淀粉的积累只与 SS 呈显著正相关, 与其它 3 种酶活性关系不大。所以转化酶与蔗糖合成酶 (SS) 的共同作用是影响普通栽培型番茄果实中糖积累的重要因子。

**关键词:** 番茄; 糖; 糖代谢; 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 (2006) 02-0294-06

## Relationship between Carbohydrate Change and Related Enzymes Activities during Tomato Fruit Development

Qi Hongyan, Li Tianlai, Zhang Jie, and Liu Haitao

(Horticultural College, Shenyang Agricultural University, Key Laboratory of Protected Horticulture of Liaoning Province, Shenyang 110161, China)

**Abstract:** ‘Liaoyuan Duoli’ tomato was cultivated in solar greenhouse. Different fruit parts namely peduncle vascular bundle, sepal, pericarp, pectinic, dissepiment and fruit vascular bundle were taken in order to determine carbohydrate composition and content and sucrose-metabolizing enzymes activities of each part during tomato fruit development. The results indicated that a negative correlation was found between glucose and fructose contents and sucrose synthase (SS) activity during fruit development. The correlation coefficients were  $-0.9497^*$  and  $-0.9598^{**}$  [ $r_{(0.05,3)} = 0.8783$ ,  $r_{(0.01,3)} = 0.9587$ ], respectively. A positive correlation was found between invertase activity and glucose and fructose contents, while there was a significant negative correlation between the invertase activity and the sucrose content. The correlation coefficients were  $-0.9706^{**}$  and  $-0.9669^{**}$  [ $r_{(0.01,3)} = 0.9587$ ], respectively. There was a significant positive correlation between sucrose accumulation and SS activity, with the correlation coefficient being  $0.8886^*$  [ $r_{(0.05,3)} = 0.8783$ ]. Throughout the whole fruit development, no significant correlation existed among the contents of three kinds of sugar and sucrose phosphate synthase (SPS) activity, suggesting that the accumulation and metabolism of sugar in the tomato fruit were controlled by the SS and invertase activity mainly, not by SPS activity. Starch accumulation in the fruit was correlated significantly positive with SS and had little to do with other enzymes. Therefore, the combined action of invertase and SS was the key factor affecting sugar accumulation in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) fruit.

**Key words:** Tomato; Carbohydrate; Sucrose metabolism; Sucrose-metabolizing enzymes

收稿日期: 2005 - 08 - 30; 修回日期: 2006 - 02 - 22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170640); 辽宁省自然科学基金资助项目 (20022080)

糖分的积累是果实品质形成的关键,而蔗糖代谢又是糖分积累的重要环节。蔗糖是番茄光合产物运转的主要物质,而番茄果实中主要含有果糖和葡萄糖,3种糖含量的高低对果实品质影响很大。与蔗糖代谢密切相关的酶主要有酸性转化酶(AI)、中性转化酶(NI)、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)。在高等植物中,AI和NI催化蔗糖分解为单糖,SS既能催化蔗糖合成又能催化其分解,SPS被认为是催化蔗糖合成的主要酶<sup>[1]</sup>。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。在苹果<sup>[2,3]</sup>、甜瓜<sup>[4]</sup>、番茄<sup>[5,6]</sup>、柑橘<sup>[7,8]</sup>、脐橙<sup>[8]</sup>等作物上的研究表明,蔗糖代谢相关酶活性与果实糖积累之间存在密切关系。这为进一步了解果实糖的积累机理奠定了基础。但是很多研究只注重了果实发育的不同时期糖分含量的变化,很少注重果实内不同部位糖分的组成和含量的变化,并且各部位中糖代谢相关酶的活性如何变化还鲜见报道。因此本研究以普通栽培型番茄为试材,研究果实发育过程中各部位糖分的组成和含量变化及糖代谢相关酶的活性,以进一步阐明蔗糖代谢相关酶活性变化与果实糖积累的关系,并明确普通栽培型番茄蔗糖代谢的关键酶。

## 1 材料与方法

### 1.1 试材

供试番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)品种为‘辽园多丽’,2001年2月12日播种育苗,4月7日定植于辽沈I型日光温室内,大小垄定植,大垄行距为75 cm,小垄为55 cm,株距为30 cm。定植前施有机肥 $120\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ ,尿素、磷酸二铵、硫酸钾各 $225\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。植株单干整枝,留3穗果,番茄开花时用‘沈农番茄丰产剂2号’沾花,其它管理与生产相同。

### 1.2 调查项目与方法

1.2.1 果实中葡萄糖、果糖与蔗糖含量的测定 当植株第1花序的第1、第2朵花开放时挂牌,标明日期,定为开花期。在第1花序开花后20 d(核桃大小)、25 d、30 d、40 d(绿熟期)及50 d(已达到生理成熟)分别取果实的不同部位,即果柄维管束(去掉果柄外皮和果柄中心的髓部)、萼片、果肉、果实维管束(去掉果实表皮和果肉)、果胶质和胎座、心室隔壁分别测定各部位糖的组成和含量。测定方法<sup>[10]</sup>:取样后称质量 置入试管 用80%乙醇提取,80℃水浴1 h冷却后封存。测定前再用80%乙醇于80℃水浴反复提取2次 定容 浓缩 用1 mL超纯水溶解 上清液经 $0.45\text{ }\mu\text{m}$ 和 $0.22\text{ }\mu\text{m}$ 过滤膜 进液相色谱(HPLC)测定,测定方法及色谱条件为:Waters 600E高效液相色谱,用Dikma公司氨基柱,柱温为40℃,2410示差检测器,流动相比比例为75%乙腈 25%超纯水,流速为 $1.0\text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ ,采用Waters Millennium软件控制及数据处理。

1.2.2 淀粉含量的测定 取测糖后的干燥残渣,用高氯酸水解法<sup>[11]</sup>测定果实不同部位淀粉的含量。

1.2.3 蔗糖代谢相关酶活性的测定 分别在上述取样日期取果柄维管束、萼片、果肉、果实维管束、果胶质、胎座和心室隔壁,液氮速冻后存于 $-50^{\circ}\text{C}$ 冰柜中,用于蔗糖代谢相关酶活性的测定。酶的提取:参照王永章等的方法<sup>[12]</sup>,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- $\text{NaOH}$ , pH 7.5,  $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  EDTA,  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{MgCl}_2$ ,  $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  DTT,  $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的维生素C和5%不溶性的PVPP),冰浴研磨成匀浆,4层纱布过滤,  $12\,000\times g$ (4℃)离心20 min,弃沉淀,上清液逐渐加硫酸铵至80%溶解度,再以 $12\,000\times g$ (4℃)离心30 min,弃上清液,用提取缓冲液2~5 mL溶解沉淀,再用稀释10倍的提取缓冲液(不含PVPP)透析20 h。以上所有操作均在0~4℃进行。转化酶活性测定:在0.8 mL反应液(pH 4.8或pH 7.2的 $0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ - $0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 柠檬酸钠,  $0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的蔗糖)中加入0.2 mL酶液,37℃条件下反应30 min,用3,5-二硝基水杨酸法测定生成的还原糖含量,酶的活性单位用 $\text{Glucose }\mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ 表示。蔗糖合成酶(SS),蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性测定参照於新建的方法<sup>[13]</sup>,酶的活性单位用 $\text{Sucrose }\mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{ FM}$ 表示。本试验中对SS只测定了其合成活性。

试验中的UDPG(尿苷二磷酸葡萄糖)及6磷酸果糖等生化试剂均购自美国Signa公司。

## 2 结果与分析

### 2.1 番茄果实发育过程中糖分含量的变化

2.1.1 果糖、葡萄糖含量的变化 在番茄果实内各部位中 (图 1), 以果实维管束中果糖和葡萄糖含量明显高于果实内其它部位, 果肉、果胶质和胎座以及心室隔壁中果糖和葡萄糖含量相差不大, 均是随着果实发育, 两种糖分含量呈升高趋势, 至果实成熟, 糖的含量达到最高。萼片中葡萄糖含量与果肉、胶质胎座及心室隔壁中糖含量相差不多, 至果实成熟时略有降低, 而萼片中果糖含量较低, 且在果实发育过程中变化不大。果柄维管束在果实发育的各时期均未测出果糖和葡萄糖含量。

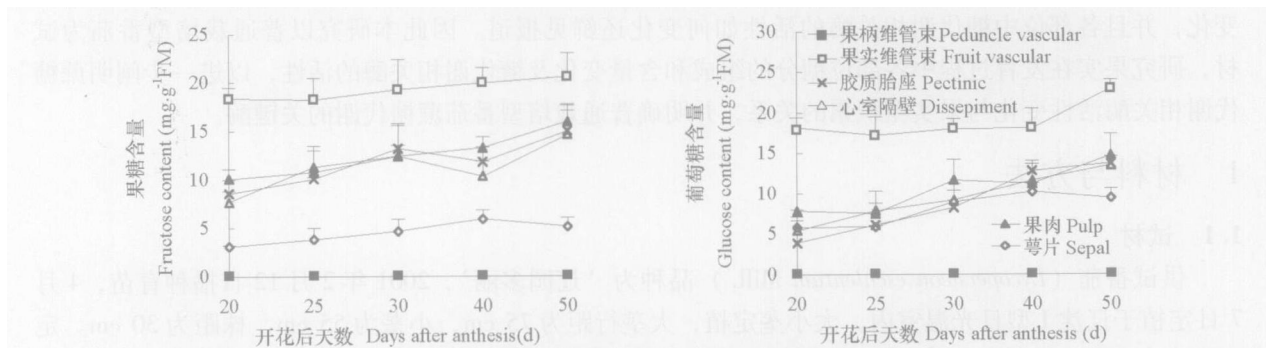


图 1 番茄果实发育过程中不同部位果糖和葡萄糖含量的变化

Fig. 1 Change of fructose and glucose and glucose content in different parts during tomato fruit development

2.1.2 蔗糖含量的变化 由图 2可以看出, 果实不同部位, 果柄维管束中蔗糖含量远高于果实内的其它部位, 并且在果实发育过程中, 该部位中只测出了蔗糖的含量, 蔗糖含量呈‘低—高一低’的趋势。果实内各部位蔗糖含量较低, 萼片中蔗糖含量呈波动的不规则变化, 其它 4 个部位中蔗糖含量在果实发育初期较高, 各部位中均有一定的蔗糖积累, 开花 30 d 后又逐渐降低, 至花后 50 d (果实成熟), 基本检测不出蔗糖的含量。

### 2.2 番茄果实发育过程中淀粉含量的变化

图 3表明, 萼片中淀粉含量较低且变化较小, 至果实成熟期, 由于其老化, 淀粉含量略有升高。其它各部位淀粉含量均呈由高到低的变化趋势, 花后 20~25 d 淀粉含量最高, 30 d 有所下降, 此后淀粉含量迅速下降, 至花后 50 d 果实成熟时, 淀粉含量降至最低, 绝大部分淀粉均转化为可溶性糖。果肉、果胶质胎座及心室隔壁中淀粉含量无明显差异, 且均高于果实维管束。

### 2.3 不同部位蔗糖代谢相关酶活性的变化

2.3.1 转化酶活性的变化 图 4为番茄果实不同部位在果实发育过程中酸性转化酶 (AI) 和中性转化酶 (NI) 活性的变化, 在果实发育的前、中

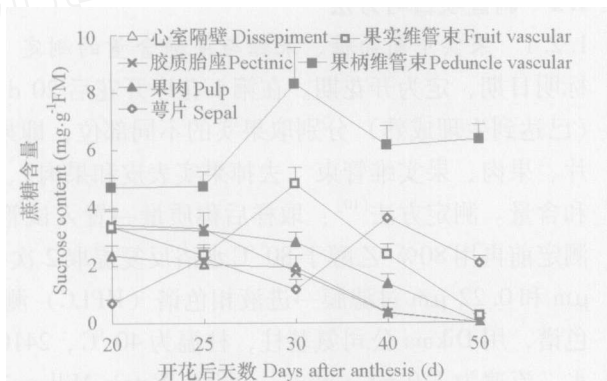


图 2 番茄果实发育过程中不同部位蔗糖含量的变化

Fig. 2 Change of sucrose content in different parts during tomato fruit development

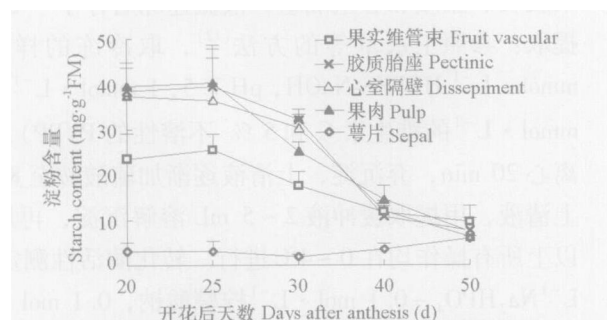


图 3 果实发育不同时期不同部位淀粉含量的变化

Fig. 3 Change of starch content in different parts during tomato fruit development

期, 即开花后 30 d 以前, 各个部位中两种转化酶活性均较低, 直至果实成熟期, 两种酶活性均达到最高。而且 A 的活性远远大于 N 的活性。各个部位中以果实胶质胎座中两种转化酶活性最高, 其次为心室隔壁和果肉, 再次为果实维管束, 萼片、果柄中酶活性较低, 且整个生育期变化不大。

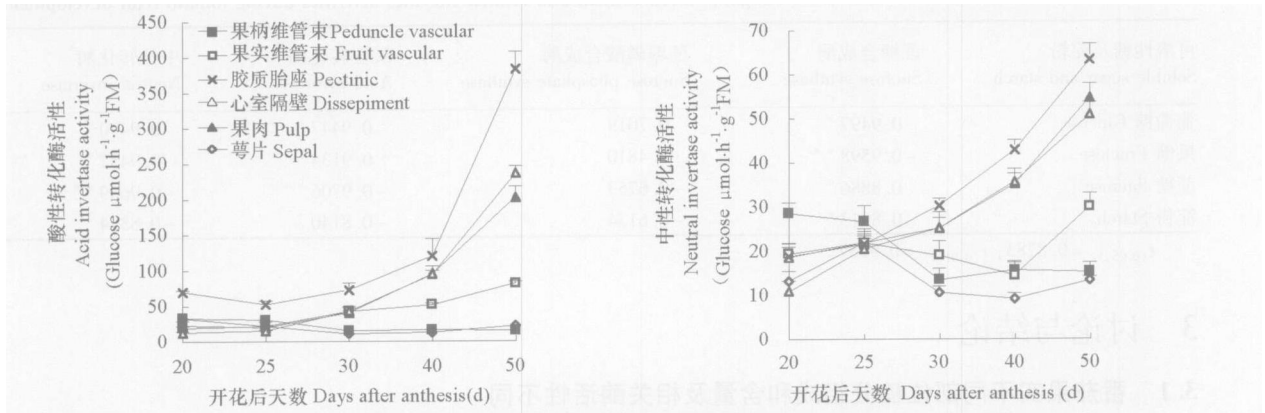


图 4 番茄果实发育过程中不同部位转化酶活性变化

Fig. 4 Change of invertase activity activity in different parts during tomato fruit development

2.3.2 蔗糖合成酶 (SS) 与蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性的变化 在果实各部位中, 果实维管束和果柄维管束中的 SS 活性在果实发育过程中较高, 明显高于果实内其它部位 (图 5), 开花后 20 d, 两个部位中酶活性稍低, 至花后 25 d 酶活性达到最高, 然后酶活性下降, 一直到果实成熟酶活性仍然高于其它部位。果实内其它部位 SS 的活性均呈由高到低的变化趋势, 即果实发育前期, 酶活性较高, 随着果实的发育, SS 的活性逐渐降低, 至果实成熟, 活性达到最低。果柄维管束中 SPS 活性一直较高, 而且在果实发育过程中变化不大, 至果实成熟, 酶活性有升高的趋势。果实维管束中 SPS 活性在番茄花后 25 d 达到最高, 然后下降, 至果实成熟又升高。而其它各部位中 SPS 的活性则一直较低且变化不大。

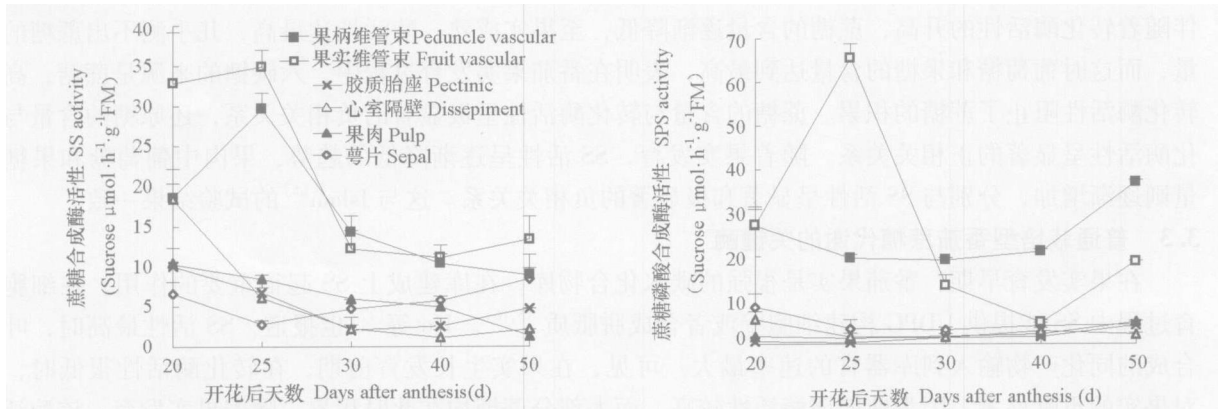


图 5 番茄果实发育过程中不同部位的蔗糖合成酶与蔗糖磷酸合成酶活性的变化

Fig. 5 Change of SS and SPS activity in different parts during tomato fruit development

## 2.4 番茄果实中可溶性糖及淀粉含量与蔗糖代谢相关酶活性的关系

在番茄果实发育过程中, 果肉中可溶性糖及淀粉含量的变化与糖代谢相关酶活性存在如下关系 (表 1)。果肉中葡萄糖和果糖含量分别与 SS 活性呈显著和极显著负相关, 相关系数分别为  $-0.9497^*$  和  $-0.9598^{**}$ , 两者与转化酶的活性在果实整个发育期达到显著正相关; 而蔗糖的含量与酸性转化酶及中性转化酶活性均呈极显著负相关, 相关系数分别为  $-0.9706^{**}$  和  $-0.9669^{**}$ , 与 SS 活性呈显著正相关, 相关系数为  $0.8886^*$ 。在果实整个发育期, 3 种糖含量均与 SPS 无显著相关。说明番茄果实中糖的积累与代谢主要受 SS 和转化酶活性的调控, 与 SPS 活性关系不大。果实中淀粉的积累只与 SS 呈显著正相关, 与其它 3 种酶活性关系不大。

表 1 番茄果实可溶性糖及淀粉含量与糖代谢相关酶的关系

Table 1 Correlation coefficients of soluble sugar, starch content and related enzymes activities during tomato fruit development

可溶性糖及淀粉 Soluble sugar and starch	蔗糖合成酶 Sucrose synthase	蔗糖磷酸合成酶 Sucrose phosphate synthase	酸性转化酶 Acid invertase	中性转化酶 Neutral invertase
葡萄糖 Glucose	- 0.9497 *	0.7019	0.9447 *	0.9490 *
果糖 Fructose	- 0.9598 **	0.4810	0.9134 *	0.9452 *
蔗糖 Sucrose	0.8886 *	- 0.6753	- 0.9706 **	- 0.9669 **
淀粉 Starch	0.8913 *	- 0.6134	- 0.8140	- 0.8334

$r_{(0.05,3)} = 0.8783$ ,  $r_{(0.01,3)} = 0.9587$ .

### 3 讨论与结论

#### 3.1 番茄果实不同部位糖分组成和含量及相关酶活性不同

番茄果实发育过程中,果实内各部位果糖和葡萄糖的含量呈逐渐升高的趋势,至果实成熟,糖含量达到最高。以果实维管束中两种糖含量最高,高于果实内其它部位,果肉、胶质胎座及心室隔壁中两种糖含量无显著差异。果柄维管束中只含有蔗糖,含量高于果实内各部位,后者蔗糖含量较低,至果实成熟时降至最低。萼片中葡萄糖含量较高,果糖和蔗糖含量较低。果实发育过程中,各部位转化酶活性呈逐渐升高的趋势,至果实成熟,酶活性达到最高,胶质和胎座中转化酶活性最高,果肉和隔壁次之,其它部位酶活性较低。果柄及果实维管束中 SS 及 SPS 活性较高。有关 SS 和维管束的关系密切早有报道<sup>[8,14]</sup>。但一般认为在维管组织中 SPS 活性较低<sup>[8]</sup>,所以该结果还有待于进一步试验验证。果实内各部位 SS 活性呈由高到低的趋势变化,SPS 活性较低且变化不大。

#### 3.2 番茄果实中糖分积累与相关酶活性的关系

本试验发现,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。蔗糖的含量与转化酶活性呈极显著的负相关关系,还原糖的含量与转化酶活性呈显著的正相关关系。随着果实发育,SS 活性呈逐渐降低的趋势,果肉中葡萄糖和果糖含量则逐渐增加,分别与 SS 活性呈显著和极显著的负相关关系。这与 Islam<sup>[5]</sup>的试验结果一致。

#### 3.3 普通栽培型番茄蔗糖代谢的关键酶

在果实发育早期,番茄果实是很强的碳水化合物库,在库建成上 SS 起很重要的作用,在细胞发育过程中 SS 能提供 UDPG 构建细胞壁或者合成胍胍质<sup>[15,16]</sup>。Ho 等<sup>[17]</sup>也报道,SS 活性最高时,叶片合成的同化产物输入到库器官的速率最大。可见,在果实生长发育前期,在转化酶活性很低时,SS 对果实的贡献最大。因为前期该酶活性较高,而大部分蔗糖均在此时积累,随着果实发育,该酶活性下降,蔗糖含量降至最低。本试验中 SS 活性与蔗糖含量有显著的正相关性,与葡萄糖和果糖的含量呈显著的负相关,并且与果肉中淀粉的含量呈显著的正相关关系。SS 活性与淀粉相关主要是 SS 调控着 UDPG 的产生,而 UDPG 可被焦磷酸化酶转变为 1-磷酸葡萄糖,继而可转化为合成淀粉的底物 ADPG,所以 SS 主要参与淀粉合成的第 1 个关键步骤。

试验中果实内各部位 SPS 活性在番茄果实发育过程中较低且变化不大,与 3 种糖及淀粉含量无显著相关,说明该酶在普通栽培型番茄糖的积累和代谢中起的作用不大。

综上所述,4 种酶在库组织中起的作用决定了糖的积累机制。甜瓜果实中蔗糖的含量与酶的净活性即合成活性 (SPS 活性) 减去分解活性 (AI 活性 + NI 活性 + SS 活性) 的相关系数高达 0.85,因此推测甜瓜果实中蔗糖的积累是由合成活性和分解活性之间的平衡决定的<sup>[4]</sup>。赵智中等<sup>[7]</sup>也提出,蔗糖代谢相关酶的综合作用 (蔗糖代谢相关酶的净活性) 是影响柑橘果实糖积累的重要因子之一。

在普通栽培型番茄果实中, SPS作用较小, 转化酶与蔗糖合成酶的共同作用是影响果实中糖积累的重要因素。

### 参考文献:

- 1 张明方, 李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶. 植物生理学通讯, 2002, 38 (3): 289~295  
Zhang M F, Li Z L. Sucrose-metabolizing enzymes in higher plants. Plant Physiology Communications, 2002, 38 (3): 289~295 (in Chinese)
- 2 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关系的研究. 园艺学报, 2001, 28 (3): 259~261  
Wang Y Z, Zhang D P. A study on the relationships between acid invertase, sucrose synthase and sucrose metabolism in 'Red Fuji' apple fruit. Acta Horticulturae Sinica, 2001, 28 (3): 259~261 (in Chinese)
- 3 Beurter J. Sugar accumulation and changes in the activities of related enzymes during development of the apple fruit. J. Plant Physiology, 1985, 121: 331~341
- 4 Hubbard N L, Huber S C, Pharr D M. Sucrose phosphate synthase and acid invertase as determinants of sucrose concentration in developing muskmelon (*Cucumis melo* L.) Fruits. Plant Physiology, 1989, 91: 1527~1534
- 5 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. Scientia Horticulturae, 1996, 65: 125~136
- 6 齐红岩, 李天来, 刘海涛, 张洁. 番茄不同部位中糖含量和相关酶活性的研究. 园艺学报, 2005, 32 (2): 239~243  
Qi H Y, Li T L, Liu H T, Zhang J. Studies on carbohydrate content and sucrose metabolizing enzymes activities in different parts of tomato. Acta Horticulturae Sinica, 2005, 32 (2): 239~243 (in Chinese)
- 7 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 陈昆松, 刘桂桃. 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  
Zhao Z Z, Zhang S L, Xu C J, Chen K S, Liu S T. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit. Acta Horticulturae Sinica, 2001, 28 (2): 112~118 (in Chinese)
- 8 Lowell C A, P T Tomlinson, K E Koch. Sucrose-metabolizing enzymes in transport and adjacent sink structure in developing citrus fruit. Plant Physiology, 1989, 90: 1394~1402
- 9 龚荣高, 张光伦, 吕秀兰, 曾秀丽, 罗楠, 胡强. 脐橙在不同生境下果实蔗糖代谢相关酶的研究. 园艺学报, 2004, 31 (6): 719~722  
Gong R G, Zhang G L, Lü X L, Zeng X L, Luo N, Hu Q. Studies on the sucrose-metabolizing enzymes in navel orange fruit from different habitats. Acta Horticulturae Sinica, 2004, 31 (6): 719~722 (in Chinese)
- 10 Qi H Y, Li T L, Zhang J, Wang L, Chen Y H. Effects on sucrose metabolism, dry matter distribution and fruit quality of tomato under water deficit. Agricultural Sciences in China, 2003, 2 (11): 1253~1258
- 11 牛森. 作物品质分析. 北京: 中国农业出版社, 1994. 224  
Niu S. Analysis of crop quality. China Agriculture Press, 1994. 224 (in Chinese)
- 12 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  
Wang Y Z, Zhang D P. Regulating effects of ethylene on carbohydrate metabolism in 'Starkrimson' apple fruit during the ripening period. Acta Horticulturae Sinica, 2000, 27 (6): 391~395 (in Chinese)
- 13 於新建. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 1985. 148~149  
Yu X J. Experimental manual of plant physiology. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985. 148~149 (in Chinese)
- 14 Nolte K D, Koch K E. Companion-cell specific localization of sucrose synthase in zones of phloem loading and unloading. Plant Physiology, 1993, 101: 899~905
- 15 Sun Jindong, Tadeusz L, Sung S Shi-Jean. Sucrose synthase in wild tomato, *Lycopersicon chmielewskii*, and tomato fruit sink strength. Plant Physiology, 1992, 98: 1163~1169
- 16 Fei Wang, Amparo S, Mark L B. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. Plant Physiology, 1993, 101: 321~327
- 17 Ho L C. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1988, 39: 355~378