果 树 学 报 2025，42（6）：1330-1341
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20240548

桃果实糖酸代谢调控机制研究进展

李俊豪，葛晓兰，朱 杰，白瑞霞，王越辉*

（河北省农林科学院石家庄果树研究所，石家庄 050061）

摘 要：可溶性糖和有机酸组分及含量共同决定桃果实的甜酸风味品质，影响消费者对桃果品的满意度。桃果实中积累的可溶性糖包括蔗糖、果糖、葡萄糖和山梨醇等，大部分品种属于蔗糖积累型；有机酸包括苹果酸、奎尼酸和柠檬酸等，大部分品种属于苹果酸积累型。糖酸积累涉及各个组分的合成与降解，以及糖酸分子的转运过程。影响桃果实糖酸积累的因子有遗传背景、果实发育进程、环境条件及栽培管理措施等。目前，桃果实糖酸研究已经取得诸多进展，综述了桃果实中糖酸组分积累特征、合成与降解以及转运的机制，总结了影响果实糖酸的因子及其潜在的调控机制，旨在为今后桃果实糖酸调控网络的深入解析和桃果实品质育种提供理论参考。

关键词：桃；可溶性糖；有机酸；代谢；调控因子

中图分类号：S662.1 **文献标志码**：A **文章编号**：1009-9980(2025)06-1330-12

Advances in the regulation mechanism of sugar and acid metabolism in peach fruit

LI Junhao, GE Xiaolan, ZHU Jie, BAI Ruixia, WANG Yuehui*

(Shijiazhuang Institute of Fruit Trees, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050061, Hebei, China)

Abstract: Peach (*Prunus persica* L.) is an economically important fruit crop in global commerce, and its special ‘peach flavor’ attracts many consumers. The soluble sugars and organic acids together determine the flavor quality of peach fruits and they are the main attributes that affect consumer satisfaction with the fruits. Therefore, the improvement of the flavor quality represents a crucial aspect for promoting consumption. In this paper, we firstly reviewed the accumulation characteristics of sugar-acid components in the fruits, their synthesis and catabolism, as well as the mechanism of transport. The main soluble sugars in the fruit include sucrose, fructose, glucose and sorbitol, and most of peach varieties are the type of sucrose-accumulating. During the development of fruit, the total sugar content of pulp increases continuously, and the sucrose content firstly shows an increasing trend, and then decreases in the late ripening period. The content of fructose and glucose shows a decreasing trend with fruit development. The content of sorbitol in the fruit is low, it increases firstly and then decreases with fruit development. The organic acids in the fruit mainly include malic acid, quinic acid and citric acid. Most varieties are the type of malic acid accumulation pattern. The organic acid content shows a decreasing trend during the development of the fruit. There are two trends of malic acid with the development of the fruits among different varieties, and they overall showed downward trend and slow accumulation trend, while the quinic acid and citric acid show overall downward trend. Secondly, the factors affecting the accumulation of sugar-acid in the fruit and their potential molecular regulatory mechanisms were summarized. Several enzyme-related genes encoding sugar synthesis, catabolism and transportation have been identified, such as the *PpSUSs*, *PpSPSs*, *PpINVs*, *PpHXKs*, *PpHKLs*, *PpS6PDHs*, *PpSDH*, *PpSU-*

收稿日期：2024-10-23 **接受日期**：2025-03-10

基金项目：国家桃产业技术体系（CARS- 30-Z-03）；河北省重点研发计划项目（21326310D）；河北省农林科学院科技创新人才队伍建设项目（C24R0701）

作者简介：李俊豪，男，助理研究员，研究方向为桃育种及果树生理。E-mail：sxtgljh@163.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail：wangyuehui_1129@163.com

Ts, *PpTSTs*, *PpSWEETs*, *PpSOTs* and *PpERDL16*. With peach fruit development, only the expression level of the *PpSUS4* is significantly correlated with the sugar content. Researchers have found that the *PpNAINV2* regulates the sucrose metabolism in the postharvest fruit and its function is regulated by the invertase inhibitor gene *PpINH1*. Several enzyme-related genes encoding organic acid synthesis, catabolism and transport have been identified, such as the *PpPEPCs*, *PpMDHs*, *PpPEPCKs*, *PpCSs*, *PpACLs*, *PpACOs*, *PpALMTs* and *PpVPs*. The expression level of the *PpCS2* is significantly correlated with the citric acid content. The expression level of the *PpALMT1/4/6* is significantly correlated with the malic acid content. Interestingly, the *PpTST1* is not only involved in the transport of sugar molecules, but is closely related to the accumulation of the organic acids in the fruit. In addition to structural genes, some transcription factors including the *PpWRKYs*, *PpNACs*, *PpMYBs*, *PpMADSs*, *PpbZIPs*, *PpABREs* and *PpGRASs* have been identified to involve in the metabolism of sugar and acid. The *PpNAC1* and *PpNAC5* activate the transcription of the *PpGAD3* for the degradation of organic acid. The overexpression of the *PpNAC050* significantly increases the content of fructose and glucose in the fruit. And it acts as a transcriptional suppressor to inhibit the expression of the vacuolar membrane monosaccharide exotransporter gene *PpERDL16*. The *PpABRE1* binds directly to the promoter of the *PpTST2* to activate its transcription. Morever, studies have found that the genetic background is internal factor affecting the fruit flavor. On chromosome 5, loci controlling the fruit sugar and acid trait have been identified. In adddition, the regulatory role of external factors has been not able to ignore. For example, spraying 150 $\mu mol \cdot L^{-1}$ melatonin on the leaves could significantly increase the contents of total soluble sugar and sucrose, increase the contents of glucose and sorbitol, and significantly decrease the contents of total organic acid, malic acid and citric acid in the fruits. 1-MCP could delay the expression of malic acid and citric acid degrading genes in the fruit. The mechanism of sugar metabolism in the fruit under low temperature storage has been further studied, including those low temperature response genes, the *PpZAT10*, *PpCBF6*, *PpRAP2.12*, *PpBZR1* and *PpPGIP1*, which change the sugar metabolism process by regulating the *PpVAINV2* in the low temperature environment. The fruit thinning could affect the content of sugar components in the fruits by regulating the transcription levels of the *PpSUT1* and *PpSUT4* in the leaves.

Key words: Peach; Soluble sugars; Organic acid; Metabolize; Regulation factor

桃（*Prunus persica* L.）是我国重要的经济作物之一，种植面积和产量均居世界首位[1]。桃果实风味浓郁，营养丰富，备受消费者喜欢。随着社会经济的发展，人们消费观念不断发生转变，消费者对鲜食桃品质的要求更高、更多元。在桃的品质评价指标中，甜酸风味是消费者最为关注的感官品质之一[2-3]。“甜”是桃优质育种的首要目标[4]。研究表明，甜酸风味主要取决于可溶性糖和有机酸的含量及比例，有机酸含量对甜酸风味的影响高于糖组分[5]。揭示桃果实中糖组分和酸组分代谢调控机制对桃品质育种至关重要。现阶段桃育种仍主要通过常规杂交育种方式进行桃果实品质改良，周期长，随机性大，成本高，急需利用现代分子手段建立高效的桃育种体系。生产中过分追求桃产量和果个大小，栽培管理措施不合理，导致果实内在品质欠佳[6]。结合前人的研究，笔者从桃果实糖酸变化、糖酸组分合成、降解与转运和影响糖酸的因子（遗传背景、外界因子、栽培措施）等方面展开论述，以期为利用栽培技术和现代分子育种手段提升桃果实品质提供理论基础。

1 桃果实糖酸组分积累规律

桃果实中的可溶性糖包括蔗糖、葡萄糖、果糖和山梨醇等，其中蔗糖是主要的碳水化合物[7]。大多数研究表明，在桃果实发育进程中总糖含量不断增加，其中蔗糖含量呈上升趋势，在果实成熟后期下降，果糖含量随桃果实发育呈下降趋势，葡萄糖含量变化与果糖含量基本一致[8]。桃果实的山梨醇含量较低，且随桃果实发育呈先上升后下降的趋势[9]。

Vizzotto等[10]利用同位素示踪法分析的结果表明，桃幼果中葡萄糖和果糖含量高，蔗糖和山梨醇含量低，花后88 d蔗糖含量开始显著增加。沈志军等[11]分析21个桃品种果实发育过程中糖组分的变化规律，不同品种桃果实中蔗糖表现出相同的变化趋势，即在成熟前30~45 d快速积累，而不同品种中葡萄糖、果糖和山梨醇的变化差异较大。在桃果实成熟后期，伴随乙烯释放，果实中蔗糖含量降低，葡萄糖和果糖含量增加，而山梨醇含量持续降低，且不受果实成熟后其他因子改变的影响[12]。

桃果实中最重要的有机酸有3类，分别为苹果酸、柠檬酸和奎尼酸。在201份桃种质果实中，苹果酸含量最高，占总有机酸的62.0%，柠檬酸含量次之，占总有机酸的22.6%，二者对桃总酸度的贡献最大[13]。Zheng等[14]对75份桃种质成熟果实中有机酸含量分析的结果表明，苹果酸、柠檬酸和奎尼酸平均占比分别为60.7%、25.6%和10.7%，其中高酸品种有柠檬酸主导型和苹果酸主导型。徐子媛等[5]分析了73份桃种质果实中有机酸含量，其中安农水蜜、陈圃蟠桃、宣城甜桃和春蜜等以奎尼酸为主，含量分别占总酸含量的66.4%、52.2%、48.3%和40.8%。大多数研究表明，在桃果实发育进程中有机酸含量呈下降趋势。在不同品种间，随桃果实发育苹果酸含量变化有两种趋势，分别为整体下降和缓慢积累，而奎尼酸和柠檬酸整体上均呈下降趋势。沈志军等[11]分析21个桃品种果实发育过程中酸组分的变化规律，发现柠檬酸含量在不同品种间表现相似的变化规律，在花后10 d果实中柠檬酸含量最高，花后10~30 d柠檬酸含量大幅下降，而苹果酸和奎尼酸含量无明显变化规律。Jiang等[15]比较了5份桃种质果实中酸组分的差异，山桃果实的总酸含量最高，主要由苹果酸和奎尼酸组成，奎尼酸含量在授粉75 d后缓慢下降，而苹果酸从花后50 d开始持续积累，此外油桃和毛桃之间果实酸含量差异发生在果实第2次膨大期和成熟期。Wang等[16]比较了低酸品种金凤和酸品种天津水蜜的有机酸含量，发现有机酸含量差异发生在花后100~120 d。上述结果表明，成熟期是决定桃果实酸风味品质形成的关键期。

2 桃果实糖组分合成与降解的分子机制

2.1 蔗糖的合成与降解

蔗糖是大多数桃种质果实中的主要糖组分，参与蔗糖代谢的酶主要有蔗糖合成酶（SS和SUS）、蔗糖磷酸合成酶（SPS）和转化酶（IVR）（表1）。Zhang等[17-18]在桃基因组中鉴定到6个蔗糖合成酶基因（*PpSUS1-6*），分属于3类，且都在果实中表达，其中*PpSUS1*在花后105 d果实中表达量最高。*PpSUS4*在桃果实中的表达水平与糖积累呈显著正相关[19]。SPS不仅是植物光合“源”组织中蔗糖合成的关键酶，而且在积累蔗糖的“库”组织中也起重要作用。Aslam等[12]在桃基因组中鉴定到4个*PpSPSs*，*PpSPS2*的转录水平在花后65 d开始持续升高。*PpSPS3*在成熟果实中的表达量显著高于未成熟果实[7]，但在霞晖6号中，*PpSPS3*的表达无显著变化[18]，说明不同品种之间调控蔗糖合成的*SPS*基因存在差异。转化酶包括细胞壁蔗糖转化酶（CWINV）、中性转化酶（NINV）和液泡酸性转化酶（VAINV）。在细胞中，蔗糖通过转化酶裂解成为葡萄糖和果糖。Vimolmangkang等[7]在桃基因组中鉴定到6个*PpCWINVs*、8个*PpNINVs*和2个*PpVAINVs*，其中*PpNINV8*的转录丰度与蔗糖含量呈显著正相关。*PpCWINV2*和*PpNINV2*的转录水平与蔗糖含量无显著相关性，但NINV活性与蔗糖含量呈显著负相关[18]。*PpNINV3*表达量与NINV活性呈正相关[20]。过表达*PpVAINV2*使桃果实中总糖和蔗糖含量下降[21]。上述研究表明，*PpNINV3*、*PpNINV8*和*PpVAINV2*可能是参与桃果实中蔗糖代谢的关键基因。20世纪60年代，研究者发现了一种抑制转化酶活性的内源性蛋白质，称之为转化酶抑制剂（INH）[22]，它与VAINV相互作用并调节其活性，从而在糖信号转导和碳分配中发挥至关重要的作用。研究表明，*PpINH1*通过抑制桃果实采后*PpVAINV2*表达来维持蔗糖水平[23]。过表达*PpINH3*使桃果实中蔗糖含量增加，而过表达*PpINHa*的桃果实中蔗糖含量却下降，但是二者都不与PpVAINV2互作[24]，相关的调控路径有待揭示。

2.2 葡萄糖和果糖的合成与降解

葡萄糖和果糖是桃果实中最重要的己糖。己糖激酶（HXK）和果糖激酶（FRK）是催化己糖磷酸化的两种关键酶（表1）。HXK催化糖酵解过程的第一步。Xu等[24]在桃基因组中鉴定到5个己糖激酶基因，包括*PpHXK1-3*和*PpHKL1-2*。FRK是磷酸果糖激酶B型家族（pfkB）的一员，在6-磷酸果糖（F6P）的合成中起着至关重要的作用。桃基因组中有8个

表1　桃果实糖代谢关键基因信息

Table 1　Key genes involved in the sugar metabolism of peach fruit

酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID	酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID
蔗糖合成酶 SUS	*PpSUS1*	Prupe.7G192300	液泡酸性转化酶 VAINV	*PpVAINV1*	Prupe.2G277900
	PpSUS2	Prupe.1G131700		*PpVAINV2*	Prupe.5G075600
	PpSUS3	Prupe.2G242300	己糖激酶 HXK	*PpHXK1*	Prupe.7G218800
	PpSUS4	Prupe.8G264300		*PpHXK2*	Prupe.3G057800
	PpSUS5	Prupe.3G014100		*PpHXK3*	Prupe.4G256200
	PpSUS6	Prupe.5G241700		*PpHKL1*	Prupe.1G366000
蔗糖磷酸合成酶 SPS	*PpSPS1*	Prupe.1G159700		*PpHKL2*	Prupe.6G212100
	PpSPS2	Prupe.1G483200	果糖激酶FRK	*PpFRK1*	Prupe.1G196700
	PpSPS3	Prupe.7G249900		*PpFRK2*	Prupe.1G289300
	PpSPS4	Prupe.8G003700		*PpFRK3*	Prupe.2G151100
细胞壁蔗糖转化酶 CWINV	*PpCWINV1*	Prupe.3G009500		*PpFRK4*	Prupe.2G287100
	PpCWINV2	Prupe.3G048300		*PpFRK5*	Prupe.3G160500
	PpCWINV3	Prupe.7G103300		*PpFRK6*	Prupe.6G268800
	PpCWINV4	Prupe.7G103400		*PpFRK7*	Prupe.8G000700
	PpCWINV5	Prupe.7G103100		*PpFRK8*	Prupe.8G229800
	PpCWINV6	Prupe.7G103200	转化酶抑制剂INH	*PpINH1*	Prupe.5G112600
中性转化酶 NINV	*PpNINV1*	Prupe.6G309800		*PpINH3*	Prupe.1G114500
	PpNINV2	Prupe.1G111800		*PpINHa*	Prupe.4G001200
	PpNINV3	Prupe.2G083900	山梨醇-6-磷酸脱氢酶S6PDH	*PpS6PDH1*	Prupe8G083500
	PpNINV4	Prupe.6G122600		*PpS6PDH2*	Prupe2G061100
	PpNINV5	Prupe.6G229900	山梨醇脱氢酶 SDH	*PpSDH1*	Prupe.1G057900
	PpNINV6	Prupe.1G365400		*PpSDH2*	Prupe2G288800
	PpNINV7	Prupe.8G159800		*PpSDH3*	Prupe.4G240300
	PpNINV8	Prupe.2G075000			

*PpFRK*家族成员[25]。在桃果实发育过程中，花后85~90 d *PpHXK2*和*PpHKL1*的转录水平提高，花后80 d到成熟期*PpFRK1*、*PpFRK4*和*PpFRK5*的表达水平降低[12]。此外，研究认为高糖桃品种果实中，*PpHXK2*和*PpFRK5*在低温贮藏过程中调控糖代谢[26]。

2.3　山梨醇的合成与降解

在桃果实生长过程中，山梨醇含量变化较小且含量相对较低，占总糖含量的2.63%~10.39%。山梨醇转化为果糖和葡萄糖是果实发育和成熟过程中甜味逐渐增加的原因[27]。山梨醇合成代谢酶包括山梨醇-6-磷酸脱氢酶（S6PDH）和山梨醇-6-磷酸磷酸酶（SorPP）。山梨醇分解代谢酶包括山梨醇氧化酶（SOX）、NAD-山梨醇脱氢酶（NAD^+-SDH）和$NADP^+$-山梨醇脱氢酶（NADP-SDH）（表1）。Li等[28]在桃基因组中鉴定到2个*PpS6PDHs*和1个*PpSDH*，其中*PpS6PDH2*和*PpSDH2*在桃叶片中的表达量高于果实，这可能与山梨醇的合成发生在叶片有关。Yamada等[29]研究表明，在未成熟桃果实中NAD-SDH活性高，之后下降，然后随着果实成熟再次升高。1 ℃贮藏条件下桃果实中S6PDH活性升高促进山梨醇的合成，同时SOX、NAD^+-SDH和$NADP^+$-SDH活性降低减缓山梨醇的降解[30]。

除上述直接参与糖代谢的酶以外，其他非直接参与代谢过程的结构基因和转录因子也被报道。蔗糖非酵解型蛋白激酶（SnRKs）有3个亚家族，包括SnRK1s、SnRK2s和SnRK3s。*PpSnRK1α*可以磷酸化修饰*PpSDH*增强山梨醇代谢活性，同时调控SUS和SPS活性，促进蔗糖的积累[31]。Zhang等[32]研究表明，过表达*PpNAC1*和*PpNAC5*显著提高桃糖含量。*PpNAC050*过表达显著提高桃果糖和葡萄糖含量[33]。Wang等[26]利用高通量测序的方法筛选到8个转录因子，其中*PpMYB1/3*、*PpMYB-related1*、*PpWRKY4*、*PpbZIP1/2/3*和*PpbHLH2*与糖代谢有关。此外，Shang等[34]发现转录因子PpTCP13、硝酸盐转运蛋白PpNRT1、推定转录延伸因子PpSTP5和

F-box家族成员PpFBX与桃果实山梨醇含量的变异密切相关。

3 桃果实酸组分合成与降解的分子机制

3.1 苹果酸的合成与降解

参与苹果酸代谢的酶有磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（PEPC）、苹果酸脱氢酶（MDH）、苹果酸酶（ME）和磷酸烯醇式丙酮酸羧化激酶（PEPCK）（表2）。PEPC催化磷酸烯醇式丙酮酸（PEP）羧化合成草酰乙酸（OAA）和其他无机盐。Zhi等[35]研究表明，桃基因组中有3个*PpPEPCs*，成员间表达模式存在差异。高酸品种桃果实幼果期*PpPEPC2*的表达量高于低酸品种，在成熟期表达量无显著差异[36]。苹果酸脱氢酶（MDH）负责催化OAA和苹果酸之间的可逆反应。Ma等[37]在桃基因组中鉴定到11个编码MDH的基因。Zheng等[14]研究发现*PpMDH3*在霞脆、霞晖和瓦罗兰特等桃果实中的表达水平与苹果酸含量变化一致。李依尘[8]报道了*PpMDH3*、*PpMDH5*、*PpMDH9*和*PpMDH10*在不同品种和不同成熟期桃果实中的表达特征与苹果酸积累的相关性规律各异。细胞质NADP依赖性苹果酸酶（NADP-cytME）催化苹果酸羧化生成丙酮酸（PK）。NADP-cytME与果实成熟过程中苹果酸含量的降低有关，且因不同物种而异。研究表明，随桃果实发育苹果酸含量降低的品种中，*PpME1*与苹果酸的降解相关[8]。仓方早生及其早熟芽变桃中苹果酸含量差异受*PpMDH3*和*PpME2*表达调控[38]。PEPCK催化OAA转化为PEP的可逆反应。在桃果实发育过程中，*PpPEPCK*的转录水平显著提高，花后87 d时的表达水平是花后37 d的约50倍，在采后成熟过程中，*PpPEPCK*的转录水平较高，参与果实中有机酸的分解代谢，从而影响苹果酸积累[39]。以上结果表明，不同基因型桃之间调控苹果酸代谢的基因存在差异。

3.2 柠檬酸的合成与降解

桃果实柠檬酸合成有两种途径，一种为茎和叶中合成的糖转运到果实细胞，通过糖酵解和三羧酸循环（TCA）转换合成柠檬酸，另一种为果实细胞直接进行碳固定合成柠檬酸。MDH、ME、PEPC和柠檬酸合酶（CS）等参与柠檬酸合成[40]（表2）。在线粒体NAD-mtMDH和NAD-mtME的共同作用下，苹果酸分别生成OAA和丙酮酸，中断TCA循环进而影响果实柠檬酸含量。CS催化OAA和乙酰辅酶A合成柠檬酸。*PpCS1*和*PpCS2*在桃果实中的表达模式差异明显，其中*PpCS2*在不同品种中的表达变化与其柠檬酸含量变化规律一致，可能是桃果实柠檬酸合成的关键基因[8]。Zheng等[14]研究发现，在高酸和

表2 有机酸代谢关键基因信息

Table 2 Key genes involved in the organic acid metabolism of peach fruit

酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID	酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID
磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 PEPC	*PpPEPC1*	Prupe.1G302700	柠檬酸合酶 CS	*PpCS1*	Prupe.2G002900
	PpPEPC2	Prupe.3G118300		*PpCS2*	Prupe.3G169400
	PpPEPC3	Prupe.4G166400		*PpCS3*	Prupe.6G110400
	PpPEPC4	Prupe.6G210900	顺乌头酸酶 ACO	*PpACO1*	Prupe.3G217300
苹果酸脱氢酶MDH	*PpMDH1*	Prupe.6G212400		*PpACO2*	Prupe.7G174800
	PpMDH2	Prupe.8G157400	ATP柠檬酸裂解酶 ACL	*PpACL1*	Prupe.8G219400
	PpMDH3	Prupe.8G157300		*PpACL2*	Prupe.1G250100
	PpMDH4	Prupe.4G058400	谷氨酸脱羧酶GAD	*PpGAD1*	Prupe.3G015900
	PpMDH5	Prupe.4G170500		*PpGAD2*	Prupe.2G269800
	PpMDH6	Prupe.3G194400		*PpGAD3*	Prupe.3G016000
	PpMDH7	Prupe.5G194200	谷氨酰胺合成酶 GS	*PpGS1*	Prupe.3G166500
	PpMDH8	Prupe.4G050600		*PpGS2*	Prupe.5G236300
	PpMDH9	Prupe.2G091600	苹果酸酶 ME	*PpME1*	Prupe.2G160000
	PpMDH10	Prupe.4G127500		*PpME2*	Prupe.2G114100
	PpMDH11	Prupe.1G039300		*PpME3*	Prupe.3G059400
醇脱氢酶ADH	*PpADH1*	Prupe.8G018400		*PpME4*	Prupe.3G059400
丙酮酸脱氢酶激酶PDK	*PpPDK*	Prupe.1G105800	磷酸烯醇式丙酮酸羧化激酶PEPCK	*PpPEPCK*	Prupe.1G541200

低酸品种之间*PpCSs*表达水平无显著差异；丙酮酸脱氢酶激酶基因*PpPDK*表达下调促进高酸桃品种中乙酰辅酶A的合成，从而促进柠檬酸的积累；醇脱氢酶基因*PpADH1*在低酸品种中的高表达对丙酮酸在细胞质中的积累产生负面效应，影响柠檬酸积累。

异柠檬酸脱氢酶（IDH）和顺乌头酸酶（ACO）负责线粒体中柠檬酸的降解反应（表2）。研究表明，*PpACO1*在不同桃品种果实柠檬酸积累过程中整体上呈上调表达趋势，*PpACO2*在不同品种间差异较大且与成熟过程中柠檬酸积累没有显著关联[8]。ATP柠檬酸裂解酶（ACL）催化柠檬酸转化为草酰乙酸和乙酰辅酶。其中，*PpACL1*可能是参与柠檬酸降解的关键基因[8]。此外，*γ*-氨基丁酸（GABA）途径也是柠檬酸降解的主要途径之一，包括谷氨酸脱羧酶（GAD）和谷氨酰胺合成酶（GS）（表2）。在湖景蜜露、丹霞玉露、玉露和白丽桃果实成熟过程中，*PpGAD1*和*PpGAD2*的表达量均呈下降趋势，与柠檬酸含量变化相似[8]。Zheng等[32]研究表明，低酸品种桃果实中*PpGAD3*表达与柠檬酸的降解相关[14]。过表达*PpGAD3*降低了桃果实中的柠檬酸含量。李依尘[8]研究表明，*PpGS2*在桃果实发育过程中呈上升表达模式，从而促进柠檬酸降解。

除上述参与酸代谢的结构基因以外，Wang等[16]认为转录因子*PpWRKY50*和*PpMYB62*与桃果实苹果酸含量相关，*PpbHLH1*与柠檬酸含量相关。Jiang等[15]通过WGCNA分析认为MYB、MADS-box、GRAS和HSF等转录因子参与调控桃果实发育过程中的酸代谢。Zhang等[32]研究表明，*PpNAC1*和*PpNAC5*可以激活有机酸降解基因*PpGAD3*的表达。这些成果丰富了桃果实酸合成与降解的调控网络。

4　桃果实糖酸转运的分子机制

4.1　糖分子转运

液泡是成熟期桃果实细胞糖沉积的主要场所。蔗糖通过蔗糖转运蛋白（SUT）、液泡膜糖转运蛋白（TST）和液泡葡萄糖转运蛋白（VGT）等转运到液泡中（表3）。Aslam等[12]从桃基因组上鉴定到3个*PpSUTs*和3个*PpVGTs*，其中*PpSUT2*、*PpVGT1*、*PpVGT2*和*PpVGT3*参与调控蔗糖转运。Zanon等[41]研究发现，Redhaven中*PpSUT2*和*PpSUT3*在果肉中高表达。然而，Zhang等[18]研究表明，霞晖6号中*PpSUT1*在果实发育后期表达量显著提高。液泡糖转运蛋白（TSTs）的功能是把细胞质中的葡萄糖、果糖和蔗糖转运至液泡中。桃基因组中共有4个*PpTST*成员，*PpTST2*与蔗糖含量呈显著正相关，与葡萄糖和果糖含量呈显著负相关[7]。在中桃13中，*PpTST1*和*PpTST2*的转录水平在果实成熟过程中整体呈上升趋势[12]。研究表明，*PpTST1*在桃果实成熟期的表达水平最高，与可溶性糖积累模式一致，基因沉默后总糖、蔗糖、葡萄糖和果糖的含量显著降低，山梨醇含量则无显著变化[42]。*PpTST1*表达受ABA响应转录因子*PpABRE1*的激活，调控可溶性糖的含量[43]。早期响应干旱类似蛋白（ERD6L）介导液泡中葡萄糖/H^+的同向输出以及非特异介导糖分的易化扩散。PpERDL16属于单糖转运蛋白ERD6-like亚家族成员，过表达*PpERDL16*降低了桃果肉中葡萄糖和果糖含量[44]。SWEET蛋白也是一类广泛存在于不同类型真核单细胞生物、高等植物以及动物中的糖运输蛋白。贾梦霄[45]在桃基因组上共鉴定到19个*PpSWEETs*，分为4个分支，其中Clade III中的*PpSWEET11*和*PpSWEET12*具有蔗糖转运蛋白活性。在桃果实发育过程中，*PpSWEET4/6/8/7/15/16/19*表达量与蔗糖含量显著相关[46]。山梨醇转运属于主动运输，主要由山梨醇转运蛋白（SOT）协助完成。余彩云等[47]在桃基因组中鉴定到9个*PpSOTs*。*PpSOT1*、*PpSOT4*和*PpSOT9*在果肉中表达量较高[48]，可能调控山梨醇的转运过程。

4.2　酸分子转运

苹果酸的积累除受代谢水平的调控外，还与苹果酸的转运密切相关。苹果酸主要储存于液泡中，其从细胞质到液泡的转移主要有两种方式，一是液泡型质子泵V-ATPase和V-PPase驱动H^+进入液泡维持酸性环境，质子化苹果酸，使其保持电化学势梯度并连续输送到液泡；二是在二羧酸转运蛋白（DT）和铝离子激活的苹果酸转运蛋白（ALMT）作用下进入液泡中积累[49]（表3）。Etienne等[50]研究表明，*PpVp2*在桃果实发育过程中的表达模式与有机酸积累一致，参与果实中有机酸积累的调控。Xu等[51]在桃基因组中鉴定到12个*PpALMTs*。*PpALMT4*的表达趋势与果实苹果酸的积累变化一致[8]。Zheng等[14]研究表明，低酸桃品种果实中*PpALMT6*表达量下调与苹果酸由胞质向液泡转运的减少有关。Yu等[44]过表达*PpALMT1*提高了桃果肉中苹果酸含量。

此外，研究表明，*PpTST1*除参与转运糖分子以

表3 糖酸分子转运关键基因信息

Table 3 Key genes involved in the sugar and organic acid transportation of peach fruit

酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID	酶 Enzyme	基因名称 Gene name	基因编号 Gene ID
蔗糖转运蛋白SUT	*PpSUT1*	Prupe.8G052700		*PpALMT12*	Prupe.6G144000
	PpSUT2	Prupe.1G542000	液泡葡萄糖转运蛋白 VGT	*PpVGT1*	Prupe.2G325500
	PpSUT3	Prupe.1G271500		*PpVGT2*	Prupe.2G100000
液泡膜糖转运蛋白TST	*PpTST1*	Prupe.5G006300		*PpVGT3*	Prupe.6G070700
	PpTST2	Prupe.8G180600	SWEET	*PpSWEET1*	Prupe.1G133300
	PpTST3	Prupe.7G186000		*PpSWEET3*	Prupe.2G118600
	PpTST4	Prupe.7G185700		*PpSWEET4*	Prupe.2G245600
山梨醇转运蛋白 SOT	*PpSOT1*	Prupe.8G100700		*PpSWEET5*	Prupe.2G307700
	PpSOT2	Prupe.8G100900		*PpSWEET6*	Prupe.2G307800
	PpSOT3	Prupe.8G101000		*PpSWEET7*	Prupe.3G034900
	PpSOT4	Prupe.8G101200		*PpSWEET8*	Prupe.3G283400
	PpSOT5	Prupe.8G105300		*PpSWEET9*	Prupe.4G072300
	PpSOT6	Prupe.8G105400		*PpSWEET10*	Prupe.4G155700
	PpSOT7	Prupe.8G105500		*PpSWEET11*	Prupe.5G146500
	PpSOT8	Prupe.8G105600		*PpSWEET12*	Prupe.1G220700
	PpSOT9	Prupe.8G101500		*PpSWEET13*	Prupe.5G146400
铝离子激活的苹果酸转运蛋白 ALMT	*PpALMT1*	Prupe.6G144200		*PpSWEET14*	Prupe.5G125100
	PpALMT2	Prupe.2G192500		*PpSWEET15*	Prupe.5G175500
	PpALMT3	Prupe.8G242400		*PpSWEET16*	Prupe.6G355900
	PpALMT4	Prupe.1G308100		*PpSWEET17*	Prupe.8G017400
	PpALMT5	Prupe.5G220200		*PpSWEET18*	Prupe.8G017500
	PpALMT6	Prupe.1G308300		*PpSWEET19*	Prupe.8G076100
	PpALMT7	Prupe.5G110600	液泡型质子焦磷酸酶 V-PPase	*PpVp1*	Prupe.3G091900
	PpALMT8	Prupe.5G040200		*PpVp2*	Prupe.6G313800
	PpALMT9	Prupe.8G253500	二羧酸转运蛋白 TDT	*PpTDT*	Prupe.4G009400
	PpALMT10	Prupe.7G094400	早期响应干旱类似蛋白 ERDL	*PpERDL16*	Prupe.1G378500
	PpALMT11	Prupe.5G127200			

外，还与桃果实有机酸的积累密切相关。*PpTST1*^{HIS}过表达减少了总有机酸、苹果酸、柠檬酸和奎尼酸含量，其对质子泵相关基因的表达无显著影响，但降低了参与有机酸转运基因的表达水平，如质膜二羧酸转运蛋白基因 *PpTDT* 和 3 个 *PpALMTs*（*Prupe.5G110600*，*Prupe.5G127200*和*Prupe.6G144100*）[52]。

5 影响桃果实糖酸含量的因子及其调控机制

5.1 遗传因素

桃种质资源多样，其复杂的遗传背景形成了丰富的桃果实糖酸性状。朱更瑞等[53]对6类生态品种群118份桃地方品种糖酸组分的分析表明，糖酸组分差异形成源自不同生态区选择导致的遗传物质差异。不同类型桃之间糖酸存在差异，蟠桃对可溶性固形物含量有11.20%的遗传增效性，油蟠桃对可溶性固形物含量有27.64%的遗传增效性[4]。Wu等[54]连续两年的试验表明，母性遗传对果实糖酸性状并没有显著影响，蟠桃后代的蔗糖和总糖含量高于圆形果后代，苹果酸、柠檬酸和总酸含量与果形无显著相关性。表明桃自身携带的遗传信息与果实糖酸性状密切相关。蔗糖性状定位在桃基因组5号染色体（LG5）上，其中 *PpTST1* 调控蔗糖含量，该基因第三外显子中的非同义G/T变异引起组氨酸取代谷氨酰胺，G/T或T/T基因型桃果实的蔗糖和总糖含量显著高于G/G基因型的桃品种[42]，但其机制仍待进一步揭示。Wang等[52]利用GWAS和RNA-Seq将有机酸积累性状也定位在LG5上，*PpTST1* 参与调控可滴定酸、苹果酸和柠檬酸含量。Yu等[44]通过564份桃种质的重测序结果把蔗糖相关的QTL定位在LG5上，

*PpTST1*位于该位点附近；葡萄糖性状定位在LG1、LG3、LG4和LG8上；果糖性状定位在LG1上，其中*PpERDL16*负调控果糖积累；LG5上的QTL位点与可滴定酸、苹果酸和柠檬酸性状相关。在控制酸性状的LG5上，编码一种假定小蛋白的候选基因*PpRPH*的表达与果实总酸含量变化一致[55]。Hernandez-Mora等[56]研究表明，LG1上的*PpPDK*也参与调控桃可滴定酸性状。

5.2　外界因素

诸多植物生长调节剂等在调控果实代谢过程中扮演重要角色。1.25 mmol·L^{-1} GA_{4+7}促进*PpSPS2*表达，并显著提高锦绣黄桃果实的蔗糖含量；0.5 mmol·L^{-1} NAA处理显著降低了果实蔗糖含量[57]。1 μmol·L^{-1}水杨酸显著促进贮藏期*PpSPS4*的表达，抑制*PpSUS2*和*PpNINV3*的表达，从而提高果实蔗糖含量[58]。桃叶面喷施150 μmol·L^{-1}褪黑素显著提高SUS、SPS、NINV和VAINV活性，降低SOX活性，提高可溶性总糖和蔗糖含量，增加成熟期葡萄糖和山梨醇含量。此外，褪黑素可以显著降低*PpCS3*和*PpPEPC4*的表达水平，促进*PpME3*和*PpMDH11*的转录，降低桃果实成熟期总有机酸、苹果酸和柠檬酸含量[59]。5-氨基乙酰丙酸（ALA）显著促进桃果实幼果期淀粉积累和成熟期降解为蔗糖[46]。桃树体喷施山梨醇对果实糖组分含量的影响并不显著，但是糖组分间的比值显著降低，糖代谢酶基因*PpSDH*、*PpHXK2*、*PpSUS1/4*、*PpNINV2*和糖转运基因*PpSOT1/9*、*PpSWEET9/15*参与调控糖组分积累[48]。*β*-氨基丁酸（BABA）、茉莉酸甲酯（MeJA）或苯并噻唑（BTH）诱导*PpWRKY40*表达，增强蔗糖磷酸合成酶活性，促进蔗糖的合成；另外，诱导桃果实山梨醇分解代谢酶S6PDH、NAD-SDH和NADP-SDH活性增强，促进山梨醇转化为葡萄糖和果糖[60]。在贮藏期，使用1-MCP后桃果实中苹果酸合成基因*PpPEPC2*、*PpPEPC3*和*PpMDH11*的表达无显著变化，但抑制了苹果酸降解基因*PpME4*的表达，延缓了苹果酸降解。此外，1-MCP处理也推迟了桃果实*PpCS1*的转录丰度增加，第7天时柠檬酸盐含量增加0.5倍[61]。

温度是影响果实代谢的重要环境因子。诸多研究表明，在低温环境下桃果实为避免冷冻伤害，启动调控糖代谢进程。Chen等[62]研究发现，低温诱导编码锌指蛋白的基因*PpZAT10*的表达并与*PpVAINV2*启动子直接结合，*PpZAT10*虽未显著影响*PpVAINV2*的转录水平但降低了VIN活性，调控了蔗糖代谢过程。Cao等[63]研究表明，低温诱导C-重复结合因子（CBF）基因*PpCBF6*的表达，*PpCBF6*与*PpVAINV2*启动子结合并负调控其表达，进而延缓蔗糖的降解。低温诱导桃果实乙烯响应转录因子*PpRAP2.12*的表达，并与*PpVAINV2*互作，从而提高VIN活性，降低了蔗糖水平[64]。油菜素内酯信号通路中参与低温响应的BES/BZR转录因子*PpBZR1*通过抑制*PpVAINV2*的表达和VIN活性，提高蔗糖含量[65]。多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白PpPGIP1与PpVAINV2蛋白相互作用正向调节桃果实液泡转化酶活性，进而加速蔗糖降解[66]。上述基因均通过调控果实蔗糖降解基因*PpVAINV2*，改变了桃果实应对低温环境的能力。

适宜的光照对优质水果生产至关重要。紫外线b可以调节植物的生长发育、光合作用、抗氧化系统和内源激素，并影响植物的产量。Wang等[67]研究表明，1.44 kJ·m^{-2}·d^{-1} UV-B增强了叶片中单糖转运体功能，导致蔗糖向果实的转运增加，使第2次膨大期果实的蔗糖和总糖含量增加。UV-C照射显著抑制了*PpVAINV1*的表达，促进了蔗糖合成基因*PpSPS2*和酸代谢相关基因*PpACL2*和*PpMDH11*的表达上调，使桃果实蔗糖、柠檬酸和苹果酸含量显著增加[68]。*γ*辐射显著促进桃果实中苹果酸和蔗糖的积累[69]。

5.3　栽培管理

优良的栽培管理模式是影响桃果实糖酸风味的重要外因，包括砧木的选择、果实负载量、水肥管理等。Font i forcada等[70]比较了嫁接在6种砧木（Adafuel、Adarcias、Felinem、Garnem、GF677和Cadaman）上的桃果实糖酸含量，其中嫁接在砧木Adarcias上的桃果实单糖和总糖含量最高。Nuñez等[71]研究表明，疏果通过影响叶片和果实中*PpSUT1*和*PpSUT2*的转录水平，从而影响果实的糖组分含量。Toumi等[72]研究表明，与充分灌溉相比，亏缺灌溉和根系分区灌溉不影响桃果实山梨醇和蔗糖含量，但葡萄糖含量提高23%和21.5%。充分灌溉下桃果实可滴定酸含量显著高于亏缺灌溉和根系分区灌溉处理，主要原因是苹果酸的积累，而奎尼酸和柠檬酸含量显著低于亏缺灌溉和根系分区灌溉处理。与不套袋+化肥处理相比，在黑色果袋+生物有机肥栽培模式

下，桃果实糖含量提高了9.66%，参与蔗糖合成的*PpSUS4*和*PpSPS2*差异表达[73]，但是光和肥水为核心的影响因子尚不明确。与设施栽培相比，露地桃果实中蔗糖、果糖和葡萄糖积累量更高，其中*PpSDH1*、*PpSDH2*和*PpSDH3*的高表达使更多山梨醇转化为葡萄糖和果糖[9]。因此，考虑栽培管理因子的复杂性，有待开展更多研究明确栽培措施在调控果实糖酸风味中的关键作用。

6 展 望

桃果实糖酸代谢调控极其复杂，每个组分的代谢均涉及合成、降解和转运等过程，各个过程又受到遗传背景、发育过程、环境因子以及栽培管理措施等诸多方面的影响。目前，桃果实中糖酸组分、含量及其代谢调控机制取得了一系列的进展。但是，鉴于果实糖酸代谢的复杂性以及糖酸平衡在调控果实风味中的重要作用，仍有诸多问题有待深入研究。基于前人的研究成果，对于今后开展研究的几点建议：1）挖掘特异桃种质资源，鉴定参与调控糖酸单一性状和复合性状的关键基因，利用转基因手段明确基因在调控果实风味中的作用；2）开展优势杂交群体桃果实糖酸遗传规律分析，利用现代高通量测序手段进行功能基因定位，为分子育种体系构建提供借鉴；3）加强外界因子特别是轻简化栽培管理方式在提升果实糖酸品质方面的应用基础研究，构建绿色安全高品质桃果实生产技术体系。

参考文献 References:

[1] 王力荣. 我国桃产业现状与发展建议[J]. 中国果树，2021(10)：1-5.
WANG Lirong. Current situation and development suggestions of peach industry in China[J]. China Fruits，2021(10)：1-5.

[2] 叶正文，李雄伟，马亚萍，刘盼，苏明申，周京一，杜纪红. 桃果实糖代谢研究进展[J]. 上海农业学报，2019，35(4)：144-150.
YE Zhengwen，LI Xiongwei，MA Yaping，LIU Pan，SU Mingshen，ZHOU Jingyi，DU Jihong. Research progress of sugar metabolism in peach[J]. Acta Agriculturae Shanghai，2019，35(4)：144-150.

[3] DELGADO C，CRISOSTO G M，HEYMANN H，CRISOSTO C H. Determining the primary drivers of liking to predict consumers' acceptance of fresh nectarines and peaches[J]. Journal of Food Science，2013，78(4)：S605-S614.

[4] 王力荣. 中国桃品种改良历史回顾与展望[J]. 果树学报，2021，38(12)：2178-2195.
WANG Lirong. History and prospect of peach breeding in China[J]. Journal of Fruit Science，2021，38(12)：2178-2195.

[5] 徐子媛，严娟，蔡志翔，孙朦，宿子文，沈志军，马瑞娟，俞明亮. 桃果实糖酸和酚类物质与口感风味的相关性[J]. 江苏农业学报，2022，38(1)：190-199.
XU Ziyuan，YAN Juan，CAI Zhixiang，SUN Meng，SU Ziwen，SHEN Zhijun，MA Ruijuan，YU Mingliang. Correlation between soluble sugar，organic acid and phenolic substances with tasted flavor in peach fruit[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences，2022，38(1)：190-199.

[6] 贾云云，王越辉，白瑞霞，李建明，马之胜. 光照对桃果实内在品质的影响研究进展[J]. 江西农业学报，2020，32(12)：30-36.
JIA Yunyun，WANG Yuehui，BAI Ruixia，LI Jianming，MA Zhisheng. Research progress in effects of sun light on internal quality of peach fruit[J]. Acta Agriculturae Jiangxi，2020，32(12)：30-36.

[7] VIMOLMANGKANG S，ZHENG H Y，PENG Q，JIANG Q，WANG H L，FANG T，LIAO L，WANG L，HE H P，HAN Y P. Assessment of sugar components and genes involved in the regulation of sucrose accumulation in peach fruit[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2016，64(35)：6723-6729.

[8] 李依尘. 11个水蜜桃品种果实糖酸和芳香品质分析评价[D]. 杭州：浙江大学，2023.
LI Yichen. Analysis and evaluation of fruit sugar，acid and aroma quality of 11 peach varieties[D]. Hangzhou：Zhejiang University，2023.

[9] XU G X，LI C，QIN S J，XIAO W，FU X L，CHEN X D，LI L，LI D M. Changes in sucrose and sorbitol metabolism cause differences in the intrinsic quality of peach fruits cultivated in field and greenhouse environments[J]. Agronomy，2022，12(11)：2877.

[10] VIZZOTTO G，PINTON R，VARANINI Z，COSTA G. Sucrose accumulation in developing peach fruit[J]. Physiologia Plantarum，1996，96(2)：225-230.

[11] 沈志军，马瑞娟，俞明亮，蔡志翔，宋宏峰，李晓. 桃果实发育过程中主要糖及有机酸含量的变化分析[J]. 华北农学报，2007，22(6)：130-134.
SHEN Zhijun，MA Ruijuan，YU Mingliang，CAI Zhixiang，SONG Hongfeng，LI Xiao. Regularity analysis of main sugar and acid in fruit development of peach[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica，2007，22(6)：130-134.

[12] ASLAM M M，DENG L，WANG X B，WANG Y，PAN L，LIU H，NIU L，LU Z H，CUI G C，ZENG W F，WANG Z Q. Expression patterns of genes involved in sugar metabolism and accumulation during peach fruit development and ripening[J]. Scientia Horticulturae，2019，257：108633.

[13] BACCICHET I，CHIOZZOTTO R，BASSI D，GARDANA C，CIRILLI M，SPINARDI A. Characterization of fruit quality traits for organic acids content and profile in a large peach germplasm collection[J]. Scientia Horticulturae，2021，278：109865.

[14] ZHENG B B，ZHAO L，JIANG X H，CHERONO S，LIU J J，OGUTU C，NTINI C，ZHANG X J，HAN Y P. Assessment of or-

ganic acid accumulation and its related genes in peach[J]. Food Chemistry，2021，334：127567.

[15] JIANG X H，LIU K C，PENG H X，FANG J，ZHANG A D，HAN Y P，ZHANG X J. Comparative network analysis reveals the dynamics of organic acid diversity during fruit ripening in peach (*Prunus persica* L. Batsch)[J]. BMC Plant Biology，2023，23(1)：16.

[16] WANG Q，CAO K，LI Y，WU J L，FAN J Q，DING T Y，KHAN I A，WANG L R. Identification of co-expressed networks and key genes associated with organic acid in peach fruit[J]. Scientia Horticulturae，2023，307：111496.

[17] ZHANG C H，YU M L，MA R J，SHEN Z J，ZHANG B B，KORIR N K. Structure，expression profile，and evolution of the sucrose synthase gene family in peach (*Prunus persica*)[J]. Acta Physiologiae Plantarum，2015，37(4)：81.

[18] ZHANG C H，SHEN Z J，ZHANG Y P，HAN J，MA R J，KORIR N K，YU M L. Cloning and expression of genes related to the sucrose-metabolizing enzymes and carbohydrate changes in peach[J]. Acta Physiologiae Plantarum，2013，35(2)：589-602.

[19] LI C H，WANG K T，XU F，LEI C Y，JIANG Y B，ZHENG Y H. Sucrose metabolism and sensory evaluation in peach as influenced by β-aminobutyric acid (BABA)-induced disease resistance and the transcriptional mechanism involved[J]. Postharvest Biology and Technology，2021，174：111465.

[20] HE X X，WEI Y Y，KOU J Y，XU F，CHEN Z H，SHAO X F. *PpVIN2*，an acid invertase gene family member，is sensitive to chilling temperature and affects sucrose metabolism in postharvest peach fruit[J]. Plant Growth Regulation，2018，86(2)：169-180.

[21] MOLLAH M D A，ZHANG X，ZHAO L，JIANG X H，OGUTU C O，PENG Q，BELAL M A A，YANG Q R，CAI Y M，NISHAWY E，CHERONO S，WANG L，HAN Y P. Two vacuolar invertase inhibitors PpINHa and PpINH3 display opposite effects on fruit sugar accumulation in peach[J]. Frontiers in Plant Science，2022，13：1033805.

[22] SCHWIMMER S，MAKOWER R U，ROREM E S. Invertase & invertase inhibitor in potato[J]. Plant Physiology，1961，36(3)：313-316.

[23] WANG X X，CHEN Y，JIANG S，XU F，WANG H F，WEI Y Y，SHAO X F. PpINH1，an invertase inhibitor，interacts with vacuolar invertase PpVIN2 in regulating the chilling tolerance of peach fruit[J]. Horticulture Research，2020，7：168.

[24] XU W J，WEI Y Y，WANG X X，HAN P P，CHEN Y，XU F，SHAO X F. Molecular cloning and expression analysis of hexokinase genes in peach fruit under postharvest disease stress[J]. Postharvest Biology and Technology，2021，172：111377.

[25] CAO Y P，LI S M，HAN Y H，MENG D D，JIAO C Y，ABDULLAH M，LI D H，JIN Q，LIN Y，CAI Y P. A new insight into the evolution and functional divergence of *FRK* genes in *Pyrus bretschneideri*[J]. Royal Society Open Science，2018，5(7)：171463.

[26] WANG L F，ZHENG X L，YE Z W，SU M S，ZHANG X N，DU J H，LI X W，ZHOU H J，HUAN C. Transcriptome co-expression network analysis of peach fruit with different sugar concentrations reveals key regulators in sugar metabolism involved in cold tolerance[J]. Foods，2023，12(11)：2244.

[27] GU C，WU R F，YU C Y，QI K J，WU C，ZHANG H P，ZHANG S L. Spatio-temporally expressed sorbitol transporters cooperatively regulate sorbitol accumulation in pear fruit[J]. Plant Science，2021，303：110787.

[28] LI L T，LI M，WU J Y，YIN H，DUNWELL J M，ZHANG S L. Genome-wide identification and comparative evolutionary analysis of sorbitol metabolism pathway genes in four Rosaceae species and three model plants[J]. BMC Plant Biology，2022，22(1)：341.

[29] YAMADA K，NIWA N，SHIRATAKE K，YAMAKI S. cDNA cloning of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from peach fruit and its expression during fruit development[J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology，2001，76(5)：581-587.

[30] ZHOU H J，SU M S，DU J H，ZHANG X N，LI X W，ZHANG M H，HU Y，HUAN C，YE Z W. Crucial roles of sorbitol metabolism and energy status in the chilling tolerance of yellow peach[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2023，204：108092.

[31] YU W，PENG F T，WANG W R，LIANG J H，XIAO Y S，YUAN X F. SnRK1 phosphorylation of SDH positively regulates sorbitol metabolism and promotes sugar accumulation in peach fruit[J]. Tree Physiology，2021，41(6)：1077-1086.

[32] ZHANG R X，LIU Y D，ZHANG X，CHEN X M，SUN J L，ZHAO Y，ZHANG J Y，YAO J L，LIAO L，ZHOU H，HAN Y P. Two adjacent NAC transcription factors regulate fruit maturity date and flavor in peach[J]. New Phytologist，2024，241(2)：632-649.

[33] 刘建豪，荆彦付，刘月芯，徐摇光，于洋，葛秀秀，谢华. 桃 NAC 基因家族的鉴定及 *PpNAC050* 促进果实果糖积累研究[J]. 园艺学报，2024，51(9)：1983-1996.
LIU Jianhao，JING Yanfu，LIU Yuexin，XU Yaoguang，YU Yang，GE Xiuxiu，XIE Hua. Identification of peach NAC gene family and role of *PpNAC050* in promoting fruit fructose accumulation[J]. Acta Horticulturae Sinica，2024，51(9)：1983-1996.

[34] SHANG X L，ZHANG J P，MA Y H，WANG L R. Preliminary identification of candidate genes associated with the peach fruit sorbitol content based on comparative transcriptome analysis[J]. Scientia Horticulturae，2020，263：109151.

[35] ZHI C，ALI M M，ALAM S M，GULL S，ALI S，YOUSEF A F，AHMED M A A，MA S F，CHEN F X. Genome-wide in silico analysis and expression profiling of phosphoenolpyruvate carboxylase genes in loquat，apple，peach，strawberry and pear[J]. Agronomy，2022，12(1)：25.

[36] MOING A，ROTHAN C，SVANELLA L，JUST D，DIAKOU P，

RAYMOND P，GAUDILLÈRE J P，MONET R. Role of phosphoenolpyruvate carboxylase in organic acid accumulation during peach fruit development[J]. Physiologia Plantarum，2000，108(1)：1-10.

[37] MA B Q，YUAN Y Y，GAO M，XING L B，LI C Y，LI M J，MA F W. Genome-wide identification，classification，molecular evolution and expression analysis of malate dehydrogenases in apple[J]. International Journal of Molecular Sciences，2018，19(11)：3312.

[38] 寇单单，张叶，王朋飞，李东东，张学英，陈海江．‘仓方早生’桃及其早熟芽变果实蔗糖和苹果酸积累与相关基因表达[J]. 园艺学报，2019，46(12)：2286-2298.
KOU Dandan，ZHANG Ye，WANG Pengfei，LI Dongdong，ZHANG Xueying，CHEN Haijiang. Differences in sucrose and malic acid accumulation and the related gene expression in ‘Kurakato Wase’ peach and its early-ripening mutant[J]. Acta Horticulturae Sinica，2019，46(12)：2286-2298.

[39] LOMBARDO V A，OSORIO S，BORSANI J，LAUXMANN M A，BUSTAMANTE C A，BUDDE C O，ANDREO C S，LARA M V，FERNIE A R，DRINCOVICH M F. Metabolic profiling during peach fruit development and ripening reveals the metabolic networks that underpin each developmental stage[J]. Plant Physiology，2011，157(4)：1696-1710.

[40] 赵永，朱红菊，杨东东，龚成胜，刘文革．果实柠檬酸代谢研究进展[J]. 园艺学报，2022，49(12)：2579-2596.
ZHAO Yong，ZHU Hongju，YANG Dongdong，GONG Chengsheng，LIU Wenge. Research progress of citric acid metabolism in the fruit[J]. Acta Horticulturae Sinica，2022，49(12)：2579-2596.

[41] ZANON L，FALCHI R，SANTI S，VIZZOTTO G. Sucrose transport and phloem unloading in peach fruit：Potential role of two transporters localized in different cell types[J]. Physiologia Plantarum，2015，154(2)：179-193.

[42] PENG Q，WANG L，OGUTU C，LIU J J，LIU L，MOLLAH M D A，HAN Y P. Functional analysis reveals the regulatory role of *PpTST1* encoding tonoplast sugar transporter in sugar accumulation of peach fruit[J]. International Journal of Molecular Sciences，2020，21(3)：1112.

[43] 王宁，孟祥光，文滨滨，和华杰，陈修德，李玲．桃糖转运蛋白基因 *PpTST2* 的功能初探[J]. 山东农业大学学报(自然科学版)，2022，53(2)：180-187.
WANG Ning，MENG Xiangguang，WEN Binbin，HE Huajie，CHEN Xiude，LI Ling. Preliminary study on the function of peach sugar transporter gene *PpTST2*[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition)，2022，53(2)：180-187.

[44] YU Y，GUAN J T，XU Y G，REN F，ZHANG Z Q，YAN J，FU J，GUO J Y，SHEN Z J，ZHAO J B，JIANG Q，WEI J H，XIE H. Population-scale peach genome analyses unravel selection patterns and biochemical basis underlying fruit flavor[J]. Nature Communications，2021，12(1)：3604.

[45] 贾梦霄．桃 SWEET 基因家族鉴定及其蔗糖转运功能研究[D]. 重庆：西南大学，2021.
JIA Mengxiao. Identification of members of SWEET gene family of peach and their function in sucrose transport[D]. Chongqing：Southwest University，2021.

[46] LIANG R L，WANG L J，WANG X Q，ZHANG J T，GAN X. Effects of exogenous ALA on leaf photosynthesis，photosynthate transport，and sugar accumulation in *Prunus persica* L.[J]. Forests，2023，14(4)：723.

[47] 余彩云，谷超，张绍铃．白梨 *SOT* 基因家族成员组织表达特性的分析[J]. 植物学研究，2018，7(5)：496-506.
YU Caiyun，GU Chao，ZHANG Shaoling. Analysis of tissue specific expression of *SOT* gene family in white pear[J]. Botanical Research，2018，7(5)：496-506.

[48] 周平，郭瑞，颜少宾，金光．外源山梨醇影响桃叶片和果实糖代谢的分子机制研究[J]. 园艺学报，2023，50(5)：959-971.
ZHOU Ping，GUO Rui，YAN Shaobin，JIN Guang. Molecular mechanism study of exogenous sorbitol effects on sugar metabolism in peach leaves and fruits[J]. Acta Horticulturae Sinica，2023，50(5)：959-971.

[49] 张立华，徐玉，郑丽桐，王长智，祝令成，马百全，李明军．酸转运蛋白与果实酸积累关系的研究进展[J]. 园艺学报，2024，51(7)：1474-1488.
ZHANG Lihua，XU Yu，ZHENG Litong，WANG Changzhi，ZHU Lingcheng，MA Baiquan，LI Mingjun. The relevance research between acid transporters and fruit acidity[J]. Acta Horticulturae Sinica，2024，51(7)：1474-1488.

[50] ETIENNE C，MOING A，DIRLEWANGER E，RAYMOND P，MONET R，ROTHAN C. Isolation and characterization of six peach cDNAs encoding key proteins in organic acid metabolism and solute accumulation：Involvement in regulating peach fruit acidity[J]. Physiologia Plantarum，2002，114(2)：259-270.

[51] XU L L，QIAO X，ZHANG M Y，ZHANG S L. Genome-wide analysis of aluminum-activated malate transporter family genes in six Rosaceae species，and expression analysis and functional characterization on malate accumulation in Chinese white pear[J]. Plant Science，2018，274：451-465.

[52] WANG Q，CAO K，CHENG L L，LI Y，GUO J，YANG X W，WANG J，KHAN I A，ZHU G R，FANG W C，CHEN C W，WANG X W，WU J L，XU Q，WANG L R. Multi-omics approaches identify a key gene，*PpTST1*，for organic acid accumulation in peach[J]. Horticulture Research，2022，9：uhac026.

[53] 朱更瑞，王新卫，曹珂，方伟超，陈昌文，王力荣．不同生态品种群桃果实糖酸及其组分含量分析[J]. 植物遗传资源学报，2017，18(5)：891-904.
ZHU Gengrui，WANG Xinwei，CAO Ke，FANG Weichao，CHEN Changwen，WANG Lirong. Analysis of sugars and acid contents and its compositions in different ecological peach cultivar groups[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2017，18(5)：

891-904.

[54] WU B H，ZHAO J B，CHEN J，XI H F，JIANG Q，LI S H. Maternal inheritance of sugars and acids in peach [*P. persica* (L.) Batsch] fruit[J]. Euphytica，2012，188(3)：333-345.

[55] WANG L，JIANG X H，ZHAO L，WANG F R，LIU Y D，ZHOU H，HE H P，HAN Y P. A candidate PpRPH gene of the D locus controlling fruit acidity in peach[J]. Plant Molecular Biology，2021，105(3)：321-332.

[56] HERNÁNDEZ-MORA J R，MICHELETTI D，BINK M，VAN DE WEG E，CANTÍN C，NAZZICARI N，CAPRERA A，DETTORI M T，MICALI S，BANCHI E，CAMPOY J A，DIRLEWANGER E，LAMBERT P，PASCAL T，TROGGIO M，BASSI D，ROSSINI L，VERDE I，QUILOT-TURION B，LAURENS F，ARÚS P，ARANZANA M J. Integrated QTL detection for key breeding traits in multiple peach progenies[J]. BMC Genomics，2017，18(1)：404.

[57] LI X W，LIU P，ZHOU J Y，SU M S，MA Y P，JIA H J，DU J H，GAO Z S，YE Z W. Effects of exogenous application of GA_{4+7} and NAA on sugar accumulation and related gene expression in peach fruits during developing and ripening stages[J]. Journal of Plant Growth Regulation，2021，40(3)：962-973.

[58] ZHAO Y Y，SONG C C，BRUMMELL D A，QI S N，LIN Q，BI J F，DUAN Y Q. Salicylic acid treatment mitigates chilling injury in peach fruit by regulation of sucrose metabolism and soluble sugar content[J]. Food Chemistry，2021，358：129867.

[59] ZHOU K X，CHENG Q，DAI J T，LIU Y，LIU Q，LI R，WANG J Y，HU R P，LIN L J. Effects of exogenous melatonin on sugar and organic acid metabolism in early-ripening peach fruits[J]. PLoS One，2023，18(10)：e0292959.

[60] WANG K T，LEI C Y，TAN M L，WANG J S，LI C H，ZOU Y Y. Increased soluble sugar accumulation in postharvest peaches in response to different defense priming elicitors[J]. Horticulture，Environment，and Biotechnology，2023，64(1)：115-131.

[61] CAI H F，HAN S，WANG Q W，LIU X Y，YU Z F. Transcriptomic and metabolite analyses provided a new sight of 1-MCP on organic acid metabolism in peach during storage[J]. Journal of Food Science，2023，88(8)：3323-3331.

[62] CHEN Y，SUN J C，WEI Y Y，CAO K F，JIANG S，SHAO X F. PpZAT10 negatively regulates peach cold resistance predominantly mediated by enhancing VIN activity[J]. Postharvest Biology and Technology，2022，190：111952.

[63] CAO K F，WEI Y Y，CHEN Y，JIANG S，CHEN X Y，WANG X X，SHAO X F. PpCBF6 is a low-temperature-sensitive transcription factor that binds the *PpVIN2* promoter in peach fruit and regulates sucrose metabolism and chilling injury[J]. Postharvest Biology and Technology，2021，181：111681.

[64] CAO K F，ZHANG S Y，CHEN Y，YE J F，WEI Y Y，JIANG S，SHAO X F. ERF transcription factor PpRAP2.12 activates PpVIN2 expression in peach fruit and reduces tolerance to cold stress[J]. Postharvest Biology and Technology，2023，199：112276.

[65] ZHANG S Y，CAO K F，WEI Y Y，JIANG S，YE J F，XU F，CHEN Y，SHAO X F. PpBZR1，a BES/BZR transcription factor，enhances cold stress tolerance by suppressing sucrose degradation in peach fruit[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2023，202：107972.

[66] WEI Y Y，MAO Y H，GAO Y L，CHEN Y，SUN J C，WANG X X，JIANG S，XU F，WANG H F，SHAO X F. The polygalacturonase-inhibiting protein PpPGIP1，positively regulates vacuolar invertase activity *via* a protein-protein interaction with PpVIN2 in peach fruit[J]. Scientia Horticulturae，2023，320：112209.

[67] WANG X X，FU X L，CHEN M，HUAN L，LIU W H，QI Y H，GAO Y G，XIAO W，CHEN X D，LI L，GAO D S. Ultraviolet B irradiation influences the fruit quality and sucrose metabolism of peach (*Prunus persica* L.)[J]. Environmental and Experimental Botany，2018，153：286-301.

[68] ZHOU D D，ZHANG Q，LI P X，PAN L Q，TU K. Combined transcriptomics and proteomics analysis provides insight into metabolisms of sugars，organic acids and phenols in UV-C treated peaches during storage[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2020，157：148-159.

[69] PIERONI V，OTTAVIANO F G，SOSA M，GABILONDO J，BUDDE C，COLLETTI A C，DENOYA G，POLENTA G，BUSTAMANTE C，MÜLLER G，PACHADO J，ANDRES S C，CARDINAL P，RODRIGUEZ G，GARITTA L. Effects of gamma irradiation on the sensory and metabolic profiles of two peach cultivars[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture，2023，103(13)：6362-6372.

[70] FONT I FORCADA C，GOGORCENA Y，MORENO M A. Fruit sugar profile and antioxidants of peach and nectarine cultivars on almond × peach hybrid rootstocks[J]. Scientia Horticulturae，2013，164：563-572.

[71] NUÑEZ C，DUPRÉ G，MUJICA K，MELET L，MEISEL L，ALMEIDA A M. Thinning alters the expression of the *PpeSUT1* and *PpeSUT4* sugar transporter genes and the accumulation of translocated sugars in the fruits of an early season peach variety[J]. Plant Growth Regulation，2019，88(3)：283-296.

[72] TOUMI I，ZARROUK O，GHRAB M，NAGAZ K. Improving peach fruit quality traits using deficit irrigation strategies in Southern Tunisia arid area[J]. Plants，2022，11(13)：1656.

[73] QIU Y X，ZHANG Z X，LIU D J，LIU J L，WANG Q，YU Q，ZHONG L，XIE H F. Transcriptomic insights into the development of olecranon honey peach fruits using two different planting methods[J]. Agronomy，2023，13(7)：1833.