

毛花猕猴桃成熟期果实品质和蔗糖代谢特征分析

贾东峰^{1,2}, 钱基权^{1,2}, 高欢^{1,2}, 廖光联^{1,2}, 钟敏², 黄春辉^{1,2}, 徐小彪^{1,2*}

(¹江西农业大学农学院, 南昌 330045; ²江西农业大学猕猴桃研究所, 南昌 330045)

摘要:【目的】探究果实成熟期可溶性糖含量差异大的原因, 以挖掘毛花猕猴桃果实蔗糖代谢关键酶和关键基因。【方法】以高糖型赣绿 1 号和低糖型赣绿 6 号毛花猕猴桃品种为研究材料, 测定果实生理成熟期外观指标; 测定软熟期可溶性固形物含量、干物质含量、可溶性糖含量、糖组分含量、甜度值、蔗糖代谢酶活性和代谢酶基因相对表达量等指标; 分析不同指标间的相关性。【结果】果实成熟期可溶性糖含量与蔗糖含量显著正相关; 蔗糖含量与蔗糖磷酸合酶活性及其编码基因 *AeSPS* 表达量显著正相关。【结论】蔗糖是引起毛花猕猴桃果实可溶性糖含量差异大的主要原因, 蔗糖磷酸合酶是影响果实成熟期蔗糖代谢的关键酶, 推测其编码基因 *AeSPS* 是调控果实成熟期蔗糖合成的关键基因。

关键词: 毛花猕猴桃; 可溶性糖; 蔗糖; 蔗糖磷酸合酶; 果实品质

中图分类号: S663.4 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2024)11-0001-08

Analysis of the fruit quality and the metabolic characteristics of sucrose in fruit of *Actinidia eriantha* at ripening stage

Jia Dongfeng^{1,2}, Qian Jiquan^{1,2}, Gao Huan^{1,2}, Liao Guanglian^{1,2}, Zhong Min², Huang Chunhui^{1,2}, Xu Xiaobiao^{1,2*}

(¹College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China;

²Institute of Kiwifruit, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China)

Abstract:【Objective】*Actinidia eriantha* is a unique kiwifruit species of *Actinidia* spp. The fruit of *A. eriantha* is rich in nutrients and ascorbic acid (vitamin C). However, the flavor quality of most wild *A. eriantha* resources is lower than that of the cultivars from *A. chinensis* or *A. deliciosa* mainly due to the low accumulations of soluble sugars. Fortunately, a high sugar type kiwifruit cultivar, *A. eriantha* Ganlv 1, has been developed by our research group recently. In order to explore the formational mechanism of the high accumulation of soluble sugars, and to identify the related key metabolic enzyme and key gene in fruit of *A. eriantha* Ganlv 1 at the ripening stage, *A. eriantha* Ganlv 1 and another low sugar type kiwifruit cultivar, *A. eriantha* Ganlv 6, were selected as the research materials in this study. These two cultivars possess similar genetic background and they both originated from the wild *A. eriantha* resources of Magu Mountain in Nancheng County, Jiangxi Province. 【Methods】The grafted vines of *A. eriantha* Ganlv 1 and *A. eriantha* Ganlv 6 were planted in an orchard of the Fengxin County Bureau of Agriculture and Rural Affairs, which located in Fengxin County, Jiangxi Province. In 2021, at physiological maturity stage when the soluble solids content of fruits from each cultivar reached more than 7.0%, fruits without pests, diseases and mechanical damage were collected randomly from selected vines. After collection, the fruits were placed in an ice box and transported to the laboratory for further treatment. For each cultivar, three uniform vines were used as three biological replicates. Twenty fruits were

收稿日期: 2024-09-10 接受日期: 2024-10-22

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32160692, 32460742); 江西省自然科学基金 (20242BAB25371)

作者简介: 贾东峰, 男, 讲师, 农学博士, 研究方向为果实品质形成与调控机制和果树非生物胁迫响应机制。E-mail: dongfengjia@163.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: xbxu@jxau.edu.cn

collected from each vine. For fresh fruits, fruit weight was measured using an electronic balance; fruit longitudinal diameter and fruit transverse diameter were measured respectively with a vernier caliper. Fruit shape index was obtained using the ratio of the longitudinal diameter to the transverse diameter. Then those fruits were stored at room temperature until soft-ripe stage. For those fresh fruits, soluble solids content (SSC) was measured with a portable refractometer, and dry matter content (DM) was measured using fruit slices. For the remaining fruits, after removing the peel, seeds and core, the flesh was separated, sliced, frozen with liquid nitrogen, and stored in a refrigerator at -80°C . For the frozen flesh samples, the soluble sugar content (SS) was determined using anthrone sulfuric acid colorimetry; the titratable acidity (TA) was determined by titration with NaOH; and the ascorbic acid (AsA) content was determined by the 2,6-dichlorophenolindophenol titration method. Sugar-acid ratio was calculated by the ratio of the SS to the TA. Also, glucose (Glu), fructose (Fru), and sucrose (Suc) were extracted from the frozen samples in 80% ethanol, and their contents were determined by high-performance liquid chromatography. Total soluble sugar content (TS) was obtained by calculating the sum of Glu, Fru, and Suc. Sweetness value (SV) was calculated based on the contents of Glu, Fru, Suc, as well as their corresponding coefficients. Besides, for the frozen samples, activity assays of the main enzymes involved in Suc metabolism, including sucrose phosphate synthase (SPS), sucrose synthase (SUSY), acid invertase (AINV), and neutral invertase (NINV), were carried out using their corresponding kits. Furthermore, the relative expression levels of the related genes encoding those enzymes, including *AeSPS*, *AeSUSY*, *AeAINV*, and *AeNINV*, were analyzed by qRT-PCR method for *A. eriantha* Ganlü 1 and *A. eriantha* Ganlü 6. In addition, correlation relationships among different indicators were analyzed using bivariable analysis following the Pearson method. Those indicators included SS, SSC, SV, TS, Glu, Fru, Suc, the activities of SPS, SUSY, AINV, NINV, and the relative expression levels of *AeSPS*, *AeSUSY*, *AeAINV*, and *AeNINV*. **【Results】** Fruit size, fruit shape index, and fruit weight were significantly higher in *A. eriantha* Ganlü 1 than that in *A. eriantha* Ganlü 6. Most of the indicators related to internal fruit quality were also significantly higher in *A. eriantha* Ganlü 1 than that in *A. eriantha* Ganlü 6. Those indicators included SSC, SS, sugar-acid ratio, and AsA content. Besides, higher contents of Fru, Suc, TS, and higher SV were detected in fruits of *A. eriantha* Ganlü 1 at the ripening stage. Additionally, in fruit of Ganlü 1, the activities of SPS and SUSY were both significantly higher than that of Ganlü 6; however, the activities of AINV and NINV were significantly lower in fruit of Ganlü 1. Meanwhile, the relative expression levels of *AeSPS* and *AeNINV* were significantly higher in fruit of Ganlü 1 than that of Ganlü 6. Moreover, soluble sugar content was positively correlated to SSC, SV, the contents of TS, Fru, Suc, and the activities of SPS and SUSY; while it was negatively correlated to Glu content, and the activities of AINV and NINV. Furthermore, the relative expression level of *AeSPS* was found to be positively correlated to both Suc content and SPS activity. **【Conclusion】** The difference in sucrose accumulation level is the dominant factor that results in the great difference in soluble sugar content between the cultivars of *A. eriantha* Ganlü 1 and *A. eriantha* Ganlü 6. And sucrose phosphate synthase is the key metabolic enzyme that positively regulates sucrose accumulation in ripe fruit of *A. eriantha* cultivars at the ripening stage. Besides, we speculated that *AeSPS* is the key gene which contribute to the biosynthesis of sucrose by increasing SPS activity in fruits of *A. eriantha* Ganlü 1 at the ripening stage.

Key words: *Actinidia eriantha*; Sucrose; Sugar metabolism; Sucrose phosphate synthase; Fruit quality

可溶性糖是水果营养物质的重要组成部分，也是调控植物生长发育的重要信号分子^[1]。在新鲜水果中，蔗糖（Suc）、果糖（Fru）和葡萄糖（Glu）是果实品质的主要决定因子，它们的含量和比例会对果实甜味产生重要影响^[2]。在大多数植物中，蔗糖是源器官（叶）进行光合作用的主要产物，蔗糖合成后会通过韧皮部长距离运输转运至果实、根、茎尖等不同的库器官中维持其生长发育^[3-4]。在库器官中，包括蔗糖在内的可溶性糖首先会被代谢以满足库器官对能量和碳源的需求，过量的可溶性糖可被转化为淀粉贮藏在质体中，或者经由液泡糖转运蛋白介导被转运至液泡中贮藏^[3,5]。

库器官中蔗糖的积累水平主要取决于蔗糖合成和降解的速率。果实中的蔗糖可被转化酶（INV）水解成葡萄糖和果糖，也可在蔗糖合酶（SUSY）催化下分解为 UDP-葡萄糖（UDPG）和果糖；另一方面，在成熟果实中，蔗糖磷酸合酶（SPS）可将果糖-6-磷酸（F6P）和 UDPG 转化为蔗糖 6-磷酸，蔗糖-6-磷酸进一步在蔗糖-6-磷酸磷酸酶（SPP）的催化下转化为蔗糖而积累^[1]。在蔗糖代谢过程中，SPS、SUSY 和 INV 被认为是负责蔗糖合成或降解的主要酶^[1,6]，其中，SPS 被认为是负责蔗糖合成的限速酶^[7]。在玉米和水稻中的研究表明，SPS 基因对农作物生长速度和产量具有重要的促进作用^[8-10]。对一些园艺作物，如香蕉^[11]、柑橘^[12]、甜瓜^[13]等的研究发现，果实中蔗糖积累快速增加的阶段，SPS 基因的表达也同步显著上调，暗示 SPS 基因对果实中蔗糖合成和积累发挥重要作用。目前，猕猴桃果实中 SPS 酶对蔗糖代谢功能的研究还处于起步阶段，调控蔗糖合成和积累的关键基因需要进一步挖掘。

毛花猕猴桃（*Actinidia eriantha*）是猕猴桃属中一个独特的种类，其果实风味浓郁，抗坏血酸（AsA）含量非常高^[4-16]，且具有较强的抗逆性，是猕猴桃育种和生产中极具应用潜力的重要种质资源。但是野生毛花猕猴桃果实普遍存在可溶性糖含量偏低、风味偏酸等缺点^[16]，限制了其在猕猴桃育种和生产中的有效利用。本课题组前期从野生毛花猕猴桃种质资源中选育出了一个可溶性糖含量高且综合性状优异的毛花猕猴桃新品种赣绿 1 号^[16]，可作为果实糖代谢特征和高糖积累机制研究的理想材料。本研究以高糖型的赣绿 1 号为研究材料，以低糖型毛花猕猴桃品种赣绿 6 号（前期编号：D6）作为对照，系统分析了成熟期果实品质指标、糖组分含量，发现蔗糖是导致毛花猕猴桃品种果实可溶性糖含量产生差异的主要糖类；进一步分析了蔗糖代谢相关酶活性和相关基因表达特征，发现 SPS 是影响果实蔗糖积累的关键代谢酶，推测其编码基因 *AeSPS* 是影响 SPS 活性和果实蔗糖含量的关键调控基因。本研究为毛花猕猴桃果实甜味品质形成和调控机制提供了理论依据，亦为进一步解析猕猴桃蔗糖磷酸合酶基因的分子功能奠定了重要研究基础。

1 材料和方法

1.1 材料及处理

选择可溶性糖含量差异较大的高糖型毛花猕猴桃品种赣绿 1 号和低糖型毛花猕猴桃赣绿 6 号（对照）为试验材料，这两个品种均系从江西省南城县麻姑山野生毛花猕猴桃资源中选育而来，其中，赣绿 1 号为综合性状优异的毛花猕猴桃新品种，已获得国家农业农村部植物新品种权^[16]。供试材料的嫁接苗种植于江西省奉新县农业农村局猕猴桃果园内。每个品

种选择 3 株长势一致的植株作为 3 个生物学重复。2021 年,在果实可溶性固形物含量(SSC)达到 7.0%的生理成熟期,选择无病虫害和机械损伤的果实进行采样,每株随机采集 20 个果实。果实采集后置于冰盒中带回实验室。首先测定鲜果的单果质量、果实纵经、果实横经,计算果形指数。之后将果实置于室温条件,在软熟期时,测定其果实可溶性固形物含量(SSC)、干物质含量(DM);将剩余果实去除果皮、种子和果心部分,将果肉立即切碎并置于液氮中冷冻,冷冻样品置于-80 °C冰箱中保存备用。

1.2 外观和内在品质指标测定

对生理成熟期的鲜果样品,使用电子天平测定单果质量;使用游标卡尺分别测定果实纵经、横经,以果实纵经与横经的比值作为果形指数。对软熟期鲜果样品,使用便携式糖度计(PLA-1; ATAGO)测定果实可溶性固形物含量(SSC);参考 Jia 等^[14]的方法,使用厚度约为 2 mm 的果实薄片测定果实干物质含量(DM)。对软熟期果实冷冻样品,使用蒽酮比色法测定可溶性糖含量(SS)^[17];使用氢氧化钠滴定法测定可滴定酸含量(TA)^[17];使用 2,6-二氯靛酚法抗坏血酸(AsA)含量^[17];以可溶性糖含量与可滴定酸含量的比值作为样品糖酸比。果实甜度值计算参考姚改芳等^[18]的方法,略有改动,计算公式为:甜度值=果糖含量×1.75+葡萄糖含量×0.70+蔗糖含量×1。

1.3 可溶性糖组分含量测定

使用高效液相色谱法(HPLC)(LC-10A, Shimadzu)测定果实冻样葡萄糖、果糖和蔗糖等主要可溶性糖组分含量。为获得糖组分提取液,称取 4 g 冷冻果实样品在液氮中冷冻研磨后转移至 10 mL 离心管,加入 5.0 mL 80%乙醇,置于 35 °C水浴 20 min,室温下 10 000 r·min⁻¹离心 15 min,将上清液转至 15 mL 容量瓶中,重复提取 3 次,将上清液合并,定容至 15 mL。吸取 1 mL 提取液将其旋转蒸干,加入 1 mL 超纯水溶解干粉,使用过滤器(孔径 0.45 μm)过滤溶液,获得的纯化提取液用于 HPLC 含量测定。测定糖组分含量时,使用 Waters Spherisorb NH₂柱(4.6 mm × 250 mm, 5.0 μm)进行样品分离,柱温为 35 °C,流动相为 8.5:1.5 的乙腈:超纯水,进样量为 20 μL,流速设置为 1.0 mL·min⁻¹,使用 RID-10A 检测器。

1.4 蔗糖代谢相关酶活性检测

使用索莱宝公司试剂盒分别检测冷冻果实样品的蔗糖磷酸合酶、蔗糖合酶、酸性转化酶(AINV)和中性转化酶(NINV)的活性,测定方法参照相应试剂盒的说明书。

1.5 基因表达分析

从毛花猕猴桃华特基因组数据库网站(<https://kiwifruitgenome.org/organism/1>)分别下载蔗糖磷酸合酶基因 *AeSPS* (DTZ79_13g06220)、蔗糖合酶基因 *AeSUSY* (DTZ79_12g00380)、酸性转化酶基因 *AeNINV* (DTZ79_14g05920)和中性转化酶基因 *AeAINV* (DTZ79_29g07640)的编码序列,以相关序列为模板设计上述基因定量引物(表 1),使用实时荧光定量(qRT-PCR)法分析各基因相对表达量。

表 1 用于 qRT-PCR 分析的基因及相关引物序列

Table 1 Genes and the related primer sequences for qRT-PCR analysis

基因	基因 ID	正向引物序列 (5'-3')	反向引物序列 (5'-3')
Gene	Gene ID	Forward primer sequences (5'-3')	Reverse primer sequences (5'-3')
<i>AeSPS</i>	DTZ79_13g06220	GTTACCTGGAGGCGATACTGGATG	GAAGTAGCGAGTGGGACTGAACC
<i>AeSUSY</i>	DTZ79_12g00380	CCTTCACTATGCCTGGACTCTATCG	TTGGTCAGTCTCTTGTCTTCTCAG
<i>AeAINV</i>	DTZ79_14g05920	AGCCAGGGTCAGTTCTCG	CGTCGCAGTCCTTTAGTG
<i>AeNINV</i>	DTZ79_29g07640	ACTTTTATTGCGTCCG	TCACATTGAAACCACC
<i>AeActin</i>	EF063572.1	GTGCTCAGTGGTGGTTCAA	GACGCTGTATTTCTCTCAG

使用聚合美试剂盒提取冷冻果实样品总 RNA；使用 Hifair III1st Strand cDNA Synthesis SuperMix for qPCR (gDNA digester plus) 试剂盒，去除样品中基因组 DNA 后对其进行反转录合成第一链 cDNA；使用 Hieff UNICON Universal Blue qPCR SYBR Green Master Mix 试剂盒对 cDNA 样品开展 qRT-PCR 分析。以猕猴桃 *AeActin* 基因 (EF063572.1) 作为 qRT-PCR 反应的内参基因，以赣绿 6 号果实样品为对照，参照 Livak 等^[9]的方法计算各基因的相对表达量，每个反应设置 3 次生物学重复。

1.6 相关性分析

使用皮尔逊法 (SPSS 软件, 20.0 版, 下同) 分析部分果实品质指标 (SS、SSC、SV、TS、Glu 含量、Fru 含量、Suc 含量) 与蔗糖代谢相关酶 (SPS、SUSY、AINV、NINV) 活性相互之间的相关性，其中 Glu 含量、Fru 含量、Suc 含量以鲜质量计；使用相同方法分析 *AeSPS*、*AeSUSY*、*AeAINV* 和 *AeNINV* 等基因相对表达量与蔗糖含量及其相应酶 (SPS、SUSY、AINV 和 NINV) 活性之间的相关性。

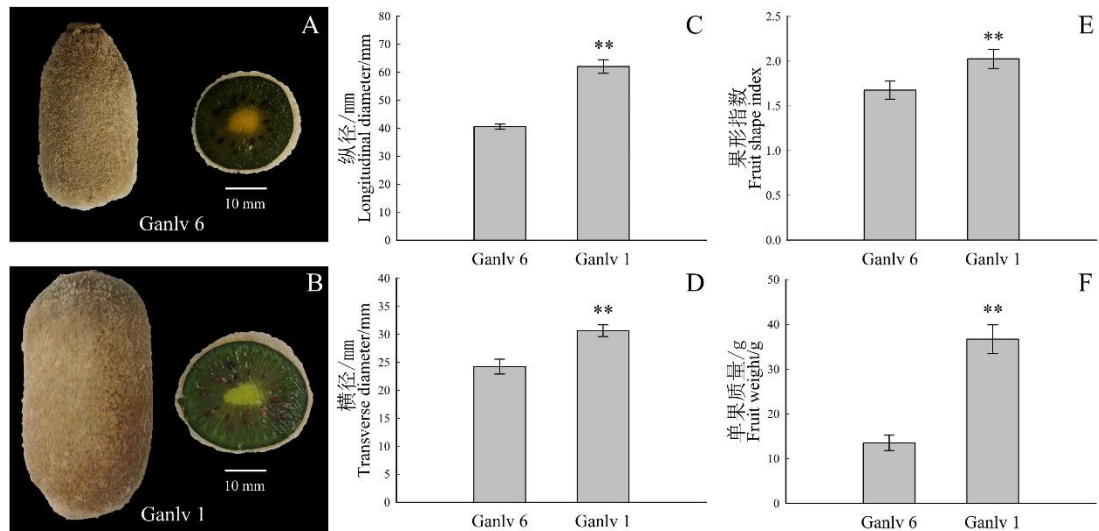
1.7 数据处理

利用 SPSS 软件对不同品种之间相关数据分别在 $p < 0.05$ 水平和 $p < 0.01$ 水平进行单因素方差分析及 Tukey 多重比较检验分析，大多数结果以平均值±标准差的形式表示。

2 结果与分析

2.1 赣绿 1 号和赣绿 6 号猕猴桃果实生理成熟期外观品质指标

如图 1-A、B 所示，在果实生理成熟期，赣绿 1 号猕猴桃的果个明显大于赣绿 6 号；两个品种果实基部的形状存在明显差异，赣绿 6 号果实基部接近于圆锥形，而赣绿 1 号果实基部接近于椭球形。对两个品种果实生理成熟期外观品质指标进行了测定，结果发现，赣绿 1 号猕猴桃的果实纵经、果实横经、果形指数和单果质量均极显著高于赣绿 6 号猕猴桃。赣绿 1 号猕猴桃果实纵经为 62.04 mm，赣绿 6 号果实纵经为 40.55 mm (图 1-C)；赣绿 1 号果实横径为 30.66 mm，赣绿 6 号果实横径为 24.24 mm (图 1-D)；赣绿 1 号的果形指数为 2.05，赣绿 6 号的果形指数为 1.68 (图 1-E)。此外，相比于赣绿 6 号果实 13.52 g 的平均单果质量，赣绿 1 号平均单果质量为 36.69 g，是前者的 2.71 倍 (图 1-F)。



Ganlü 6. 毛花猕猴桃赣绿 6 号; Ganlü 1. 毛花猕猴桃赣绿 1 号; 下同。*和**分别表示显著水平差异 ($p \leq 0.05$) 和极显著水平差异 ($p \leq 0.01$)。下同。

Ganlü 6. *Actinidia eriantha* Ganlü 6; Ganlü 1: *Actinidia eriantha* Ganlü 1; the same below. “*” and “**” represent significant differences at $p \leq 0.05$ and at $p \leq 0.01$ levels, respectively. The same below.

图 1 赣绿 1 号和赣绿 6 号果实生理成熟期外观品质指标

Fig. 1 Indicators of external quality in fruit of Ganlü 1 and Ganlü 6 at physiological maturity stage

2.2 赣绿 1 号和赣绿 6 号猕猴桃果实软熟期内在品质指标

在果实软熟期，赣绿 1 号和赣绿 6 号果实干物质含量均为 17% 左右，两者之间并无显著差异（图 2-A）。然而，赣绿 1 号果实的可溶性固形物含量和可溶性糖含量均极显著高于赣绿 6 号，赣绿 1 号果实的 SSC 为 20.73%，赣绿 6 号的为 16.27%（图 2-B）；赣绿 1 号果实的 SS 为 17.56%，赣绿 6 号的为 11.46%，前者为后者的 1.53 倍（图 2-C）。相反，赣绿 1 号果实可滴定酸含量为 0.80%，极显著低于赣绿 6 号的 1.09%（图 2-D）。与 SS 和 TA 数据相一致，赣绿 1 号果实糖酸比为 22.04，极显著高于赣绿 6 号果实（图 2-E），说明赣绿 1 号果实风味品质明显优于赣绿 6 号。此外，赣绿 1 号果实抗坏血酸含量也略微高于赣绿 6 号果实（图 2-F）。

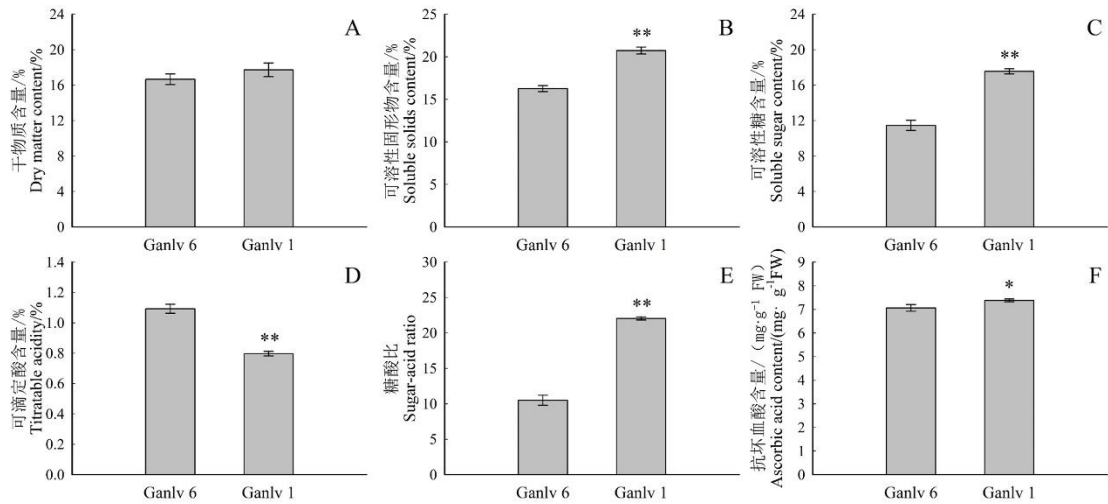


图 2 赣绿 1 号和赣绿 6 号果实软熟期内在品质指标

Fig. 2 Indicators of internal fruit quality of Ganlü 1 and Ganlü 6 at soft-ripe stage

2.3 赣绿 1 号和赣绿 6 号猕猴桃果实可溶性糖组分含量

对赣绿 1 号和赣绿 6 号猕猴桃果实软熟期葡萄糖、果糖和蔗糖含量进行了测定, 结果发现, 赣绿 1 号果实中葡萄糖含量为 $26.35 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 略低于赣绿 6 号果实的 $27.67 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 但两者之间无显著差异 (图 3-A)。赣绿 1 号果实果糖含量为 $28.99 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 极显著高于赣绿 6 号的 $20.66 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 3-B)。此外, 赣绿 1 号果实蔗糖含量达 $28.83 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 极显著高于赣绿 6 号果实的 $7.84 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 其蔗糖含量是赣绿 6 号的 3.29 倍 (图 3-C)。赣绿 1 号果实中, 3 种可溶性糖的总含量为 $81.17 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 显著高于赣绿 6 号的 $56.18 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 3-D)。可见, 蔗糖是两个毛花猕猴桃品种糖组分中含量差异最大的可溶性糖。此外, 赣绿 1 号果实的甜度值为 95.00, 极显著高于赣绿 6 号果实的甜度值 (63.38) (图 3-E)。

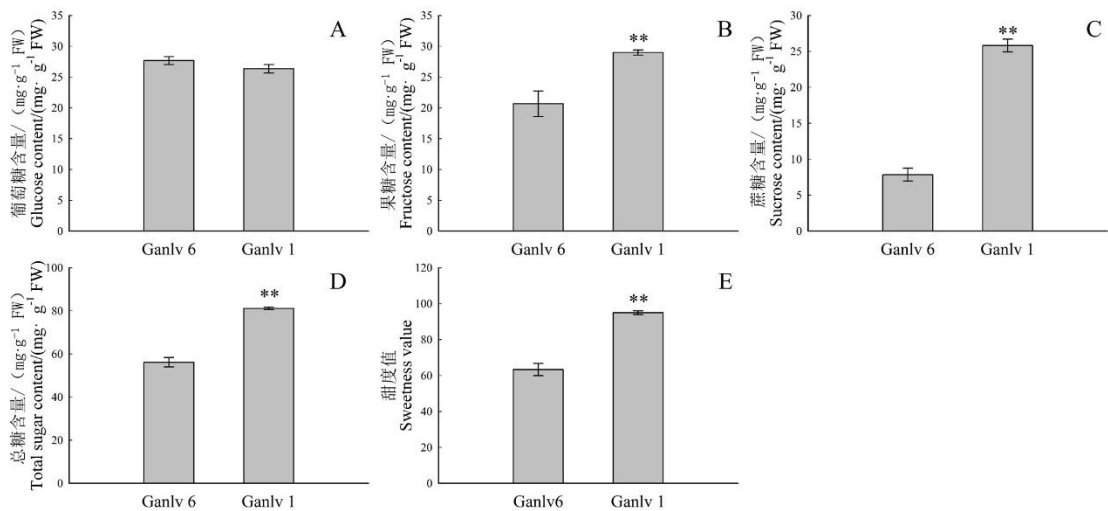


图 3 赣绿 1 号和赣绿 6 号果实软熟期可溶性糖组分含量和甜度值

Fig. 3 Contents of main sugar components in fruit of Ganlü 1 and Ganlü 6 at soft-ripe stage

2.4 蔗糖代谢相关酶活性

对赣绿 1 号和赣绿 6 号果实蔗糖代谢主要酶活性进行了测定, 结果发现, 负责蔗糖合成和降解的 4 个酶(蔗糖磷酸合酶、蔗糖合酶、酸性转化酶、中性转化酶)的活性在两个品种之间均存在显著差异。其中, 赣绿 1 号果实 SPS 活性为 $631.34 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$, 极显著高于赣绿 6 号果实的 $437.50 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 4-A)。赣绿 1 号果实蔗糖合酶活性为 $807.56 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$, 极显著高于赣绿 6 号的 $575.60 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 4-B)。相反, 在赣绿 1 号果实中, 负责催化蔗糖不可逆降解的两个酶的活性均显著低于赣绿 6 号果实。其中, 赣绿 1 号果实酸性转化酶的活性为 $7.82 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$, 极显著低于赣绿 6 号的 $19.06 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 4-C); 而赣绿 1 号果实中性转化酶活性为 $6.65 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$, 同样显著低于赣绿 6 号果实的 $9.57 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (图 4-D)。在两个品种中, 负责蔗糖可逆或不可逆合成的两个酶(SPS 和 SUSY)的活性大幅高于负责蔗糖不可逆降解的两个酶(AINV 和 NINV)的活性, 表明软熟期的果实中蔗糖的合成速率可能远大于其降解速率, 蔗糖可能仍处于积累过程中。

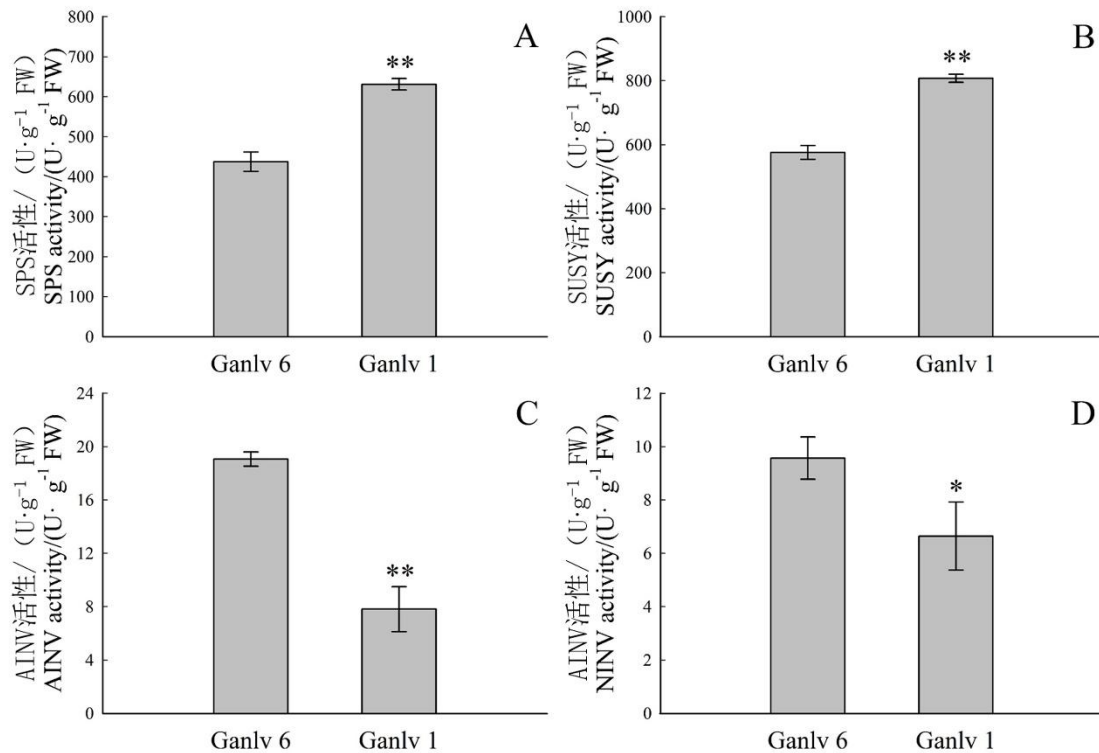


图 4 赣绿 1 号和赣绿 6 号果实软熟期主要蔗糖代谢酶活性

Fig. 4 Activities of main metabolic enzymes related to sucrose in fruit of Ganlü 1 and Ganlü 6 at soft-ripe stage

2.5 蔗糖代谢酶基因相对表达量

使用 qRT-PCR 法对赣绿 1 号和赣绿 6 号果实 SPS、SUSY、AINV 和 NINV 等蔗糖代谢相关酶相应的编码基因 *AeSPS*、*AeSUSY*、*AeAINV* 和 *AeNINV* 相对表达量进行了分析, 结果发现, *AeSPS* 在赣绿 1 号中的相对表达量是赣绿 6 号的 4.81 倍 (图 5-A), 这与预期结果相一致。然而, 赣绿 1 号果实中 *AeSUSY* 和 *AeAINV* 的相对表达量均低于赣绿 6 号 (图 5-B、C),

但两个品种间并无显著性差异。与预期结果相反，赣绿 1 号果实中 *AeNINV* 基因的相对表达量显著高于赣绿 6 号，这与两者的 NINV 活性趋势相反（图 4-D，图 5-D）。通过比较可以发现，猕猴桃 *AeSPS* 基因的表达趋势与其编码的 SPS 活性趋势相一致（图 4-A，图 5-A）。

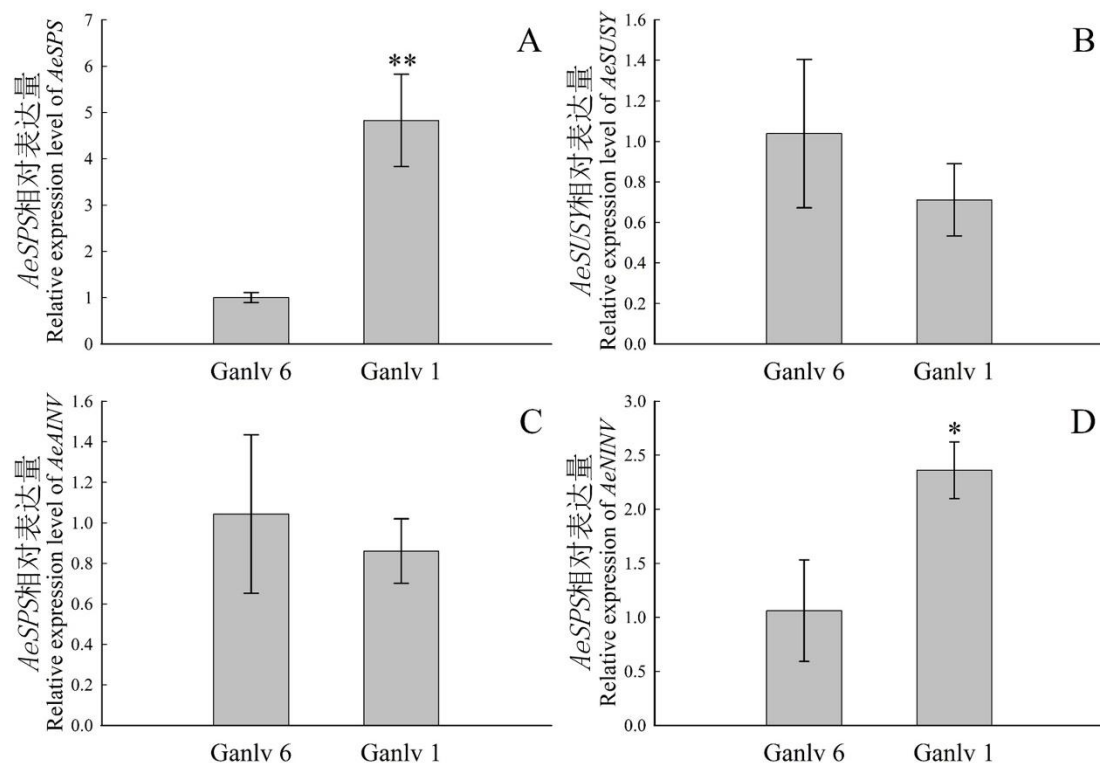


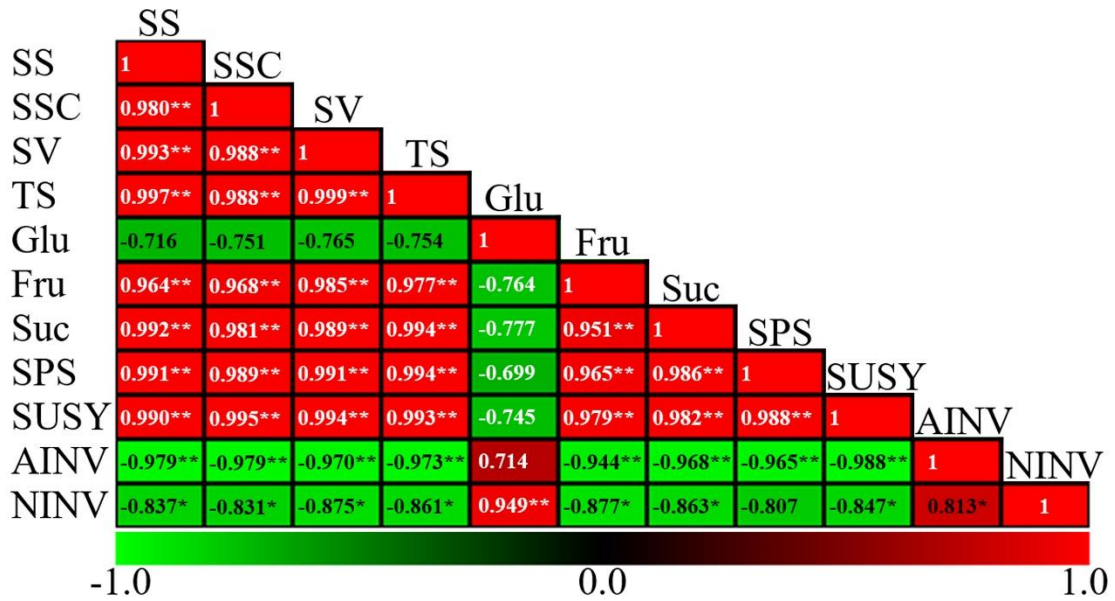
图 5 赣绿 1 号和赣绿 6 号果实软熟期蔗糖代谢酶相关编码基因相对表达量

Fig. 5 Relative expressions of genes encoding enzymes related to sucrose metabolism in fruit of Ganlü 1 and Ganlü 6 at soft-ripe stage

2.6 果实品质指标、糖组分含量、蔗糖代谢酶活性之间的相关性

对果实成熟期不同品质指标之间的相关性进行了分析。结果表明，SS 与 SSC 两者呈现极显著正相关关系，它们之间的相关性系数高达 0.980，且 SS 和 SSC 与其他指标的相关性系数也非常接近；SS 与 SV、TS 含量、Fru 含量、Suc 含量均呈现极显著正相关关系，而 SS 与 Glu 含量呈现负相关关系但并无显著性差异；SS 与 SPS 活性和 SUSY 活性均显著正相关，而与 AINV 活性和 NINV 活性均呈现显著负相关关系（图 6）。

果实成熟期糖组分和总糖含量方面，Glu 含量与 TS 含量、Fru 含量和 Suc 含量均表现负相关关系，但均无显著性差异；TS 含量、Fru 含量、Suc 含量三者相互之间均呈现极显著正相关关系（图 6）。糖代谢酶活性方面，SPS 活性和 SUSY 活性呈现极显著正相关关系；AINV 活性与 NINV 活性为显著正相关关系；SPS 活性与 AINV 活性极显著负相关，与 NINV 活性负相关但无显著性差异；SUSY 与 AINV 活性和 NINV 活性分表表现出极显著负相关和显著负相关关系（图 6）。



SS. 可溶性糖含量；SSC. 可溶性固形物含量；SV. 甜度值；TS. 可溶性总糖含量；Glu. 葡萄糖含量；Fru. 果糖含量；Suc. 蔗糖含量；SPS. 蔗糖磷酸合酶；SUSY. 蔗糖合酶；AINV. 酸性转化酶；NINV. 中性转化酶。

SS. Soluble sugar content; SSC. Soluble solids content; SV. Sweetness value; TS. Total soluble sugar content; Glu. Glucose content; Fru. Fructose content; Suc. Sucrose content; SPS. Sucrose phosphate synthase; SUSY. Sucrose synthase; AINV. Acid invertase; NINV. Neutral invertase.

图 6 猕猴桃果实品质指标与糖组分含量、蔗糖代谢酶活性的相关性

Fig. 6 The correlation between quality indicators and sugar components contents or activities of metabolic enzymes related to sucrose

2.7 蔗糖代谢酶基因表达量与蔗糖含量和蔗糖代谢酶活性的相关性

对果实成熟期 4 个蔗糖代谢酶基因 (*AeSPS*、*AeSUSY*、*AeAINV*、*AeNINV*) 相对表达量与果实蔗糖含量和主要蔗糖代谢酶 (SPS、SUSY、AINV、NINV) 活性之间的相关性进行了分析。结果表明，蔗糖磷酸合酶基因 *AeSPS* 相对表达量与果实 Suc 含量呈现极显著正相关关系；*AeSPS* 相对表达量与 SPS 活性和 SUSY 活性同样表现极显著正相关关系，但是与 AINV 活性和 NINV 活性之间分别为极显著负相关和显著负相关关系 (表 2)。蔗糖合酶基因 *AeSUSY* 相对表达量与 Suc 含量表现出无显著性差异的负相关关系；与 SPS 活性、SUSY 活性、AINV 活性之间均为负相关关系，但均无显著性差异；与 NINV 活性正相关但无显著性差异 (表 2)。

表 2 蔗糖代谢酶基因相对表达量与蔗糖含量与蔗糖代谢酶活性之间的相关性

Table 2 Correlations between sucrose content and the activity of sucrose-metabolizing enzymes or the relative expression levels of genes encoding sucrose-metabolizing enzymes

基因	蔗糖或蔗糖代谢酶 Sucrose or sucrose-metabolizing enzymes				
	Suc	SPS	SUSY	AINV	NINV
<i>AeSPS</i>	0.952**	0.925**	0.952**	-0.961**	-0.875*

<i>AeSUSY</i>	-0.539	-0.432	-0.539	-0.624	0.627
<i>AeAINV</i>	-0.317	-0.404	-0.451	0.407	0.396
<i>AeNINV</i>	0.901*	0.956**	0.923**	-0.896*	-0.636

酸性转化酶基因 *AeAINV* 相对表达量与 Suc 含量呈负相关关系；与其编码酶 AINV 的活性为正相关关系；与 SPS 活性和 SUSY 活性之间均为负相关关系；与 NINV 活性为正相关关系。然而，上述各指标之间的相关性均无显著性差异（表 2）。与预期结果相反，蔗糖中性转化酶基因 *AeNINV* 相对表达量与 Suc 含量呈现显著正相关关系，而其与其编码酶 NINV 的活性之间却呈现无显著性差异的负相关关系。此外，*AeNINV* 相对表达量与 SPS 活性和 SUSY 活性之间均为极显著正相关关系；与 AINV 活性呈现显著负相关关系（表 2）。可见，猕猴桃果实中蔗糖代谢调控是一个非常复杂的过程，蔗糖的代谢过程可能受到多个基因和多个代谢酶共同影响。

3 讨论

3.1 高可溶性糖含量显著提高了果实成熟期赣绿 1 号毛花猕猴桃果实品质

可溶性糖是调控水果风味尤其是甜味的重要物质，其含量会显著影响消费者对于水果的偏好^[14,20]。本研究发现，赣绿 1 号猕猴桃果实成熟期可溶性糖含量是赣绿 6 号的 1.53 倍，而其果实中可滴定酸含量仅为赣绿 6 号的 72.96%。相比于赣绿 6 号，赣绿 1 号可被视为高糖型猕猴桃果实。在果实成熟期，两者果实可溶性固形物含量趋势与可溶性糖含量趋势一致，而干物质含量并无显著性差异。因此，赣绿 1 号果实中高可溶性糖含量很大程度上引起可溶性固形物含量的增加，这也解释了两个品种的 SS 和 SSC 之间存在的极高的相关性系数（0.980）；而且，赣绿 1 号果实具备的高可溶性糖含量也显著提高了果实甜度值以及糖酸比，改善了果实风味品质，使其成为一个具有独特优势的毛花猕猴桃品种。

3.2 蔗糖含量对毛花猕猴桃果实成熟期可溶性糖含量具有重要影响

本研究发现，在果实成熟期，赣绿 1 号果实中 3 种主要可溶性糖（葡萄糖、果糖、蔗糖）的总含量是赣绿 6 号果实的 1.44 倍，这种含量差异主要由两者蔗糖和果糖含量的差异引起，其中蔗糖含量差异尤为明显。蔗糖是引起毛花猕猴桃赣绿 1 号和赣绿 6 号果实成熟期可溶性糖含量存在显著差异的主要糖类。任金立^[21]对两个薄皮甜瓜品种进行研究发现，在果实发育的不同时期，两个品种果实糖含量均表现出显著差异，而蔗糖含量的差异引起两个甜瓜品种间甜度产生显著差异，这一结论与本研究结果一致。姚改芳等^[18]对不同栽培种梨果实的研究发现，成熟期梨果实糖分主要由果糖、葡萄糖、蔗糖和山梨醇组成，其中果糖含量最高且稳定，其余糖分含量存在较大差异。刘涵^[22]对 3 个不同品种（系）猕猴桃果实可溶性糖进行了研究，结果发现，在果实成熟阶段，两个中华猕猴桃品种皖金和红阳的葡萄糖含量在可溶性糖中占比最高，两者均为葡萄糖优势型果实；而对粤猕猴桃果实中果糖含量占比最高，为果糖优势型果实。本研究中，赣绿 1 号猕猴桃果实成熟期 3 种可溶性糖含量差异较小，它们占可溶性总糖含量的比例分别为 32.462%（葡萄糖）、35.71%（果糖）和 31.82%（蔗糖）；

而赣绿 6 号猕猴桃果实中葡萄糖占可溶性总糖含量的比例最高（49.26%），其次为果糖（36.78%）、蔗糖（13.96%）；类似于上述皖金和红阳猕猴桃，赣绿 6 号同样可被视为葡萄糖优势型果实。相似地，刘春宏等^[23]对一个野生毛花猕猴桃的研究发现，在成熟阶段，野生毛花猕猴桃果实中葡萄糖积累最多，其次为果糖，蔗糖积累最少。对不同品种软枣猕猴桃进行的研究发现，蔗糖通常是果实中积累量最多的可溶性糖种类^[24-25]。此外，蔗糖也是糯米糍荔枝^[26]和 10 个不同品种杏^[27]果实成熟阶段积累量最多的可溶性糖。而成熟阶段的苹果果实中，果糖含量占可溶性糖的比例超过 55%^[28]。可见，不同种类果树中，果实可溶性糖的积累可能存在较大差异；同一种类不同品种的果树，果实中不同可溶性糖的含量也可能存在明显差异。

3.3 蔗糖磷酸合酶及蔗糖磷酸合酶基因对猕猴桃果实成熟期蔗糖代谢具有显著调控作用

蔗糖是植物光合作用的主要产物，其对植物生长发育、逆境防御和果实品质提升等发挥重要作用。蔗糖及其代谢产物也是植物生长发育的能量来源；同时又能作为信号分子参与细胞代谢调控^[1]。SPS 对蔗糖积累起重要作用，多数果树果实成熟过程中蔗糖积累水平与 SPS 活性呈正相关关系。本研究发现，在果实成熟期，赣绿 1 号果实 SPS 活性极显著高于赣绿 6 号果实，且两个品种果实蔗糖含量与 SPS 活性极显著正相关。由此可推测，蔗糖磷酸合酶是调控毛花猕猴桃果实成熟期蔗糖代谢的关键酶。在甜瓜中，反义表达蔗糖磷酸合酶基因 *CmSPS1* 后，转基因植株成熟果实中蔗糖浓度和 SPS 活性均降低，果实变得更小，说明 SPS 在调控甜瓜果实发育和果实品质形成中起重要作用^[29]。本研究发现，赣绿 1 号猕猴桃成熟果实中 SPS 编码基因 *AeSPS* 的相对表达量达是赣绿 6 号的 4.81 倍，*AeSPS* 基因表达量与果实 SPS 活性和蔗糖含量均表现出极显著正相关关系，推测 *AeSPS* 基因是调控毛花猕猴桃果实成熟期 SPS 活性的关键基因。

本研究发现，赣绿 1 号成熟果实中 SUSY 活性也显著高于赣绿 6 号，但其编码基因 *AeSUSY* 在两个品种中的相对表达量并无显著性差异，且 *AeSUSY* 基因相对表达量与果实蔗糖含量为负相关关系，说明 SUSY 的活性调节机制可能比较复杂，*AeSUSY* 基因并不是毛花猕猴桃果实蔗糖积累的关键调控基因。SUSY 能够可逆催化蔗糖分解与合成，但通常认为在库器官中 SUSY 主要起分解蔗糖的作用^[30-31]。将一个番茄 SUSY 编码基因反义表达后，转基因番茄果实 SUSY 活性被显著抑制，蔗糖含量与对照相比并无显著性差异，而番茄植株坐果率下降，推测 SUSY 主要参与番茄幼果中蔗糖输入调控^[32]。本研究还发现，赣绿 1 号果实中，负责调控蔗糖降解的蔗糖酸性转化酶（AINV）和蔗糖中性转化酶（NINV）的活性均显著低于赣绿 6 号果实，但它们的活性均大幅度低于两个品种中 SPS 和 SUSY 的活性，表明它们介导的蔗糖分解代谢对毛花猕猴桃果实成熟期蔗糖代谢的影响可能相对有限。此外，AINV 和 NINV 的活性与其各自的编码基因 *AeAINV* 和 *AeNINV* 的表达水平并不完全一致，暗示蔗糖转化酶活性不仅与其编码基因的表达量有关，亦受蛋白水调控^[33]，而相关作用机制需要进行进一步研究。

4 结论

本研究以高糖型（赣绿 1 号）和低糖型（赣绿 6 号）两个毛花猕猴桃品种为研究对象，对成熟期果实品质指标进行了系统分析，首次发现蔗糖是引起毛花猕猴桃果实可溶性糖含量存在较大差异的主要糖类，推测蔗糖磷酸合酶及其编码基因 *AeSPS* 是负责毛花猕猴桃果实成熟期蔗糖积累的关键代谢酶和关键调控基因。本研究结果为深入理解毛花猕猴桃果实蔗糖调控机制和果实风味品质的遗传改良提供了重要的理论依据。

参考文献 References:

- [1] SADDHE A A, MANUKA R, PENNA S. Plant sugars: Homeostasis and transport under abiotic stress in plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171(4): 739-755.
- [2] NIE X S, HONG C, WANG Q Y, LU M, AN H M. Sugar composition and transcriptome analysis in developing ‘Fengtang’ plum (*Prunus salicina* Lindl.) reveal candidate genes regulating sugar accumulation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 202: 107955.
- [3] MEHDI F, GALANI S, WICKRAMASINGHE K P, ZHAO P F, LU X, LIN X Q, XU C H, LIU H B, LI X J, LIU X L. Current perspectives on the regulatory mechanisms of sucrose accumulation in sugarcane[J]. *Heliyon*, 2024, 10(5): e27277.
- [4] YOON J, CHO L H, TUN W, JEON J S, AN G. Sucrose signaling in higher plants[J]. *Plant Science*, 2021, 302: 110703.
- [5] ZHU L C, LI B Y, WU L M, LI H X, WANG Z Y, WEI X Y, MA B Q, ZHANG Y F, MA F W, RUAN Y L, LI M J. MdERDL6-mediated glucose efflux to the cytosol promotes sugar accumulation in the vacuole through up-regulating TSTs in apple and tomato[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(1): e2022788118.
- [6] QIAO K K, ZENG Q T, LV J Y, CHEN L L, HAO J X, WANG D, MA Q F, FAN S L. Exploring the role of GhN/AINV23: Implications for plant growth, development, and drought tolerance[J]. *Biology Direct*, 2024, 19(1): 22.
- [7] ZHANG L H, ZHU L C, XU Y, LÜ L, LI X G, LI W H, LIU W D, MA F W, LI M J, HAN D G. Genome-wide identification and function analysis of the sucrose phosphate synthase MdSPS gene family in apple[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22(7): 2080-2093.
- [8] BHARALI A, BARUAH K K. Effects of integrated nutrient management on sucrose phosphate synthase enzyme activity and grain quality traits in rice[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2022, 28(2): 383-389.
- [9] MA M Y, ZHU T, CHENG X Y, LI M Y, YUAN G L, LI C B, ZHANG A H, LU C M, FANG Y, ZHANG Y. Sucrose phosphate synthase 8 is required for the remobilization of carbon reserves in rice stems during grain filling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(1): 137-151.
- [10] ISHIMARU K, ONO K, KASHIWAGI T. Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate-gene strategy[J]. *Planta*, 2004, 218(3): 388-395.
- [11] DO NASCIMENTO J R, CORDENUNSI B R, LAJOLO F M, ALCOCER M J. Banana sucrose-phosphate synthase gene expression during fruit ripening[J]. *Planta*, 1997, 203(3): 283-288.
- [12] KOMATSU A, MORIGUCHI T, KOYAMA K, OMURA M, AKIHAMA T. Analysis of sucrose synthase genes in citrus suggests different roles and phylogenetic relationships[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002,

53(366): 61-71.

[13] YU X Y, WANG X F, FAN J D, TIAN H M, ZHENG C C. Cloning and characterization of a sucrose phosphate synthase-encoding gene from muskmelon[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2007, 132(4): 557-562.

[14] JIA D F, XU Z Y, CHEN L, HUANG Q, HUANG C H, TAO J J, QU X Y, XU X B. Analysis of organic acid metabolism reveals citric acid and malic acid play major roles in determining acid quality during the development of kiwifruit (*Actinidia eriantha*)[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2023, 103(12): 6055-6069.

[15] JIA D F, GAO H, HE Y Q, LIAO G L, LIN L T, HUANG C H, XU X B. Kiwifruit *Monodehydroascorbate reductase 3* gene negatively regulates the accumulation of ascorbic acid in fruit of transgenic tomato plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(24): 17182.

[16] 徐小彪, 廖光联, 黄春辉, 贾东峰, 钟敏, 曲雪艳, 刘青, 高欢. 甜香型毛花猕猴桃新品种赣绿 1 号的选育[J]. 果树学报, 2024, 41(2): 358-361.

XU Xiaobiao, LIAO Guanglian, HUANG Chunhui, JIA Dongfeng, ZHONG Min, QU Xueyan, LIU Qing, GAO Huan. A novel sweet aromatic cultivar of *Actinidia eriantha* ‘Ganlü No. 1’[J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(2): 358-361.

[17] 曹建康, 姜微波, 赵玉梅. 果蔬采后生理生化实验指导[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2007.

CAO Jiankang, JIANG Weibo, ZHAO Yumei. Experiment guidance of postharvest physiology and biochemistry of fruits and vegetables[M]. Beijing: China Light Industry Press, 2007.

[18] 姚改芳, 张绍铃, 曹玉芬, 刘军, 吴俊, 袁江, 张虎平, 肖长城. 不同栽培种梨果实中可溶性糖组分及含量特征[J]. 中国农业科学, 2010, 43(20): 4229-4237.

YAO Gaifang, ZHANG Shaoling, CAO Yufen, LIU Jun, WU Jun, YUAN Jiang, ZHANG Huping, XIAO Changcheng. Characteristics of components and contents of soluble sugars in pear fruits from different species[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(20): 4229-4237.

[19] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method[J]. Methods, 2001, 25(4): 402-408.

[20] ZHU L C, LI Y Z, WANG C C, WANG Z Q, CAO W J, SU J, PENG Y J, LI B Y, MA B Q, MA F W, RUAN Y L, LI M J. The SnRK_{2.3}-AREB1-TST1/2 cascade activated by cytosolic glucose regulates sugar accumulation across tonoplasts in apple and tomato[J]. Nature Plants, 2023, 9(6): 951-964.

[21] 任金立. 薄皮甜瓜品系 DX108 与 DX3-5 果实甜度差异分析及其响应基因的筛选[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2023.

REN Jinli. Differential mechanism analysis and screening of responsive genes related to sweetness of fruits in two orient melon lines, DX108 and DX3-5[D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2023.

[22] 刘涵. 猕猴桃生理生化变化规律及调控猕猴桃果实大小发育的基因筛选[D]. 重庆: 重庆三峡学院, 2024.

LIU Han. Physiological and biochemical changes and screening of genes regulating fruit size in kiwifruit[D]. Chongqing: Chongqing Three Gorges University, 2024.

[23] 刘春宏, 邱国良, 刘志斌, 杨毅, 庄启国, 张茜. 毛花猕猴桃果实发育过程中理化性质的变化研究[J]. 四川大学学报 (自然科学版), 2019, 56(5): 951-956.

LIU Chunhong, QIU Guoliang, LIU Zhibin, YANG Yi, ZHUANG Qiguo, ZHANG Qian. Study on the changes of physicochemical properties of *A. eriantha* during the fruit development[J]. Journal of Sichuan University (Natural Science Edition), 2019, 56(5): 951-956.

- [24] HE Y L, QIN H Y, WEN J L, CAO W Y, YAN Y P, SUN Y N, YUAN P Q, SUN B W, FAN S T, LU W P, LI C Y. Characterization of key compounds of organic acids and aroma volatiles in fruits of different *Actinidia argute* resources based on high-performance liquid chromatography (HPLC) and headspace gas chromatography-ion mobility spectrometry (HS-GC-IMS)[J]. *Foods*, 2023, 12(19): 3615.
- [25] 安娇. 软枣猕猴桃果实发育过程中糖酸组分及其相关酶活性的变化[D]. 延吉: 延边大学, 2020.
AN Jiao. Changes of sugar and acid components and related enzyme activities during fruit development of *Actinidia arguta*[D]. Yanji: Yanbian University, 2020.
- [26] 王惠聪, 黄辉白, 黄旭明. 荔枝果实的糖积累与相关酶活性[J]. 园艺学报, 2003, 30(1): 1-5.
WANG Huicong, HUANG Huibai, HUANG Xuming. Sugar accumulation and related enzyme activities in the litchi fruit of ‘Nuomici’ and ‘Feizixiao’ [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(1): 1-5.
- [27] 陈美霞, 陈学森, 慈志娟, 史作安. 杏果实糖酸组成及其不同发育阶段的变化[J]. 园艺学报, 2006, 33(4): 805-808.
CHEN Meixia, CHEN Xuesen, CI Zhijuan, SHI Zuoan. Changes of sugar and acid constituents in apricot during fruit development[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(4): 805-808.
- [28] TAO H X, SUN H Q, WANG Y F, SONG X N, GUO Y P. New insights on ‘GALA’ apple fruit development: Sugar and acid accumulation: A transcriptomic approach[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(2): 680-702.
- [29] TIAN H M, MA L Y, ZHAO C, HAO H, GONG B, YU X Y, WANG X F. Antisense repression of sucrose phosphate synthase in transgenic muskmelon alters plant growth and fruit development[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2010, 393(3): 365-370.
- [30] GESSLER A. Sucrose synthase - an enzyme with a central role in the source-sink coordination and carbon flow in trees[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(1): 8-10.
- [31] KHANBO S, SOMYONG S, PHETCHAWANG P, WIROJSIRASAK W, UKOSKIT K, KLOMSA-ARD P, POOTAKHAM W, TANGPHATSORNNUANG S. A SNP variation in the Sucrose synthase (*SoSUS*) gene associated with sugar-related traits in sugarcane[J]. *PeerJ*, 2023, 11: e16667.
- [32] D’Aoust M A, YELLE S, NGUYEN-QUOC B. Antisense inhibition of tomato fruit sucrose synthase decreases fruit setting and the sucrose unloading capacity of young fruit[J]. *The Plant Cell*, 1999, 11(12): 2407-2418.
- [33] 杨月, 程远, 阮美颖, 王荣青, 叶青静, 姚祝平, 周国治, 万红建. 蔗糖转化酶抑制蛋白研究进展[J]. 浙江农业科学, 2023, 64(5): 1236-1241.
YANG Yue, CHENG Yuan, RUAN Meiyong, WANG Rongqing, YE Qingjing, YAO Zhuping, ZHOU Guozhi, WAN Hongjian. The research progress of invertase inhibitor[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2023, 64(5): 1236-1241.