



帅良, 庞纪伟, 胡美华, 等. 龙眼果实采后贮藏期间糖代谢及相关基因表达的分析[J]. 南京农业大学学报, 2024, 47(5): 979-988.  
SHUAI Liang, PANG Jiwei, HU Meihua, et al. Analysis of sugar metabolism and expression of related genes of longan fruit during the postharvest storage[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, 47(5): 979-988.

## 龙眼果实采后贮藏期间糖代谢及相关基因表达的分析

帅良<sup>1,2</sup>, 庞纪伟<sup>2,3</sup>, 胡美华<sup>1</sup>, 廖玲燕<sup>1</sup>, 殷菲胧<sup>2</sup>, 刘云芬<sup>2</sup>, 李小洁<sup>2</sup>, 何妹英<sup>2\*</sup>

(1.南昌师范学院化学与食品科学学院, 江西 南昌 330023; 2.贺州学院食品与生物工程学院/  
广西康养食品科学与技术重点实验室, 广西 贺州 542899; 3.广西科技大学生物与化学工程学院, 广西 柳州 545006)

**摘要:** [目的] 本文旨在探究采后常温 (RT) 和低温 (LT) 贮藏过程中龙眼果实糖含量和代谢相关酶活性及基因表达变化的规律, 为龙眼果实采后贮藏保鲜提供参考依据。 [方法] 以“储良”龙眼为试验材料, 设置 4 °C 和 25 °C 处理, 探究其可溶性固形物 (TSS)、蔗糖、葡萄糖和果糖含量变化情况及相关糖代谢酶活性和相关基因表达量的变化规律。 [结果] 不同贮藏温度下龙眼果实的糖含量变化不同, 常温贮藏过程中蔗糖含量下降, 葡萄糖和果糖含量上升, 而低温贮藏保持较高的蔗糖含量, 促进葡萄糖和果糖含量快速下降。与常温贮藏相比, 低温贮藏提高了蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性, 抑制中性转化酶 (NI)、酸性转化酶 (AI)、蔗糖合成酶 (SS)、果糖激酶 (FRK) 和己糖激酶 (HXK) 活性, 抑制 *DINI*、*DIAI*、*DISPS*、*DIFRK* 和 *DIHXK* 基因的表达。相关性分析表明, 低温贮藏改变了龙眼果实中蔗糖含量与糖代谢相关酶活性和基因表达的关系。主成分分析也显示, 低温贮藏延缓了龙眼果实蔗糖代谢的发生, 保持较好的果实品质。 [结论] 低温贮藏通过调控龙眼果实糖代谢相关基因的表达, 影响相关酶活性进而使糖组分发生变化, 使龙眼果实保持较高的蔗糖含量, 从而延缓龙眼果实品质劣变。

**关键词:** 龙眼; 糖代谢; 酶活性; 基因表达; 相关性分析

中图分类号: TS255.3

文献标志码: A

文章编号: 1000-2030(2024)05-0979-10

## Analysis of sugar metabolism and expression of related genes of longan fruit during the postharvest storage

SHUAI Liang<sup>1,2</sup>, PANG Jiwei<sup>2,3</sup>, HU Meihua<sup>1</sup>, LIAO Lingyan<sup>1</sup>,  
YIN Feilong<sup>2</sup>, LIU Yunfen<sup>2</sup>, LI Xiaojie<sup>2</sup>, HE Meiyong<sup>2\*</sup>

(1.School of Chemistry and Food Science, Nanchang Normal University, Nanchang 330023, China; 2.School of Food and Bioengineering/Guangxi Key Laboratory of Health Care Food Science and Technology, Hezhou University, Hezhou 542899, China; 3.College of Biological and Chemical Engineering, Guangxi University of Science and Technology, Liuzhou 545006, China)

**Abstract:** [Objectives] The purpose of this paper was to investigate the changes in sugar content and metabolism-related enzyme activities and gene expression of longan fruits during postharvest storage at room temperature (RT) and low temperature (LT), and to provide a reference basis for postharvest storage and preservation of longan fruits. [Methods] Taking 'Chuliang' longan as the test material, 4 °C and 25 °C treatments were set to investigate the changes of total soluble solids (TSS), sucrose, glucose and fructose contents, and the change rules of related sugar metabolism enzyme activities and related gene expressions. [Results] Sugar content of longan fruit varied differentially at different storage temperatures. Sucrose content decreased, glucose and fructose content increased during RT storage, while LT storage maintained high sucrose content, glucose and fructose content decreased rapidly. Compared with RT storage, sucrose phosphate synthase (SPS) activity increased, neutral invertase (NI), acid invertase (AI), sucrose synthase (SS), fructokinase (FRK) and hexokinase (HXK) activities were inhibited and the expression of *DINI*, *DIAI*, *DISPS*, *DIFRK*, *DIHXK* genes was inhibited at LT storage. Correlation analysis showed that the relationship about sucrose content, sugar metabolism-related enzyme activities and gene expression were altered in longan fruits at LT storage. In addition, principal component analysis also indicated that LT storage delayed the onset of sucrose metabolism in longan fruit and maintained better fruit quality. [Conclusions] By regulating the expression of genes related to sugar metabolism in longan fruits, low temperature storage affected the activity of related enzymes and then changed the sugar components, so that longan fruits maintained high sucrose content and delayed the quality deterioration of longan fruits.

**Keywords:** longan; sugar metabolism; enzyme activity; gene expression; correlation analysis

收稿日期: 2023-10-23

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31860457, 32260611); 南昌师范学院博士启动基金项目 (NSBSJJ2023002)

\*通信作者: 何妹英, 博士, 助理研究员, 主要从事果蔬采后生理与分子生物学研究, E-mail: Hmy373952861@163.com。

龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 属无患子科龙眼属, 是中国南方重要的亚热带特色水果, 深受人们的喜爱<sup>[1-2]</sup>。龙眼是一种非呼吸跃变型果实, 成熟于高温高湿的盛夏, 采后生理代谢旺盛, 极不耐贮藏<sup>[3-4]</sup>。糖类和有机酸是龙眼果肉中的主要营养成分, 其中糖类是可溶性固形物的重要组分, 占新鲜果实质量的16%~25%。蔗糖、葡萄糖和果糖是龙眼果肉中的主要糖分, 其含量和组成是决定果实品质和风味的重要因素, 而糖分的积累和代谢离不开相关酶的调控<sup>[5-7]</sup>。因此糖代谢是影响龙眼果实品质的关键因素。

果实采后仍是活的生命体, 仍进行着高度协调和复杂的生理生化反应。糖在相应代谢酶的作用下不断发生着分解、合成与转化, 为果实多种代谢过程提供底物、中间反应物、能量、还原力等, 是果实品质和风味形成的重要决定因素<sup>[8]</sup>。按照糖代谢的产物可将果实中的糖代谢分为蔗糖代谢、山梨醇代谢、己糖代谢、淀粉代谢等<sup>[9]</sup>。蔗糖是主导龙眼果实甜味的主要糖分, 蔗糖在相关酶的作用下, 一部分转化成淀粉与纤维素, 另一部分分解转化成果糖与葡萄糖<sup>[10]</sup>。蔗糖代谢密切相关的酶主要有蔗糖磷酸合成酶 (SPS)、蔗糖合成酶 (SS) 和转化酶 (invertase, Inv) [包括酸性转化酶 (AI) 及中性转化酶 (NI)]<sup>[11]</sup>。蔗糖在细胞质中通过转化酶 (NI、AI) 或 SS 降解为葡萄糖和果糖。然后, 葡萄糖和果糖可通过果糖激酶 (FRK) 或己糖激酶 (HXK) 分别转化为果糖-6-磷酸和葡萄糖-6-磷酸<sup>[12]</sup>, 这些磷酸化的糖将被重新用作蔗糖合成的底物。值得注意的是, SS 既能合成蔗糖又能水解蔗糖, 具有双功能酶的特性, 但在采后果实中 SS 主要起分解蔗糖的作用<sup>[13]</sup>; 转化酶催化蔗糖不可逆地分解为果糖和葡萄糖; SPS 是蔗糖合成中的关键性酶, 可以催化己糖合成蔗糖<sup>[14]</sup>。糖代谢及糖信号途径可作为信号分子调控果实的生长发育与相关基因的表达, 影响果实成熟和衰老的进程。

为了防止常温贮藏过程中果实后熟较快而导致腐烂变质, 采后果实通常利用低温进行贮藏。孔祥佳等<sup>[15]</sup>研究表明, 龙眼果实经 (3±0.5) °C 低温处理后, 能有效延缓果皮褐变和果肉自溶的发生, 提高果实品质。张强等<sup>[16]</sup>研究发现, 低温贮藏下的龙眼果实生理活动进程趋于平缓, 不易遭受自由基的侵害, 减缓衰老进程, 利于果实保鲜。陈锦等<sup>[17]</sup>通过对比低温 (3±0.5) °C 与室温 (25±0.5) °C 贮藏的龙眼发现, 低温贮藏的龙眼果实采后呼吸强度明显低于室温贮藏, 且低温贮藏可以保持较高的类黄酮和可溶性固形物等营养物质含量。然而, 关于低温对龙眼果实糖代谢变化的影响鲜有报道, 本研究通过对比龙眼果实在常温和低温贮藏过程中糖组分、糖代谢相关酶及相关基因的变化规律, 进一步从分子层面研究温度对龙眼果实采后糖代谢的影响, 为龙眼果实采后贮藏保鲜技术研发提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与仪器

龙眼品种为‘储良’, 采购于贺州市八步区农贸市场。挑选形状正常、无病虫害、无机械伤的果实, 清洗干净后捞出晾干, 用 PE 保鲜膜及塑料托盘进行包装, 每个托盘装 40 个, 分别在 4 °C (LT) 和 25 °C (RT) 的恒温箱中贮藏。4 °C 贮藏的每 7 d 取样 1 次, 25 °C 贮藏的每 2 d 取样 1 次, 果肉用液氮冷冻存于 -80 °C 低温冰箱用于后续指标测定。

蔗糖、果糖和葡萄糖 (色谱纯, 纯度 ≥99%) 购于上海源叶生物科技有限公司; HEPES 购于上海源叶生物科技有限公司; 二硫苏糖醇 (DTT)、牛血清蛋白 (BSA) 和 Triton-100 购于北京索莱宝科技有限公司。手持折光仪 LH-B55 购于上海勃基仪器仪表有限公司; 紫外可见分光光度计 UV-1600PC 购于上海美普达仪器有限公司; LC-2030C 3D 高效液相色谱仪购于岛津企业管理 (中国) 有限公司。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 可溶性固形物 (TSS) 含量测定** 随机取 10 个果实, 去皮去核, 用果肉榨汁, 经 4 层纱布过滤, 用手持折光仪直接测定果汁 TSS 含量 (%)。

**1.2.2 可溶性糖含量测定** 果实可溶性糖含量测定采用关博洋等<sup>[18]</sup>和帅良等<sup>[19]</sup>的方法。

**1.2.3 中性转化酶 (NI) 活性** 酶的提取采用 Zhu 等<sup>[20]</sup>的方法, 并略有改动。准确称量 1 g 龙眼果肉, 加入 1.5 mL 的预冷提取缓冲液 (50 mmol·L<sup>-1</sup> HEPES-NaOH, 5 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>, 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA, 2.5 mmol·L<sup>-1</sup> DTT, 0.05% Triton-100, 0.5 mg·mL<sup>-1</sup> BSA, 10% 甘油), 转入 2 mL 离心管中, 4 °C、13 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 10 min, 取 1 mL 上清液过 PD-10 脱盐柱, 过滤后定容到 2 mL, 收集于管中作为酶提取液待用。

酶的测定采用 Lowell 等<sup>[21]</sup>的方法, 并略有改动。取 0.2 mL 酶提液加入 0.8 mL 的反应液 [10 g·L<sup>-1</sup> 蔗糖, 100 mmol·L<sup>-1</sup> 醋酸-磷酸钾 (pH7.5), 5 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>, 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA], 在 34 °C 水浴 1 h 后, 沸水

浴 5 min 以终止反应。采用 3,5-二硝基水杨酸法测定还原糖含量;另取 0.2 mL 酶提液沸水浴 5 min 作为对照。用两者的差值来计算还原糖产生速率,表示转化酶的活性。

**1.2.4 酸性转化酶(AI)活性** 采用 Lowell 等<sup>[21]</sup>的方法测定 AI 活性,并略有改动。酶液的提取同 1.2.3 节。测定方法与 NI 相同,反应液为 100 mmol·L<sup>-1</sup> pH5.5 醋酸-醋酸钠缓冲液(含 10 g·L<sup>-1</sup>蔗糖)。

**1.2.5 蔗糖合成酶(SS)活性** 采用 Lowell 等<sup>[21]</sup>的方法测定 SS 活性,并略作修改。酶液的提取同 1.2.3 节。取 100 μL 酶提液加入 100 μL 反应液[80 mmol·L<sup>-1</sup> MES 缓冲液(pH5.5),5 mmol·L<sup>-1</sup> NaF,100 mmol·L<sup>-1</sup> 蔗糖,5 mmol·L<sup>-1</sup> 尿苷二磷酸(UDP)]于 30 °C 反应 30 min,沸水浴 5 min 以终止反应。采用 3,5-二硝基水杨酸法测定还原糖含量;另取 0.1 mL 酶提液沸水浴 10 min 作为对照。用两者的差值来计算还原糖产生速率,表示 SS 的活性。对照反应体系中不含 UDP。

**1.2.6 蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性** 采用 Komatsu 等<sup>[22]</sup>和 Hubbard 等<sup>[23]</sup>的方法测定 SPS 活性,并略作修改。酶液的提取同 1.2.3 节。取 100 μL 酶液加入 100 μL 的反应液[10 mmol·L<sup>-1</sup> 尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG),5 mmol·L<sup>-1</sup> 果糖-6-磷酸(F-6-P),15 mmol·L<sup>-1</sup> 葡萄糖-6-磷酸(G-6-P),15 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>,1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA,100 mmol·L<sup>-1</sup> 硼酸缓冲液(pH8.0)],反应时间为 30 min,其余与蔗糖合成酶活性测定相同。对照反应体系中不含 F-6-P 和 G-6-P。

**1.2.7 果糖激酶(FRK)和己糖激酶(HXK)活性** 采用 Huber 等<sup>[24]</sup>的方法测定 FRK 和 HXK 活性,并略作修改。酶液的提取同 1.2.3 节。在 0.4 mL 的反应体系中包含 30 mmol·L<sup>-1</sup> HEPES-NaOH(pH7.5)、1 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、0.6 mmol·L<sup>-1</sup> Na<sub>2</sub>EDTA、1 mmol·L<sup>-1</sup> KCl、1 mmol·L<sup>-1</sup> 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NAD)、1 mmol·L<sup>-1</sup> ATP、1 U 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(G-6-PDH),酶提取液 0.08 mL。测定己糖激酶(HXK)加入 2 mmol·L<sup>-1</sup> 葡萄糖启动反应。测定果糖激酶(FRK),再加入葡萄糖磷酸异构酶(PGI)1 U,然后加入 2 mmol·L<sup>-1</sup> 果糖启动反应。反应在 37 °C 下进行,根据一定时间内 A<sub>340</sub>处吸光值的变化,计算 FRK 或 HXK 活性。

**1.2.8 糖代谢相关基因的定量分析** 糖代谢相关基因实时荧光定量 PCR(RT-qPCR)的引物序列由上海生工生物工程公司合成,引物详细信息见表 1。RT-qPCR 使用荧光染料为 SYBR Green I Master(Roche),仪器为 Roche Lightcycler<sup>®</sup> 480,使用 384 孔模块。10 μL 扩增体系:cDNA 模板 1 μL,5 μmol·L<sup>-1</sup> 的上、下游引物各 0.5 μL,SYBR Green I Master 5 μL(Roche),ddH<sub>2</sub>O 3 μL<sup>[19]</sup>。使用 *DlActin* 基因作为内参进行 RT-qPCR 分析。反应程序:95 °C 10 min;95 °C 10 s,60 °C 20 s,72 °C 20 s,40 个循环;熔解曲线(95 °C 5 s,65 °C 1 min,97 °C),40 °C 冷却 10 s<sup>[25-26]</sup>。相对表达量计算采用 2<sup>-ΔΔC<sub>t</sub></sup>法。

表 1 RT-qPCR 引物序列

Table 1 The primer sequence of RT-qPCR

基因 Gene	引物序列 Primer sequence(5'→3')	产物长度/bp Product length
<i>DIAI</i>	TCCAATACAGACAACAACTACGC/ACCCACATAAGGCAACCAAG	100
<i>DINI</i>	CGTTTCCTGTGAATGGTCTG/AATAAGTCCGACGCTTCGTC	139
<i>DISS</i>	GACCCGTCTCACTGGGATAAG/ATTTGATAAACCTCCACTCG	279
<i>DISPS</i>	GTTTGGCATCCCGTCCCG/GTCCTTCATAATCTGTGTCCCG	112
<i>DIFRK</i>	TATTCAAGGACGAGGAGCGG/GCAGCCACAAGTTTACGAGTT	139
<i>DIHXK</i>	TTACTGGGAGAGGAAGTGGCT/AACAAAATAAAAATCGTTATGGC	112
<i>DlActin</i>	TGCTATCCTTCGGTTGGACC/CGGACGATTTCCCGTTCAG	93

注:*DIAI*:龙眼酸性转化酶基因 *Dimocarpus longan* acid invertase gene;*DINI*:龙眼中性转化酶基因 *D. longan* neutral invertase gene;*DISS*:龙眼蔗糖合成酶基因 *D. longan* sucrose synthase gene;*DISPS*:龙眼蔗糖磷酸合成酶基因 *D. longan* sucrose phosphate synthase gene;*DIFRK*:龙眼果糖激酶基因 *D. longan* fructokinase gene;*DIHXK*:龙眼己糖激酶基因 *D. longan* hexokinase gene;*DlActin*:龙眼肌动蛋白基因 *D. longan* actin gene. 下同 The same as follows.

### 1.3 数据处理与作图

以上指标的测定均设置 3 个重复,结果以平均值±标准差(SD)表示。使用 Origin 2021 软件绘图,采用 Office 2013 和 SPSS v.26.0 软件进行数据处理和统计分析,并使用 Adobe Illustrator CS6 软件进行图形美化和编辑。

## 2 结果与分析

### 2.1 贮藏期间龙眼果实中可溶性固形物(TSS)、蔗糖、葡萄糖和果糖含量的变化

由图 1 可见:龙眼果实常温贮藏期间 TSS 含量变化幅度不大,低温贮藏期间 TSS 含量呈下降趋势。常温贮藏期间龙眼果实的蔗糖含量整体呈下降趋势,并在 6 d 时降至最低值。低温贮藏期间龙眼果实的蔗

糖含量呈先升后降的趋势。在贮藏前期和中期,蔗糖含量缓慢上升,并在贮藏 28 d 时达到最大值。在贮藏后期,果实中的蔗糖含量逐渐下降。在整个贮藏期间,低温贮藏的龙眼果实蔗糖含量均高于常温贮藏,说明低温贮藏可以保持较高的蔗糖含量。不同贮藏温度下龙眼果实葡萄糖含量变化趋势相反,常温贮藏期间葡萄糖含量缓慢上升,由 0 d 的  $35.4 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  上升到 8 d 的  $38.3 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,含量增加了 8.4%;然而,低温贮藏期间葡萄糖含量快速下降,葡萄糖含量由 0 d 的  $35.4 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  下降到 35 d 的  $18.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,含量下降了 47.7%。不同贮藏温度下龙眼果糖含量变化趋势与葡萄糖一致,表明低温抑制了龙眼果实中葡萄糖和果糖的生成。

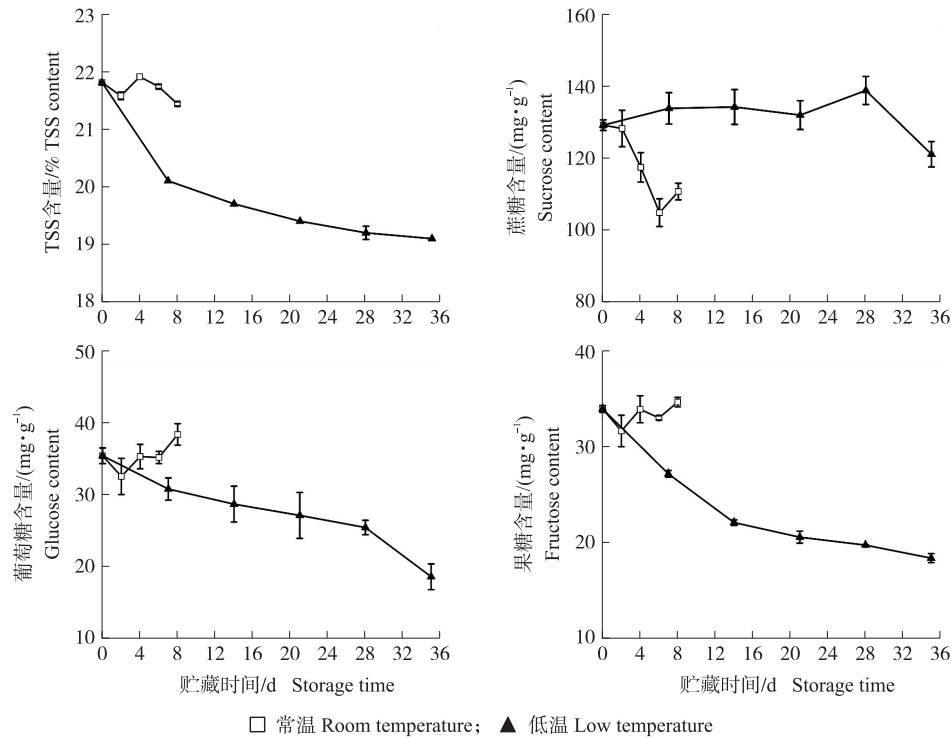


图1 龙眼果实采后常温和低温贮藏过程中可溶性固形物(TSS)、蔗糖、葡萄糖和果糖含量的变化  
Fig. 1 Changes in total soluble solids(TSS), sucrose, glucose and fructose contents of longan fruit during postharvest storage at room temperature and low temperature

## 2.2 贮藏期间龙眼果实中糖代谢相关酶活性的变化

由图2可见:常温贮藏期间龙眼果实 AI 活性总体呈上升趋势。在贮藏 0~4 d 时 AI 活性变化不明显,而贮藏 4~8 d AI 活性迅速升高。而低温贮藏期间龙眼果实 AI 活性整体呈下降趋势。FRK 活性变化趋势总体与 AI 活性相一致。在整个贮藏期间,低温贮藏的龙眼果实 AI 和 FRK 活性始终低于常温贮藏,表明低温抑制了 AI 和 FRK 活性,使 AI 和 FRK 活性维持在较低水平。

常温贮藏期间龙眼果实 NI 活性呈先下降后上升的趋势。在贮藏 2 d 时 NI 活性下降到最小值( $32.5 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ ),在 2~4 d 时 NI 活性变化不明显,在 4~8 d 时 NI 活性迅速上升并在 8 d 时达到  $40.2 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ 。低温贮藏期间龙眼果实 NI 活性变化总体呈下降趋势,在 35 d 时仅为 0 d 的 0.97 倍。表明低温可以延缓 NI 活性的上升。

常温贮藏期间龙眼果实 SS 和 HXK 活性均呈上升趋势,在 8 d 时分别达到 22.8 和  $36.4 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ ,为贮藏期内最高值。低温贮藏期间龙眼果实 SS 活性呈先升高后下降的趋势。SS 活性在 14 d 时达到最大值( $18.2 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ ),随着贮藏时间的延长,SS 活性逐渐降低,并保持稳定。HXK 活性呈上升趋势,但上升幅度变化缓慢。相对于常温贮藏,低温贮藏可以使龙眼果实中 SS 和 HXK 活性保持在较低水平,表明低温贮藏延缓了 SS 和 HXK 活性的上升。

常温贮藏期间龙眼果实 SPS 活性呈下降趋势,并在 8 d 时下降到最小值( $26.9 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ )。低温贮藏期间龙眼果实 SPS 活性呈先升高后下降的趋势。在 0~28 d SPS 活性急速升高并在 28 d 时升高到最大值( $37.7 \mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}$ ),在 28~35 d SPS 活性迅速下降。在整个贮藏期间,低温贮藏的龙眼果实 SPS 活性始终高于常温贮藏,表明低温贮藏可以提高 SPS 活性,促进蔗糖合成。

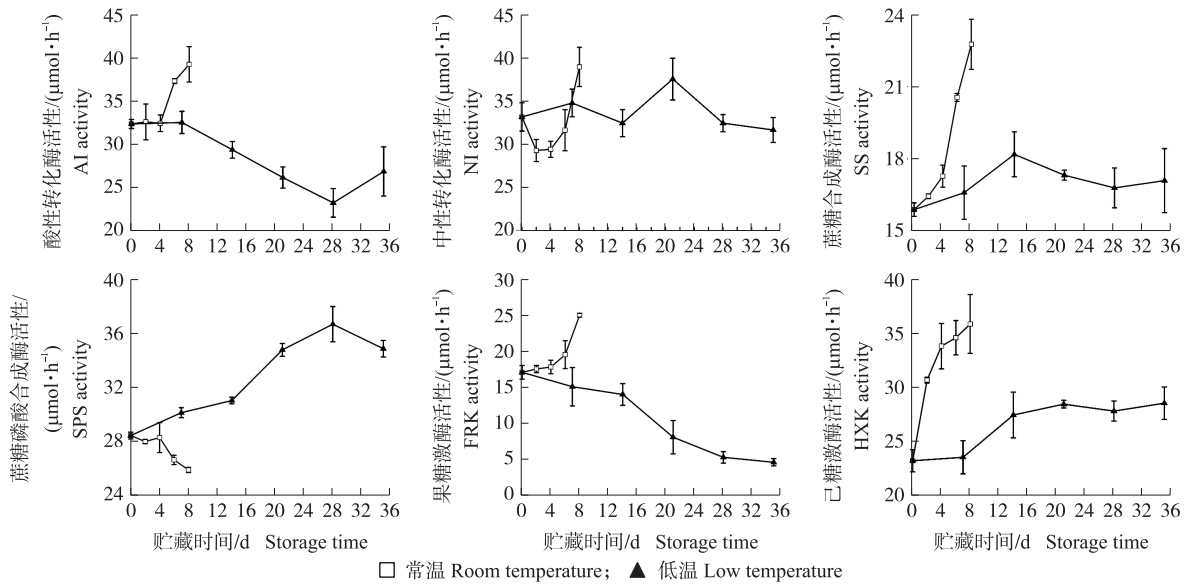


图 2 龙眼果实采后常温和低温贮藏过程中糖代谢相关酶活性的变化

Fig. 2 Changes in the activities of sugar metabolism-related enzymes of longan fruit during postharvest storage at room temperature and low temperature

AI; Acid invertase; NI; Neutral invertase; SS; Sucrose synthase; SPS; Sucrose phosphate synthase; FRK; Fructokinase; HXK; Hexokinase. The same as follows.

2.3 贮藏期间龙眼果实中糖代谢相关基因表达量的变化

由图 3 可见:常温贮藏期间 *DIAI* 基因的表达量呈急速上升的趋势,在 8 d 时表达量最高,此时龙眼果实 *DIAI* 基因的表达量为 0 d 的 2.09 倍。低温贮藏期间 *DIAI* 基因的表达量呈下降趋势,但总体变化不大,在 35 d 时仅为 0 d 的 0.77 倍。常温贮藏期间 *DINI* 基因的表达量变化趋势与 *DIAI* 基因相同。*DIHXX* 基因在常温贮藏期间的表达量呈上升趋势,低温贮藏期间则呈先升高后下降的趋势,与常温贮藏相比变化幅度不大。以上结果表明低温贮藏抑制了 *DIAI*、*DINI* 和 *DIHXX* 基因的表达。

龙眼果实贮藏期间 *DISS* 基因的表达量总体呈下降的趋势。*DISS* 基因在常温贮藏 0~4 d 表达量急速下降,8 d 时 *DISS* 基因的表达量为 0 d 的 0.35 倍。在低温贮藏 0~14 d, *DISS* 基因的表达量急速下降,14~35 d 总体变化不明显,35 d 时 *DISS* 基因的表达量为 0 d 的 0.50 倍。表明低温贮藏延缓了 *DISS* 基因表达量的下降速度。

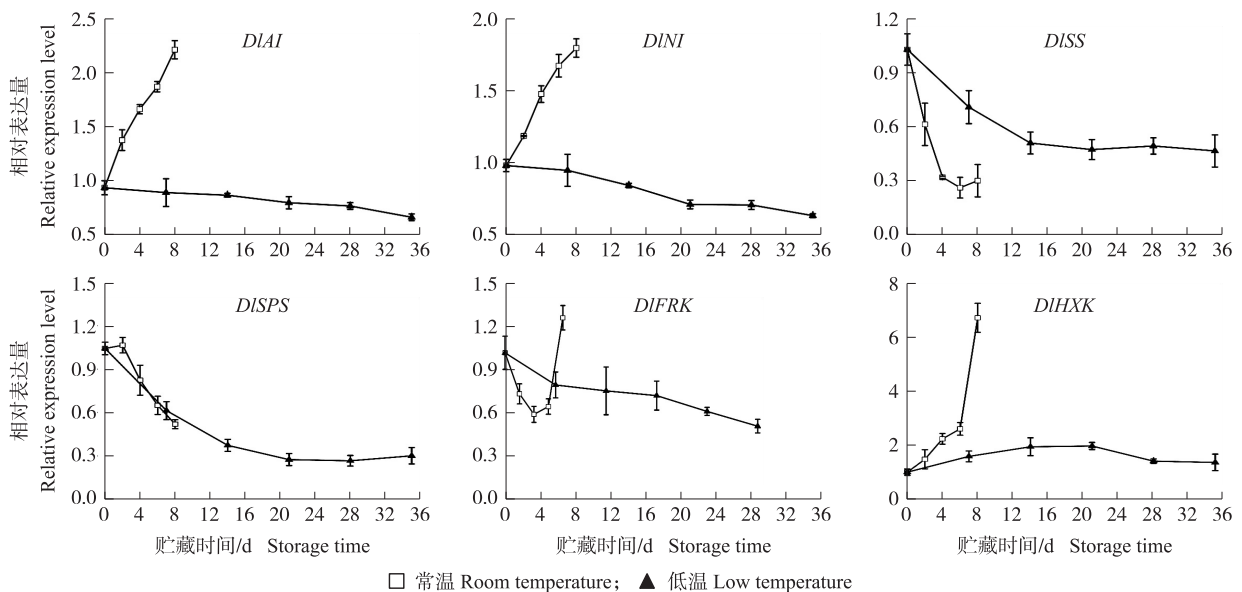


图 3 龙眼果实采后常温和低温贮藏过程中糖代谢相关基因表达量的变化

Fig. 3 Changes in the expression level of sugar metabolism-related genes of longan fruit during postharvest storage at room temperature and low temperature

常温贮藏期间 *DISPS* 基因的表达量总体呈下降趋势,贮藏 0~2 d, *DISPS* 基因的表达量小幅度升高, 2~8 d 急速下降,并在 8 d 时下降到最小值,此时 *DISPS* 基因的表达量为 0 d 的 0.50 倍。低温贮藏期间 *DISPS* 基因的表达量总体呈下降趋势,贮藏 0~14 d, *DISPS* 基因的表达量急速下降,14~28 d 下降缓慢,并在 28 d 时下降到最小值,28~35 d 小幅度升高,35 d 时 *DISPS* 基因的表达量为 0 d 的 0.29 倍。

常温贮藏期间 *DIFRK* 基因的表达量呈先下降后上升的趋势。贮藏 0~4 d, *DIFRK* 基因的表达量快速下降,4~6 d 缓慢上升,6~8 d 急速上升,并在 8 d 时表达量达到最大值。低温贮藏期间 *DIFRK* 基因的表达量总体呈下降趋势,但下降幅度较为缓慢,35 d 时 *DIFRK* 基因的表达量为 0 d 的 0.50 倍。

2.4 贮藏期间龙眼果实糖代谢相关指标及基因表达相关性分析

由图 4 可见:常温贮藏的龙眼果实 TSS 含量与糖代谢相关指标和基因均无显著相关性,而低温贮藏的龙眼果实 TSS 含量与葡萄糖、FRK 活性、*DINI* 表达量呈显著正相关( $P<0.05$ ),与果糖含量以及 *DISS*、*DISPS*、*DIFRK* 表达量呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与 SPS、HXK 活性呈显著负相关。表明低温贮藏影响了 TSS 含量与糖代谢相关指标的相关性。常温贮藏的龙眼果实蔗糖含量与糖代谢相关酶活性无显著相关性;葡萄糖含量与果糖含量、NI 活性呈显著正相关;果糖含量与糖代谢指标无相关性,而低温贮藏的龙眼果实蔗糖含量与糖代谢指标无相关性;葡萄糖含量与果糖含量、FRK 活性显著正相关,与 HXK 活性呈显著负相关;果糖含量与 AI、FRK 活性呈显著正相关,与 SPS、HXK 活性呈显著或极显著负相关。这表明龙眼在贮藏期间,葡萄糖和果糖含量下降过程相互间有相关性,在贮藏过程中葡萄糖和果糖含量与糖代谢酶密切相关,低温贮藏通过改变糖代谢相关酶活性使龙眼果实糖组分含量发生变化。常温贮藏的龙眼 SPS 活性与 *DISPS* 表达量呈显著正相关,其他酶与对应基因均无显著相关性,而低温贮藏的龙眼果实 SPS 活性与 *DISPS* 表达量呈显著负相关,FRK 活性与 *DIFRK* 表达量呈显著正相关,其他酶与对应基因均无显著相关性。以上结果表明,低温贮藏可以调节糖代谢相关酶基因和酶活性,进而影响龙眼果实糖的含量和组分。

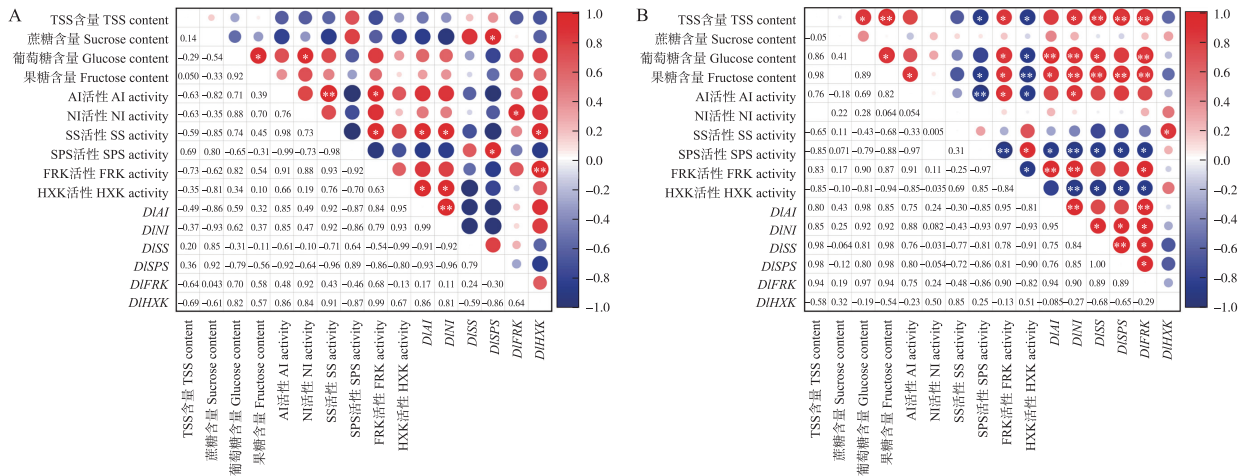


图 4 龙眼果实采后贮藏过程中糖代谢相关指标的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis of indicators related to sugar metabolism of longan fruit during postharvest storage

A. 常温贮藏 Storage at room temperature; B. 低温贮藏 Storage at low temperature. \*  $P<0.05$ , \*\*  $P<0.01$ .

2.5 贮藏期间龙眼果实糖代谢相关指标及基因表达主成分分析

对不同贮藏温度的龙眼果实 TSS、蔗糖、葡萄糖等相关糖代谢指标和基因表达量标准化后进行主成分分析。第 1、2、3 主成分特征值分别为 9.76、4.33、2.02,第 1、2、3 主成分贡献率分别为 57.4%、25.5%、11.9%,前 3 个主成分特征值均大于 1,且累积贡献率达到 94.8%,由此可见前 3 个主成分可以表明不同贮藏温度的龙眼果实糖代谢相关指标的有趋势变化,完全符合主成分分析的要求,因此取前 3 个主成分进行分析。用 3 个变量  $y_1$ 、 $y_2$ 、 $y_3$  代替原来的 16 个指标,得出线性组合为:

$$y_1 = 0.089Z_1 - 0.074Z_2 + 0.093Z_3 + 0.093Z_4 + 0.098Z_5 + 0.011Z_6 + 0.062Z_7 - 0.098Z_8 + 0.1Z_9 + 0.055Z_{10} + 0.093Z_{11} + 0.097Z_{12} - 0.015Z_{13} + 0.057Z_{14} + 0.061Z_{15} + 0.065Z_{16}$$

$$y_2 = -0.096Z_1 - 0.104Z_2 - 0.067Z_3 - 0.087Z_4 + 0.001Z_5 + 0.076Z_6 + 0.172Z_7 + 0.052Z_8 - 0.03Z_9 + 0.17Z_{10} + 0.086Z_{11} + 0.058Z_{12} - 0.211Z_{13} - 0.181Z_{14} - 0.052Z_{15} + 0.148Z_{16}$$

$$y_3 = -0.104Z_1 + 0.145Z_2 + 0.058Z_3 - 0.034Z_4 + 0.024Z_5 + 0.446Z_6 + 0.097Z_7 + 0.027Z_8 + 0.048Z_9 - 0.173Z_{10} - 0.067Z_{11} - 0.075Z_{12} + 0.16Z_{13} - 0.109Z_{14} + 0.368Z_{15} + 0.186Z_{16}$$

式中: $Z_1-Z_{16}$ 为标准化变量,依次代表 TSS 含量、蔗糖含量、葡萄糖含量、果糖含量、NI 活性、AI 活性、SS 活性、SPS 活性、FRK 活性、HXK 活性以及  $D1NI$ 、 $D1AI$ 、 $D1SS$ 、 $D1SPS$ 、 $D1FRK$ 、 $D1HXK$  表达量。

载荷图(图 5)显示,TSS 含量、葡萄糖含量、果糖含量、NI 活性、AI 活性、SS 活性、FRK 活性、HXK 活性以及  $D1NI$ 、 $D1AI$ 、 $D1SPS$ 、 $D1FRK$ 、 $D1HXK$  表达量聚集在 PC1(57.4%)正轴上,而蔗糖含量、SPS 活性、 $D1SS$  表达量聚集在 PC1(57.4%)负轴上,表明 PC1(57.4%)越大,葡萄糖含量、果糖含量及 NI、AI、SS、FRK 活性越高,故定义 PC1 为糖代谢指标;NI、AI、SS、SPS、HXK 活性聚集在 PC2(25.5%)正轴上,FRK 活性聚集在 PC2(25.5%)负轴上,表明 PC2 越大,糖代谢酶活性越高,因此定义 PC2 为糖代谢酶指标;同时 NI、AI、SS、SPS 活性聚集在 PC3(11.9%)正轴上,表明 PC3 越大,糖代谢酶活性越高,因此 PC3 也定义为糖代谢酶指标。

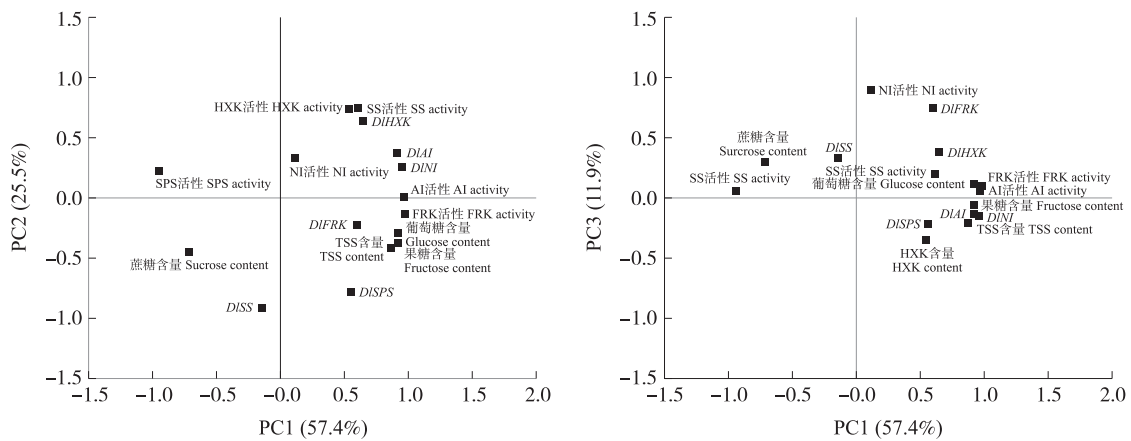


图 5 龙眼果实采后贮藏过程中糖代谢相关指标主成分(PC)分析因子载荷图

Fig. 5 Factor loading diagram of principal component(PC) analysis of indicators related to sugar metabolism of longan fruit during postharvest storage

主成分分析因子得分图(图 6)显示,随着贮藏时间的延长,常温贮藏组沿 PC1 正轴分布,而低温贮藏组沿 PC1 负轴分布。结合因子载荷图(图 5)可知,常温贮藏的龙眼果实随着贮藏时间的延长,糖代谢相关酶活性越来越高,蔗糖含量逐渐减少,单糖含量上升,而低温贮藏的龙眼果实随着贮藏时间的延长,糖代谢相关酶活性越来越低,蔗糖含量逐渐增加,单糖含量下降,由此说明低温贮藏可以使龙眼的蔗糖代谢平稳且缓慢进行,可以有效延长龙眼贮藏时间。

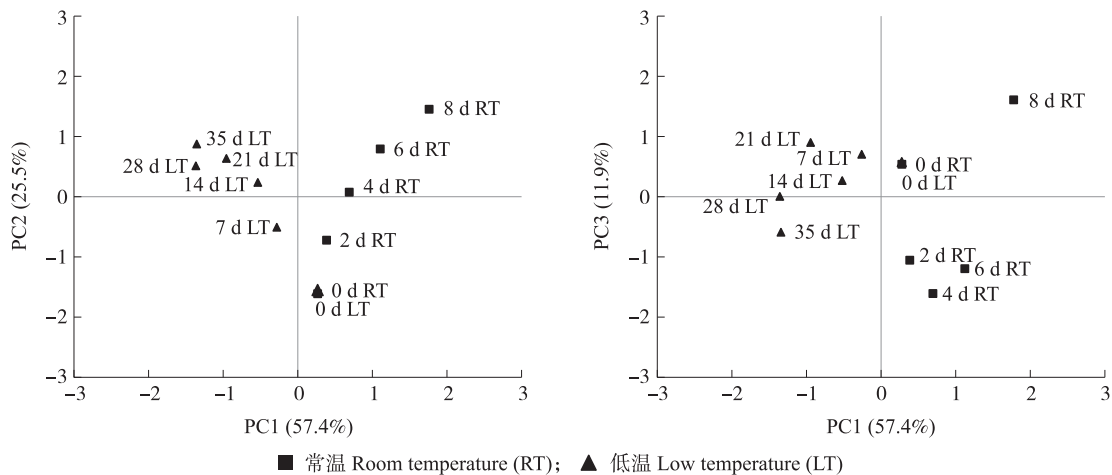


图 6 龙眼果实采后贮藏过程中各时期主成分分析因子得分图

Fig. 6 Factor scores diagram of principal component analysis for each period of longan fruit during postharvest storage

### 3 讨论

采后果实所含的可溶性糖主要是蔗糖、果糖和葡萄糖。这些糖的组成和含量不仅决定了果实风味和

品质,也是影响果实采后生命活动的基础物质。蔗糖是果实品质的重要影响因素<sup>[27]</sup>。龙眼属于非呼吸跃变型果实,温度对龙眼果实采后生理及保鲜效果有重要影响,采后龙眼果实适合低温贮藏<sup>[28]</sup>。Wang等<sup>[29]</sup>发现在0℃贮藏的桃果实比在5℃贮藏的桃果实蔗糖含量更高,果糖和葡萄糖含量更低,较高含量的蔗糖发挥了维持果实细胞膜稳定性的作用,这有助于增强桃果实的耐冷性。Zhou等<sup>[30]</sup>发现2℃和茉莉酸甲酯(MeJA)处理促进番茄淀粉降解和蔗糖积累,抑制葡萄糖和果糖含量增加。杨思玲等<sup>[31]</sup>研究表明,外源喷施5-氨基乙酰丙酸(5-ALA)不仅能促进葡萄果肉中糖分积累,提高果实内在品质,而且能促进果皮中花色苷积累,改善果实外在品质。本研究表明,常温贮藏的龙眼蔗糖含量下降,葡萄糖和果糖含量缓慢增加,这与糖分被当作呼吸基质消耗、蔗糖转化为还原糖有一定关系,但低温贮藏的龙眼蔗糖含量呈上升趋势,这有利于维持果实细胞膜稳定性。低温贮藏可以使龙眼保持较高的蔗糖含量,维持较好的果实品质。这可能与低温抑制果实的呼吸作用及糖分的转化速率降低有关。

蔗糖含量的变化与蔗糖代谢酶的活性密切相关。在植物中,蔗糖的水解导致己糖的积累,其磷酸化导致己糖的还原<sup>[32]</sup>。转化酶和SS通过蔗糖的裂解和水解调节蔗糖与己糖之间的转化,FRK和HXK催化己糖磷酸化,然后进入下一个生化过程<sup>[33]</sup>。中性转化酶(NI)在参与植株的正常生长中发挥着重要作用,其主要作用是在中性环境下将蔗糖降解为葡萄糖和果糖。植物体内酸性转化酶(AI)的主要作用是在酸性条件下使蔗糖水解为葡萄糖和果糖,此反应为不可逆反应。本研究表明,常温贮藏期间NI和AI活性的增加促进了龙眼果实蔗糖的分解,导致葡萄糖和果糖含量增加,而低温贮藏龙眼果实NI和AI活性缓慢下降,表明低温贮藏抑制了转化酶的活性,延缓了龙眼果实蔗糖的分解。SS在植物蔗糖代谢过程中起合成或分解蔗糖的作用,保持蔗糖的浓度梯度,影响果实中糖分的积累。SS在UDP存在的条件下,将蔗糖分解成UDP-葡萄糖和果糖,调控蔗糖进入各种代谢途径<sup>[34]</sup>。SPS是果糖-6-磷酸和尿苷二磷酸(UDP)-葡萄糖合成蔗糖的关键酶<sup>[9]</sup>。在果实成熟的过程中SPS活性在一定程度上决定了果实中蔗糖的累积量<sup>[23]</sup>。在对桃果实的研究中发现,随着果实进入软化后熟阶段,淀粉迅速水解,SPS活性增加,蔗糖不断积累,蔗糖的积累与SPS活性的提高呈高度正相关<sup>[35]</sup>。本研究发现,低温贮藏提高了SPS活性,抑制SS活性上升,促进蔗糖的积累。常温贮藏的龙眼果实的FRK和HXK活性逐渐增加,这与果糖和葡萄糖含量的逐渐增加相一致,而低温保存则抑制了FRK和HXK活性的增加,使葡萄糖和果糖含量保持在较低的水平。

酶活性的高低受相关酶基因的调控。Zhu等<sup>[36]</sup>研究发现1℃贮藏条件下的番木瓜果实具有更高的蔗糖合成酶裂解方向(SS-c)、蔗糖合成酶合成方向(SS-s)、SPS和NI活性,更低的AI活性,上调CpSPS的表达,下调CpAI的表达,这可能导致更多的蔗糖积累,延迟己糖的降解。Ge等<sup>[37]</sup>发现苯并噻重氮(ASM)处理诱导了苹果果实SPS和SS-s活性,抑制了苹果果实SS-c和NI活性,与对照相比,贮藏期内SPS、SS和NI的表达均受到抑制;在苹果果实经ASM处理后的贮藏中期,果糖激酶(FK)和己糖激酶(HK)基因的表达均被诱导,ASM处理对苹果果实蔗糖代谢有明显的调节作用。本研究发现,与室温贮藏相比,低温贮藏上调了DISS的表达,下调DINI、DIAI、DISPS、DIFRK和DIHXK的表达,而DISPS的相对表达量与SPS活性的变化并不一致。在低温处理的龙眼果实中,DISPS表达下调,但SPS活性逐渐升高。以往的研究表明,SPS由不同植物和不同器官中的SPS基因家族编码。如;Hashida等<sup>[38]</sup>表明,双子叶植物中的SPS基因可分为3组;在拟南芥中,SPS由4个编码的SPS基因组成<sup>[39]</sup>;Jiang等<sup>[40]</sup>在苹果果实中鉴定出了7个SPS成员;Hashida等<sup>[38]</sup>报道了SPS的复杂转录调控和SPS同工酶的可逆磷酸化;Kou等<sup>[41]</sup>也发现了‘Yali’梨果实发育过程中SPS活性和基因表达的矛盾变化,这可能与转录后调控有关。因此,低温贮藏过程中龙眼果实SPS活性和DISPS的表达不一致可能与SPS本身的复杂性以及转录后调控相关,有待进一步研究。

综上所述,低温贮藏保持了龙眼果实较高的蔗糖含量,导致葡萄糖和果糖含量减少。与常温贮藏相比,随着贮藏时间的延长,低温贮藏提高了SPS活性,抑制了SS、NI、AI、FRK和HXK活性,上调了DISS的表达,下调了DINI、DIAI、DISPS、DIFRK和DIHXK的表达,促进蔗糖积累,抑制葡萄糖和果糖产生。该结果表明低温贮藏能延缓龙眼果实蔗糖的分解,保持较高的果实品质,为采后龙眼果实保鲜贮藏技术研发提供理论指导。

#### 参考文献 References:

- [1] Liu Y F, Liao L Y, Yin F L, et al. Effect of 2,4-D pre-treatment on quality during ripening of on-tree longan fruit[J]. E3S Web of Conferences, 2021, 251: 02031.

- [2] 薛鹏宇,殷菲彤,刘云芬,等. 茉莉酸甲酯处理对采后龙眼果皮褐变的影响[J]. 食品科学,2023,44(5):169-178.  
Xue P Y, Yin F L, Liu Y F, et al. Effect of methyl jasmonate treatment on postharvest pericarp browning of longan fruit[J]. Food Science, 2023, 44(5):169-178 (in Chinese with English abstract).
- [3] 薛鹏宇,殷菲彤,刘云芬,等. 龙眼果肉自溶研究进展[J]. 食品与发酵工业,2022,48(16):291-296.  
Xue P Y, Yin F L, Liu Y F, et al. Research progress on longan pulp breakdown[J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(16):291-296 (in Chinese with English abstract).
- [4] 林小兰,龙栎冰,赖婷婷,等. 采前钨酸钠处理对龙眼果实退糖特性和抗氧化能力的影响[J]. 食品研究与开发,2023,44(11):80-86.  
Lin X L, Long L B, Lai T T, et al. Effect of preharvest sodium tungstate treatment on sugar receding and antioxidative capacities of longan fruits[J]. Food Research and Development, 2023, 44(11):80-86 (in Chinese with English abstract).
- [5] 胡志群,李建光,王惠聪. 不同龙眼品种果实品质和糖酸组分分析[J]. 果树学报,2006,23(4):568-571.  
Hu Z Q, Li J G, Wang H C. Analysis of fruit sugar and acid compositions in the aril of different longan cultivars[J]. Journal of Fruit Science, 2006, 23(4):568-571 (in Chinese with English abstract).
- [6] Shuai L, Li J, Niu J J, et al. Sucrose-metabolizing enzymes and their genes in the arils of two *Dimocarpus longan* cultivars [J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(4):741-748.
- [7] Luo T, Shuai L, Liao L Y, et al. Soluble acid invertases act as key factors influencing the sucrose/hexose ratio and sugar receding in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) pulp[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(1):352-363.
- [8] Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Nature Genetics, 2010, 42(10):833-839.
- [9] 余芳,邵兴锋,许凤,等. 果实低温贮藏期间糖代谢变化研究进展[J]. 果树学报,2014,31(1):125-131.  
Yu F, Shao X F, Xu F, et al. Advances on sugar metabolism study in fruits stored at low temperatures[J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(1):125-131 (in Chinese with English abstract).
- [10] 帅良,谷李桃,刘文浩,等. 不同龙眼品种果实退糖特性分析[J]. 热带作物学报,2016,37(10):1900-1907.  
Shuai L, Gu L T, Liu W H, et al. Characteristic analysis of sugar returning in the fruit of different longan cultivars [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2016, 37(10):1900-1907 (in Chinese with English abstract).
- [11] Luo T, Shuai L, Lai T T, et al. Up-regulated glycolysis, TCA, fermentation and energy metabolism promoted the sugar receding in 'Shixia' longan (*Dimocarpus longan* Lour.) pulp[J]. Scientia Horticulturae, 2021, 281:109998.
- [12] Wang D, Ma Q, Belwal T, et al. High carbon dioxide treatment modulates sugar metabolism and maintains the quality of fresh-cut pear fruit[J]. Molecules, 2020, 25(18):4261.
- [13] He Y, Chen R F, Yang Y, et al. Sugar metabolism and transcriptome analysis reveal key sugar transporters during *Camellia oleifera* fruit development[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(2):822.
- [14] 李丽杰,王鹏,杨蓓蕾,等. 生长素在蔗糖调节山定子幼苗根系亚低温响应和蔗糖代谢中的作用[J]. 沈阳农业大学学报,2023,54(1):16-26.  
Li L J, Wang P, Yang B L, et al. The role of auxin in sucrose regulation of sub-low temperature response and sucrose metabolism in the roots of *Malus baccata* Borkh. seedlings[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2023, 54(1):16-26 (in Chinese with English abstract).
- [15] 孔祥佳,林瑜,林河通,等. 低温贮藏对晚熟龙眼'立冬本'果实采后生理和品质的影响[J]. 包装与食品机械,2008,26(1):1-6,19.  
Kong X J, Lin Y, Lin H T, et al. Effects of low temperature storage on post-harvest physiology and quality of late-matured 'Lidongben' longan fruit[J]. Packaging and Food Machinery, 2008, 26(1):1-6, 19 (in Chinese with English abstract).
- [16] 张强,韩冬梅,李建光,等. 贮藏对龙眼果肉采后衰老中的抗氧化能力及相关酶的影响[J]. 华南农业大学学报,2012,33(1):18-22.  
Zhang Q, Han D M, Li J G, et al. Effects of storage temperature on the oxidation resistance and relevant enzymes during the postharvest senescence of longan aril[J]. Journal of South China Agricultural University, 2012, 33(1):18-22 (in Chinese with English abstract).
- [17] 陈锦,林毅雄,林育钊,等. 低温贮藏对'松风本'龙眼果实品质和耐贮性的影响[J]. 热带作物学报,2020,41(11):2314-2321.  
Chen J, Lin Y X, Lin Y Z, et al. Effects of low temperature storage on quality and storability of 'Songfengben' longan fruit[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(11):2314-2321 (in Chinese with English abstract).
- [18] 关博洋,殷菲彤,刘云芬,等. 贮藏温度对采后龙眼果实糖代谢及其相关酶活性的影响[J]. 食品工业科技,2022,43(5):348-355.  
Guan B Y, Yin F L, Liu Y F, et al. Effects of storage temperature on sugar metabolism and related enzyme activities of postharvest longan fruits[J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(5):348-355 (in Chinese with English abstract).
- [19] 帅良,薛晓清,牛佳佳,等. 龙眼果实发育过程中果糖激酶活性及其基因表达分析[J]. 华南农业大学学报,2015,36(5):99-104.  
Shuai L, Xue X Q, Niu J J, et al. Analyses of the fructokinase activity and its gene expression during the development of longan fruits[J]. Journal of South China Agricultural University, 2015, 36(5):99-104 (in Chinese with English abstract).
- [20] Zhu Y J, Komor E, Moore P H. Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase[J]. Plant Physiology, 1997, 115(2):609-616.
- [21] Lowell C A, Tomlinson P T, Koch K E. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing *Citrus* fruit[J]. Plant Physiology, 1989, 90(4):1394-1402.
- [22] Komatsu A, Takanokura Y, Moriguchi T, et al. Differential expression of three sucrose-phosphate synthase isoforms during sucrose accumulation in *Citrus* fruits (*Citrus unshiu* Marc.) [J]. Plant Science, 1999, 140(2):169-178.

- [23] 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 [J]. *Plant Physiology*, 1989, 91(4): 1527–1534.
- [24] Huber S C, Akazawa T. A novel sucrose synthase pathway for sucrose degradation in cultured sycamore cells [J]. *Plant Physiology*, 1986, 81(4): 1008–1013.
- [25] Lin Y L, Lai Z X. Reference gene selection for qPCR analysis during somatic embryogenesis in longan tree [J]. *Plant Science*, 2010, 178(4): 359–365.
- [26] Zhong H Y, Chen J W, Li C Q, et al. Selection of reliable reference genes for expression studies by reverse transcription quantitative real-time PCR in litchi under different experimental conditions [J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(4): 641–653.
- [27] Sweetman C, Deluc L G, Cramer G R, et al. Regulation of malate metabolism in grape berry and other developing fruits [J]. *Phytochemistry*, 2009, 70(11/12): 1329–1344.
- [28] Jiang Y M, Zhang Z Q, Joyce D C, et al. Postharvest biology and handling of longan fruit (*Dimocarpus longan* Lour.) [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2002, 26(3): 241–252.
- [29] Wang K, Shao X F, Gong Y F, et al. The metabolism of soluble carbohydrates related to chilling injury in peach fruit exposed to cold stress [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2013, 86: 53–61.
- [30] Zhou J X, Min D D, Li Z L, et al. Effects of chilling acclimation and methyl jasmonate on sugar metabolism in tomato fruits during cold storage [J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 289: 110495.
- [31] 杨思玲, 金欢淳, 张培安, 等. 5-氨基乙酰丙酸处理对葡萄果实品质及相关基因表达的影响 [J]. *南京农业大学学报*, 2023, 46(4): 645–657. DOI:10.7685/jnau.202205036.
- Yang S L, Jin H C, Zhang P A, et al. Effects of 5-aminolevulinic acid treatment on the quality of grape berries and the expression levels of related genes [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2023, 46(4): 645–657 (in Chinese with English abstract).
- [32] Shammai A, Petreikov M, Yeselson Y, et al. Natural genetic variation for expression of a SWEET transporter among wild species of *Solanum lycopersicum* (tomato) determines the hexose composition of ripening tomato fruit [J]. *The Plant Journal*, 2018, 96(2): 343–357.
- [33] Wang N Y, Li X T, Xu C Y, et al. Gene expression in the sugar metabolism between ‘Guanxi’ pummelo and its early-ripening mutant ‘Liuyueao’ [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 305: 111435.
- [34] Coleman H D, Yan J, Mansfield S D. Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(31): 13118–13123.
- [35] MacRae E, Quick W P, Benker C, et al. Carbohydrate metabolism during postharvest ripening in kiwifruit [J]. *Planta*, 1992, 188(3): 314–323.
- [36] Zhu Y, Huang Q, Pan Y G, et al. Abnormal behavior of chilling injury in postharvest papaya fruit is associated with sugar metabolism [J]. *Journal of Food Science*, 2022, 87(3): 919–928.
- [37] Ge Y H, Wei M L, Li C Y, et al. Changes in the sucrose metabolism in apple fruit following postharvest acibenzolar-S-methyl treatment [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2019, 99(4): 1519–1524.
- [38] Hashida Y, Hirose T, Okamura M, et al. A reduction of sucrose phosphate synthase (SPS) activity affects sucrose/starch ratio in leaves but does not inhibit normal plant growth in rice [J]. *Plant Science*, 2016, 253: 40–49.
- [39] Solís-Guzmán M G, Argüello-Astorga G, López-Bucio J, et al. Arabidopsis thaliana sucrose phosphate synthase (SPS) genes are expressed differentially in organs and tissues, and their transcription is regulated by osmotic stress [J]. *Gene Expression Patterns*, 2017, 25/26: 92–101.
- [40] Jiang S Y, Chi Y H, Wang J Z, et al. Sucrose metabolism gene families and their biological functions [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17583.
- [41] Kou X H, Li Y F, Zhang Y, et al. Gene expression and activity of enzymes involved in sugar metabolism and accumulation during ‘Huangguan’ and ‘Yali’ pear fruit development [J]. *Transactions of Tianjin University*, 2018, 24(2): 101–110.

责任编辑: 范雪梅