

徐臣善, 徐爱红, 萧蓓蕾, 等. 授粉品种对红富士苹果果实糖积累及其代谢相关酶活性的影响[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(1): 121-128.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.01.016

授粉品种对红富士苹果果实糖积累及其代谢相关酶活性的影响

徐臣善¹, 徐爱红¹, 萧蓓蕾¹, 赵海洲², 潘恩敬¹, 王明友¹

(1.德州学院, 山东 德州 253023; 2.德州市林业事业发展中心, 山东 德州 253023)

摘要: 以长富2号红富士苹果(*Malus pumila* Mill. cv. Red Fuji, Nagafu NO.2)为母本, 红星、荷红、美红3个授粉品种为父本, 进行人工授粉, 研究授粉品种对红富士苹果果实糖积累及代谢关键酶活性的影响。结果表明: 果实生长发育过程中, 果实总糖、蔗糖、葡萄糖、果糖含量均呈上升的趋势, 果糖占总糖的比例最高; 3个授粉处理的果实蔗糖、葡萄糖和果糖含量在花后14~42 d均无显著差异, 总糖含量在花后14 d无显著差异; 花后70~182 d, 授粉品种为美红的果实蔗糖含量显著低于授粉品种为红星的果实($P<0.05$), 葡萄糖和果糖含量则显著高于授粉品种为红星的果实($P<0.05$), 总糖含量在花后42~182 d显著高于授粉品种为红星的果实($P<0.05$)。授粉品种为美红的果实蔗糖磷酸合酶(*SPS*)活性在花后154~182 d显著低于授粉品种为红星的果实($P<0.05$), 其他时间各授粉处理间无显著差异; 授粉品种为美红的果实山梨醇脱氢酶(*SDH*)活性在花后70~182 d显著高于授粉品种为红星的果实($P<0.05$), 蔗糖合酶合成方向(*SS-s*)活性在花后70~182 d则显著低于授粉品种为红星的果实($P<0.05$), 酸性转化酶(*AI*)活性在整个发育期(花后14~182 d)显著高于授粉品种为红星的果实($P<0.05$); 各授粉处理果实中性转化酶活性(*NI*)在整个发育期均无显著差异。果实发育过程中, 所有各授粉处理果实糖的积累均与*SDH*、*SPS*、*SS-s*活性呈正相关, 与*NI*活性呈负相关, 与*AI*活性呈显著($P<0.05$)或极显著负相关($P<0.01$)。果实发育过程中, 授粉品种没有影响红富士苹果果实糖积累及代谢酶活性的变化趋势, 但影响糖含量及代谢酶活性, 酶活性的改变可能导致了果实糖积累的差异。

关键词: 苹果; 授粉品种; 糖积累; 糖代谢; 酶活性

中图分类号: S661.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2021)01-0121-08

Effects of pollination varieties on sugar accumulation and metabolism related enzyme activities in red Fuji apple fruit

XU Chen-shan¹, XU Ai-hong¹, XIAO Bei-lei¹, ZHAO Hai-zhou², PAN En-jing¹, WANG Ming-you¹

(1. Dezhou University, Dezhou 253023, China; 2. Dezhou Forestry Development Center, Dezhou 253023, China)

Abstract: The effects of pollination varieties on sugar accumulation in Red Fuji apple fruits and activities of key enzymes in metabolism were studied by using Red Fuji apple Nagafu NO.2 as the female parent and three pollination varieties (Starking, Hehong and Meihong) as the male parent to conduct artificial pollination. The results showed that the contents of total sugar, sucrose, glucose and fructose in fruits all presented rising trends during the process of growth and development,

收稿日期: 2020-05-16

基金项目: 山东省自然科学基金项目(ZR2014CL025); 国家星火计划项目(2015GA740088)

作者简介: 徐臣善(1983-), 男, 山东日照人, 博士, 讲师, 主要从事果树栽培生理、生态研究。(E-mail) michael_10@163.com

通讯作者: 王明友, (E-mail) nwmy_sddz@163.com

and fructose content accounted for the highest proportion of total sugar. There were no significant differences in sucrose, glucose and fructose content in fruits by three pollination treatments 14-42 days after bloom, and there was no significant difference in total sugar content 14 days after bloom. The sucrose content in fruits pollinated with

Meihong was significantly lower than fruits pollinated with Starking ($P<0.05$), but glucose and fructose contents in fruits were both significantly higher than fruits pollinated with Starking ($P<0.05$), 70–182 days after bloom. The total sugar content in fruits pollinated with Meihong was significantly higher than fruits pollinated with Starking 42–182 days after bloom ($P<0.05$). The activity of sucrose phosphate synthase (SPS) in fruits pollinated with Meihong was significantly lower than fruits pollinated with Starking 154–182 days after bloom ($P<0.05$), but there was no significant difference between pollination treatments in other periods. The activity of sorbitol dehydrogenase (SDH) in fruits pollinated with Meihong was significantly higher than fruits pollinated with Starking ($P<0.05$), but the activity of synthesis of sucrose synthase (SS-s) was significantly lower than fruits pollinated with Starking ($P<0.05$), 70–182 days after bloom. The activity of acid invertase (AI) in fruits pollinated with Meihong was significantly higher than fruits pollinated with Starking ($P<0.05$) during the whole development period (14–182 days after bloom). There was no significant difference in activity of neutral invertase (NI) in fruits treated with different varieties during the whole developmental period. During the development process of fruits, the sugar accumulations showed positive correlations with SDH, SPS and SS-s activities in fruits pollinated with each variety, but showed negative correlation with NI activity and significant ($P<0.05$) or highly significant ($P<0.01$) negative correlations with AI activity. During the development process of fruits, pollination variety showed no variation trend on influencing sugar accumulation and related enzyme activities in sugar metabolism in fruits of Red Fuji apple. However, the pollination varieties affected sugars contents and metabolic enzyme activities in sugar metabolism of fruits and the changes of enzyme activities probably resulted in the differences in sugar accumulation of fruits.

Key words: apple; pollination variety; sugar accumulation; sugar metabolism; enzymatic activity

生产中大多数苹果品种自花授粉不结实, 自交亲和率仅为 2.2%^[1], 因此需要严格配置授粉树来提高坐果率。苹果存在花粉直感现象, 不同授粉处理引起果实性状的改变^[2-6]。苹果果实糖的种类、含量及比率影响果实风味和营养成分, 是决定果实品质和商品价值的重要因素^[7]。前人认为, 苹果中的可溶性糖主要是果糖、葡萄糖和蔗糖, 红富士、新红星果实中果糖含量最高, 葡萄糖次之, 蔗糖最少^[6-8]。果实糖的积累受果实库强、糖卸载、碳水化合物代谢相关酶活性等方面的调控^[9]。果实中的糖积累、种类与糖代谢酶的活性变化密切相关^[10-12]。山梨醇脱氢酶(SDH)是苹果果实山梨醇代谢的主要酶之一, 其作用是将山梨醇氧化为葡萄糖或果糖。Park 等^[13]报道了 SDH 活性在果实发育中的变化。Nosarszewski 等^[14]认为 SDH 活性在增强果实库强方面起重要作用。蔗糖进入果实需要蔗糖合酶(SS)和转化酶将其分解为己糖^[15]。蔗糖磷酸合成酶(SPS)也是蔗糖代谢的关键酶之一, 主要负责蔗糖的生物合成。授粉处理对苹果果实糖组分的影响已有研究报道^[6], 但授粉处理对苹果糖代谢酶活性影响的研究很少。本试验以长富 2 号红富士苹果为试材, 3 个授粉品种为父本, 研究授粉品种对红富士苹果果实糖积累及代谢酶活性的影响, 并对果实发育过程中糖积累与代谢酶活性变化进行相关性分析, 旨在为苹果花粉直感效应生理机制研究和红富士苹

果授粉树的筛选提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2017 年 3–11 月在德州市赵虎镇精品果生产基地进行。试验材料为 13 年生的长富 2 号红富士苹果(*Malus pumila* Mill. cv. Red Fuji, Nagafu NO.2), 3 个授粉品种为红星(*Malus pumila* Mill. cv. Red Delicious)、荷红(*Malus pumila* Mill. cv. Meihong)、美红(*Malus pumila* Mill. cv. Hehong)。其中红星是生产中的主栽品种和常用授粉树, 美红、荷红分别为从美国、荷兰引进的授粉树。

试验处理参照徐臣善^[16]的方法并加以改进。对选作试验材料的苹果树进行常规管理, 花后 14 d 开始采样, 每 28 d 采样 1 次。每株果树每个处理随机采果 2 个, 相邻 3 株共采果 6 个作为 1 次重复, 3 次重复共采果 18 个。果实置于冰盒中立即带回实验室, 去皮去籽后, 将果肉立即放入液氮冷冻, 并保存于超低温冰箱中备用。

1.2 方法

糖含量测定: 取 3 个果实, 四分法切取不同部位果肉, 混匀并称取 2 g 果肉, 加 5 ml 体积分数为 80% 的乙醇充分研磨, 75 °C 下浸提 10 min, 4 000 g 离心 15 min, 收集上清液, 再用 10 ml 体积分数 80% 乙醇洗残渣, 取上清液, 合并, 定容到 25 ml。上清液

经 $0.45\ \mu\text{m}$ 微孔滤膜过滤,取 $2\ \text{ml}$ 于 $50\ ^\circ\text{C}$ 烘箱中烘干,残渣加 $1\ \text{ml}$ 重蒸水溶解后待用。参照 Warren 等^[17] 的方法,利用 Beckman P/ACE 高效毛细管电泳仪分别测定蔗糖、果糖、葡萄糖含量。总糖含量采用蒽酮比色法测定^[18]。

酶的提取与活性测定:酶的提取参照宋焜等^[19] 的方法;山梨醇脱氢酶(SDH)活性参照 Ruffly 等^[20] 的方法测定;蔗糖磷酸合酶(SPS)和蔗糖合酶合成方向(SS-s)活性参照 Islam 等^[21] 的方法测定;酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性参照 Miron 等^[22] 的方法测定。

数据用 Excel 2010 和 SPSS 25.0 统计软件进行处理,授粉处理间用 Duncan's 新复极差法作差异显著性检验,相关性分析采用 Pearson 法。

2 结果

2.1 不同授粉品种对苹果果实糖积累的影响

果实发育过程中,各授粉处理果实总糖含量的变化趋势基本一致(图1)。整个果实发育过程中(花后14~182 d),果实总糖含量持续上升,花后182 d 达到最高值。授粉处理影响果实总糖含量,花后14 d 各授粉处理间无显著差异;花后98 d,授粉品种为美红的果实总糖含量与授粉品种为荷红的无显著差异,二者均显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),其他时间授粉品种为美红的果实总糖含量显著高于授粉品种为荷红的和红星的($P<0.05$);花后126~182 d 各授粉处理间总糖含量存在显著差异,授粉品种为美红的>授粉品种为荷红的>授粉品种为红星的($P<0.05$)。

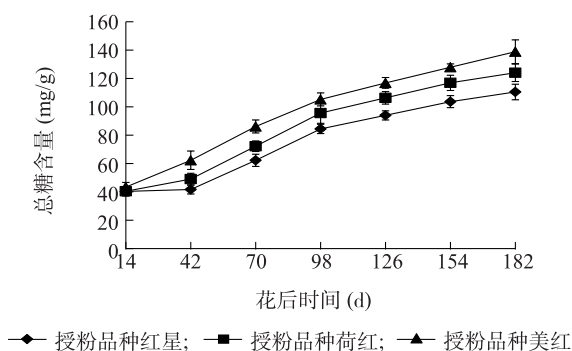


图1 不同授粉品种对苹果果实总糖含量的影响

Fig.1 Effects of different pollination varieties on total sugars content in apple fruit

果实蔗糖含量的变化如图2所示,花后14~42 d

各授粉处理果实蔗糖含量增长缓慢,花后42~54 d 蔗糖含量快速增长,之后授粉品种为荷红和美红的果实蔗糖含量增长放缓,而红星授粉处理仍保持较快的增长速度。花后14~42 d 各授粉处理果实蔗糖含量无显著差异,花后70~154 d 授粉品种为红星的果实蔗糖含量显著高于授粉品种为美红的($P<0.05$),授粉品种为荷红的果实蔗糖含量与授粉品种为红星、美红均无显著差异;花后182 d 授粉品种为红星的果实蔗糖含量显著高于授粉品种为荷红的和授粉品种为美红的($P<0.05$),授粉品种为荷红的和授粉品种为美红的无显著差异。结果表明授粉品种影响果实蔗糖含量。

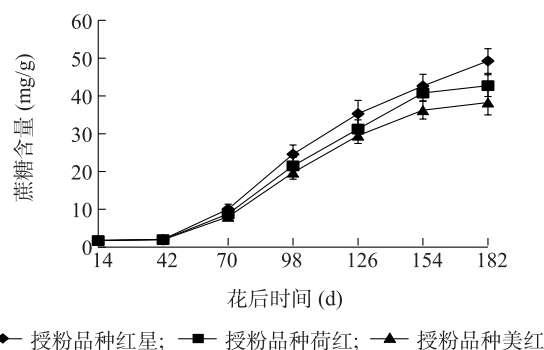


图2 不同授粉品种对苹果果实蔗糖含量的影响

Fig.2 Effects of different pollination varieties on sucrose content in apple fruit

果实葡萄糖含量的变化如图3所示,花后14~42 d 各授粉处理果实葡萄糖含量迅速增长,之后葡萄糖含量下降,花后98~182 d 各授粉处理果实葡萄糖含量又增长,至花后182 d 达到整个发育期的峰值。花后14~42 d 各授粉处理果实葡萄糖含量无显著差异;花后70~154 d 授粉品种为美红的果实葡萄糖含量显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),授粉品种为荷红的果实葡萄糖含量与授粉品种为红星的、美红的均无显著差异;花后182 d 授粉品种为美红的果实葡萄糖含量显著高于授粉品种为荷红的和红星的($P<0.05$),授粉品种为荷红的和红星的无显著差异。结果表明授粉品种影响果实葡萄糖含量。

果实果糖含量的变化如图4所示,花后14~42 d 各授粉处理果实果糖含量增长缓慢,花后42~98 d 果糖含量快速增长,花后126~182 d 各授粉处理果实果糖含量变化平稳,授粉品种为美红和荷红的果实果糖含量在花后154 d 达到峰值,授粉品种为红星的在花后182 d 达到峰值。花后14~42 d 各授粉

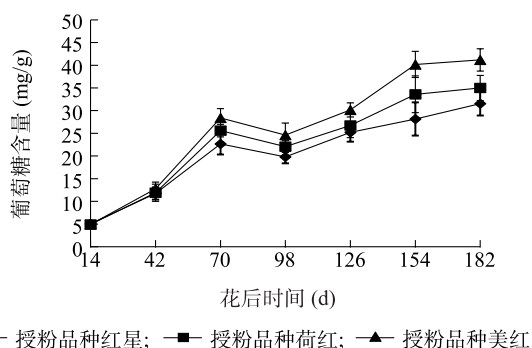


图 3 不同授粉品种对苹果果实葡萄糖含量的影响

Fig.3 Effects of different pollination varieties on glucose content in apple fruit

处理果实果糖含量无显著差异;花后70~182 d 授粉品种为美红的果实果糖含量显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$);授粉品种为荷红的果实果糖含量在花后154 d 显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),其他时间二者无显著差异。

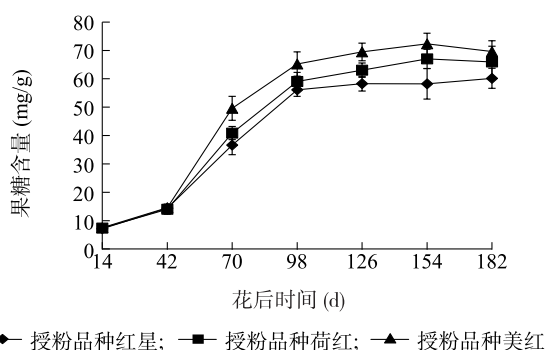


图 4 不同授粉品种对苹果果实果糖含量的影响

Fig.4 Effects of different pollination varieties on fructose content in apple fruit

2.2 不同授粉品种对苹果果实糖代谢酶活性的影响

各授粉处理果实 *SDH* 活性的变化趋势一致(图5),花后14~42 d *SDH* 活性小幅降低,花后42 d 达到最低值,花后42~98 d *SDH* 活性快速升高,至花后126 d 达到峰值,花后126~154 d 快速下降,花后154~182 d 缓慢下降。花后14~42 d 各授粉处理果实 *SDH* 活性无显著差异;花后70~182 d 授粉品种为美红的果实 *SDH* 活性显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$);授粉品种为荷红的果实 *SDH* 活性在花后98 d 显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),其他时间二者无显著差异。

各授粉处理果实 *SPS* 活性的变化趋势一致(图

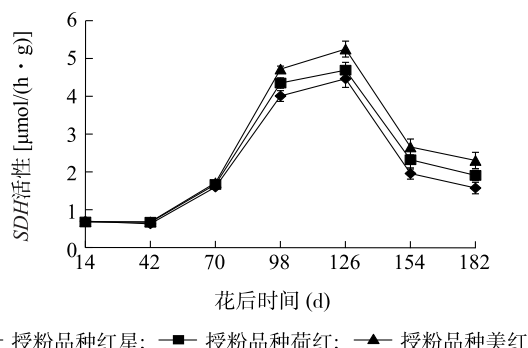


图 5 不同授粉品种对苹果果实 SDH 活性的影响

Fig.5 Effects of different pollination varieties on *SDH* activity in apple fruit

6),花后14~70 d *SPS* 活性降低,花后70 d 达到最低值,之后 *SPS* 活性快速升高,至花后126 d 达到峰值,花后154 d 活性再次下降,花后182 d 再次升高。各授粉处理果实 *SPS* 活性差异较小,花后14~126 d 各授粉处理间果实 *SPS* 活性无显著差异;花后154~182 d 授粉品种为红星的果实 *SPS* 活性显著高于授粉品种为美红的($P<0.05$);授粉品种为荷红的果实 *SPS* 活性在整个发育期与授粉品种为红星的、美红的无显著差异。

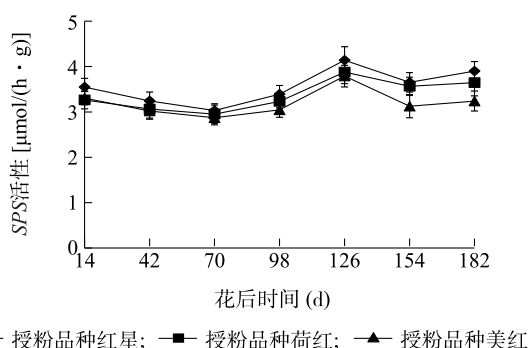


图 6 不同授粉品种对苹果果实 SPS 活性的影响

Fig.6 Effects of different pollination varieties on *SPS* activity in apple fruit

各授粉处理果实 *SS-s* 活性的变化趋势一致(图7),花后14~42 d *SS-s* 活性小幅升高,花后42~98 d 快速下降,花后98 d 达到最低值,花后98~182 d *SS-s* 活性快速升高,花后182 d 达到峰值。花后14~42 d 各授粉处理果实 *SS-s* 活性无显著差异;花后70~182 d 授粉品种为红星的果实 *SS-s* 活性显著高于授粉品种为美红的($P<0.05$);授粉品种为荷红的果实 *SS-s* 活性在花后182 d 显著高于授粉品种为荷红的($P<0.05$),其他时间二者无显著差异;授粉品种为荷红的

果实 *SS-s* 活性在花后 154~182 d 显著高于授粉品种为美红的 ($P<0.05$), 其他时间二者无显著差异。

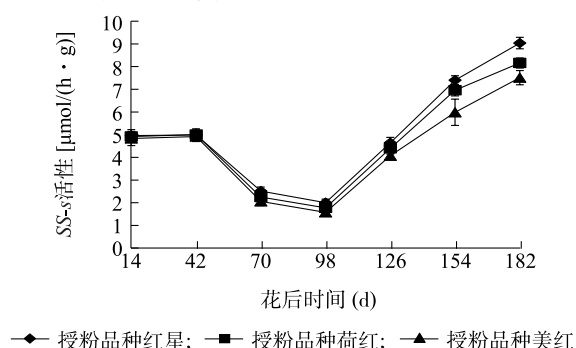


图 7 不同授粉品种对苹果果实 *SS-s* 活性的影响

Fig.7 Effects of different pollination varieties on *SS-s* activity in apple fruit

各授粉处理果实 *AI* 活性的变化趋势一致 (图 8), 整个果实发育期, *AI* 活性呈现下降的趋势, 花后 14~70 d *AI* 活性快速下降, 花后 70~182 d *AI* 活性缓慢下降, 花后 14 d *AI* 活性最高, 花后 182 d 活性最低。整个果实发育期授粉品种为美红的果实 *AI* 活性显著高于授粉品种为红星的 ($P<0.05$); 花后 42 d、154 d 授粉品种为美红的果实 *AI* 活性与授粉品种为荷红的无显著差异, 其他时间 *AI* 活性显著高于授粉品种为荷红的 ($P<0.05$); 授粉品种为荷红的果实 *AI* 活性在花后 98~126 d 显著高于授粉品种为红星的 ($P<0.05$), 其他时间二者无显著差异。

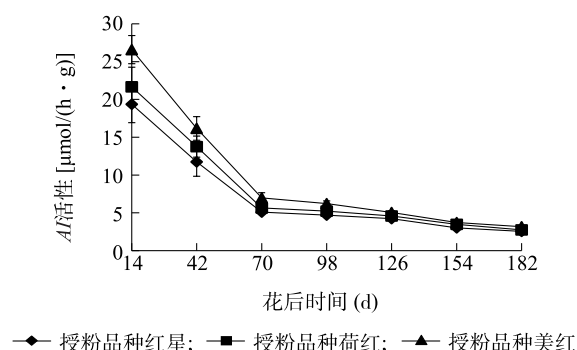


图 8 不同授粉品种对苹果果实 *AI* 活性的影响

Fig.8 Effects of different pollination varieties on *AI* activity in apple fruit

各授粉处理果实 *NI* 活性的变化趋势一致 (图 9), 花后 14 d 为 *NI* 活性的峰值, 花后 14~42 d *NI* 活性迅速降低, 花后 42~182 d *NI* 活性变化平稳。授粉处理对果实 *NI* 活性的影响很小, 各授粉处理果实 *NI* 活性无显著差异。

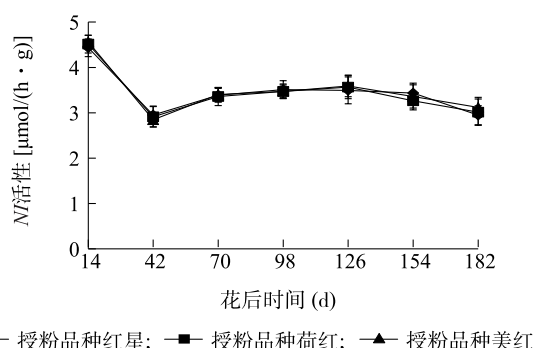


图 9 不同授粉品种对苹果果实 *NI* 活性的影响

Fig.9 Effects of different pollination varieties on *NI* activity in apple fruit

2.3 不同授粉处理苹果果实糖积累与代谢酶活性变化的相关性

苹果果实发育过程中, 各授粉处理果实糖含量与其代谢酶活性变化的相关性如表 1 所示。SPS、SDH、SS-s 活性变化与各授粉处理果实的蔗糖、葡萄糖、果糖、总糖含量变化均呈正相关关系, *AI*、*NI* 活性变化与各授粉处理果实的蔗糖、葡萄糖、果糖、总糖含量变化均呈负相关关系。SDH 活性与各授粉处理果实果糖含量变化呈显著正相关关系 ($P<0.05$), 相关系数均在 0.7 以上; SDH 活性与各授粉处理果实蔗糖、葡萄糖、总糖含量变化相关性均达不到显著水平, SDH 可能主要影响果糖的积累。SPS 是促进果实蔗糖合成的重要酶之一, SPS 活性与授粉品种为荷红的果实蔗糖、总糖含量呈显著正相关关系, 与其他处理果实糖含量变化的相关性不显著。SS-s 活性与各授粉处理果实糖含量呈正相关, 但均达不到显著水平, SS-s 活性可能对糖积累的影响较小。AI 活性与各授粉处理果实蔗糖、葡萄糖、果糖、总糖含量均呈显著 ($P<0.05$) 或极显著负相关 ($P<0.01$), 对果实糖积累起负调控作用。NI 活性与各授粉处理果实蔗糖、葡萄糖、果糖、总糖含量均呈负相关, 但均达不到显著水平, 相关系数均低于 0.6, 对果实糖积累的影响较小。

3 讨论

糖是果实生长发育的物质基础。苹果的光合同化产物主要以蔗糖或山梨醇的形式, 经韧皮部运输后卸载到发育过程中的果实内, 蔗糖和山梨醇进入果实后被迅速分解为单糖。幼果期果实处于细胞分裂、分化的高峰期, 蔗糖和山梨醇被分解后主要用

表 1 不同授粉处理苹果果实糖积累与代谢酶活性变化的相关性

Table 1 Correlation between the changes of sugar accumulation and enzyme activities in apple fruits with different pollination treatments

授粉品种	糖	山梨醇脱氢酶 (SDH) 活性	蔗糖磷酸合成 酶 (SPS) 活性	蔗糖合酶合成 方向 (SS-s) 活性	酸性转化酶 (AI) 活性	中性转化酶 (NI) 活性
红星	蔗糖	0.46	0.70	0.61	-0.79 *	-0.39
	葡萄糖	0.43	0.43	0.42	-0.95 **	-0.59
	果糖	0.71 *	0.52	0.24	-0.93 **	-0.42
	总糖	0.55	0.64	0.49	-0.86 **	-0.39
荷红	蔗糖	0.51	0.79 *	0.56	-0.79 *	-0.38
	葡萄糖	0.45	0.53	0.35	-0.95 **	-0.58
	果糖	0.73 *	0.64	0.20	-0.94 **	-0.42
	总糖	0.61	0.72 *	0.40	-0.90 **	-0.45
美红	蔗糖	0.59	0.37	0.46	-0.80 *	-0.29
	葡萄糖	0.47	0.07	0.30	-0.93 **	-0.49
	果糖	0.77 *	0.21	0.03	-0.95 **	-0.57
	总糖	0.63	0.23	0.30	-0.93 **	-0.46

*、** 分别表示相关性在 0.05、0.01 水平显著。

于合成淀粉、纤维素、半纤维素和各种细胞成分,以及用于呼吸消耗,为旺盛的生命活动提供能量^[23]。果实发育的后期淀粉含量快速下降,成熟果实主要积累可溶性糖。苹果中的可溶性糖主要是果糖、葡萄糖和蔗糖,此外还有少量的山梨醇,其中果糖含量最高,为果实中主要的可溶性糖^[24]。本研究也发现在果实生长发育过程中,果实总糖、蔗糖、葡萄糖、果糖含量均呈上升的趋势,果实成熟时可溶性糖的积累达到峰值,果糖占总糖的比例最高,这与前人的研究结果一致。

苹果普遍存在花粉直感效应。徐臣善^[4]研究发现授粉处理影响富士苹果果实品质性状。王延秀等^[25]研究发现 11 个海棠品种对长富 2 号苹果果实品质存在花粉直感效应。Wang 等^[26]研究发现授粉品种影响套袋苹果果实糖酸组分及挥发性成分。本研究发现,授粉品种对果实发育初期糖积累的影响较小,花后 14 d 授粉处理间总糖含量无显著差异,花后 14~42 d 授粉处理间蔗糖、葡萄糖和果糖含量无显著差异,但是授粉品种对果实发育中后期糖积累影响较大,花后 70~182 d,授粉品种为美红的果实蔗糖含量显著低于授粉品种为红星的($P<0.05$),葡萄糖和果糖含量则显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),总糖含量在花后 42~182 d 显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$)。果实发育初期,进入果实的光合同化产物主要用于合成各种细胞成分及用

于呼吸消耗,糖积累主要以淀粉为主,可溶性糖积累较少;果实发育的中后期,淀粉降解、转化为可溶性糖。因此,果实发育前期和后期糖积累规律的差异,可能导致了授粉品种对蔗糖、葡萄糖、果糖及总糖等可溶性糖含量的影响在果实发育初期较小,在果实发育中后期影响较大。

糖卸载到果实中的过程在很大程度上取决于果实的库强,而衡量库强大小的一个重要生化指标就是与碳水化合物代谢相关的关键酶活性^[9]。*SDH* 是山梨醇代谢分解的关键酶,可将山梨醇分解为葡萄糖或果糖,维持果实的库强。*SPS*、*SS-s*、*AI*、*NI* 是蔗糖代谢的关键酶,*SPS*、*SS-s* 主要负责蔗糖的生物合成,将己糖合成蔗糖;*AI*、*NI* 是蔗糖分解酶,将蔗糖分解为葡萄糖和果糖^[27],参与韧皮部蔗糖的卸载,促使果实与韧皮部形成蔗糖浓度差^[28]。*SDH*、*AI*、*NI* 活性在很大程度上决定了果实的库力^[29]。本研究发现,授粉品种为美红的果实 *SDH* 活性在花后 70~182 d 显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),*SS-s* 活性在花后 70~182 d 则显著低于授粉品种为红星的($P<0.05$),*AI* 活性在整个发育期(花后 14~182 d)显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$),*SPS* 活性在花后 154~182 d 显著低于授粉品种为红星的($P<0.05$);糖积累方面,花后 70~182 d,授粉品种为美红的果实蔗糖含量显著低于授粉品种为红星的($P<0.05$),葡萄糖和果糖含量则显著高于授粉品种

为红星的($P<0.05$),总糖含量在花后42~182 d显著高于授粉品种为红星的($P<0.05$)。相对于授粉品种为红星的果实,授粉品种为美红的果实具有较高的SDH、AI活性和较低的SS-s、SPS活性,有利于促进山梨醇、蔗糖的卸载和降解,促进果糖、蔗糖、总糖的积累,维持较高的果实库强。因此,授粉品种可能通过影响果实糖代谢关键酶的活性进而影响果实的糖积累。

果实发育期,各授粉处理间果实糖含量及酶活性存在差异,但果实糖含量及酶活性变化趋势一致。各授粉处理果实糖的积累均与SDH、SPS、SS-s活性变化呈正相关关系,与NI活性呈负相关关系,与AI活性呈显著($P<0.05$)或极显著负相关关系($P<0.01$)。王永章等^[30]研究认为,红富士苹果果实蔗糖含量与蔗糖合酶活性在发育前期呈负相关关系,后期呈显著正相关关系,整个发育期呈显著正相关关系($P<0.05$),与可溶性酸性转化酶活性在发育前期呈显著负相关关系($P<0.05$),整个发育期呈负相关关系但不显著;果糖、葡萄糖含量与蔗糖合酶活性在发育前期呈负相关关系,后期呈显著正相关关系($P<0.05$),整个发育期呈显著正相关关系($P<0.05$),与可溶性酸性转化酶活性在整个发育期呈显著负相关关系($P<0.05$)。张勇等^[31]研究认为富士苹果果实发育期还原糖与相关酶的相关性无明显规律。因此,苹果果实的糖代谢存在复杂性,果实发育期糖积累与代谢酶活性变化的相关性可能因发育阶段的不同而存在差异,糖积累变化与代谢酶活性变化的相关性有待于进一步研究。

综上所述,授粉品种影响红富士苹果果实发育过程中蔗糖、葡萄糖、果糖、总糖含量及SDH、SPS、SS-s、AI等糖代谢酶的活性,但没有改变糖含量、糖代谢酶活性的变化趋势,授粉品种可能通过影响果实酶活性进而导致了果实糖积累的差异。研究不同授粉品种对苹果果实糖积累及相关代谢酶活性的影响对生产上授粉树的筛选具有重要的实践意义,也为苹果花粉直感效应生理机制的研究提供了一定的理论依据。

参考文献:

- [1] 李天忠,浅田武典,韩振海,等. 苹果部分品种的授粉结实性研究[J]. 园艺学报, 2004, 31(6): 794-796.
- [2] 李保国,顾玉红,郭素平,等. 2001 苹果果实若干性状的花粉直感规律研究[J]. 河北农业大学学报, 2004, 27(6): 34-37.
- [3] 石海强,黄保中,秦立者,等. 授粉品种对红富士苹果坐果率及果实品质的影响[J]. 河北农业科学, 2006, 10(3): 33-35.
- [4] 徐臣善. 授粉处理对红富士苹果果实品质影响的综合评价[J]. 广西植物, 2013, 33(5): 685-690.
- [5] 王延秀,陈佰鸿,王淑华,等. 对‘长富2号’苹果授粉后11个海棠品种花粉直感效应的综合评价[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(4): 83-89.
- [6] 王海波,王传增,程来亮,等. 花粉直感效应对富士苹果套袋果实糖酸组分和味感品质的影响[J]. 山东农业科学, 2017, 49(4): 42-45.
- [7] 王永章,张大鹏. 乙烯对成熟期新红星苹果果实碳水化合物代谢的调控[J]. 园艺学报, 2000, 27(6): 391-395.
- [8] 李培环,董晓颖,王永章,等. ‘新红星’苹果果实蔗糖合酶的活性及亚细胞定位[J]. 园艺学报, 2002, 29(4): 375-377.
- [9] BERUTER J, STUDER-FEUSI M E, RUEDI P. Sorbitol and sucrose partitioning in the growing apple fruit [J]. Plant Physiology, 1997, 151: 269-276.
- [10] HUBBARD N L, PHARR D M, HUBER S C. Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruit of various species [J]. Physiologia Plantarum, 1991, 82: 191-196.
- [11] 李洁,姚宝花,宋宇琴,等. 枣不同品种和果实不同部位糖积累及相关酶活性[J]. 林业科学, 2017, 53(12): 31-40.
- [12] 郭雪飞,周晓凤,冯一峰,等. 两种糖积累型枣品种果实糖积累生理代谢机制研究[J]. 植物生理学报, 2019, 55(6): 837-846.
- [13] PARK S W, SONG K J, KIM M Y, et al. Molecular cloning and characterization of four cDNAs encoding the isoforms of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from the Fuji apple [J]. Plant Science, 2002, 162: 513-519.
- [14] NOSARSZEWSKI M, CLEMENTS A M, DOWNIE A B, et al. Sorbitol dehydrogenase expression and activity during apple fruit set and early development [J]. Physiologia Plantarum, 2004, 121: 391-398.
- [15] KOCH K. Sucrose metabolism: Regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7: 235-246.
- [16] 徐臣善. 授粉品种对苹果果实生长及内源激素含量的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(3): 277-284.
- [17] WARREN C R, ADAMS M A. Capillary electrophoresis for the determination of major amino acid and sugars in foliage application to the nutrition of sclerophyllous species [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51: 1147-1157.
- [18] 高俊凤. 植物生理实验技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 46.
- [19] 宋焯,刘金豹,王孝娣,等. 苹果加工品种的糖积累与蔗糖代谢相关酶活性[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 1-4.
- [20] RUFLY T W, HUBER S C. Changes in starch formation and activities of sucrose phosphate synthase and cytoplasmic fructose-1, 6-bisphosphatase in response to source-sink alteration [J]. Plant Physi-

- ology, 1983, 72: 474-478.
- [21] ISLAM M S, MATSUI T, YOSID Y. Carbohydrate content and the activity of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and acid invertase in different tomato cultivars during fruit development [J]. Scientia Horticulturae, 1996, 65: 125-136.
- [22] MIRON D, SCHAFFER A A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase, and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon esculentum* Mill. and the sucrose accumulation *Lycopersicon hirsutum* Hub and Bonpl [J]. Plant Physiology, 1991, 95: 623-627.
- [23] 龚荣高, 张光伦. 柑橘果实糖代谢的研究进展[J]. 四川农业大学学报, 2003, 21(4): 343-346.
- [24] 梁俊, 郭燕, 刘玉莲, 等. 不同品种苹果果实中糖酸组成与含量分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然版), 2010, 39(10): 163-170.
- [25] 王延秀, 陈伯鸿, 王淑华, 等. 对‘长富2号’苹果授粉后 11 个海棠品种花粉直感效应的综合评价[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(4): 83-89.
- [26] WANG H B, WANG C Z, CHENG L L, et al. Effect of metaxenia on volatile compounds in bagged apple fruit of Fuji [J]. Agricultural Science & Technology, 2017, 18(4): 583-587.
- [27] 温志静, 郭延平, 张雯, 等. 叶喷不同水平氮肥对苹果果实淀粉和糖及代谢相关酶活性的影响[J]. 西北农业学报, 2018, 27(6): 839-845.
- [28] WIND J, SMEEKENS S, HANSON J. Sucrose: Metabolite and signaling molecule [J]. Phytochemistry, 2010, 71: 1610-1614.
- [29] ZHOU R, CHENG L, DANDEKAR A M. Down-regulation of sorbitol dehydrogenase and up-regulation of sucrose synthase in shoot tips of the transgenic apple trees with decreased sorbitol synthesis [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 3647-3657.
- [30] 王永章, 张大鹏. ‘红富士’苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合酶关系的研究[J]. 园艺学报, 2001, 28(3): 259-261.
- [31] 张勇, 付春霞, 刘飞, 等. 叶面施锌对苹果果实中糖代谢相关酶活性的影响[J]. 园艺学报, 2013, 40(8): 1429-1436.

(责任编辑: 张震林)