

裴徐梨, 胡文婷, 荆赞革, 等. 中国南瓜蔗糖转化酶(*INV*)基因的鉴定及进化和表达分析[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(3): 782-789.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.03.025

## 中国南瓜蔗糖转化酶(*INV*)基因的鉴定及进化和表达分析

裴徐梨<sup>1</sup>, 胡文婷<sup>1</sup>, 荆赞革<sup>1</sup>, 焦 鹏<sup>1</sup>, 朱丽瑞<sup>1</sup>, 宋立晓<sup>2</sup>, 严继勇<sup>3</sup>

(1. 昆明学院农学与生命科学学院, 云南 昆明 650214; 2. 江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 江苏 南京 210014; 3. 江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 蔗糖转化酶(*INV*)编码基因广泛参与植物的生长发育, 在果实成熟期可影响果实品质。本研究利用生物信息学手段对中国南瓜 *INV* 基因家族进行鉴定和分析。结果表明, 从中国南瓜中鉴定出 18 个 *INV* 基因家族成员, 其功能分为酸性转化酶和中性/碱性转化酶两大类。该家族成员在 11 条染色体上不均匀分布, 且仅有 1 对串联重复基因。表达模式分析结果显示, *CmoCh06G004890.1* 在根中的相对表达量高于其他 *INV* 基因家族成员, *CmoCh01G010160.1* 和 *CmoCh06G004890.1* 在果实中的相对表达量较高。葫芦科作物 *INV* 系统进化分析结果表明, 中国南瓜、印度南瓜和美洲南瓜的大多数 *INV* 基因均聚为一簇, 具有较近的亲缘关系。本研究结果为进一步分析中国南瓜 *INV* 基因的生物学功能以及提高中国南瓜品质提供了一定的理论依据。

**关键词:** 中国南瓜; *INV* 基因; 序列特征; 进化分析

中图分类号: S642.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2022)03-0782-08

## Analysis on identification, evolution and expression of sucrose invertase gene (*INV*) in *Cucurbita moschata*

PEI Xu-li<sup>1</sup>, HU Wen-ting<sup>1</sup>, JING Zan-ge<sup>1</sup>, JIAO Peng<sup>1</sup>, ZHU Li-rui<sup>1</sup>, SONG Li-xiao<sup>2</sup>, YAN Ji-yong<sup>3</sup>

(1. College of Agronomy and Life Sciences, Kunming University, Kunming 650214, China; 2. Institute of Agricultural Resources and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 3. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** Invertase (*INV*) encoding genes are widely involved in plant growth and development, and can affect fruit quality during ripening stage. In this study, *INV* gene family of *Cucurbita moschata* was identified and analyzed by bioinformatic methods. The results showed that, 18 members of *INV* gene family were identified from *C. moschata*, and their corresponding functions were encoding acid *INV* and neutral/alkaline *INV*. The members of *INV* gene family distributed unevenly on 11 chromosomes and there only existed one pair of tandem duplicated genes. Analysis of expression pattern showed that, the relative expression level of *CmoCh06G004890.1* in roots of *C. moschata* was higher than other members of *INV* gene family. The relative expression levels of *CmoCh01G010160.1* and *CmoCh06G004890.1* were relatively high in fruits of *C. moschata*. Results of phylogenetic analysis of *INV* genes in Cucurbitaceae crops showed that, Most of the *INV* genes from *C. moschata*, *C. maxima* and *C. pepo* gathered into one cluster and had close genetic relationships. The results can provide theoretical basis for further analyzing of the biological functions of *INV* genes and improving fruit quality of *C. moschata*.

**Key words:** *Cucurbita moschata*; invertase (*INV*) gene; sequence characteristics; evolutionary analysis

收稿日期: 2021-08-07

基金项目: 昆明学院引进人才科研项目 (YJL19009); 云南省教育厅科学研究基金项目 (2021Y717, 2021Y721)

作者简介: 裴徐梨 (1990-), 女, 云南个旧人, 博士, 讲师, 研究方向为蔬菜分子生物学。 (E-mail) xuliP1990@163.com

通讯作者: 宋立晓, (E-mail) 56785633@qq.com

蔗糖转化酶(*INV*)是高等植物蔗糖代谢的关键酶类, 与葡萄糖和果糖的水解有重要关系。按照 *INV* 亚细胞定位与最适 pH 的分类标准, 可将其分为

细胞质转化酶(*CIN*)、液泡转化酶(*VIN*)和细胞壁转化酶(*CWIN*) 3 种类型。液泡转化酶和细胞壁转化酶属于酸性蔗糖转化酶,细胞质转化酶属于中性或碱性蔗糖转化酶<sup>[1]</sup>。

大量研究结果表明,蔗糖转化酶在植物生长发育、果实成熟、糖分平衡及非生物胁迫等方面具有重要作用。目前,已在水稻、番茄、辣椒等作物中克隆得到蔗糖转化酶基因<sup>[2-4]</sup>。在甘薯中,*CIN*和*VIN*是调控块根中己糖含量的关键酶类<sup>[5]</sup>。酸性转化酶不仅在甜瓜果实的发育中起重要作用,还控制甜瓜果实中蔗糖的含量<sup>[6]</sup>。植物缺失蔗糖转化酶会造成生长缺陷,且不能完全通过外源加入的己糖来弥补<sup>[7]</sup>。Tang 等<sup>[8]</sup>通过沉默 *GmCIF1* 表达,使 *CWIN* 通过调控蔗糖代谢等途径来协调大豆种子的成熟。Qian 等<sup>[9]</sup>对茶树蔗糖转化酶基因进行分析发现,这些基因均参与调节茶树生长和发育以及对各种非生物胁迫的响应。

中国南瓜(*Cucurbita moschata*)属葫芦科南瓜属植物,其果实中富含淀粉等糖类物质,糖类物质含量直接影响中国南瓜果实风味和口感。本研究以中国南瓜蔗糖转化酶为研究对象,通过生物信息学方法,鉴定该基因家族的数目和理化性质,同时分析 *INV* 蛋白质基序结构、系统进化和表达模式。本研究结果可为进一步分析中国南瓜 *INV* 基因的生物学功能以及提高中国南瓜品质提供一定的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 中国南瓜 *INV* 基因家族的成员鉴定

以拟南芥蔗糖转化酶 *INV* 基因家族的氨基酸序列为种子序列在中国南瓜基因组数据库(<http://cucurbitgenomics.org/organism/9>)中检索 *INV* 基因(*E-value* <  $10^{-5}$ )。同时从 Pfam 网站(<http://pfam.xfam.org/>)下载 *INV* 基因的隐马尔可夫模型进行全基因组检索。利用 Pfam 网站验证以上 2 种方法获取的候选基因是否含有该家族保守结构域<sup>[10]</sup>。

### 1.2 中国南瓜 *INV* 基因家族序列特征分析

利用 ProtParam tool (<https://web.expasy.org/protparam/>)对中国南瓜 *INV* 基因序列的相对分子质量、氨基酸数量、等电点、稳定性系数、亲疏水性等进行分析<sup>[11]</sup>。对鉴定出的中国南瓜 *INV* 基因家族成员利用 GSDS 软件分析其基因结构。利用

MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>)在线软件分析 *INV* 蛋白的保守域和结构元件(最大元件参数数量设置为 10 个,最佳宽度的元件数量设置为 6~50 个)。使用 Web CD-Search Tool (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>)进行保守结构域分析。利用 TBtools 软件进行图形可视化。

### 1.3 中国南瓜 *INV* 基因家族的表达模式分析

从 CuGenDB 数据库中下载中国南瓜不同组织器官(包括根、茎、叶、果实)的转录组数据。利用 TBtools 分析 *INV* 基因的表达情况,并绘制热图。

### 1.4 葫芦科 *INV* 基因家族的系统进化分析

参照方法 1.1,从印度南瓜、美洲南瓜、西瓜、黄瓜、冬瓜和葫芦等物种中鉴定出 *INV* 基因家族成员,使用 MEGA 6.0 的邻接法构建系统进化树。相关参数设置为:Bootstrap method 1 000, Poisson model, Partial deletion 95,其余参数为默认值。

## 2 结果与分析

### 2.1 中国南瓜 *INV* 基因家族的鉴定

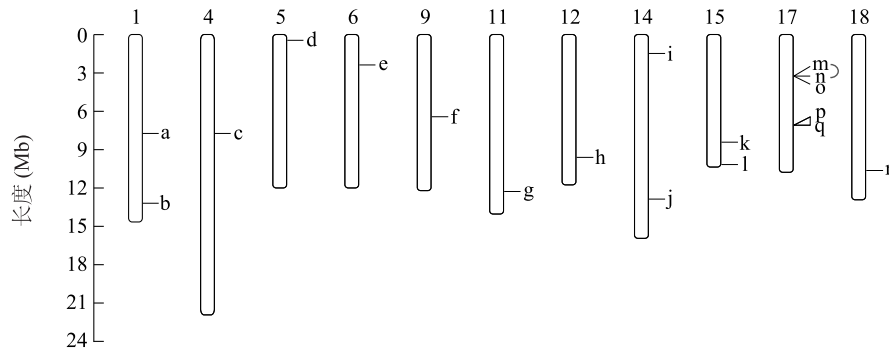
根据检索结果和保守结构域验证结果,最终鉴定到 18 个南瓜 *INV* 基因家族成员,其中,11 个为酸性蔗糖转化酶成员,7 个为中性或碱性蔗糖转化酶成员。染色体定位分析发现,仅 1 对为串联重复基因。其中,5 个 *INV* 基因家族成员(*CmoCh17G004560.1*、*CmoCh17G004570.1*、*CmoCh17G004620.1*、*CmoCh17G006910.1*和 *CmoCh17G006930.1*)分布在第 17 号染色体上。此外,除 1 号、14 号、15 号染色体有 2 个成员外,其余染色体上仅有 1 个成员(图 1、表 1)。

### 2.2 中国南瓜 *INV* 基因家族的序列特征分析

中国南瓜 *INV* 基因家族的 CDS 序列长度为 1 299~2 889 bp,氨基酸长度为 432~962 aa。其中,基因序列最长的为 *CmoCh14G003190.1*,最短的为 *CmoCh17G004570.1*(表 1)。

通过绘制中国南瓜 *INV* 基因家族的内含子-外显子结构(图 2),发现该基因家族的基因结构差异较大。*CmoCh14G003190.1* 基因的内含子和外显子数均较高,分别为 13 和 14 个。7 个 *INV* 基因(*CmoCh17G004620.1*、*CmoCh06G004890.1*、*CmoCh17G006910.1*、*CmoCh01G017810.1*、*CmoCh15G014910.1*、*CmoCh04G014980.1*、*CmoCh14G016100.1*)具有 6 个内含子,而 *CmoCh01G010160.1* 和 *CmoCh09G011190.1*

1 仅包含3~4 个内含子。



a; *CmoCh01G010160.1*; b; *CmoCh01G017810.1*; c; *CmoCh04G014980.1*; d; *CmoCh05001000.1*; e; *CmoCh06G004890.1*; f; *CmoCh09G011190.1*; g; *CmoCh11G017230.1*; h; *CmoCh12G010220.1*; i; *CmoCh14G003190.1*; j; *CmoCh14G016100.1*; k; *CmoCh15G012070.1*; l; *CmoCh15G014910.1*; m; *CmoCh17G004560.1*; n; *CmoCh17G004570.1*; o; *CmoCh17G004620.1*; p; *CmoCh17G006910.1*; q; *CmoCh17G006930.1*; r; *CmoCh18G009420.1*; m 与 n 为串联重复基因。1、4、5、6、9、11、12、14、15、17、18 为染色体编号。

图 1 中国南瓜 *INV* 基因染色体定位结果

Fig.1 Chromosome mapping of *INV* genes in *Cucurbita moschata*

### 2.3 中国南瓜 *INV* 基因家族的理化性质分析

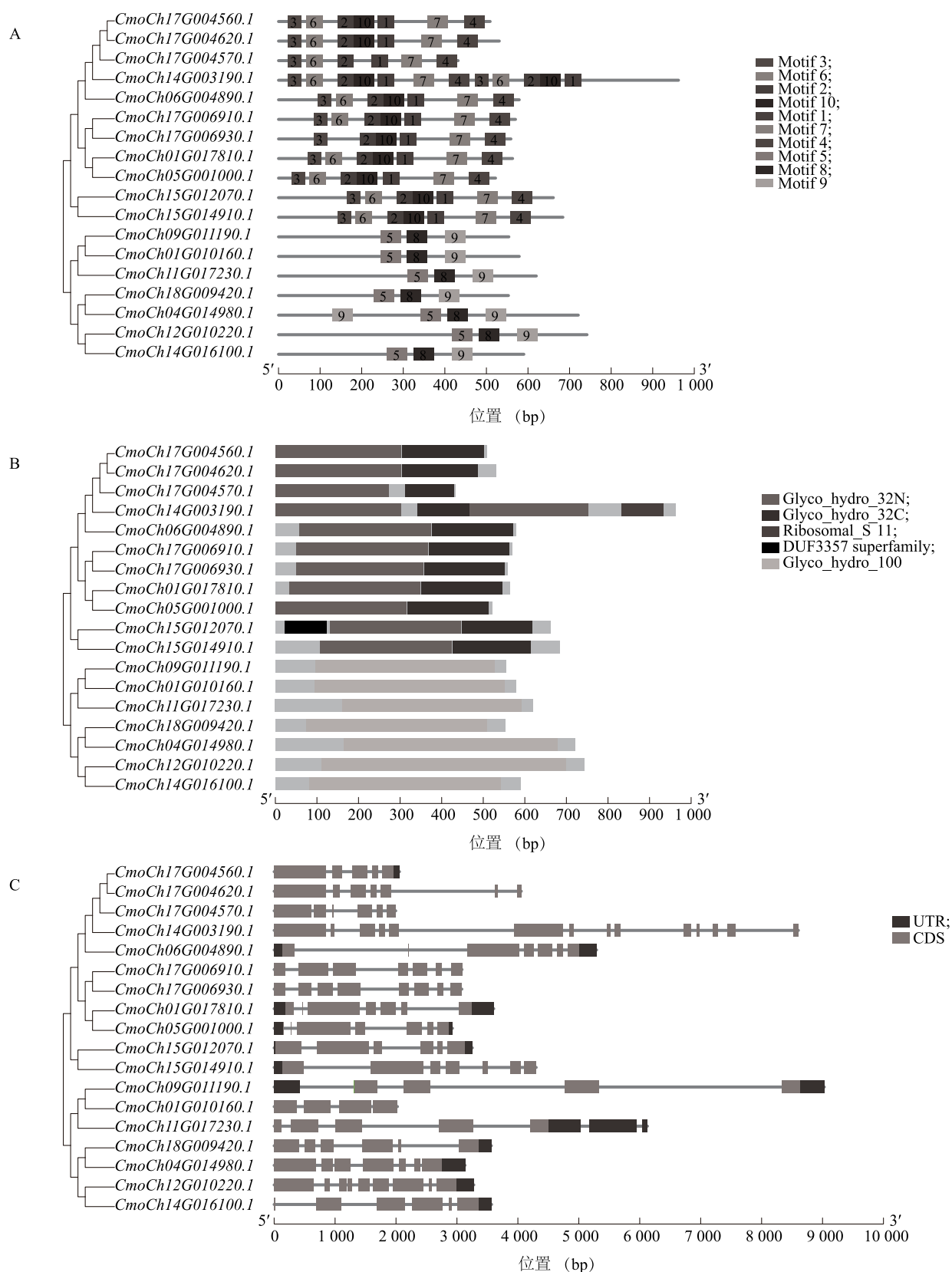
理化性质分析结果表明,中国南瓜 *INV* 基因家族蛋白质相对分子质量为48 469~107 835,等电点为5.12~9.29,8 个 *INV* 基因编码的蛋白质具有跨膜

结构域,亚细胞定位显示 *INV* 蛋白位于细胞壁、液泡或叶绿体,平均亲水性为-0.461~-0.071,均为亲水性蛋白质(表 1)。

表 1 中国南瓜蔗糖转化酶 *INV* 基因家族鉴定信息

Table 1 Identification information of *INV* gene family in *Cucurbita moschata*

基因名称	DNA 序列长度 (bp)	编码序列长度 (bp)	氨基酸序列长度 (aa)	相对分子质量	蛋白质类型	亚细胞定位	亲水性平均值	等电点	基因功能
<i>CmoCh17G004560.1</i>	2 058	1 530	509	57 398	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.304	6.47	酸性转化酶
<i>CmoCh17G004620.1</i>	4 057	1 596	531	59 822	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.281	7.66	酸性转化酶
<i>CmoCh17G004570.1</i>	1 997	1 299	432	48 469	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.304	5.89	酸性转化酶
<i>CmoCh14G003190.1</i>	8 605	2 889	962	107 835	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.304	7.27	酸性转化酶
<i>CmoCh06G004890.1</i>	5 293	1 740	579	65 379	膜蛋白质	细胞壁	-0.322	9.23	酸性转化酶
<i>CmoCh17G006910.1</i>	3 084	1 713	570	64 054	膜蛋白质	细胞壁	-0.359	9.29	酸性转化酶
<i>CmoCh17G006930.1</i>	3 082	1 680	559	62 306	膜蛋白质	细胞壁	-0.323	9.29	酸性转化酶
<i>CmoCh01G017810.1</i>	3 605	1 692	563	63 624	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.379	6.65	酸性转化酶
<i>CmoCh05G001000.1</i>	2 928	1 569	522	59 402	可溶性蛋白质	细胞壁	-0.461	8.81	酸性转化酶
<i>CmoCh15G012070.1</i>	3 254	1 986	661	74 042	膜蛋白质	液泡	-0.190	5.99	酸性转化酶
<i>CmoCh15G014910.1</i>	4 302	2 055	684	75 628	膜蛋白质	液泡	-0.071	5.18	酸性转化酶
<i>CmoCh09G011190.1</i>	9 030	1 665	554	63 217	可溶性蛋白质	叶绿体	-0.239	6.20	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh01G010160.1</i>	2 025	1 737	579	66 035	膜蛋白质	叶绿体	-0.154	6.16	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh11G017230.1</i>	6 128	1 863	620	70 738	可溶性蛋白质	叶绿体	-0.282	6.21	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh18G009420.1</i>	3 566	1 662	553	62 400	可溶性蛋白质	叶绿体	-0.187	5.12	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh04G014980.1</i>	3 134	2 166	721	80 905	可溶性蛋白质	叶绿体	-0.132	6.16	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh12G010220.1</i>	3 278	2 229	742	84 917	膜蛋白质	叶绿体	-0.087	7.50	中性或碱性蔗糖转化酶
<i>CmoCh14G016100.1</i>	3 570	1 773	590	67 203	膜蛋白质	叶绿体	-0.259	5.80	中性或碱性蔗糖转化酶

图2 中国南瓜 *INV* 基因序列特征Fig.2 *INV* gene sequence characteristics of *Cucurbita moschata*

## 2.4 中国南瓜 *INV* 基因家族的表达模式分析

分析中国南瓜 *INV* 基因家族成员在不同器官中的表达情况,结果显示,18 个 *INV* 基因在中国南瓜的根、茎尖、叶和果实中均表达(图 3)。*CmoCh01G010160.1* 和 *CmoCh06G004890.1* 在果实中的相对表达量较高,*CmoCh06G004890.1* 在根中的表达量均高于其他基因家族成员,*CmoCh17G006930.1* 和 *CmoCh04G014980.1* 在叶片中的相对表达量相对较高。5 个基因家族成员(*CmoCh17G004560.1*、*CmoCh17G004620.1*、*CmoCh17G004570.1*、*CmoCh05G001000.1*、*CmoCh15G012070.1*)在不同器官中的相对表达量均较低(图 3)。

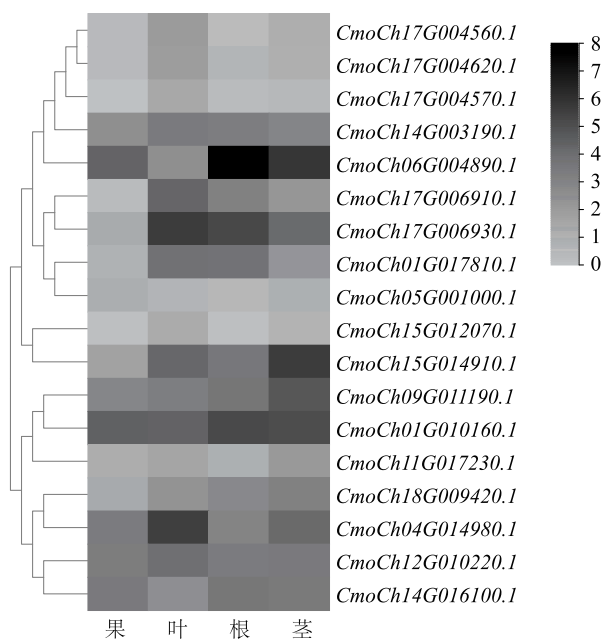


图 3 中国南瓜 *INV* 基因家族相对表达量热图

Fig.3 Heat map of *INV* gene family relative expression in *Cucurbita moschata*

## 2.5 葫芦科 *INV* 基因家族的系统进化树分析

使用 MEGA 软件构建 18 个中国南瓜 *INV* 基因成员的进化树(图 4),结果将 *INV* 基因家族按编码物质分为中性/碱性转化酶和酸性转化酶两大类。*INV* I 大类编码酸性转化酶,分为 2 个分支,其中 1 个分支的成员(*CmoCh15G012070.1* 和 *CmoCh15G014910.1*)编码液泡转化酶(*VIN*),另一分支中的 9 个成员均编码细胞壁转化酶

(*CWIN*)。*INV* II 大类编码中性/碱性转化酶,均为细胞质转化酶(*CIN*),其中 *CmoCh18G009420.1* 和 *CmoCh04G014980.1*、*CmoCh14G016100.1* 和 *CmoCh12G010220.1* 分别位于 1 个单独的分支。

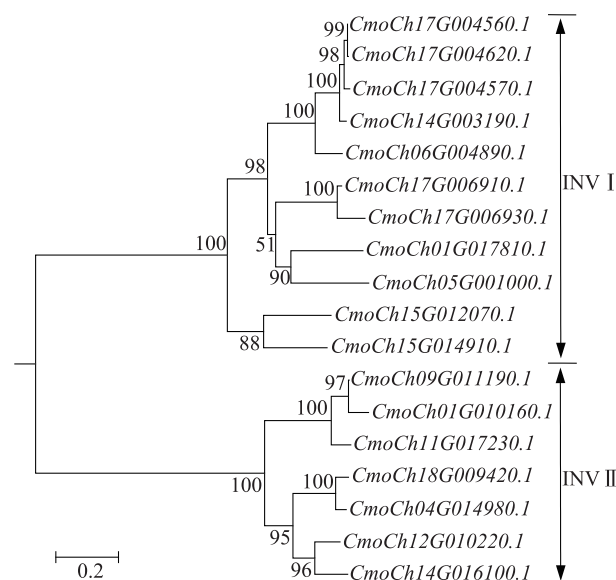


图 4 中国南瓜 *INV* 基因系统进化树

Fig.4 Phylogenetic tree of *INV* genes of *Cucurbita moschata*

为明确葫芦科植物之间 *INV* 基因家族成员的亲缘关系,将鉴定到的中国南瓜的 18 个、印度南瓜(*Cucurbita maxima*)的 22 个、美洲南瓜(*Cucurbita pepo*)的 19 个、西瓜(*Citrullus lanatus*)的 12 个、甜瓜(*Cucumis melo*)的 12 个、黄瓜(*Cucumis sativus*)的 13 个、冬瓜(*Benincasa hispida*)的 11 个、葫芦(*Lagenaria siceraria*)的 12 个 *INV* 基因家族成员进行系统进化树构建,结果(图 5)表明,葫芦科 *INV* 基因家族在进化树中分为 2 支。分支 I 编码酸性转化酶,分支 II 编码中性/碱性转化酶。中国南瓜、印度南瓜和美洲南瓜的大多数 *INV* 基因均聚为一簇,黄瓜与甜瓜的 *INV* 基因在进化树中也较常聚为一类,如 *CsaV33G015320.1* 和 *MELO3C006727T1*,具有较近的亲缘关系。西瓜与葫芦的部分基因如 *Cla97C05G099220.1* 和 *Lsi045014210.1* 等,都具有非常高的同源性。利用最大似然法构建系统进化树,也表现出类似的结果。

## 3 讨论

*INV* 基因是参与植物体形态建成和生长发育的



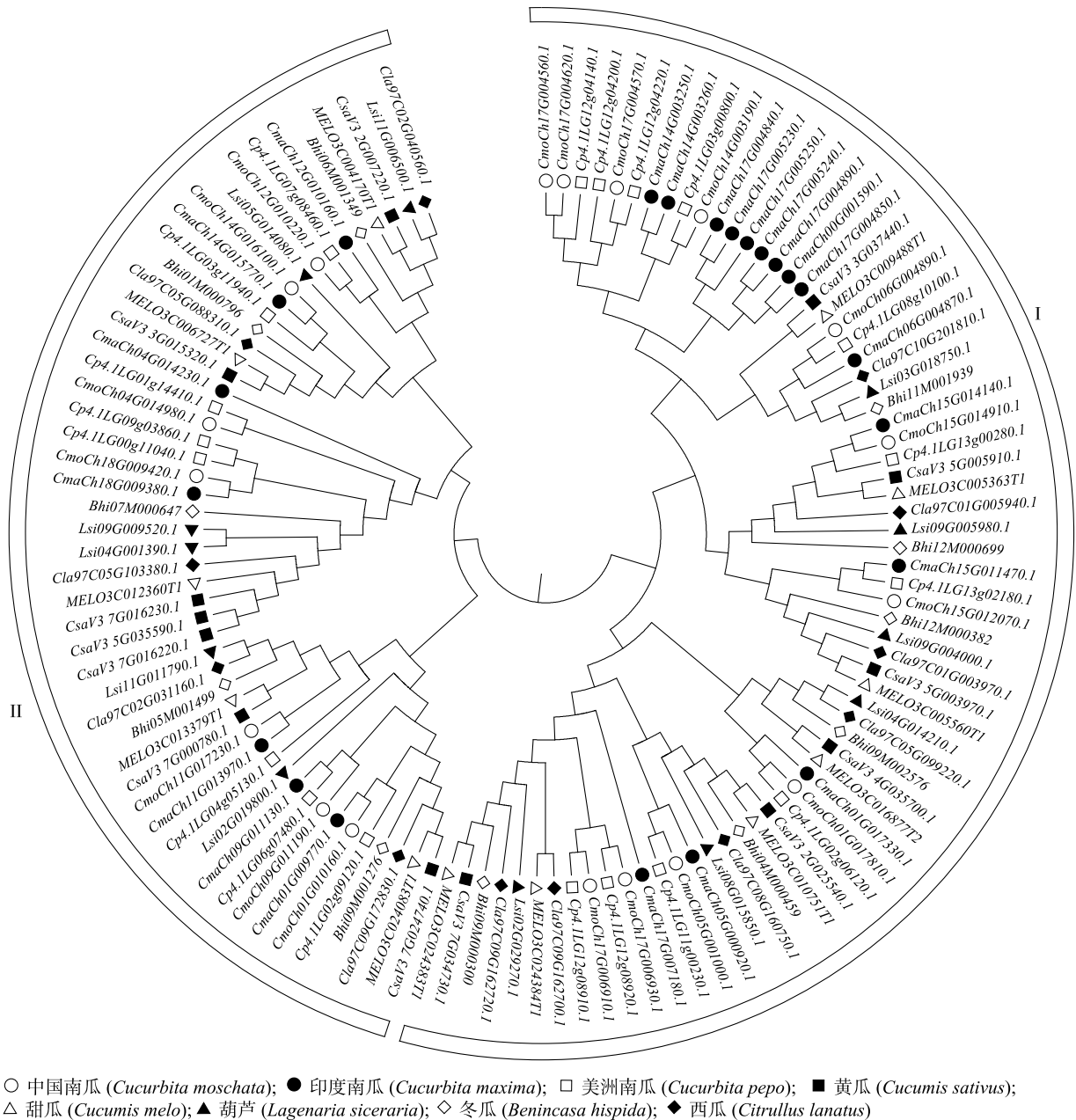


图5 中国南瓜、印度南瓜、美洲南瓜、西瓜、甜瓜、黄瓜、冬瓜和葫芦 INV 基因系统进化树

Fig.5 Phylogenetic tree of INV genes of *Cucurbita moschata*, *Cucurbita maxima*, *Cucurbita pepo*, *Citrullus lanatus*, *Cucumis melo*, *Cucumis sativus*, *Benincasa hispida* and *Lagenaria siceraria*

关键蔗糖代谢酶编码基因,是碳水化合物代谢的关键构成部分。INV 基因家族在不同植物中拥有不同的成员数量,目前在拟南芥、葡萄和水稻中均已鉴定到 8 个,草莓中鉴定到 9 个,杨树中鉴定到 16 个。本研究通过生物信息学方法共鉴定到 18 个南瓜 INV 基因,其中 7 个为蔗糖中性/碱性转化酶成员,11 个为酸性转化酶成员。

基因的理化性质研究对基因功能研究具有重要作用。苗小荣等<sup>[12]</sup>研究发现,铁皮石斛的中性/碱性转化酶(*DoNI2*)的等电点为 6.38,疏水性的平均值为-0.232,预测为亲水性蛋白质,预测亚细胞定位在线粒体上。阳江华等<sup>[13]</sup>在橡胶中进行 INV 亚细胞定位预测,结果表明,碱性转化酶(*HbNIN8*)定位在叶绿体上。本研究结果与前人研究结果相似,

鉴定到的7个南瓜中性/碱性转化酶和11个酸性转化酶的平均等电点分别为6.16和7.43,平均疏水性分别为-0.191和-0.316,均为亲水性蛋白质。亚细胞定位预测结果显示,酸性转化酶定位于细胞壁和液泡上,中性/碱性转化酶定位于叶绿体上,但精确定位还需要进一步验证。

前人在分析棉花 *INV* 成员的系统进化关系时将棉花 *INV* 基因家族分为中性/碱性转化酶和酸性转化酶2个大亚族,其中第1个大亚族又可分为2个小亚族<sup>[14]</sup>。王海波等<sup>[15]</sup>将鉴定到的16个小桐子 *INV* 基因家族成员聚类为两大家族3个亚家族。同样,本研究通过进化树分析将中国南瓜18个 *INV* 基因分为两大类,即中性/碱性转化酶编码基因和酸性转化酶编码基因。进一步对葫芦科 *INV* 基因家族成员的进化分析发现,美洲南瓜、印度南瓜和中国南瓜的 *INV* 基因家族成员同源性最高,葫芦和西瓜的 *INV* 基因家族成员同源性较高。此外,吴晓慧等<sup>[16]</sup>研究发现木薯转化酶相关基因家族的保守性较高,帅良等<sup>[17]</sup>研究发现龙眼中3个中性转化酶的氨基酸序列高度保守,且都有2个催化残基。本研究通过对中国南瓜 *INV* 基因家族的序列和结构分析发现,各 *INV* 基因成员的保守度高,这一点与前人的结论基本符合。

蔗糖转化酶可通过不可逆降解葡萄糖和果糖而影响果实糖分积累,进而影响果品质量<sup>[18]</sup>。同为葫芦科植物的甜瓜嫁接后,发育阶段的功能性叶片中酸性转化酶和中性/碱性蔗糖转化酶的活性增加,后期蔗糖磷酸合成酶和水苏糖合成酶活性提高,从而显著促进叶片中糖类物质向果实的转移<sup>[19]</sup>。中性/碱性蔗糖转化酶活性在大多数蔗糖贮藏型植物的未成熟果实中较高,随着果实成熟其活性逐渐降低<sup>[20]</sup>。前人研究发现,甜橙和甜瓜在果实成熟过程中酸性转化酶含量逐渐降低,蔗糖含量逐渐增加<sup>[21-22]</sup>。郭利军等<sup>[23]</sup>在研究中发现,在芒果不同发育阶段,中性/碱性转化酶的表达量差异较大,开花后10~40 d,果肉中表达量为0.028 9。当果实完全成熟时,果肉中中性/碱性转化酶表达水平降低,只有0.000 7。本研究发现多个 *INV* 基因在果实中的表达量较低,推测这些基因在中国南瓜果实成熟过程中具有重要的作用。

## 参考文献:

- [1] 俞 鏖,李志邈,万红建,等. 高等植物蔗糖转化酶功能的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(33): 12815-12818.
- [2] 姜立智,林长发,梁宗锁,等. 水稻蔗糖转化酶基因的克隆及其功能的初步探讨[J]. 复旦学报(自然科学版), 2003, 42(4): 588-592.
- [3] 高媛媛,杨郁文,张保龙,等. 番茄中性/碱性蔗糖转化酶基因的电子克隆、分析及表达载体的构建[J]. 江苏农业科学, 2009, 6: 36-38.
- [4] 魏华伟,柴松琳,胡克玲,等. 辣椒酸性蔗糖转化酶基因家族鉴定及表达[J]. 分子植物育种, 2019, 17(15): 4900-4907.
- [5] 占雷雷,朱国鹏,刘永华. 4种蔗糖分解酶在甘薯块根品质形成中的作用[J]. 热带作物学报, 2019, 40(9): 1723-1728.
- [6] YU X, WANG X, ZHANG W, et al. Antisense suppression of an acid *INV*ertase gene (*MAII*) in muskmelon alters plant growth and fruit development[J]. J Exp Bot, 2008, 59(11): 2969-2977.
- [7] JANG J C, LEON P, ZHOU L, et al. Hexokinase as a sugar sensor in higher plants[J]. Plant Cell, 1997, 9(1): 5-19.
- [8] TANG X, SU T, HAN M, et al. Suppression of extracellular *INV*-Vertase inhibitor gene expression improves seed weight in soybean (*Glycine max*) [J]. J Exp Bot, 2017, 68(3): 469-482.
- [9] QIAN W, YUE C, WANG Y, et al. Identification of the *INV*ertase gene family (*INVs*) in tea plant and their expression analysis under abiotic stress [J]. Plant Cell Rep, 2016, 35(11): 2269-2283.
- [10] FINN R D, BATEMAN A, CLEMENTS J, et al. Pfam: the protein families database [J]. Nucleic Acids Res, 2014, 42: 222-230.
- [11] 朱冉冉,吉雪花,张中荣,等. 辣椒超氧化物歧化酶基因家族的生物信息学分析[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2020, 38(6): 712-717.
- [12] 苗小荣,牛俊奇,莫昭展,等. 铁皮石斛中性/碱性转化酶(*DoNI2*)基因的克隆和表达分析[J]. 中草药, 2018, 49(15): 208-215.
- [13] 阳江华,龙翔宇,邹 智,等. 橡胶树中碱性转化酶基因 *Hb-INV8* 的克隆与表达分析[J]. 热带作物学报, 2018, 39(12): 2421-2426.
- [14] 韩玉慧,陈 琴,张 会,等. 棉花蔗糖转化酶基因家族的生物信息学分析[J]. 中国农业大学学报, 2018, 23(11): 15-30.
- [15] 王海波,辛 胡,刘 潮,等. 小桐子转化酶基因家族的生物信息学分析及表达特性[J]. 生物技术通报, 2017, 33(9): 172-178.
- [16] 吴晓慧,耿梦婷,范 洁,等. 木薯转化酶抑制子 *MeINV3* 基因的克隆及生物信息学分析[J]. 热带作物学报, 2014, 35(9): 1715-1720.
- [17] 帅 良,廖玲燕,韩冬梅,等. 龙眼中性转化酶基因(*DINI*)的克

- 隆及分析 [J]. 西南农业学报, 2017, 30(10): 48-55.
- [18] 赵智中. 柑橘果实糖积累的生理基础研究 [D]. 杭州:浙江大学, 2001.
- [19] LIU Y F, QI H Y, BAI C M, et al. Grafting helps improve photosynthesis and carbohydrate metabolism in leaves of muskmelon [J]. International Journal of Biological Sciences, 2011, 7(8): 1161-1170.
- [20] 张琼琼. 番茄中性/碱性转化酶 *SICIN3e* 基因功能研究 [D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2019.
- [21] 王滕旭,李正国,杨迎伍,等. 哈姆林甜橙蔗糖合酶 I 和酸性转化酶基因表达与果实糖积累的关系 [J]. 热带作物学报, 2010, 31(5): 745-749.
- [22] TIAN H, KONG Q G, FENG Y Q, et al. Cloning and characterization of a soluble acid *INV*ertase-encoding gene from muskmelon [J]. Molecular Biology Reports, 2009, 36(4): 611-617.
- [23] 郭利军,邓会栋,冯学杰,等. 芒果中性/碱性转化酶 *Mini* 基因的克隆与表达分析 [J]. 热带作物学报, 2020, 41(9): 1741-1747.

(责任编辑:陈海霞)