

‘羊角蜜’甜瓜不同部位发育及品质差异形成机制研究

鲍甜甜, 王硕硕, 王建全, 楚顺鹏, 史庆华*

山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东果蔬优质高效生产协同创新中心, 农业农村部黄淮地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 山东泰安271018

*通信作者(qhshi@sdaa.edu.cn)

摘要: 本研究以中部和蒂部果肉甜度差异显著的长锥形薄皮甜瓜(*Cucumis melo*)品种‘羊角蜜’为试材, 探讨果实发育中蒂果和中果肉糖分梯度积累变化的生理机制。结果表明, 发育前期到中期, 蒂果肉和中果肉细胞膨大, 蔗糖含量很低, 葡萄糖和果糖积累快速上升; 发育后期, 蒂果肉和中果肉细胞膨大速度变缓, 蔗糖含量升高, 中果肉蔗糖含量显著高于蒂果肉, 蒂果肉葡萄糖和果糖含量降低, 中果肉葡萄糖和果糖含量增加。‘羊角蜜’甜瓜在发育后期蒂果和中果肉糖分积累差异最显著。蒂果和中果肉糖分积累由蔗糖代谢相关酶及内源生长素协同调控, 酸性转化酶(AI)活性及蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性变化是导致中果肉蔗糖积累高于蒂果的主要原因。

关键词: 甜瓜; 糖积累; 梯度分布; 蔗糖代谢酶; 内源激素

Study on the formation mechanism of development and quality difference in different parts of ‘Yangjiaomi’ melon

BAO Tiantian, WANG Shuoshuo, WANG Jianquan, CHU Shunpeng, SHI Qinghua*

College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Shandong Collaborative Innovation Center of Fruit & Vegetable Quality and Efficient Production, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops in Huang-Huai Region, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Taian, Shandong 271018, China

*Corresponding author (qhshi@sdaa.edu.cn)

Abstract: In this study, the melon (*Cucumis melo*) variety ‘Yangjiaomi’ with long cone shape, which has significant difference in sweetness between the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp of the fruit, was used as the test material to explore the physiological mechanism of sugar gradient accumulation in the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp of the fruit. The results showed that from the early to the middle stage of fruit development, the cell dilation of the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp, the sucrose content of the fruit was very low, and the accumulation of glucose and fructose increased rapidly. In the middle and late stage of development period, the cell dilation of the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp slowed down, the sucrose content of the fruit increased quickly, the sucrose content in the mesocarp was significantly higher than that in the mesocarp adjacent to pedicel, and the glucose and fructose content in the mesocarp adjacent to pedicel decreased, while the glucose and fructose content in the mesocarp increased. The difference of sugar accumulation between the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp of the fruit was the most significant in the later period of development. The accumulation of

收稿 2020-08-10 修定 2020-10-31

资助 国家重点研发计划项目(2018YFD1000802)。

sugar in the mesocarp adjacent to pedicel and mesocarp of the fruit was controlled by sucrose metabolizing enzymes and endogenous auxin. The changes of acid invertase (AI) activity and sucrose phosphate synthetase (SPS) activity were the main factors of sucrose accumulation in mesocarp was higher than that in the mesocarp adjacent to pedicel.

Key words: melon; sugar accumulation; gradient distribution; sucrose-metabolizing enzyme; endogenous hormones

甜瓜(*Cucumis melo*)是世界十大水果之一,享有“甜于诸瓜,独有甘甜”的美誉。随着农业种植结构的调整,甜瓜种植面积日益增加,消费者对甜瓜品质的要求亦日益提高(马光恕等2017)。因此,提高甜瓜的品质和产量具有重要的意义。

甜瓜品质包括果实外观品质和内在品质,其中外观品质主要包括果实的形状、大小、果皮色泽、网纹粗细等;内在品质包括果肉厚度、质地、含糖量和糖酸比(风味)等(李志凌等2003)。在甜瓜内在品质中,含糖量是最为重要的指标之一,甜瓜中含有的可溶性糖主要有葡萄糖、果糖和蔗糖,果糖含量高的甜瓜甜度较高,葡萄糖会使得风味更佳(刘有春等2013)。前人研究发现不同基因型的甜瓜在糖组分积累过程中存在较大的差异,但是多数甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。

甜瓜果实在植物激素和蔗糖代谢酶的共同作用下实现了葡萄糖、果糖和蔗糖的积累, AI和SPS活性的变化是影响甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。

活性(Tang等2015),也可通过控制细胞分裂和细胞扩张来决定果实的大小(Dai等2011)。前人在番茄、桃、草莓、葡萄、甜瓜等作物上研究表明蔗糖代谢酶与果实糖含量密切相关(乔永旭等2004; 柴叶茂等2011; 贾小丽等2010; 周兴本等2005)。但是,同种作物不同品种、品系间的糖积累模式及机理表现出较大差异(黄松等2018; 李响等2016),果实糖组分在不同组织中空间分布也不同(Zhang和Li 2005; Lemaire等2005; Biais等2010)。本试验以不同部位糖分有显著差异的长锥形薄皮甜瓜品种‘羊角蜜’为试材,通过研究其果实发育过程中不同部位糖含量及其蔗糖代谢相关酶活性的动态变化与内源激素的关系,探讨果实不同部位间糖含量差异形成的主要生理原因,为提高其糖含量及改良风味品质提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在山东农业大学园艺科学与工程学院日光温室中进行。2019年1月20日,采用50孔穴盘基质育苗,基质组成为草炭:蛭石=3:1。当甜瓜苗生长到3、4片真叶时(3月15日),定植于日光温室中。高畦栽培,单蔓整枝。对当日授粉受精的雌花挂牌标识。分别在授粉后10、20和30 d (days after pollination, DAP)取样,每次取3个果实,重复3次。将采后果实分蒂部和中部两个部位取样(图1),取出的样品组织均等分成3份,分别用于测定可溶性糖含量、蔗糖代谢相关酶活性和植物激素含量。用液氮速冻后,超低温冰箱-80℃保存。

1.2 试验方法

1.2.1 可溶性固形物含量测定

使用PAL-1便携式糖度仪测定甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。甜瓜果实在发育过程中会出现蔗糖快速积累的转折点(乔永旭等2004; 张中霞等2011)。

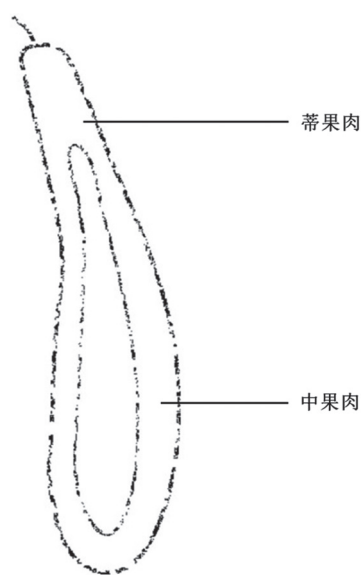


图1 甜瓜果实组织取样位置

Fig. 1 Tissue sampling location of melon fruit

1.2.2 不同发育时期细胞大小和排列的观察及横径的测量

采用常规石蜡制片法, 削除果皮, 将蒂部和中部果肉切成5 mm×3 mm×5 mm薄片, 放入福尔马林-酒精-醋酸混合固定液(FAA)中抽真空。将固定好的样品经过梯度乙醇(体积分数70%、80%、90%、100%)各脱水1 h, 再经梯度二甲苯(二甲苯: 乙醇=1:3、1:1、3:1及二甲苯)各处理2 h, 浸蜡后包埋。使用轮转式切片机进行切片, 经展片、烘片、脱蜡后, 使用番红-固绿二重染色, 中性树胶封片, 在光学显微下观察并采集照片。利用光学双筒显微镜, 每个时期每个处理取3个果, 每个果取8张果实切片, 进行细胞大小的观察。每组内每张切片挑选200倍视野进行拍照。以200倍标尺为标准, 每张切片分别测量5个细胞周长(mm)、长度(mm)、宽度(mm)并求出平均值, 统计视野内细胞数量以及细胞面积(mm²), 求平均值后换算成单个细胞的平均面积(mm²)。计算细胞圆度=周长²/(4×π×面积)。对采后果实的蒂部和中部, 用游标卡尺分别测量横径。

1.2.3 内源激素含量测定

称取1 g果肉, 放入研钵低温磨碎, 加入8 mL预

冷的80%甲醇水溶液, 40℃浸提过夜。8 000×g离心10 min, 取上清液, 残渣用2 mL 80%甲醇水溶液浸提2 h, 离心后取出上清液, 合并两次上清, 40℃减压蒸发至不含有机相(大约2 mL水溶液), 加入2 mL石油醚萃取脱色3次, 移去石油醚层, 下层水中加入2 mL乙酸乙酯萃取, 重复萃取3次, 转移并收集上层有机相至新的EP管, 氮气吹干, 加入0.5 mL流动相溶解, 过滤后待测。

采用RIGOL L-3000高效液相色谱仪测定, 利用外标法定量。工作条件如下: 色谱柱为Kromasil C₁₈反相色谱柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm), 流动相为甲醇-1%乙酸混合液(30:70), 流速1.0 mL·min⁻¹, 柱温30℃, 进样体积10 μL。精确称取生长素标准品, 用甲醇溶解, 配置成5、6个不同质量浓度的标准溶液。按上述色谱条件依次检测各标准溶液的峰面积, 以峰面积为纵坐标, 浓度为横坐标, 计算得到生长素的标准曲线、线性范围与相关系数。根据标准曲线计算单位重量鲜样中的含量。

1.2.4 糖组分含量测定

参考管学玉等(2006)方法提取糖组分, 取1 g果肉混合样品, 加入6 mL纯乙腈, 60℃下浸提10 min后8 000×g离心20 min, 收集上清液至25 mL的容量瓶; 残渣再加入6 mL重蒸水, 继续60℃水浴10 min, 8 000×g离心20 min, 合并上清液; 再次重复上一步提取1次, 合并上清液, 最终定容到25 mL。抽取1 mL上清液通过0.22 μm有机滤膜过滤, 用于高效液相色谱分析。色谱条件: 流动相为乙腈-重蒸水混合液(80:20), 流速1.0 mL·min⁻¹, 柱温40℃, 检测器温度35℃, 进样量10 μL。色谱柱为Intersil NH₂ (250 mm×4.6 mm, 5 μm)。以色谱级的果糖、葡萄糖和蔗糖标准品等比例混合配制标准工作液, 进行液相色谱分析, 制作标准曲线。

1.2.5 酶活性测定

SPS活性测定参考管学玉等(2006)的方法, 采用70 μL反应体系: 含50 mmol·L⁻¹ HEPES-NaOH缓冲液(pH 7.5)、15 mmol·L⁻¹ MgCl₂、1 mmol·L⁻¹ EDTA、5 mmol·L⁻¹ NaF、16 mmol·L⁻¹ UDPG、4 mmol·L⁻¹ Fru 6-P、20 mmol·L⁻¹ Glc 6-P、20 μL脱盐后酶液。30℃反应30 min, 加入70 μL 5 mol·L⁻¹ NaOH终止反应, 沸水浴10 min, 冷却后加入1 mL

14%的葱酮(溶解在13.8 mol·L⁻¹的H₂SO₄中), 40℃反应20 min, 冷却后测定A₆₂₀值。对照在反应体系中加入失活的酶液。

酸性转化酶(AI)活性测定参考张明方等(2003)的方法, 采用490 μL反应体系: 含80 mmol·L⁻¹醋酸-磷酸钾(pH 4.5)、100 mmol·L⁻¹蔗糖、210 μL脱盐后酶液。37℃反应30 min, 加入490 μL DNS试剂终止反应, 沸水浴5 min, 冷却后测定A₅₂₀值。对照在反应体系中加入失活的酶液。

1.2.6 RNA提取及qRT-PCR分析

使用Trizol法提取甜瓜果实总RNA, 反转录试剂盒及实时荧光定量PCR试剂盒(TransStart[®] Tip Green qPCR SuperMix)购买于北京全式金生物技术有限公司。使用DNAMAN设计基因引物(表1), 由华大基因公司合成。qRT-PCR反应采用96孔板, 在ABI 7900 HT Fast Real-Time PCR System上进行, 以甜瓜*Actin*为内参基因, 采用2^{-ΔΔCt}方法计算基因的相对表达量(Livak和Schmittgen 2000)。

1.2.7 数据处理

用Image-pro plus 6.0软件对甜瓜果肉组织切片进行图像分析, 获得细胞形态学参数; 用Microsoft Office Excel 2013进行数据处理和作图, 用SPSS软件对数据进行单因素方差分析, 用Duncan’s检验法对差异显著性分析(P≤0.05)。

2 实验结果

2.1 甜瓜果实发育过程中可溶性固形物含量及糖组分的变化

随着甜瓜果实的生长, 蒂果肉和中果肉的可溶性固形物含量均呈增长趋势, 授粉后20~30 d蒂果肉和中果肉可溶性固形物含量快速增加, 授粉后30 d时中果肉可溶性固形物含量极显著高于蒂果肉(图2)。

由图3可知, 甜瓜果实不同发育阶段的蒂果肉和中果肉葡萄糖和果糖含量变化趋势不同, 蔗糖含量变化趋势类似。在授粉后20 d内, 蒂果肉葡萄糖和果糖积累量快速上升, 之后略有下降; 中果肉葡萄糖和果糖积累量在整个发育阶段呈上升趋势, 葡萄糖积累量在授粉后10和30 d显著高于蒂果肉, 果糖积累量在整个发育阶段都显著高于蒂果肉。在发育过程中蒂果肉蔗糖积累量较少。而在授粉后20 d内, 中果肉蔗糖积累量也较少, 之后积累速度加快, 授粉后30 d蔗糖积累量达到蒂果肉的2.55倍。结果表明, 甜瓜果实糖分梯分布明显, 从蒂果肉向中果肉蔗糖、葡萄糖和果糖积累量升高。

2.2 甜瓜果实发育过程中横径、细胞大小和细胞排列的变化

图4表明了甜瓜果实不同发育阶段横径的变化, 在授粉后10~20 d果实中部膨大迅速, 20 d后膨大速度变缓慢; 整个发育期间蒂果横径变化幅度较小。

甜瓜授粉后10 d的蒂果肉和中果肉细胞排列较紧密, 表明该时期细胞分裂旺盛(图5); 授粉后20 d的蒂果肉和中果肉细胞变大, 但蒂果肉变化幅度较小, 中果肉细胞膨大呈现规则方形, 排列松散, 细胞密度变小; 甜瓜授粉30 d后的蒂果肉细胞排列不规则且比中果肉细胞小, 中果肉细胞横向伸长变得更大并且出现间隙。

表2表明, 在发育过程中, 果肉细胞大小的参数呈增大趋势, 中果肉比蒂果肉的面积和周长增大较多, 单位面积细胞数目减少。与果肉细胞大小参数值变化不同, 在发育过程中, 中果肉细胞圆度呈减小趋势; 蒂果肉细胞圆度先降低再上升。

2.3 甜瓜果实发育过程中内源IAA含量的变化

图6表明, IAA含量在蒂果和中果部位变化趋势不同。蒂果在授粉后10~20 d IAA含量降低, 随

表1 SPS基因和AI基因qRT-PCR引物
Table 1 qRT-PCR primers for SPS and AI genes

基因名	基因序列号	上游引物序列(5'→3')	下游引物序列(5'→3')
<i>CmSPS1</i>	DQ521271	CACTTCGTTGTACGCTGTT	CGACGAAAACCACCAACTTT
<i>CmS-AIV1</i>	EU260044	TACCTGTGTTGGACGGTGAA	TCGTGCTGCTCCATTACTG
<i>Actin</i>	FJ763186	CGCCACTCAACCCAAAGG	CATCACCAGAATCCAGACAAT

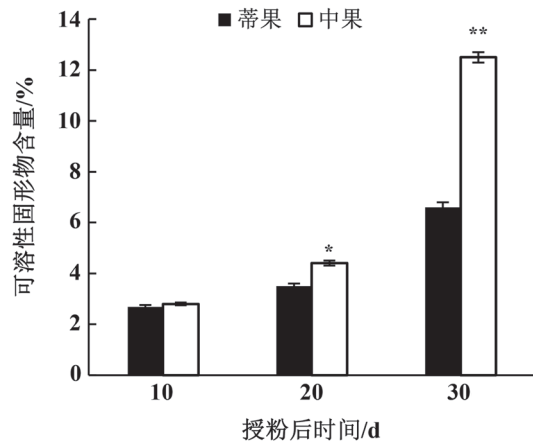


图2 甜瓜果实不同发育阶段的可溶性固形物含量

Fig. 2 Soluble solid content of melon fruits in different development period

*和**分别表示处理间在0.05和0.01水平上差异显著,下同。

后呈上升趋势;中果在授粉后10~20 d IAA含量迅速升高,在授粉后30 d时IAA含量最高。

2.4 甜瓜果实生长发育过程中不同部位蔗糖代谢相关酶活性及相关基因表达变化

2.4.1 SPS活性及其基因表达

SPS是催化6-磷酸果糖和尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)不可逆形成蔗糖的关键酶。甜瓜授粉后10~20 d,中果肉SPS活性缓慢下降,随后呈显著上升的趋势。蒂果肉在发育过程中SPS活性变化与中果肉相类似,但酶活性显著低于中果肉。授粉后30 d时,中果肉酶活性是蒂果肉中酶活性的1.86倍(图7)。

SPS基因表达与酶活性变化趋势相似,在授粉后10 d,中果肉SPS基因相对表达量上调,比蒂果肉高1.1倍;授粉后20 d,中果肉和蒂果肉的SPS基因相对表达量下调;在授粉30 d后时中果肉SPS基因

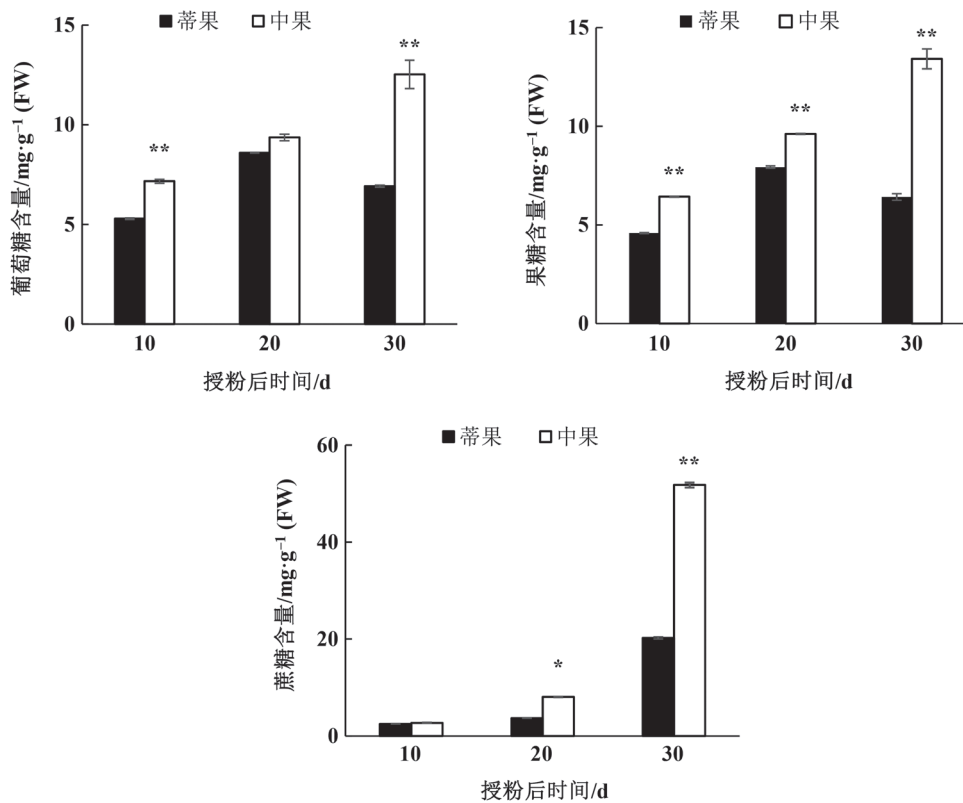


图3 甜瓜果实不同发育阶段糖组分含量的变化

Fig. 3 The change of sugar components and contents in the different development period of the melon fruit

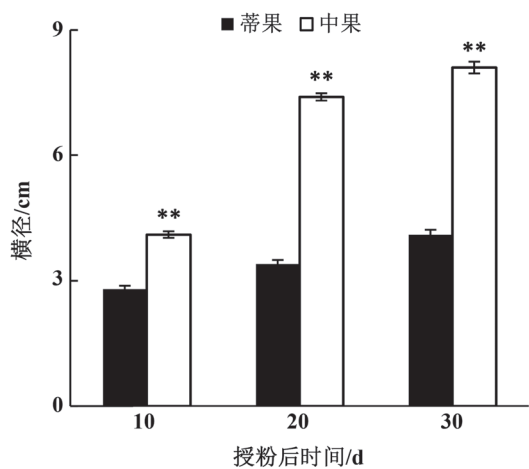


图4 甜瓜果实不同发育阶段的横径
Fig. 4 The horizontal meridians of the melon fruit in different development period

相对表达量比授粉20 d后增加了近5倍, 蒂果肉SPS基因相对表达量增加了近1倍。

2.4.2 AI活性及其基因表达

甜瓜果实发育过程中, 蒂果肉和中果肉AI活性变化趋势类似。在授粉后10 d, 中果肉有较高的AI活性, 比蒂果肉AI活性高2.4倍; 授粉后20 d, 中果肉酶活性降到最低, 随后酶活性稍微升高。蒂果肉AI活性缓缓下降, 酶活性维持在较低水平。

从基因相对表达的情况看, 在授粉后10 d, 果实膨大前期中果肉AI基因相对表达量上调, 比蒂果高6.4倍; 授粉后20 d, 中果肉和蒂果肉基因相对表达量最低; 授粉后30 d, 中果肉和蒂果肉表达量上调(图8)。

3 讨论

在相同生态环境下, 甜瓜糖组分积累与分布

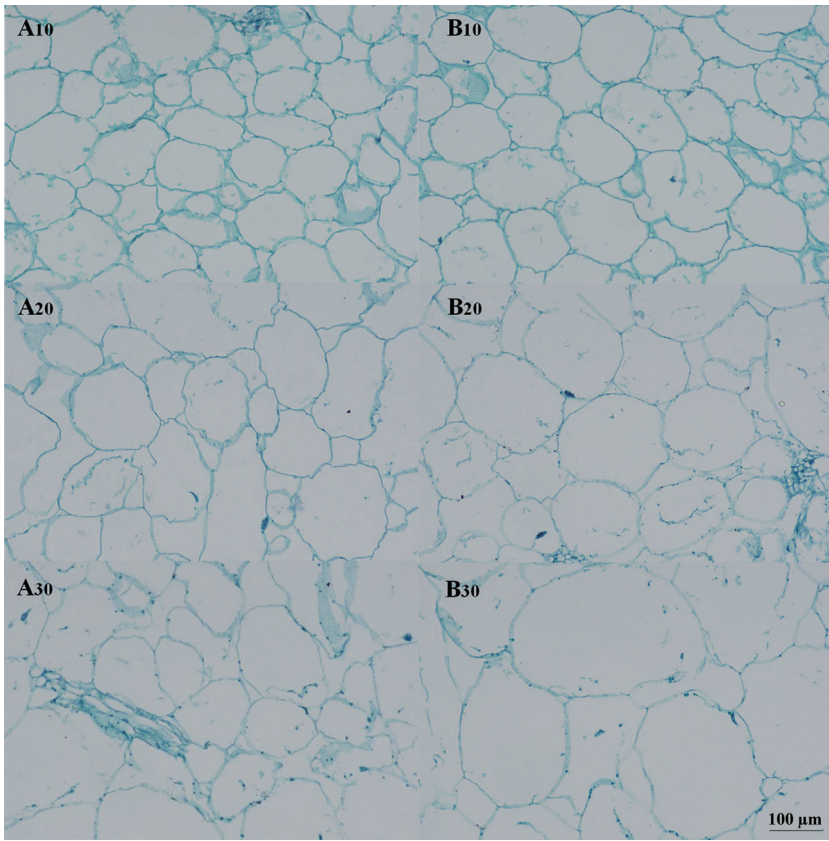


图5 甜瓜果实发育过程中细胞大小和排列变化
Fig. 5 The change of cell size and arrangement in the process of melon fruit development
A、B分别代表蒂果肉、中果肉; 10、20、30代表授粉后时间(d)。

表2 甜瓜果实发育过程中细胞形态的变化
Table 2 The change of cell form in the process of the melon fruit in different development period

材料	面积/ μm^2	周长/mm	长度/mm	宽度/mm	圆度
10 d蒂果	4 644.42 ^c	0.343 2 ^d	0.106 7 ^c	0.083 7 ^c	1.378 ^b
20 d蒂果	6 572.12 ^d	0.478 3 ^c	0.158 5 ^c	0.127 2 ^c	1.226 ^d
30 d蒂果	8 831.77 ^c	0.587 6 ^b	0.203 1 ^b	0.145 2 ^b	1.441 ^a
10 d中果	6 123.54 ^d	0.438 4 ^c	0.150 2 ^d	0.098 8 ^d	1.341 ^c
20 d中果	11 240.2 ^b	0.566 4 ^b	0.206 6 ^b	0.131 6 ^c	1.201 ^c
30 d中果	18 594.2 ^a	0.677 9 ^a	0.246 5 ^a	0.162 8 ^a	1.122 ^d

同列数据用不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$)。

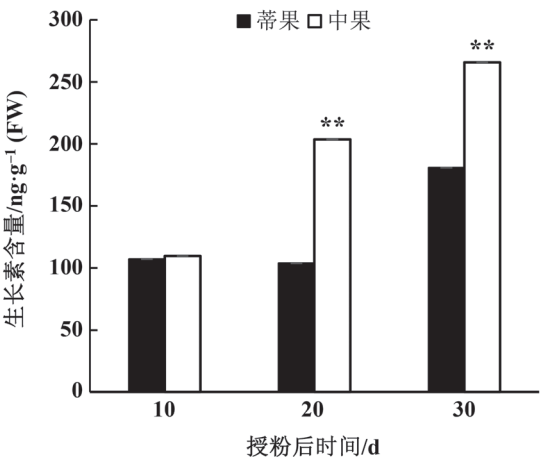


图6 甜瓜果实不同发育阶段内源生长素含量的变化
Fig. 6 The change of endogenous IAA content in the process of the melon fruit in different development period

受不同组织空间变化的影响(Zhang和Li 2005)。甜瓜不同组织空间糖分分布直接影响果实营养和感官质量(Lemaire 2005; Biais等2010)。甜瓜果实含糖量存在纵向梯度分布从瓜脐到瓜蒂含糖量降低(Zhang和Li 2005; 张明方等2003)。本研究结果表明, 甜瓜从果实蒂部到果实中部存在糖梯度分布, 蔗糖、葡萄糖和果糖含量均呈升高趋势。在果实发育初期中果和蒂果肉还原糖含量均较高, 蔗糖含量少, 并且AI活性较高, 高活性的AI可将蔗糖分解成果糖和葡萄糖。果实发育中后期中果肉SPS活性升高, 导致其蔗糖含量迅速积累, 蒂果肉的SPS活性较低, 不能像中果肉一样积累大量蔗糖。有报道发现桃果实中蔗糖的积累由两部分组成, 一部分是由叶片直接运入, 一部分由果实自身形成。本研

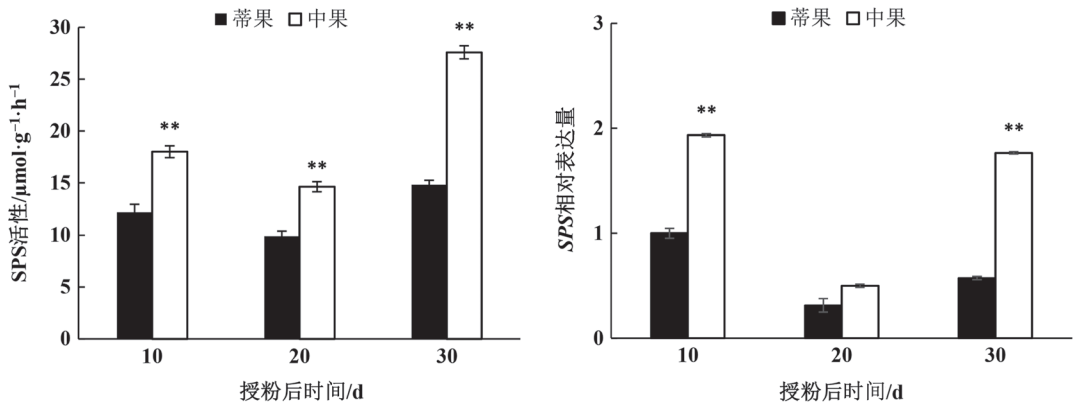


图7 甜瓜果实不同发育阶段蔗糖磷酸合成酶活性变化及蔗糖磷酸合成酶基因表达分析
Fig. 7 The change of SPS activity and SPS gene expression analysis in the process of the melon fruit in different development period

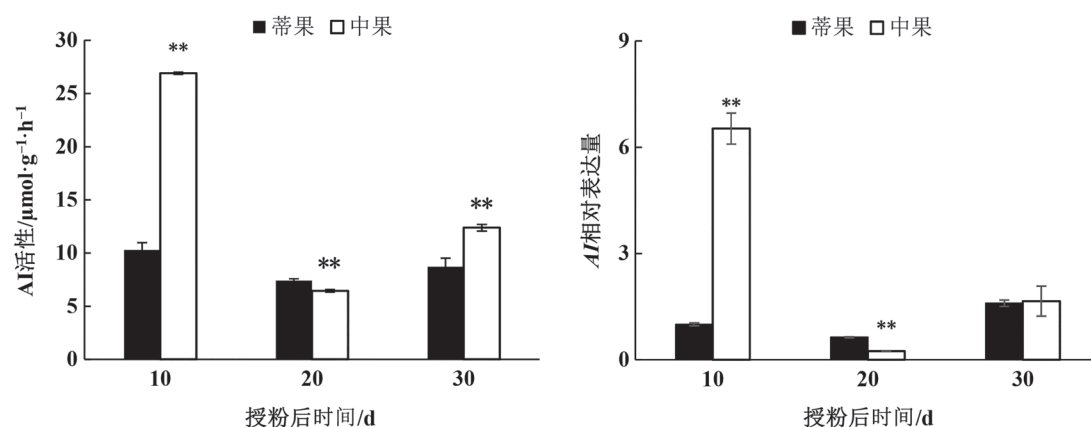


图8 甜瓜果实不同发育阶段酸性转化酶活性变化及酸性转化酶基因表达分析

Fig. 8 The change of AI activity and AI gene expression analysis in the process of the melon fruit in different development period

究中甜瓜果实发育中不同部位的蔗糖是否由叶片直接运入分配不均并积累有待进一步的研究。

甜瓜蔗糖代谢模式受蔗糖代谢相关酶调控(BURGER等2007; 叶红霞等2019)。AI是果实糖组分代谢的关键酶,对果实糖分的合成、运输及积累具有重要的作用(章英才等2014a)。本研究结果表明甜瓜蒂果和中果肉在发育前期AI活性均较高,蔗糖积累量低。为满足果实发育前期较高的物质代谢和能量代谢的需求,活性较高的AI将蔗糖分解为果糖和葡萄糖,维持细胞渗透压,为果实快速膨大提供己糖作为碳源(李天来等2009)。并且AI活性降低是蔗糖积累的必要条件(Zhang和Li 2005; 张明方等2003; Burger和Schaffer 2007),这与本试验中AI活性降低后蔗糖逐渐积累的结果一致。研究发现蔗糖含量的升高和SPS活性迅速上升相伴,这与前人报道的结果类似(王兰菊等2014)。本试验甜瓜蒂果和中果肉中,对蔗糖积累起决定作用的酶活性变化趋势相似,但活性不同。蒂果肉整个生长期AI和SPS活性不高,除了授粉后20 d的AI活性高于中果肉,其余时期均极显著低于中果部位。表明甜瓜AI和SPS活性变化影响果实糖积累。

IAA被称为生长促进物质。IAA通过控制细胞分裂和细胞扩张来决定最终果实的大小(Devoghalacre等2012)。本试验研究表明,在中果肉膨大期IAA含量迅速升高,而蒂果肉IAA含量与中果肉

相比变化较小,说明IAA含量可能与果实膨大存在密切关系,类似结果在不同品种研究中也有报道(张中霞等2011; Menon和Rao 2014)。有报道发现在番茄发育早期,IAA信号的变化会影响叶绿素的形成和糖代谢,对调节果实中的糖输入、糖代谢和积累具有重要的作用(Bianchetti等2017; Llorente等2016)。甜瓜不同空间糖积累可能是由运进果实库同化物代谢决定的。本试验甜瓜果实发育前期细胞分裂旺盛排列紧密,中期细胞显著膨大,并且这两个时期蔗糖积累低,可能是由于IAA含量快速上升,幼果细胞分裂及果实膨大消耗的物质和能量较多,光合产物进入果实后被酶分解。发育后期IAA含量上升变缓,细胞膨大速度变缓,消耗的物质和能量较少,蔗糖含量快速积累,碳水化合物升高,维持了果实库强,这与前人报道一致(张中霞等2011; 李天来等2009)。

本研究结果发现,甜瓜蒂果和中果肉蔗糖积累和分布受AI、SPS和IAA共同作用。实际参与甜瓜果实糖代谢途径的相关酶多达十余种,不同酶反应及其相互作用机制可能存在比较复杂的关系(Dai等2011)。要阐明甜瓜果实糖分梯度积累的具体生理机制,对不同部位糖组分差异形成与相关酶活性和内源激素变化关系以及糖在韧皮部卸载后进入果实的运输途径等还有待更深入的研究。

参考文献(References)

- Alfonso A, Elena CN, Balibrea ME, et al (2014). Hormonal and metabolic regulation of tomato fruit sink activity and yield under salinity. *J Exp Bot*, 65 (20): 6081–6095
- Biais B, Beauvoit B, Allwood JW, et al (2010). Metabolic acclimation to hypoxia revealed by metabolite gradients in melon fruit. *J Plant Physiol*, 167 (3): 242–245
- Biais B, Allwood JW, Deborde C, et al (2009). ¹H NMR, GC-EI-TOFMS, and data set correlation for fruit metabolomics: application to spatial metabolite analysis in melon. *Anal Chem*, 81 (8): 2884–2894
- Bianchetti R, Cruz A, Oliveira B, et al (2017). Phytochromobilin deficiency impairs sugar metabolism through the regulation of cytokinin and auxin signaling in tomato fruits. *Sci Rep*, 7 (1): 7822
- Burger Y, Schaffer A (2007). The contribution of sucrose metabolism enzymes to sucrose accumulation in *Cucumis melo*. *J Am Soc Inf Sci Tec*, 132 (5): 704–712
- Chai YM, Jia HF, Li CL, et al (2011). Transcriptional analysis of sugar metabolism-related genes during strawberry fruit development. *Acta Hort Sin*, 38 (4): 637–643 (in Chinese with English abstract) [柴叶茂, 贾海峰, 李春雨等(2011). 草莓果实发育过程中糖代谢相关基因的表达分析. *园艺学报*, 38 (4): 637–643]
- Dai N, Cohen S, Portnoy V, et al (2011). Metabolism of soluble sugars in developing melon fruit: a global transcriptional view of the metabolic transition to sucrose accumulation. *Plant Mol Biol*, 76 (1–2): 1–18
- Devoghalaere F, Doucen T, Guitton B, et al (2012). A genomics approach to understanding the role of auxin in apple (*Malus domestica*) fruit size control. *BMC Plant Biol*, 12 (1): 7
- Guan X (2006). Studies on quality formation characteristics of muskmelon (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [管学玉(2006). 网纹甜瓜品质形成特点的研究(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Huang S, Gao LY, Yang SY, et al (2008). Sugar and acid contents of thin-skinned melons and their gery relational analysis to fruit characters. *J Henan Agric Sci*, 47 (7): 112–115 (in Chinese with English abstract) [黄松, 高路银, 杨森要等(2008). 薄皮甜瓜糖酸含量及其与果实性状的灰色关联度分析. *河南农业科学*, 47 (7): 112–115]
- Jia XL, Ma HP, Liu ZM (2010). Relationship between suture softening and sugar metabolism in Okubo peach fruit. *J Fruit Sci*, 27 (4): 509–513 (in Chinese with English abstract) [贾小丽, 马焕普, 刘志民(2010). 桃果实缝合线软化与糖代谢的关系. *果树学报*, 27 (4): 509–513]
- Livak KJ, Schmittgen TD (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ Method. *Methods*, 25 (4): 402–408
- Li TL, Hao JH, Du Z, et al (2009). Effects of night temperature on fruit expansion and polyamine content in melon. *Acta Hort Sin*, 36 (3): 421–426 (in Chinese with English abstract) [李天来, 郝敬虹, 杜哲等(2009). 夜间温度对薄皮甜瓜果实膨大及多胺含量的影响. *园艺学报*, 36 (3): 421–426]
- Li X, Wang L, Nie X, et al (2016). Sugar accumulation change in thin skin melons with different flesh colors. *Northern Hort*, (20): 22–27 (in Chinese with English abstract) [李响, 王玲, 聂鑫等(2016). 不同肉色薄皮甜瓜糖积累变化规律. *北方园艺*, (20): 22–27]
- Liu YC, Tao CG, Wei YX, et al (2013). Fruit sugar and acid content, variation at different fruit development stages and their relationship with leaf soluble sugar content of blueberry. *Sci Agr Sin*, 46 (19): 4110–4118 (in Chinese with English abstract) [刘有春, 陶承光, 魏永祥等(2013). 越橘果实糖酸含量和不同发育阶段的变化及其与叶片中可溶性糖含量的相关关系. *中国农业科学*, 46 (19): 4110–4118]
- Llorente B, D’Andrea L, Ruiz-Sola MA, et al (2016). Tomato fruit carotenoid biosynthesis is adjusted to actual ripening progression by a light-dependent mechanism. *Plant J*, 85 (1): 107–119
- Ma GS, Liu MX, Wang M, et al (2017). Effects of phosphorus on physiological metabolism and yield formation of muskmelon. *J Nucl Agr Sci*, 31 (5): 1014–1021 (in Chinese) [马光恕, 刘明鑫, 王萌等(2017). 磷对薄皮甜瓜生理代谢和产量形成影响的研究. *核农学报*, 31 (5): 1014–1021]
- Martine LC (2005). Changes in transcriptional profiles are associated with early fruit tissue specialization in tomato. *Plant Physiol*, 139 (2): 750–769
- Menon SV, Rao TVR (2014). Health-promoting components and related enzyme activities of muskmelon fruit during its development and ripening. *J Food Biochem*, 38 (4): 415–423
- Okazaki K, Kabeya Y, Suzuki K, et al (2009). The PLASTID DIVISION1 and 2 components of the chloroplast division machinery determine the rate of chloroplast division in land plant cell differentiation. *Plant Cell*, 21 (6): 1769–1780
- Qiao YX, Liu ST, Zhao ZZ, et al (2004). Study on the correlation of sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzymes during the developing period of muskmelon (*Cucumis melon*). *J Fruit Sci*, 21 (5): 447–450 (in Chinese with English abstract) [乔永旭, 刘栓桃, 赵智中等(2004). 甜瓜果实发育过程中糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系. *果树学报*, 21 (5): 447–450]
- Sagar M, Chervin C, Mila I, et al (2013). SIARF4, an auxin

- response factor involved in the control of sugar metabolism during tomato fruit development. *Plant Physiol*, 161 (3): 1362–1374
- Tang M, Xie JJ, Zhao HF, et al (2012). Studies on the quality of melon fruits with different flavors. *J Changjiang Veget*, 18: 55–57 (in Chinese) [汤谧, 谢俊俊, 赵鸿飞等(2012). 不同品种风味甜瓜果实品质比较. *长江蔬菜*, 18: 55–57]
- Tang N, Deng W, Hu GJ, et al (2015). Transcriptome profiling reveals the regulatory mechanism underlying pollination dependent and parthenocarpic fruit set mainly mediated by auxin and gibberellin. *PLOS One*, 10 (4): e0125355
- Wang LJ, Shi XY, Liu Y, et al (2014). Study on gradient distribution of sugar components in developing melon fruit. *J Fruit Sci*, 31 (3): 430–437 (in Chinese with English abstract) [王兰菊, 史晓亚, 刘颖等(2014). 甜瓜果实糖梯度分布及形成原因研究. *果树学报*, 31 (3): 430–437]
- Ye HX, Lü L, Wang TL, et al (2019). Dynamic changes of sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzyme activities in different varieties of melon. *J Nucl Agr Sci*, 33 (10): 1959–1966 (in Chinese) [叶红霞, 吕律, 王同林等(2019). 不同变种甜瓜糖分积累及蔗糖代谢酶活性动态变化. *核农学报*, 33 (10): 1959–1966]
- Zhang MF, Li ZL (2005). A comparison of sugar-accumulating patterns and relative compositions in developing fruits of two oriental melon varieties as determined by HPLC. *Food Chem*, 90 (4): 785–790
- Zhang MF, Li ZL, Chen KS, et al (2003). Relationship between sugar accumulation and enzymes involved in sucrose metabolism in developing muskmelon fruit. *J Plant Physiol Mol Biol*, 29 (5): 455–462 (in Chinese) [张明方, 李志凌, 陈昆松等(2003). 网纹甜瓜发育果实糖分积累与蔗糖代谢参与酶的关系. *植物生理与分子生物学报*, 29 (5): 455–462]
- Zhang YC, Chen YP, Jing HX, et al (2014). Relationship between sugar accumulation and sucrose-metabolism in fruit of ‘Lingwuchangzao’ (*Zizyphus jujuba* Mill.). *J Fruit Sci*, 31 (2): 250–257 (in Chinese with English abstract) [章英才, 陈亚萍, 景红霞等(2014). ‘灵武长枣’果实糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系. *果树学报*, 31 (2): 250–257]
- Zhang ZX, Liu Y, Bai LH, et al (2011). Relationship between sugar accumulation and its metabolizing enzymes during muskmelon fruit development. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 31 (1): 123–129 (in Chinese with English abstract) [张中霞, 刘艳, 白立华等(2011). 河套蜜瓜果实发育过程中糖积累与蔗糖代谢相关酶的关系. *西北植物学报*, 31 (1): 123–129]