

## 综述 Reviews

## 梨果实糖代谢及调控因子的研究进展

黄艳花<sup>1,2</sup>, 曾明<sup>1,\*</sup><sup>1</sup>西南大学园艺园林学院, 重庆400716; <sup>2</sup>南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆400716

**摘要:** 在木本蔷薇科果树中, 叶片光合产物向果实运输的主要形态为山梨醇。糖从质外体空间跨膜运入共质体的过程由糖运输蛋白介导, 而糖的代谢过程包括山梨醇代谢、蔗糖代谢和己糖代谢3种途径。本文综述了梨果实发育过程中糖的种类和积累类型, 光合产物的运输形态、糖运输蛋白、糖代谢过程中的主要酶类与糖积累的关系以及果实发育过程中糖代谢的调控因子等方面的研究进展。

**关键词:** 梨果实; 山梨醇; 运输蛋白; 糖代谢; 调控因子

## Research Advances in Sugar Metabolism and Regulatory Factors in Pear Fruits

HUANG Yan-Hua<sup>1,2</sup>, ZENG Ming<sup>1,\*</sup><sup>1</sup>College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions, Ministry of Education, Chongqing 400716, China

**Abstract:** Photosynthates transported into fruits are mainly in the form of sorbitol in woody Rosaceae plants. The transport of sugars across the plasma membrane from apoplastic space into cells is mediated by sugar transporters. The metabolism pathways of sugar involve sorbitol metabolism, sucrose metabolism and hexose metabolism. In this article, we summarize the research progress of sugar kinds and accumulation type of sugar in developing fruits of pear, transport form of photosynthetic products, sugar transport protein, and the relationship of some related enzyme's activity with sugar accumulation, the role of sugar transport protein, and the regulation of sugar metabolism in fruits.

**Key words:** pear fruits; sorbitol; transporter; sugar metabolism; regulatory factor

糖是植物生命活动包括果实生长发育的基础物质, 其种类和含量是衡量果实品质的重要指标。糖不仅可影响果实的甜度, 还是类胡萝卜素、酸、芳香物质和其他营养成分合成的基础原料(Xu等2012)。同时糖作为一种信号分子, 可与氮、激素等信号联络, 协同调控植物体内各种代谢活动(Leon和Sheen 2003; Wind等2010; Hanson和Smeekens 2009), 并通过复杂的信号转导机制调节植物生长发育与基因表达(杨彩菊等2006; Rolland等2002)。梨属(*Pyrus*)果实发育早中期将输入的光合产物通过韧皮部运输进入果实, 并转化为淀粉积累, 至果实发育后期转化为糖。本文着重介绍梨果实糖在韧皮部运输后的糖积累、糖运输蛋白与糖代谢相关酶的关系及栽培调控方面的研究进展。

## 1 梨果实中糖的种类

成熟期梨果实中的可溶性糖主要由果糖、葡萄糖、蔗糖和山梨醇组成, 果糖和葡萄糖通称为

己糖。在各类与风味品质有关的糖中, 果糖甜度最大, 为1.03~1.50; 蔗糖次之, 为1; 葡萄糖再次, 为0.49, 但葡萄糖的风味最好(王忠2006)。

糖的含量水平及比例对果实品质起决定作用。梨不同栽培种果实中糖的含量不同, 见图1。姚改芳等(2010)对98份梨种质的糖分组成和含量进行了研究, 发现果实中果糖含量最高, 占总糖比例的42.22%~57.02%。不同品种之间, 葡萄糖和果糖的含量相对稳定, 而山梨醇和蔗糖含量变化较大, 其中葡萄糖和果糖含量与总糖呈极显著正相关。不同发育时期果实中各种糖成分的含量不同, 如‘鲜黄梨’果实发育早中期以积累淀粉和山梨醇为主, 后期果糖、蔗糖和葡萄糖含量逐渐增多, 其

收稿 2013-04-22 修定 2013-06-20

资助 国家梨产业技术体系 重庆梨综合试验项目(nycytx-29-34)。

\* 通讯作者(E-mail: 348925761@qq.com; Tel: 023-68250472)。

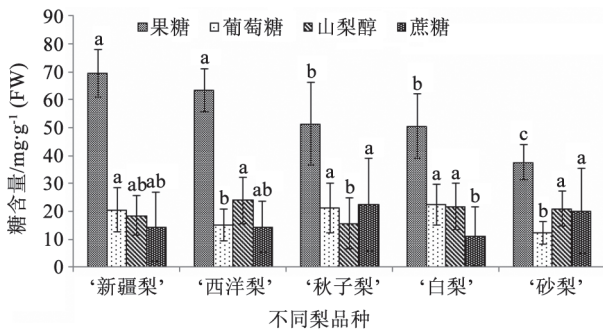


图1 不同栽培种梨果实可溶性糖组分及含量

Fig.1 Components and contents of soluble sugars in fruit of different *pyrus* spp.

参考姚改芳等(2010)文献修改。各品种同一糖组分柱形上不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

中以果糖最为突出(熊碧玲等2011)。不同采收期对果实中糖的组分和含量有影响,如'南果梨'随着采收时间的延后,果实中的总糖和可溶性糖含量上升,果实口感和风味得到提高。

## 2 梨果实光合产物的累积与运输

### 2.1 梨果实糖积累类型

梨果实糖的积累类型属于中间转化型。果实发育早中期将输入的光合产物转化为淀粉进行积累,该时期果实中的淀粉含量很高,至果实发育后期,一部分光合产物以糖的形式直接输入,同时淀粉也开始水解进入糖代谢,果实糖含量上升,因此,这类果实也属于呼吸跃变型。

### 2.2 梨果实光合产物的运输形态

叶片同化的光合产物是果实糖积累的主要来源,梨属于木本蔷薇科果树,叶片光合产物以山梨醇为主要形态,其合成途径见图2。山梨醇通过韧皮部运入果实,在果实的自由空间和液泡中含量较高,尤其在胞外的自由空间山梨醇含量约占整个组织的一半(王晨等2009),如在日本梨的成熟果

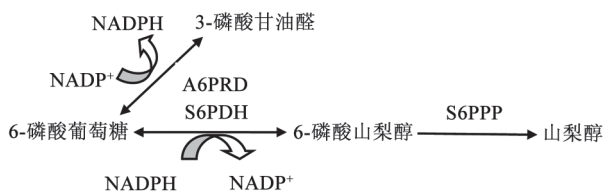


图2 梨的山梨醇合成途径

Fig.2 Synthetic pathway of sorbitol in pear

A6PRD: 醛糖-6-磷酸还原酶; S6PDH: 山梨醇-6-磷酸脱氢酶; S6PPP: 山梨醇-6-磷酸酯酶。

实中,山梨醇的含量占鲜重的2%(高达可溶性碳水化合物50%)。人们推测它可能是一种过渡态的贮藏物质。

## 3 糖运输蛋白

果实中积累糖的细胞器是液泡,糖进入液泡需在运输蛋白介导下穿过质膜和液泡膜。Poole (1978)提出了 $H^+$ -ATPase(质子泵)学说,即 $H^+$ -ATPase产生的电化学势( $H^+$ )被特异的次级运输系统转化为溶质梯度以促进溶质运输。糖运输蛋白属于运输蛋白中的协同转运蛋白(cotransporter),通过偶联另一种顺化学梯度的底物催化糖逆化学梯度运送。众多研究表明:山梨醇、蔗糖、己糖等穿越质膜和液泡膜时需要各自的运输蛋白,如山梨醇运输蛋白、蔗糖运输蛋白、己糖运输蛋白等。

在蔷薇科木本果树中,对山梨醇从韧皮部卸载及运入果实贮藏薄壁细胞的方式尚不清楚。但最近也从梨中克隆到山梨醇运输蛋白*PpSOT2*和*PpSOT3*,证实这两个基因为依赖质子的山梨醇运输蛋白的编码基因,二者的表达产物(山梨醇运输蛋白)与山梨醇具有亲和力。Ito等(2012)对日本梨的研究表明:花芽中可溶性糖含量的增加以及酸性转化酶和蔗糖合成酶活性的产生,促使*PpSOT2*的表达;而 $NAD^+$ -SDH活性的增加促进*PpSOT3*的表达。由此可推断,梨的花芽可通过山梨醇分解酶和蔗糖分解酶系统调节休眠期。这一研究为阐明山梨醇在果实中的分配与积累机理提供了分子生物学基础。

目前,人们已从多种果树如葡萄(Manning等2001)、甜橙(Li等2003)中克隆到了不同的蔗糖运输蛋白(sucrose transporters, SUT)基因,但仅从葡萄(Fillion等1999)等少数果实中克隆到了己糖运输蛋白基因,而在梨果树和果实中蔗糖和己糖运输蛋白的鉴定和克隆还未见报道。

## 4 果实中的糖代谢

果实中的糖经历了纷繁的变化,最终以不同的形态存在于果实之中,形成果实不同风味,所有这些变化都涉及到重要的代谢过程,按照果实中糖代谢的产物来分,可将其大致分为三种方式:山梨醇代谢、蔗糖代谢、己糖代谢(图3)。

### 4.1 山梨醇代谢及相关酶类

梨果实中山梨醇代谢酶主要涉及合成和分解

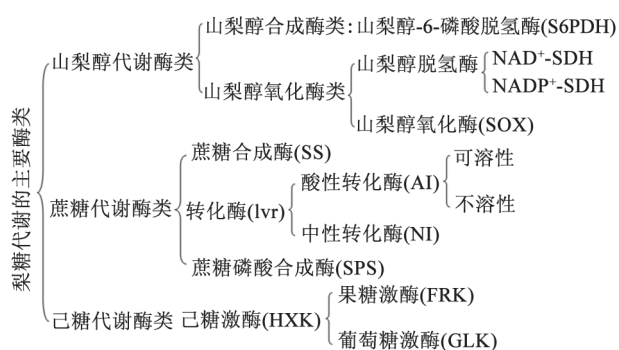


图3 梨糖代谢的主要酶类

Fig.3 The main enzymes of suger metabolism in pear

两个方向(图4), 这些酶直接影响着糖代谢过程。Oura等(2000)研究认为, 果实的生长速率取决于山梨醇的转化速率以及果实获取山梨醇的能力。在山梨醇的代谢过程中, 酶的 $K_m$ 值直接影响着酶的活性, 从而影响其代谢反应的方向。

**4.1.1 山梨醇-6-磷酸脱氢酶** 山梨醇-6-磷酸脱氢酶(S6PDH)可催化6-磷酸山梨醇和6-磷酸葡萄糖的可逆反应(图2)。它广泛存在于叶片的叶绿体和胞液中, 对山梨醇的合成起着重要作用。S6PDH对葡萄糖-6-磷酸(G6P)和山梨醇-6-磷酸(S6P)的 $K_m$ 值( $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )分别为1.16和2.22 (对前者的亲和力

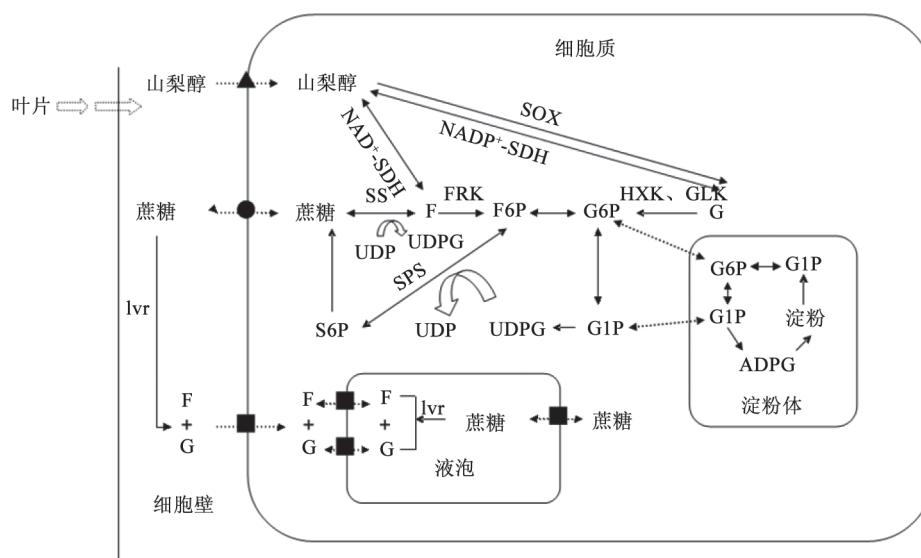


图4 梨果实细胞中糖代谢途径

Fig.4 Pathway of sugar metabolism in pear fruit cell

参考陈俊伟等(2004)文献。▲: 山梨醇代谢; ●: 蔗糖代谢; ■: 己糖代谢。

高于后者); 对NADPH和 $\text{NADP}^+$ 的 $K_m$ 值( $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )分别为1.61和13.5 (对前者的亲和力高于后者); 此外, 由S6PDH所催化反应的平衡常数值极低, 为 $5.12\times 10^{10}$ 。综合这些特性可知, 葡萄糖-6-磷酸在S6PDH的催化下可转化为山梨醇-6-磷酸。Zhou和Cheng (2008)报道S6PDH为33 kDa的多肽, 而梨果实中S6PDH cDNA编码的多肽包含311个氨基酸残基, 但S6PDH在pH 8.0时其分子量为65 kDa, 据推测, 此时可能为二聚体。此外, Kim等(2007)研究发现, S6PDH基因在盛花30 d后的梨叶片中含量最高, 然后逐渐降低。

**4.1.2  $\text{NAD}^+$ -SDH山梨醇脱氢酶**  $\text{NAD}^+$ -SDH山梨

醇脱氢酶催化山梨醇和果糖之间相互转化的可逆反应(图4)。据报道, 日本梨的 $\text{NAD}^+$ -SDH原酶的分子量为160 kDa, 亚基分子量为40 kDa。NAD-SDH cDNA编码的多肽包含371个氨基酸残基, 其基因在嫩叶中的含量较低, 随着年龄的增长而增加。 $\text{NAD}^+$ -SDH对山梨醇和果糖的 $K_m$ 值( $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )分别为 $96.4\pm 8.60$ 和 $4\ 239\pm 33.5$ , 其中山梨醇氧化的最佳pH值为9.0, 而果糖还原的最佳pH值为7.0。 $\text{NAD}^+$ -SDH除了氧化山梨醇外还可氧化L-艾杜糖醇、木糖醇、L-苏糖醇, 其酶活性可以被重金属离子(如: 汞)和巯基化合物(如: L-半胱氨酸)所完全抑制。但锌离子可逆转L-半胱氨酸的抑制使酶保持

活性(Ito等2005; Guo等2012; Oura等2000)。

**4.1.3 NADP<sup>+</sup>-SDH山梨醇脱氢酶** NADP<sup>+</sup>-SDH山梨醇脱氢酶催化山梨醇和葡萄糖之间相互转化的可逆反应(图4)。陈发兴和祁芳斌(2009)研究发现: NADP<sup>+</sup>-SDH对葡萄糖和山梨醇的K<sub>m</sub>值分别为128和80 mmol·L<sup>-1</sup>, 因此以山梨醇为底物时其最大反应速度大大高于以葡萄糖为底物时的反应速度, 此特性有利于成熟果实中葡萄糖的积累。

**4.1.4 山梨醇氧化酶** 山梨醇氧化酶SOX可催化山梨醇与O<sub>2</sub>的不可逆反应(图4), 它不需要NADP<sup>+</sup>也不需要NAD<sup>+</sup>作为辅酶因子而直接生成葡萄糖, 其最适pH为4.0, 尤其在果实发育初期是糖代谢的关键酶。SOX可不含细胞色素体系作为电子传递体, 对二价阳离子有微弱的依赖性。它极可能是由液泡膜衍生的, 液泡膜束缚的SOX在山梨醇从液泡向细胞质的运输过程中起重要作用。此外, SOX也可能与质膜相联系, 有30%~40%的SOX活性分布在质膜与细胞壁之间的间隙中(梁东等2004; Larher等2009)。Ito等(2012)报道日本梨果实中SOX活性呈波动状态, 在6月份开始升高, 后随果实发育而下降, 至果实成熟时又升高, 其活性仅为NAD<sup>+</sup>-SDH活性的1/10左右。

## 4.2 蔗糖代谢及相关酶类

**4.2.1 蔗糖代谢相关的主要酶类** 梨果实中蔗糖代谢关键酶主要包含三大类(图3)。蔗糖合成酶(SS)又称为葡萄糖转移酶, 在UDP (uridine diphosphate)存在下可催化蔗糖和果糖的可逆反应。该酶是由分子量为83~100 kDa的亚基构成的四聚体, 主要定位于细胞质中, 其基因是个低拷贝基因, 它在蔗糖代谢中是起分解还是合成蔗糖的作用与其是否被磷酸化有关(Tanase等2002), 其中催化蔗糖分解或合成的最适pH值分别为5.5~6.5和8.0~9.5 (于年文等2011)。转化酶为分解蔗糖的酶(图4), 根据其最适pH可分为酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI), 其中AI又可分为不溶性与可溶性。高旭等(2010)研究发现: 酸性转化酶的最适pH为5.0, 最适反应温度为40 °C, 主要定位于液泡(可溶性)和细胞壁(不溶性)中; 而中性转化酶的最适pH为7.0, 最适反应温度为50 °C, 主要定位于细胞质中。金属离子Mn<sup>2+</sup>和Ca<sup>2+</sup>对酸性转化酶和中性转化酶活性起促进作用, 而Hg<sup>2+</sup>则抑制了这2种转化酶的活性, 此

外, Cu<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>和Zn<sup>2+</sup>在一定程度上提高了可溶性酸性转化酶的活性; 而Cu<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>和Zn<sup>2+</sup>则抑制了中性转化酶的活性, 表明转化酶的活性部位含有巯基基团。蔗糖磷酸合成酶(SPS)为合成蔗糖的酶(图4), 可催化UDPG和6-磷酸果糖(F6P)合成蔗糖磷酸(S6P), 然后在磷酸酯酶作用下不可逆反应生成蔗糖, 该酶广泛存在于光合和非光合组织的细胞质中, 其活性最适pH值为7.0 (于年文等2011), 是一种低丰度的可溶性酶, 且相对不稳定。

**4.2.2 蔗糖代谢关键酶与果实内糖的积累** 果实含糖量受糖代谢酶活力水平高低的影响, Moriguchi等(1992)研究发现, 高糖日本梨品种‘chojur’的SS和SPS活性高于低糖的中国鸭梨品种。蔗糖代谢酶还决定果实中所积累的糖的组分, 梨果实中的蔗糖含量积累与SPS活性呈正相关, 而可溶性酸性转化酶活力在蔗糖的快速积累后接近于零。蔗糖代谢关键酶在果实发育过程中对糖代谢和糖积累的作用具有阶段性, 如陈露露等(2011)在对‘翠冠梨’的研究中发现: 果实发育前期AI和NI的活性很高, 而在果实发育后期SS (合成方向)活性升高, 从而促进了果实中糖含量的积累。

蔗糖代谢的各种酶在细胞中的定位不同, 在蔗糖的合成和分解中所起的作用也不同, 但它们在细胞内有着密切联系。Nguyen-Quoc和Foyer(2001)认为, 果实中的蔗糖代谢网络主要由4个蔗糖合成与分解的无效循环构成, 其共同作用于果实中糖的积累。

## 4.3 己糖代谢及相关酶类

山梨醇与蔗糖代谢产生的己糖要通过进一步代谢成为呼吸底物或用于合成其他成分。己糖激酶(hexokinase, HXK) (包括果糖激酶和葡萄糖激酶)可催化己糖进入糖酵解的第一步不可逆反应。它既能催化果糖的磷酸化又能催化葡萄糖的磷酸化, 而果糖激酶(fructokinase, FRK)和葡萄糖激酶(glucokinase, GLK)则分别对果糖和葡萄糖具有高度专一性, 因此, 可通过调控这两种酶的活性来控制果实中果糖和葡萄糖的比率(陈俊伟等2004; Banker等2009)。

## 5 果实糖积累的调控

果实中糖的积累主要受遗传因子决定, 但自然环境因子和栽培措施也可调控果实中糖的积累。

### 5.1 自然环境因子

温度是果树正常生长发育和开花结果的重要因子,其变化对果实糖含量有重要影响。刘明春和马鸿勇(2003)研究发现,‘苹果梨’在生育期 $\geq 0$  °C年积温时与可溶性固形物含量呈幂函数负相关,当生育期 $\geq$ 年积温3 152 °C时,其可溶性固形物含量达140 g·kg<sup>-1</sup>。适度水分胁迫可提高果实含糖量。其机制是:(1)水分胁迫诱导了果实中ABA含量的上升,从而激活山梨醇代谢,促进果糖的积累;(2)水分胁迫下,果实的汁液pH下降和SS活力升高,促进果实库强度的增强,从而促进果实光合产物的积累;(3)水分胁迫下,渗透调节系统增加了光合产物或单糖的运转(Cui等2008)。

光照状况也会影响果实含糖量。‘苹果梨’的含糖量与年日照时数呈幂函数正相关,果实向阳面的含糖量因日照多而高于背阴面,而含酸量则相反(刘明春和马鸿勇2003)。柯凡君等(2011)发现,果实套袋抑制了梨果皮的光合作用从而使果实的可溶性含糖量降低。其原因可能是:套袋后的果实合成酶类SPS和SS(合成方向)的活性低于未套袋果,分解酶类AI、NI和SS(分解方向)的活性低于或高于未套袋果,但差异不显著,致使果实“库”调运同化物的能力下降,同化物的积累量减少,导致果实各糖组分含量降低(Huang等2009)。

### 5.2 内源激素

植物激素是通过调节基因的表达来实现其对碳水化合物积累与代谢中各个环节的调控,是植物组织间、器官间、胞内信号转导和胞间信息传递系统中最基本的组成物质。曹建康等(2008)研究发现,用100 mg·L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub>在20 °C贮藏条件下处理鸭梨5周后,果实硬度、可滴定酸含量、可溶性固形物分别比对照提高了5.5%、12.5%和5.8%,显著改善了果实贮藏品质,原因可能是GA<sub>3</sub>抑制了果实细胞壁降解酶如果胶酶的活性,从而抑制果实硬度的下降。

### 5.3 栽培措施

栽培措施对果实糖的积累具有重要影响。调控源库关系常用的手段有摘叶、疏果、扭枝。对扭枝后果实内含物含量的研究发现,扭枝可促进次年果实中的葡萄糖和果糖含量,抑制蔗糖含量(Colaric等2007)。黄宗兴等(2012)发现:疏花序、

疏花蕾和疏果后,果实可溶性固形物增加,其中以疏花蕾处理增加最多,其次为疏果处理,疏花序处理最少。

此外,不同的树形对果实糖分积累与酶活性也有影响。刘燕等(2011)研究发现:不同树形梨果含糖量、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(PPS)的活性均以平棚形果实最高,“V”字形次之,疏散分层形最低。张全军等(2011)对‘丰水梨’采取水平阶式整形修剪,其结果表明:水平阶式‘丰水梨’的冠层开度、树冠下散射光的光量子通量密度、平均叶倾角均显著高于疏散分层形,而叶面积系数则低于疏散分层型。在品质方面,水平阶式的可溶性固形物、总糖、糖酸比值分别比疏散层高20.20%、18.75%和29.78%,总酸低8.50%。

### 5.4 基因工程

超表达或反义抑制糖代谢酶基因的表达对糖的运输、代谢与积累起重要调节作用。果实中的酸性转化酶对果实膨大期间己糖的积累和蔗糖/己糖比率调节具有重要作用,Yamada等(2007)研究表明,日本梨幼果期*PsS-AIV1*的超表达可促进蔗糖向己糖的水解,而果实膨大期*PsP-AIV2*的超表达可促进液泡中己糖的大量积累。Itai和Tanahashi(2008)研究了日本梨在冷藏过程中4种蔗糖代谢酶SS(*PpSUS1*)、AIV(*PpAIV1*、*PpAIV2*)、SPS(*PpSPS1*)与蔗糖消耗的关系表明,冷藏处理促进了*PpAIV1*的增加和*PpSPS1*的减少从而导致己糖的积累和蔗糖的减少。

### 6 展望

果实糖分运输和积累的机理是一复杂的过程。目前,人们对梨果实糖分积累过程中的有关酶活性的变化动态、酶和糖在细胞内的分布等信息已较为清楚。但对梨果实糖分积累起始信号、与糖积累有关的韧皮部后非微管运输的细胞途径、可能存在的糖运输蛋白及果实内部糖代谢的控制步骤等都有待于进一步阐明。

### 参考文献

- 曹建康,李庆鹏,姜微波,赵玉梅(2008). 赤霉素处理对鸭梨果实乙炔代谢和贮藏品质的影响. 中国农学通报, 24(1): 81~84  
陈发兴,祁芳斌(2009). 蔷薇科果树果实糖的形成与调控机理研究进展. 福建果树, (3): 46~51  
陈俊伟,张上隆,张良诚(2004). 果实中糖的运输、代谢与积累及其调控. 植物生理与分子生物学报, 30(1): 1~10

- 陈露露, 王涛, 黄雪燕, 卢彩玉, 刘冬峰, 郑小艳, 滕元文(2011). 大棚翠冠梨果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性的研究. 果树学报, 28 (3): 400~405
- 高旭, 王永章, 李培环, 刘成连, 原永兵(2010). 温度、pH和金属离子对不同果实转化酶活性的影响. 天津农业科学, 16 (3): 16~19
- 黄宗兴, 刘株琴, 舒巧云, 蒋国强(2012). “翠冠”梨疏花疏果技术研究. 上海农业科技, (1): 60
- 柯凡君, 张虎平, 陶书田, 张绍玲(2011). 套袋对梨果实发育过程中糖组分及其相关酶活性的影响. 西北植物学报, 31 (7): 1422~1427
- 刘明春, 马鸿勇(2003). 河西走廊苹果梨生态气候适应性及区划研究. 中国生态农业学报, 11 (2): 114~116
- 刘燕, 汪志辉, 熊碧玲, 赵瑾, 蒋黎黎, 范娜娜, 李江峰(2011). 鲜黄梨不同树形果实糖分积累与蔗糖代谢相关酶活性研究. 中国果树, (2): 10~13
- 梁东, 马锋旺, 管清美, 张军科, 徐凌云(2004). 蔷薇科植物中山梨醇代谢酶的研究进展. 西北植物学报, 24 (7): 1362~1366
- 王晨, 房经贵, 王涛, 谭洪花(2009). 果树果实中的糖代谢. 浙江农业学报, 21 (5): 529~534
- 王忠主编(2006). 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 161~162
- 熊碧玲, 汪志辉, 刘燕(2011). 鲜黄梨果实糖积累及山梨醇转化相关酶活性的变化. 中国南方果树, 40 (4): 24~26
- 杨彩菊, 郝大海, 杨素祥, 王芳, 李灿辉, 陈善娜(2006). 高等植物中的蔗糖载体. 植物生理学通讯, 42 (4): 767~776
- 姚改芳, 张绍铃, 曹玉芬, 刘军, 吴俊, 袁江, 张虎平, 肖长城(2010). 不同栽培种梨果实中可溶性糖组分及含量特征. 中国农业科学, 43 (20): 4229~4237
- 于年文, 李俊才, 王家珍, 蔡忠民, 沙守峰, 李宏军(2011). 果实糖代谢及调控因子的研究进展. 江西农业学报, 23 (3): 40~44
- 张全军, 邓家林, 李文贵, 钟必凤, 王建辉, 张绍铃(2011). 水平台阶式丰水梨冠层结构特点及其与果实品质的关系. 西南农业学报, 24 (5): 1892~1894
- Banker SB, Bule MV, Singhal RS, Ananthanarayan L (2009). Glucose oxidase—An overview. Biotechnol Adv, 27: 489~501
- Colaric M, Stampar F, Hudina M (2007). Content levels of various fruit metabolites in the ‘Conference’ pear response to branch bending. Sci Hortic, 113: 261~266
- Cui NB, Du TS, Kang SZ, Li FS, Zhang JH, Wang MX, Li ZJ (2008). Regulated deficit irrigation improved fruit quality and water use efficiency of pear-jujube trees. Agric Water Mgt, 95: 489~497
- Fillion L, Ageorges A, Picaud S, Coutos-Thevenot P, Lemoine R, Romieu C, Delrot S (1999). Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry. Plant Physiol, 120: 1083~1093
- Guo ZX, Pan TF, Li KT, Zhong FL, Lin L, Pan DM, Lu LX (2012). Cloning of NAD-SDH cDNA from plum fruit and its expression and characterization. Plant Physiol Biochem, 57: 175~180
- Hanson J, Smeekens S (2009). Sugar perception and signaling—an update. Curr Opin Plant Biol, 12: 562~567
- Huang CH, Yu B, Teng YW, Su J, Shu Q, Cheng ZQ, Zeng LQ (2009). Effects of fruit bagging on coloring and related physiology and qualities of red Chinese sand pears during fruit maturation. Sci Hortic, 121: 149~158
- Itai A, Tanahashi T (2008). Inhibition of sucrose loss during cold storage in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) by 1-MCP. Postharvest Biol Technol, 48 (3): 355~363
- Ito A, Hayama H, Kashimura Y (2005). Partial cloning and expression analysis of genes encoding NAD<sup>+</sup>-dependent sorbitol dehydrogenase in pear bud during flower bud formation. Sci Hortic, 103: 413~420
- Ito A, Sakamoto D, Moriguchi T (2012). Carbohydrate metabolism and its possible roles in endodormancy transition in Japanese pear. Sci Hortic, 114: 187~194
- Kim HY, Ahn JC, Choi JH, Hwang B, Choi DW (2007). Expression and cloning of the full-length cDNA for sorbitol-6-phosphate dehydrogenase and NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from pear (*Pyrus pyrifolia* N.). Sci Hortic, 112: 406~412
- Larher FR, Lugan R, Gagneul D, Guyot S, Monnier C, Lespinasse Y, Bouchereau A (2009). A reassessment of the prevalent organic solutes constitutively accumulated and potentially involved in osmotic adjustment in pear leaves. Environ Exp Bot, 66: 230~241
- Leon P, Sheen J (2003). Sugar and hormone connections. Trends Plant Sci, 8: 110~116
- Li CY, Weiss D, Goldschmidt EE (2003). Effects of carbohydrate starvation on gene expression in citrus root. Planta, 217: 11~20
- Manning K, Davies C, Bowen HC, White PJ (2001). Functional characterization of two ripening-related sucrose transporters from grape berries. Ann Bot, 87: 125~129
- Moriguchi T, Abe K, Sanada T, Yamaki S (1992). Levels and role of sucrose synthase, sucrose-phosphate synthase and acid invertase in sucrose accumulation in fruit of Asian pear. J Am Soc Hortic Sci, 117: 274~278
- Nguyen-Quoc B, Foyer CH (2001). A role for ‘futile cycles’ involving invertase and sucrose synthase in sucrose metabolism of tomato fruit. J Exp Bot, 52: 881~889
- Oura Y, Yamada K, Shiratake K, Yamaki S (2000). Purification and characterization of a NAD<sup>+</sup>-dependent sorbitol dehydrogenase from Japanese pear fruit. Phytochemistry, 54: 567~572
- Poole RJ (1978). Energy coupling for membrane transport. Annu Rev Plant Physiol, 29: 437~460
- Rolland F, Moore B, Sheen J (2002). Sugar sensing and signaling in plants. Plant Cell, 14: 185~205
- Tanase K, Shiratake K, Mori H, Yamaki S (2002). Changes in the phosphorylation state of sucrose synthase during development of Japanese pear fruit. Physiol Plant, 114: 21~26
- Wind J, Smeekens S, Hanson J (2010). Sucrose: metabolite and signaling molecule. Phytochemistry, 71: 1610~1614
- Xu HR, Qi B, Sun T, Xia P, Ying YB (2012). Variable selection in visible and near-infrared spectra: Application to on-line determination of sugar content in pears. J Food Eng, 109: 142~147
- Yamada K, Kojima T, Bantog N, Shimida T, Mori H, Shiratake K, Yamaki S (2007). Cloning of two isoforms of soluble acid invertase of Japanese pear and their expression during fruit development. J Plant Physiol, 164: 746~755
- Zhou R, Cheng LL (2008). Competitive inhibition of phosphoglucose isomerase of apple leaves by sorbitol-6-phosphate. J Plant Physiol, 165: 903~910