

## 酿酒葡萄枝条生长发育过程中蔗糖代谢及相关酶活性的变化

周兰兰, 栗孟飞, 孙萍, 杨光, 李甜甜, 李唯\*

甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学生命科学与技术学院, 兰州730070

**摘要:** 选用抗寒性较强的酿酒葡萄砧木品种‘贝达’、‘SO4’及抗寒性较弱的酿酒葡萄营养系‘梅鹿辄’、‘黑比诺’为材料, 测定不同生长期枝条中蔗糖和淀粉含量以及蔗糖代谢相关酶的活性, 研究了酿酒葡萄枝条中蔗糖代谢的变化规律。结果显示, 从5月12日发芽和新梢生长期到11月2日埋土越冬前期, 供试的4个葡萄品种枝条中蔗糖含量呈“高-低-高”的变化趋势, 即在开花期和浆果生长期最低, 平均分别为 $8.21$ 和 $10.57 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (DW), 而在进入浆果成熟期和埋土越冬前期升高, 平均分别为 $24.96$ 和 $31.30 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (DW), 比开花期和浆果生长期分别升高了 $3.04$ 和 $2.96$ 倍。蔗糖含量与蔗糖合成酶和蔗糖磷酸化酶活性的变化相一致, 二者呈显著正相关。但蔗糖转化酶活性则在开花期最高, 达到 $24.37 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ , 浆果生长期有所下降, 到浆果成熟期又上升, 与蔗糖含量变化无明显相关性。蔗糖含量与枝条含水量和气温的变化呈明显负相关, 与淀粉含量和淀粉酶活性呈正相关, 而淀粉含量又与淀粉磷酸化酶呈负相关。这些变化在两类抗寒性不同的酿酒葡萄之间有差异。不同品种在进入浆果成熟后期, 枝条中蔗糖和淀粉含量增高与相关酶活性的变化, 是葡萄越冬过程中抗寒性形成的重要物质和生理基础。

**关键词:** 酿酒葡萄枝条; 生长发育; 蔗糖; 蔗糖代谢相关酶

## Changes of Sucrose Metabolism and Enzyme Activities in Wine Grape Branches at Growth Stages

ZHOU Lan-Lan, LI Meng-Fei, SUN Ping, YANG Guang, LI Tian-Tian, LI Wei\*

Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland Crop, College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Grape varieties used in this experiment were ‘Beta’ and ‘SO4’ cultivated to the cold-resistant rootstock, ‘Merlot’ and ‘Pinot Noir’ belong to wine grape varieties. The contents of sugar and starch and activities of sucrose metabolism enzymes were measured comparatively at different growth stages to research the change rule of sucrose metabolism in wine grape branches. The results showed that the sucrose content presented the trends “high-low-high” of the four grape varieties from 12 May to 2 November in 2014, with the lowest content  $8.21$  and  $10.57 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (DW) at flowering and berries stage, while increased by  $3.04$  and  $2.96$  times at berries mature and early overwintering stage with  $24.96$  and  $31.30 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (DW), respectively. There were significant positive correlations between changes of sucrose content and activities of sucrose synthase and sucrose phosphorylase. While the activity of sucrose invertase had no significant relationship with sucrose content, which was highest at flowering stage, reached  $24.37 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ , then decreased at berries growth stage and increased at berries mature stage. The sucrose content was significantly negatively correlated to the changes of water content and temperature, and significantly positively correlated to the starch content and amylase activity. There was a negative correlation between starch content and starch phosphatase. These changes were variant among different wine grapes. The changes of the sucrose and starch contents and the enzyme activities of the different varieties after berries mature stage were the key substances and physiological basis on cold-resistance during overwintering stage.

**Key words:** wine grape branches; growth and development; sucrose; sucrose metabolism enzymes

我国是葡萄栽培面积最大的国家之一, 2012年葡萄种植面积已达到 $640\,032 \text{ hm}^2$ , 其中酿酒葡萄 $80\,004 \text{ hm}^2$ , 主要分布在我国西北和华北地区, 占全国酿酒葡萄栽培面积的90%以上, 已成为这些地区

收稿 2015-04-28 修定 2015-05-20

资助 国家自然科学基金(31360298)和甘肃省干旱生境作物学省部共建国家重点实验室开放基金(GSCS-2012-07)。

\* 通讯作者(E-mail: liwei@gsau.edu.cn; Tel: 0931-7631742)。

主要的经济作物,但由于这些地区冬季比较寒冷,极端低温频发,使酿酒葡萄遭受越冬冻害和早春寒流的侵袭危害时有发生,已严重影响了酿酒葡萄种植业的发展。为此,很多学者就提高酿酒葡萄抗寒能力进行了大量研究,比如品种抗寒性比较(马小河等2013)、细胞组织结构(Wei等2006)、生理变化(Ruelland等2009)以及基因表达与调控(Catala等2012)等。近年来,大量研究证明,植物体内的可溶性糖是植物提高耐寒性的重要物质,而且与冷胁迫密切相关(Guy等1992; Bhowmik等2006)。可溶性糖包括蔗糖、葡萄糖和果糖,低温胁迫时可以提高植物细胞的渗透浓度,降低水势,增加植株的保水能力,缓和细胞质过度脱水,使细胞质不致遇冷胶化,从而提高植物的抗寒性。在葡萄中蔗糖的作用更为重要,蔗糖通过调节细胞渗透压、产生糖浓度梯度、参与信号物质传递等改变植物细胞的生理状况,在植物生长发育及抗逆反应中扮演着重要角色(Smeekens和Rook 1997; Winter和Huber 2000; Verma等2011)。

在植物体内,蔗糖代谢与蔗糖转化酶(invertase, Inv)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)密切相关(张明方和李志凌2002)。Inv又称蔗糖酶或 $\beta$ -呋喃果糖苷酶,主要催化蔗糖分解为果糖和葡萄糖,其主要包括酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)。SS是一种存在于细胞质中的可溶性酶,既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,是一种可逆酶,但通常认为SS主要起分解蔗糖的作用。SPS是一种可溶性酶,存在于细胞质中,主要催化葡萄糖和果糖合成蔗糖,目前已有不少研究证明,调控这3种蔗糖代谢相关酶基因的表达能够显著地调节目标植物体内的蔗糖含量(Bhowmik等2006; Winter和Huber 2000; Verma等2011),而组织细胞中淀粉的代谢也与蔗糖含量有着重要的关系(苗红霞等2013; Jiang等2014)。

根据植物体内蔗糖浓度的变化规律,弄清蔗糖与相关物质和酶活性变化的关系,不但是研究植物生长发育及果实中物质积累变化规律的重要内容,也是解析植物抗寒机理与利用基因工程技术提高抗寒性的重要前提。目前,国内外已有大量研究,涉及甘蔗(Verma等2011)、柑桔(Komatsu

等1996)、猕猴桃(Macrae等1992)等几十种作物。关于葡萄抗逆性分子生物学研究也已普遍开展(Sun等2013; 侯丽霞等2013; Jiang等2014; 张广科等2014; 周伟等2014),但多数集中在葡萄抗逆转录因子的克隆与功能分析方面,就葡萄枝条中蔗糖代谢变化与抗寒性相关研究的报道还不多。本实验以抗寒性差异较大的2个酿酒葡萄砧木品种(‘贝达’、‘SO4’)和2个酿酒葡萄营养系(‘梅鹿辄’、‘黑比诺’)为材料,研究不同生长期枝条中蔗糖和淀粉含量以及相关酶活性的变化,旨在揭示抗寒性不同的酿酒葡萄品种中蔗糖代谢的差异,探索蔗糖积累变化的规律,为酿酒葡萄抗寒性的理论与实践乃至提高果实产量和品质奠定研究基础。

## 材料与方法

### 1 植物材料

以大田三年龄抗寒性较强的酿酒葡萄(*Vitis vinifera* L.)砧木品种‘贝达’、‘SO4’和抗寒性较弱的酿酒葡萄品种‘梅鹿辄’、‘黑比诺’为材料,分别于2014年5月12日(发芽和新梢生长期, I)、6月16日(开花期, II)、7月25日(浆果生长期, III)、9月19日(浆果成熟期, IV)、11月2日(埋土越冬前期, V)剪取部位与粗度基本一致的枝条,采集后立即带回实验室,在 $-70^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存备用。实验材料均取自甘肃农业大学生命科学技术学院酿酒葡萄抗逆种苗培育基地。

### 2 温度测定

从2014年5月1日至11月30日,用自动温度记录仪进行实验区每日气温测定,统计日平均温度和月平均气温。

### 3 生理指标的测定

采用称重法测定组织含水量(李合生2000)。采用间苯二酚比色法测定蔗糖的含量(李合生2000; 马春梅等2011); SPS和SS活性的测定主要参考薛应龙(1985)的方法; 采用3,5-二硝基水杨酸法(Nielsen等1991)测定Inv活性; 采用I-KI比色法测定淀粉的含量(王怀珠等2006); 淀粉酶(amylase, Amy)和淀粉磷酸化酶(starch phosphorylase, SP)活性的测定参考王怀珠等(2006)的方法。

### 4 统计方法

每个实验重复3次。采用Excel 2007和SPSS 17.0进行数据统计与显著性分析。

## 实验结果

### 1 不同生长期气温的变化

如图1所示,从5~7月葡萄发芽到浆果生长期,日平均气温逐渐升高,7月最高,达到28.4 °C。而后逐渐降低,到葡萄埋土越冬前的11月降到4 °C左右。

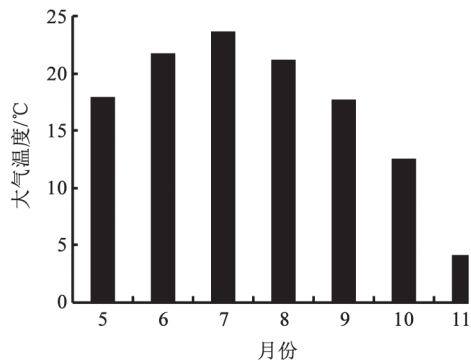


图1 2014年5~11月的平均气温

Fig.1 Average temperature from May to November in 2014

### 2 不同生长期含水量的变化

测定供试材料枝条中含水量的结果显示,4个品种含水量在发芽和新梢生长期较低,在开花期均显著增加,并在浆果生长期保持较高水平,到浆果成熟期和埋土越冬前期迅速下降,5个时期枝条的平均含水量分别为30.22%、74.20%、69.47%、27.02%、19.84%。就同一时期比较而言,除开花期各品种差异不显著( $P>0.05$ )外,其余各时期‘贝达’和‘SO4’的含水量均显著低于‘梅鹿辄’和‘黑比诺’(图2)。可见,葡萄枝条中的含水量与气温密切相关,气温较高时葡萄枝条含水量高,生长也旺盛;气温降低时,枝条的含水量下降,生长速率也减慢。

### 3 不同生长期蔗糖含量以及SS、SPS和Inv活性的变化

测定不同生长期4个品种枝条中蔗糖含量的结果显示:蔗糖含量在发芽和新梢生长期(平均气温为17.9 °C)较高,至开花期随着气温的升高(平均气温为21.8 °C)而显著下降,并在浆果生长期保持一定的水平。到浆果成熟期和埋土越冬前期,随

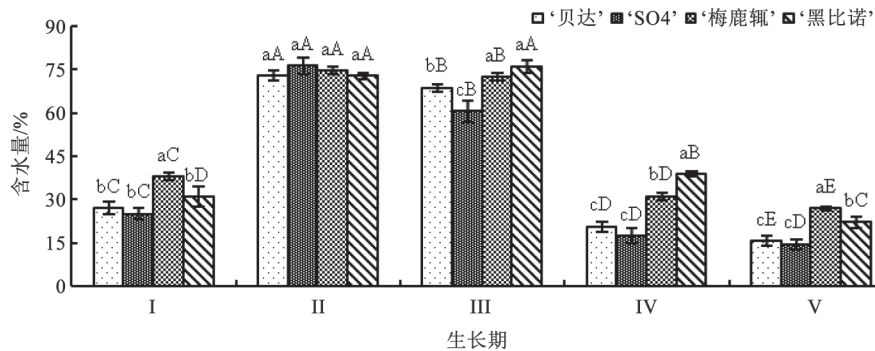


图2 不同生长期葡萄枝条中含水量的变化

Fig.2 Changes of water content in grape branches at different growth stages

I~V分别表示发芽和新梢生长期、开花期、浆果生长期、浆果成熟期和埋土越冬前期;不同小写字母表示同一时期不同品种之间在 $P<0.05$ 水平下达到显著性差异,不同大写字母表示同一品种不同时期之间在 $P<0.01$ 水平下达到显著性差异。图3和图4同此。

着气温的下降(平均气温为分别为12.5、4.2 °C)而显著增加,各时期蔗糖含量平均值分别为17.27、8.21、10.57、24.96和31.30  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (DW)。其中在发芽和新梢生长期及埋土越冬前期,2个酿酒葡萄砧木品种‘贝达’和‘SO4’的蔗糖含量均高于2个酿酒葡萄营养系‘梅鹿辄’和‘黑比诺’( $P<0.05$ ),且在越冬期显著高于发芽期(图3-A)。这是砧木品种抗寒性强于酿酒葡萄营养系的一个重要生理特征。

SS活性(图3-B)和SPS活性(图3-C)的变化与蔗

糖含量的变化趋势基本一致,在4个葡萄品种枝条中酶活性均在旺盛生长的开花期和浆果生长期最低,SS和SPS活性平均值分别仅为174.84、158.58  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ 和187.52、202.7  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ ,而在9月份气温降低、生长减缓的浆果成熟期和埋土越冬前期则显著增强,SS和SPS活性平均值分别上升到508.17、602.74  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ 和575.67、697.78  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW) $\cdot\text{h}^{-1}$ ,2种酶分别平均升高了3.33倍和3.26倍,其中在埋土越冬前期,‘贝达’和‘SO4’

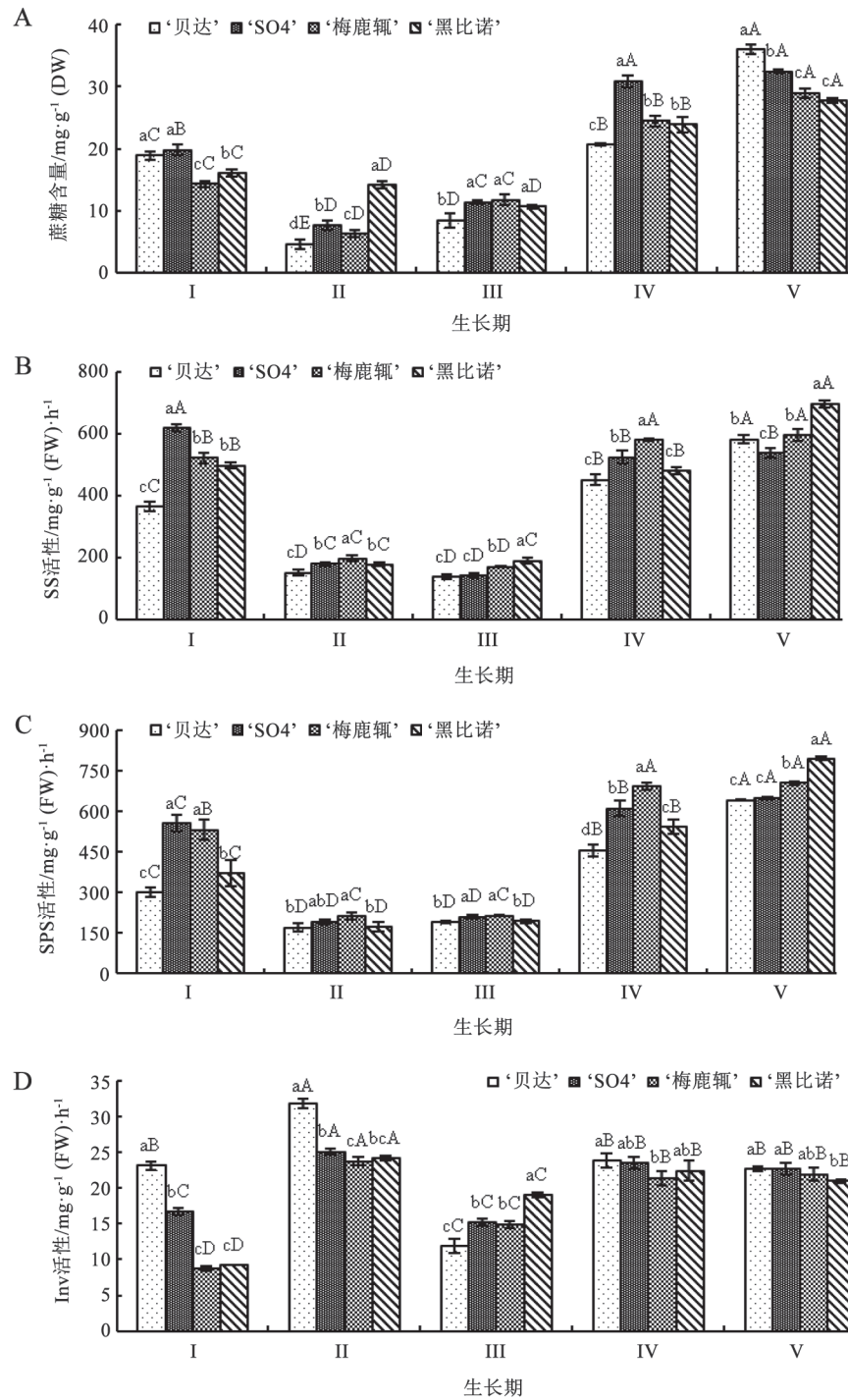


图3 不同生长期葡萄枝条中蔗糖含量以及SS、SPS和Inv活性的变化

Fig.3 Changes of sucrose content and activities of SS, SPS and Inv in grape branches at different growth stage

的酶活性均低于‘梅鹿辄’和‘黑比诺’。葡萄枝条中蔗糖含量与SS和SPS活性变化的一致性表明, SS和SPS是催化葡萄枝条中蔗糖合成并积累的主要酶, 这与在葡萄旺盛生长期2种酶活性降低、叶片合

成的碳水化合物主要运往果实的生长现象高度吻合。同时也表明, 葡萄枝条中SS和SPS活性明显受低温的影响而上调。

与SS和SPS活性相比, 4个供试葡萄枝条中的

Inv活性(图3-D)明显较低,而且与蔗糖含量的变化无明显相关性(表1)。在测定的5个不同生长期中,发芽和新梢生长期酶活性平均最低,仅为 $11.54 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$ ,开花期最高,达到 $24.37 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$ ,二者差异显著( $P<0.05$ )。在浆果生长期

有所下降,浆果成熟期后又明显增加,在埋土越冬前期又略有降低,平均分别为 $16.41$ 、 $22.47$ 和 $21.87 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$ 。其中,除浆果生长期之外,‘贝达’和‘SO4’枝条中Inv活性均高于‘梅鹿辄’和‘黑比诺’(图3-D)。

表1 蔗糖和淀粉含量与相关酶活性之间的相关性

Table 1 Correlation between sucrose and starch contents and related enzyme activities

	SS活性	SPS活性	Inv活性	气温	Amy活性	SP活性
蔗糖含量	0.922*	0.990**	0.165	-0.888*	—	—
淀粉含量	—	—	—	—	0.823	-0.129

\*表示在0.05水平有显著差异,\*\*表示在0.01水平有显著差异。

#### 4 不同生长期淀粉含量以及Amy、SP活性的变化

对不同生长期酿酒葡萄枝条中淀粉含量的测定显示:从5月12日发芽和新梢生长期到浆果成熟期,4个品种枝条中淀粉含量逐渐增加,到9月19日浆果成熟期最高,达到 $1.52 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$ ,而后有所降低,到11月2日越冬前期为 $1.23 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$ ,但与发芽和新梢生长期的 $0.18 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$ 相比,高出6.8倍,差异显著( $P<0.05$ ) (图4-A)。可见,在越冬前葡萄枝条中有较高的淀粉储备,可能与越冬期中枝条的抗寒代谢有关。而抗寒性较强的‘贝达’和‘SO4’枝条中淀粉的平均含量除开花期外均高于抗寒性较弱的‘梅鹿辄’和‘黑比诺’也能证明这一点。

Amy活性在发芽和新梢生长期到浆果生长期一直保持较低的水平,且无显著变化,而在浆果成熟期显著增加,到埋土越冬前期虽有降低,但仍保持较高水平,4个品种平均达到 $0.41 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$  (图4-B)。这些变化与枝条中淀粉含量的变化基本一致,表明Amy活性与葡萄越冬枝条中淀粉的合成积累有关。SP活性的变化则相反,在发芽和新梢生长期、开花期、浆果成熟期和埋土越冬期均保持较低活性,平均仅为 $0.004$ 、 $0.002$ 、 $0.008$ 和 $0.003 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$ ,而在浆果生长期明显增高,达到 $0.015 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$ ,为其他时期酶活性的 $3.75$ 、 $7.5$ 、 $1.875$ 、 $5$ 倍(图4-C)。表明SP仅与葡萄浆果生长期枝条中淀粉的代谢有关,而且抗寒性较强的‘贝达’和‘SO4’明显高于抗寒性较弱的‘梅鹿辄’和‘黑比诺’。

## 讨 论

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物,是碳

运输的主要形式和“库”代谢的主要基质,也是许多果实中糖积累和果实品质形成的重要因子(张明方和李志凌2002; Farrar等2000),而且蔗糖的含量还与植物的抗逆性密切相关。因此,关于蔗糖代谢的研究已有大量的报道,但多数集中在叶片蔗糖及其代谢相关酶基因的表达与功能研究方面。Verma等(2011)对甘蔗不同发育阶段蔗糖积累,以及不同品种节间的SPS和SS活性与转录表达进行了测定,表明SPS活性与甘蔗秸秆蔗糖含量呈正相关,而SS活性与蔗糖含量呈负相关。Sasaki等(2001)研究发现,SPS活性在冷适应期间被刺激而后会降低至冷适应之前的水平,这一发现表明SPS活性也受冷适应的促进。Park等(2009)研究了杂种杨树中SPS基因的不同表达模式,发现转基因树的表现型与野生型有明显不同,增高SPS基因的表达,可提高树叶和茎组织中细胞蔗糖的浓度,延迟叶片的衰老和促进春季来临时新芽的萌发; Winter和Huber (2000)研究发现,菠菜叶和马铃薯块茎在低温处理下,SPS活性均稳定增加。Darnell等(1994)报道称,桔果实中蔗糖浓度与SS和SPS活性没有明显的相关性,而与AI活性呈负相关。Bhowmik等(2006)在研究黑麦草蔗糖代谢与低温适应性的关系中证明,在低温适应期间黑麦草蔗糖的含量与AI呈现负相关,而与SS和SPS呈现正相关, AI、SS、SPS的活性均受到低温环境的调控。以上研究表明,尽管不同作者在不同植物上的研究结论不完全相同,但有3点是基本一致的,即植物体内蔗糖含量与SPS活性及其基因表达多呈正相关,与AI活性多为负相关,SPS、SS和AI活性多受低温的调节。

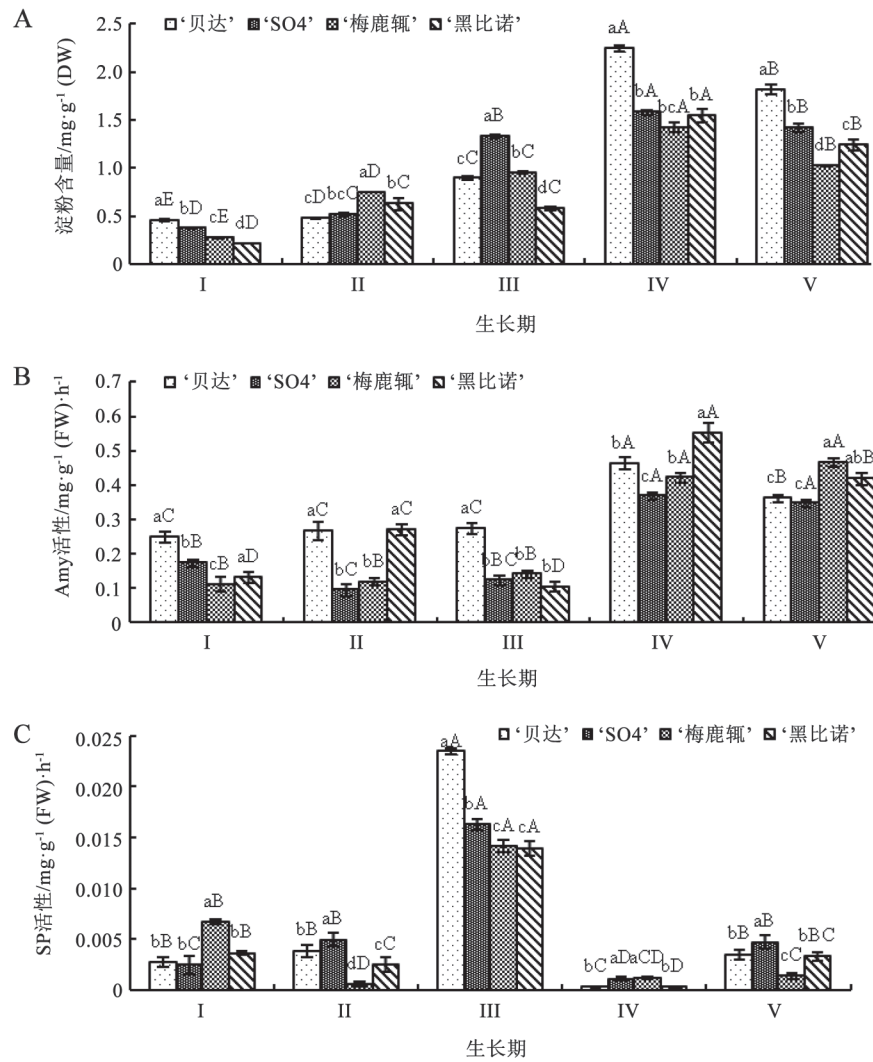


图4 不同生长期葡萄枝条中淀粉含量以及Amy和SP活性的变化

Fig.4 Changes of starch content and activities of Amy and SP in grape branches at different growth stages

本研究结果表明, 4个供试葡萄品种在发芽和新梢生长期、开花期和浆果生长期中, 枝条蔗糖含量基本保持一个较低的水平, 这与生长季节葡萄叶片光合产物主要运往果实发育的生长特性相一致, 也与茎枝中相对较高的Inv活性(图3-D)和促进蔗糖分解有关(表1)。而在进入浆果成熟期和越冬前期, 温度降低, 葡萄枝条的含水量下降, 与陈佰鸿等(2014)的研究结果一致, 蔗糖含量增高。特别是浆果成熟期, 虽然果实中仍需要大量的糖分充实, 但由于气温降低使葡萄体内代谢发生改变, 枝条中SPS和SS活性增强, 导致蔗糖积累而含量升高。说明在葡萄茎枝中, SPS和SS主要催化蔗糖的合成, 且呈显著正相关(表1), 2种酶活性均受高温

的刺激而下调, 受低温的刺激而上调(图1, 图3-A~C)。

本研究还表明, 葡萄茎枝中淀粉含量在浆果成熟期后保持较高的含量, 可能是越冬期中蔗糖含量持续上升的主要物质来源。Jiang等(2014)研究表明, 葡萄枝条在越冬期中蔗糖含量较高并持续上升, 是葡萄抗寒性形成的重要原因。葡萄入秋后气温降低, 叶片中的物质开始向茎枝中转移转化, 细胞中淀粉含量迅速增高(图4-A), SP活性大幅度降低(图4-C), 而Amy活性明显升高(图4-B), 表明SP与葡萄枝条中淀粉的分解有关, 而Amy与淀粉的合成有关; SP活性受高温的刺激而上调, 而Amy活性受低温的刺激而上调(图1, 图4-B、C)。

茎枝中淀粉含量在葡萄埋土越冬前升高, 在翌年春季葡萄发芽和新梢生长期降低, 说明在越冬过程中枝条贮存的淀粉发生了重要的代谢转化。关于这种转化与蔗糖含量的关系, 将另文报道。

### 参考文献

- 陈佰鸿, 张彪, 毛娟, 郝燕, 杨瑞, 蔡学海, 齐尚友(2014). 葡萄枝条水分含量变化与抗寒性关系. 植物生理学报, 50 (4): 535~541
- 侯丽霞, 王文杰, 郭秀萍, 刘新(2013). 三个葡萄WRKYs基因的克隆及表达特性分析. 植物生理学报, 49 (3): 289~296
- 李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 马春梅, 郭海龙, 龚振平, 魏丹, 迟凤琴(2011). 不同基因型大豆糖分积累规律的研究——蔗糖含量积累规律研究. 作物杂志, (1): 25~29
- 马小河, 唐晓萍, 董志刚, 赵旗峰, 李晓梅, 王敏, 任瑞(2013). 6个酿酒葡萄品种抗寒性比较. 山西农业大学学报(自然科学版), 33 (1): 1~4
- 苗红霞, 金志强, 刘伟鑫, 刘菊华, 贾彩红, 张建斌, 徐碧玉(2013). 香蕉果实中抗性淀粉代谢与可溶性糖含量变化的相关性. 植物生理学报, 49 (8): 743~748
- 王怀珠, 杨焕文, 郭红英(2006). 烟叶烘烤中淀粉酶和淀粉磷酸化酶的活性测定. 河南农业科学, (5): 32~34
- 薛应龙(1985). 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社
- 张广科, 肖培连, 侯丽霞, 王文杰, 马倩, 刘新(2014). 葡萄VvBAP1基因的克隆及表达特性分析. 植物生理学报, 50 (6): 829~834
- 张明方, 李志凌(2002). 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶. 植物生理学通讯, 38 (3): 289~295
- 周伟, 吴宪, 贾承国, 胡瑞雪, 杜茜, 李启云, 潘洪玉(2014). 山葡萄转录因子基因VaDREB的克隆及其抗逆功能分析. 植物生理学报, 50 (10): 1563~1573
- Bhowmik PK, Tamura K, Sanada Y, Tase K, Yamada T (2006). Sucrose metabolism of perennial ryegrass in relation to cold acclimation. Z Naturforsch C, 61 (1~2): 99~104
- Catala R, Diaz A, Salinas J (2012). Molecular responses to extreme temperatures. In: Altman A, Hasegawa PM (eds). Plant Biotechnology and Agriculture—Prospects for the 21st Century. Beijing: Chinese Science Press, 287~307
- Darnell RL, Cano-Medrano R, Koch KE, Every ML (1994). Differences in sucrose metabolism relative to accumulation of bird-terrent sucrose levels in fruits of wild and domestic *Vaccinium* species. Physiol Plant, 92 (2): 336~342
- Farrar J, Pollock C, Gallagher J (2000). Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. Plant Sci, 154 (1): 1~11
- Guy CL, Huber JL, Huber SC (1992). Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. Plant Physiol, 100 (1): 502~508
- Jiang HY, Li W, He BJ, Gao YH, Lu JX (2014). Sucrose metabolism in grape (*Vitis vinifera* L.) branches under low temperature during overwintering covered with soil. Plant Growth Regul, 72 (3): 229~238
- Komatsu A, Takanokura Y, Omura M, Akihama T (1996). Cloning an molecular of cDNA encoding three sucrose phosphate synthase isoforms from a citrus fruit (*Citrus unshiu* Marc.). Mol Gen Genet, 252 (3): 346~351
- Macrae E, Quick WP, Benker C, Stitt M (1992). Carbohydrate metabolism during postharvest ripening in kiwifruit. Planta, 188 (3): 314~323
- Nielsen TH, Skjærbæ HC, Karlens P (1991). Carbohydrate metabolism during fruit development in sweet pepper (*Capsicum annuum*) plants. Physiol Plant, 82 (2): 311~319
- Park JY, Canam T, Kang KY, Unda F, Mansfield SD (2009). Sucrose phosphate synthase expression influences poplar phenology. Tree Physiol, 29 (7): 937~946
- Ruelland E, Vaultier MN, Zachowski A, Hurry V (2009). Cold signaling and cold acclimation in plants. Adv Bot Res, 49: 36~126
- Sasaki H, Ichimura K, Imada S, Oda M (2001). Sucrose synthase and sucrose phosphate synthase, but not acid invertase, are regulated by cold acclimation and deacclimation in cabbage seedlings. Plant Physiol, 158: 847~852
- Smeeckens S, Rook F (1997). Sugar sensing and sugar-mediated signal transduction in plants. Plant Physiol, 115 (1): 7~13
- Sun P, Li MF, Jiang HY, Li W (2013). Effect of cold stress on chlorophyll content, root activity, stomata and *CBFs* gene expression and correlation analysis in wine grape (*Vitis vinifera*) seeding. Jokull, 63 (10): 207~222
- Verma AK, Upadhyay SK, Verma PC, Solomon S, Singh SB (2011). Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (*Saccharum*) cultivars. Plant Biol, 13 (2): 325~332
- Wei H, Dhanaraj AL, Arora R, Rowland LJ, Fu Y, Sun L (2006). Identification of cold acclimation-responsive *Rhododendron* genes for lipid metabolism, membrane transport and lignin biosynthesis: Importance of moderately abundant ESTs in genomic studies. Plant Cell Environ, 29 (4): 558~570
- Winter H, Huber SC (2000). Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes. Crit Rev Biochem Mol Biol, 35 (4): 253~289