

光质对番茄果实中糖含量和代谢相关酶及基因表达的影响

董飞¹, 王传增², 任煜倩¹, 张现征¹, 王立霞¹, 刘世琦^{1*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室/农业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

²山东省果树研究所, 山东泰安271000

摘要:以番茄(*Solanum lycopersicum*)品种‘Micro-Tom’为试材, 待种子发芽后30 d移入光质实验室, 在不同红蓝光处理的番茄果实绿熟期、转色期、成熟期分别取样, 测定可溶性糖含量、糖代谢相关酶活性以及相关基因的相对表达。结果表明, 在番茄果实发育过程中, 红/蓝(3:1)照射处理的果实可溶性糖含量最高, 而且与其他处理之间差异显著。通过对番茄果实中糖含量、糖代谢相关酶和基因相对表达量之间的相关性进行分析可知, 果糖-1,6-二磷酸酶(*FBP*)、丙酮酸激酶1 (*PK1*)、丙酮酸激酶2 (*PK2*)基因表达对葡萄糖、果糖含量的增加起到关键性作用; 中性转化酶(*NI*)活性和*FBP*、*PK2*、*NI*基因表达对蔗糖、淀粉含量的增加起到决定性作用。

关键词: 番茄; 糖代谢; 糖代谢相关酶; 基因表达

番茄是设施栽培的重要作物, 随着人们对生活品质的不断提高, 关于番茄品质的研究也越来越多。糖代谢是影响果实品质和风味形成的重要决定因素, 在果实功能物质、结构物质、贮藏物质、风味物质的合成以及果实的成熟、衰老(Naieh等1992)等方面都发挥重要作用。果实所含糖的种类、数量及比率对果实色泽、风味和其他营养成分均有重要影响, 是决定果实品质和商品价值的重要因素。

国内外对糖代谢的研究主要集中在小麦(潘庆民等2002)、水稻(苏丽英等1989)、甘蔗(Lobo等2015)、果树(王永章和张大鹏2000; 赵智中等2001)、马铃薯(Wiberley-Bradford等2016)、菠菜(Klein等1993)、番茄(Stommel 1992; 刘以前等2005; 齐红岩等2006; 宁秀娟2011; Li等2017), 但是对番茄糖代谢的研究侧重于对番茄蔗糖代谢(Stommel 1992; 宁秀娟2011; Li等2017)的研究, 对葡萄糖、果糖和淀粉代谢的研究较少。另外, 研究表明, 光质能够影响植物的糖代谢(Trabelsi等2009; Singh等2011; 王婷等2011; 陈祥伟等2014; Han等2014), 然而光质影响糖代谢的作用机制还不清楚, 有待进一步的探讨。因此, 本试验通过不同红蓝光处理番茄植株, 研究番茄果实葡萄糖、果糖、蔗糖、淀粉含量, 糖代谢过程中关键酶及其相关基因的表达, 寻找调控番茄果实糖代谢的关键酶和关键基因, 为改善番茄果实糖分积累及风味提供必要依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

本试验以番茄品种‘小汤姆’(*Solanum lycopersicum* L. cv ‘Micro-Tom’)为试材, 待种子发芽后播种于含蛭石:草炭(1:2, *V/V*)的基质中, 育苗期结束后(培养30 d)选取长势一致的幼苗移入光质实验室。

光质实验室LED光源由广东纯英光电科技有限公司提供, 光照培养架为钢架结构, 光源置于顶部, 培养架外层为银色遮光布, 以保证LED光源为植株生长的唯一光源。试验设4个不同比例红蓝光处理: 红/蓝(1:1)、红/蓝(3:1)、红/蓝(5:1)、红/蓝(7:1), 以白光为对照(CK)。每个处理50株, 3次重复, 随机排列。距离光源50 cm处的光量子通量密度均为 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光周期为 $12 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$, 白天温度 28°C , 夜间温度 18°C , 湿度为 $(70\pm 10)\%$ 。分别于番茄绿熟期、转色期和成熟期3个时期取样测定。

1.2 果实可溶性糖和淀粉含量的测定

试验中使用的所有化学药品均为分析级。可溶性糖含量用蒽酮比色法测定(赵世杰等2002)。蔗糖、葡萄糖和果糖的提取参照齐秀东等(2015)的方法, 略有改动。称取果实1 g, 80%乙醇研磨,

修定 2018-09-12

资助 国家公益性行业(农业)科研专项、园艺作物设施栽培光环境精准调控关键技术与示范(201303108)。

* 通讯作者(liusq99@sdau.edu.cn)。

在80°C水浴30 min, 14 000×g离心, 收集上清液, 重复3次, 蒸干后加2 mL超纯水溶解, 0.22 μm微孔滤膜过滤2次, 进液相色谱测定。将提取可溶性糖的残渣用酶水解法(张建奎2012)测定淀粉含量。

1.3 糖代谢相关酶活性的测定

蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS, EC 2.4.1.13)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose-phosphate synthase, SPS, EC 2.4.1.14)活性测定参照齐秀东(2015)的方法。测定SS时将粗酶提取液加入含有50 mmol·L⁻¹ HEPES缓冲液(pH值为7.5)、15 mmol·L⁻¹ MgCl₂、25 mmol·L⁻¹果糖和25 mmol·L⁻¹ UDP-葡萄糖中。测定SPS时将粗酶提取液加入含有100 mmol·L⁻¹ HEPES缓冲液(pH值为7.5)、5 mmol·L⁻¹ MgCl₂、4 mmol·L⁻¹果糖-6-磷酸、20 mmol·L⁻¹葡萄糖-6-磷酸、3 mmol·L⁻¹ UDP-葡萄糖和1 mmol·L⁻¹ EDTA溶液中。2个反应均是在37°C反应30 min, 之后加入NaOH溶液沸水浴终止反应。

酸性转化酶(acid invertase, AI, EC 3.2.1.26)和中性转化酶(neutral invertase, NI, EC 3.2.1.26)活性的测定参照齐秀东(2015)的方法。将粗酶提取液加入到1 mol·L⁻¹乙酸钠缓冲液(pH值为4.5用于测定AI活性, pH值为7.5用于测定NI活性)和120 mmol·L⁻¹蔗糖溶液中37°C反应30 min。反应完成后加入2.5 mol·L⁻¹ Tris, 90°C水浴2 min终止反应并显色。

淀粉酶(α-amylase, AM)活性测定参照齐秀东等(2015)的方法, 以可溶性淀粉为底物, 37°C反应20 min, 用DNS终止反应, 沸水浴5 min, 冷却后测定520 nm的OD值。

1.4 糖代谢关键基因的Real-time荧光定量PCR分析

利用天根生化科技有限公司的Trizol试剂盒提取番茄总RNA, RNA的浓度和纯度分别通过凝胶电泳和分光光度计检测, 采用PrimeScript™ RT反转录试剂盒(TaKaRa, 大连, 中国)合成cDNA。

根据相关酶基因的全长序列, 利用Beacon Designer 7.9软件设计目的基因特异引物(表1)。荧光定量PCR利用TransStart Tip Green qPCR SuperMix (TransGen Biotech, 北京, 中国)试剂盒, 仪器为BIO-RAD IQ5, 反应总体积20 μL, 每组模板设置3次平行管重复, 以适用于番茄荧光定量PCR的Actin基因为内参基因, 用2^{-ΔΔCt}方法进行数据分析。

1.5 数据统计分析

采用DPS v14.10统计软件对数据进行方差分析, 采用Duncan新复极差法进行多重比较(α=0.05), 用Microsoft Excel 2010进行数据处理和作图。

2 实验结果

2.1 不同光质下番茄果实可溶性糖含量变化

由表2可知, 不同光质下番茄果实可溶性糖含量随着时间延长均呈现上升趋势。在3个不同的

表1 荧光定量PCR反应中所用的基因引物序列

Table 1 The gene primers used for qRT-PCR

编号	基因名称	上游引物(5'→3')	下游引物(5'→3')
Solyc03g121070.2	己糖激酶1 (<i>hexokinase 1</i>)	GCACTATACAGAATACAGGATG	AATGAGAGGCAGCAAGAA
Solyc06g066440.2	己糖激酶2 (<i>hexokinase 2</i>)	ATCCAATACCTCCTTGAAAGA	ATACAATCCGCCATCCAT
Solyc01g106010.2	果糖-1,6二磷酸酶 (<i>fructose-1,6-bisphosphatase</i>)	CTCTTGACACATCCTAACATC	ATTGCTACGCCACCATAT
Solyc01g049650.2	丙酮酸激酶1 (<i>pyruvate kinase 1</i>)	CCTGCTGAGTCTACGAAT	ATAATCTTAACCACCGATGC
Solyc01g106780.2	丙酮酸激酶2 (<i>pyruvate kinase 2</i>)	TGGTCAGGTGGAAGTTAT	CCAGAATCTCGGAAGGTA
Solyc12g088160.1	磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶 (<i>phosphoenolpyruvate carboxykinase</i>)	TGGTCAGGTGGAAGTTAT	CCAGAATCTCGGAAGGTA
Solyc07g045110.1	蔗糖磷酸合成酶 (<i>sucrose-phosphate synthase</i>)	TATTCGTCCTTCCATTCTGA	GTCTTCATCCTCAACAACAA
Solyc02g081300.2	蔗糖合成酶(<i>sucrose synthase</i>)	GCTCAAGGACAGGACTAA	GCTCATACTCTTCTTCATCTC
Solyc03g083910.2	酸性转化酶(<i>acid invertase</i>)	CGGAATTGGATTGTGGAAT	CAGGTCAGCAGATTCATC
Solyc01g058010.2	中性转化酶(<i>neutral invertase</i>)	GCGTATAATCACTGGTAGC	GAATCCACTGCCTTCTTAG
Solyc03g095710.2	α-淀粉酶(<i>alpha-amylase</i>)	GAAGAGTTATGGAGATTGAAGG	CTGGATGAGTAAGAATGTATGC
Solyc07g052690.2	β-淀粉酶(<i>beta-amylase</i>)	GCTCCGTTATCCATCCTAT	CACCACCTTCCTTCTTGA
Solyc03g078400.2	<i>Actin</i>	TGTCCCTAICTACGAGGGTTATGC	AGTTAAATCACGACCAGCAAGAT

表2 不同光质下番茄果实可溶性糖含量的变化

Table 2 Changes in soluble sugar contents of tomato fruit under different light qualities

红蓝光处理	可溶性糖含量/mg·g ⁻¹		
	绿熟期	转色期	成熟期
对照	21.82±0.21 ^{Cc}	28.57±0.17 ^{Bb}	33.12±0.37 ^{Cc}
1:1	19.98±0.23 ^{Ee}	21.07±0.24 ^{Ee}	28.46±0.09 ^{Ee}
3:1	26.59±0.06 ^{Aa}	30.53±0.32 ^{Aa}	37.19±0.42 ^{Aa}
5:1	20.91±0.39 ^{Dd}	28.42±0.07 ^{Cc}	35.34±0.37 ^{Bb}
7:1	23.76±0.04 ^{Bb}	26.34±0.72 ^{Dd}	30.46±0.74 ^{Dd}

不同处理间差异显著性检验采用Duncan新复极差法。小写字母表示0.05水平,大写字母表示0.01水平。

时期,红/蓝(3:1)的可溶性糖含量均最高,而且与其他处理之间差异显著。因此,将红/蓝(3:1)作为提高番茄果实含糖量的最佳光质处理,进行后续的试验研究,并将红/蓝(3:1)处理缩写为3:1。

2.2 不同光质下番茄果实中葡萄糖与果糖含量及其相关基因的表达

由图1-A可知,3:1和对照(CK)的葡萄糖含量均随着番茄果实的成熟过程呈现不断升高的趋势,至果实成熟,其含量达到最高,并且3:1的葡萄糖含量在番茄果实发育过程中均显著高于CK。与CK相比,3:1处理的番茄果实中己糖激酶1(*HXK1*)、己糖激酶2(*HXK2*)、丙酮酸激酶1(*PK1*)和丙酮酸激酶2(*PK2*)基因下调表达,果糖-1,6-二磷酸酶(*FBP*)和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(*PEPCK*)基因上调表达(图1)。

表3表明,3:1和CK的葡萄糖含量均与SS、NI、 α -淀粉酶(α -AM)、 β -淀粉酶(β -AM)活性及*HXK1*、*HXK2*、*PEPCK*、*NI*、 α -AM、 β -AM基因表达呈极显著相关;与AI活性和AI基因表达显著相关;与SPS活性和SS、SPS基因表达无显著相关。

CK的葡萄糖含量与*FBP*基因表达呈显著负相关,3:1处理后的番茄果实葡萄糖含量与*FBP*基因表达呈极显著正相关。经3:1处理后葡萄糖含量与*PK1*基因表达的相关性发生了显著变化,相关系数由-0.813^{*}变为-0.903^{**},相关性增强。CK的葡萄糖含量与丙酮酸激酶2(*PK2*)基因表达呈极显著负相关,3:1处理后相关性不显著(表3)。因此,*FBP*、*PK1*、*PK2*基因的表达对3:1处理后番茄果实葡萄糖含量的提高起到关键性的作用。

由图1-B可知,3:1和对照(CK)的果糖含量均随着番茄果实的成熟过程呈现不断升高的趋势,至果实成熟,其含量达到最高,并且3:1的果糖含量在番茄果实发育过程中均高于CK,但是两处理之间差异不显著。与CK相比,3:1处理的*HXK1*、*HXK2*基因下调表达,*FBP*基因上调表达(图1)。表3表明,3:1和CK的果糖含量均与SS、NI、 α -AM、 β -AM活性以及*HXK1*、*HXK2*、*PEPCK*、*NI*、 α -AM、 β -AM基因表达呈极显著相关;与AI活性及AI基因表达显著显著相关;与SPS活性和SS、SPS基因表达无显著相关。

由表3可知,CK的果糖含量与*FBP*基因表达呈显著负相关,3:1处理后的番茄果实果糖含量与*FBP*基因表达呈极显著正相关。经3:1处理后果糖含量与*PK1*基因表达的相关性发生了显著变化,相关系数由-0.827^{*}变为-0.927^{**},相关性增强。CK的果糖含量与*PK2*基因表达呈极显著负相关,3:1处理后相关性不显著。因此,*FBP*和*PK1*和*PK2*基因的表达对3:1处理后番茄果实果糖含量的提高起到关键性的作用。

2.3 不同光质下番茄果实中蔗糖含量及其相关酶活性和基因的表达

图2-A表明,3:1和CK的蔗糖含量均随着番茄果实的成熟过程呈现不断下降的趋势,至果实成熟,其含量达到最低,而且在番茄果实发育过程中,3:1的蔗糖含量均高于CK。在番茄发育过程中,3:1处理的SS、NI活性低于CK,AI活性高于CK,并且两处理的SPS活性差异显著。与CK相比,3:1处理的番茄果实中SS、SPS和NI基因显著下调,AI基因显著上调(图2)。表3表明,3:1和CK的蔗糖含量均与SS、 α -AM、 β -AM活性及*HXK1*、*HXK2*、*PK1*、*PEPCK*、SS、 β -AM基因表达呈极显著相关;与AI活性及AI基因表达呈显著相关;与SPS活性和SPS、 α -AM基因表达无显著相关。

CK的蔗糖含量与NI活性负显著相关,3:1处理后相关性增强,相关系数变为-0.941^{**}。经3:1处理后蔗糖含量与*FBP*基因表达的相关性发生很大的变化,相关系数由0.784^{*}变为-0.986^{**}。CK的蔗糖含量与*PK2*、*NI*基因表达呈极显著正相关,3:1处理后相关性不显著(表3)。因此,NI活性和*FBP*、*PK2*、*NI*基因表达对3:1处理后番茄果实蔗糖含量的增加起到重要作用。

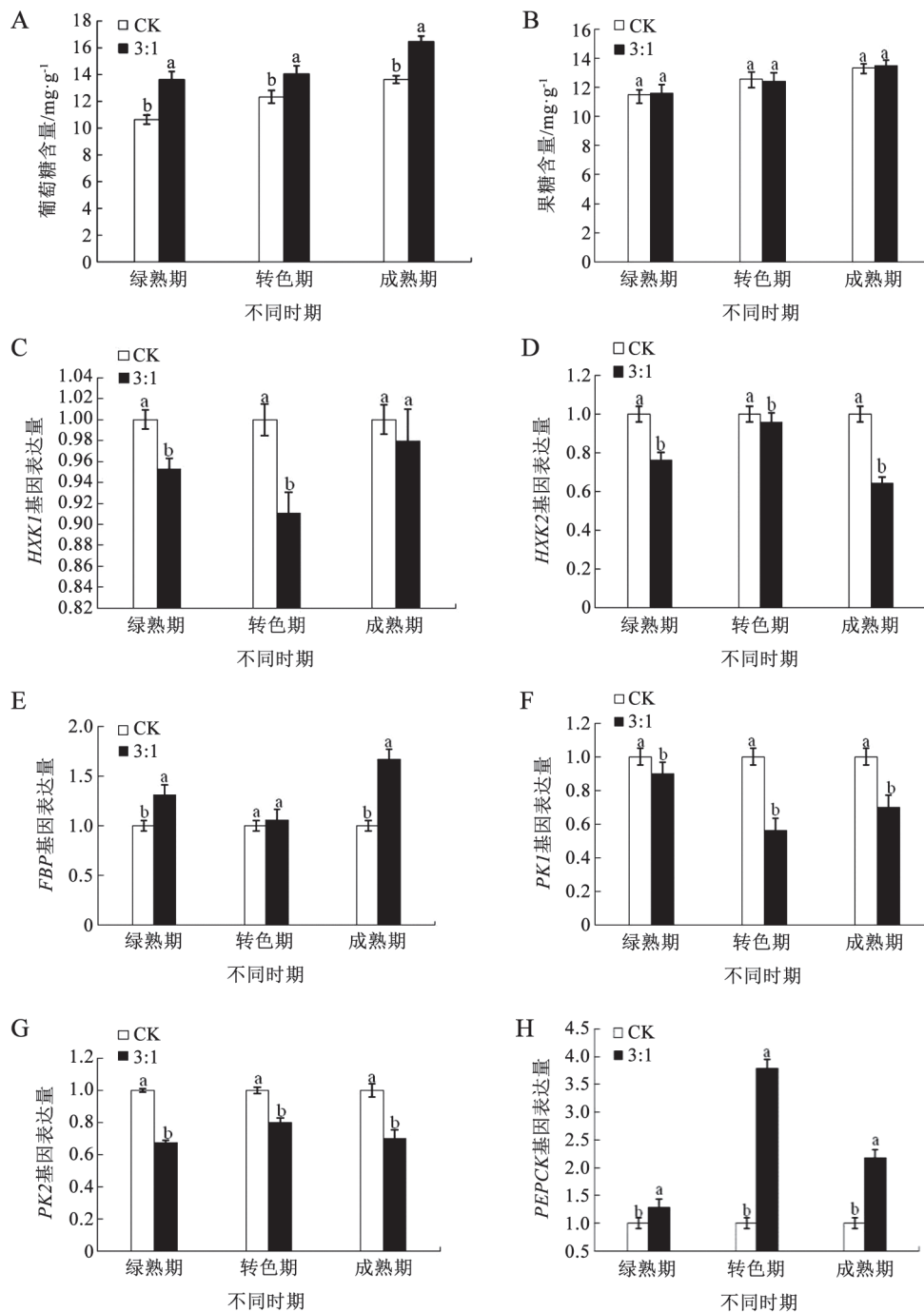


图1 不同光质下番茄果实葡萄糖及果糖含量及其相关基因表达变化

Fig.1 Changes in glucose and fructose content and expression of related genes in tomato fruits under different light qualities

图中不同处理间差异显著性检验采用Duncan新复极差法。小写字母表示差异显著($P < 0.05$), 下图同此。

2.4 不同光质下番茄果实中淀粉含量及其相关酶活性和基因的表达

图3-A表明, 3:1和CK的淀粉含量均随着番茄果实的成熟过程呈现不断下降的趋势, 至果实成熟, 其含量达到最低, 并且3:1的淀粉含量在番茄果

实发育过程中均高于CK。在番茄发育过程中, 3:1处理的 α -AM、 β -AM活性低于CK, 并且与对照相比, 3:1处理的 α -AM、 β -AM基因下调表达。表3表明, 3:1和CK的淀粉含量均与SS、 α -AM、 β -AM活性及HXK1、HXK2、PK1、PEPCK、SS、 β -AM基

表3 不同光质下番茄果实中糖含量、糖代谢相关酶和基因表达之间的相关性分析

Table 3 Correlation coefficients of sugar contents, sugar metabolism related enzymes and corresponding gene expression in tomato fruit under different light qualities

指标	葡萄糖含量		果糖含量		蔗糖含量		淀粉含量	
	CK	3:1	CK	3:1	CK	3:1	CK	3:1
蔗糖合成酶活性	-0.981**	-0.970**	-0.985**	-0.967**	0.993**	0.967**	0.997**	0.997**
蔗糖磷酸合成酶活性	-0.691	-0.122	-0.679	-0.422	0.681	0.647	0.666	0.669
酸性转化酶活性	0.713*	0.746*	0.738*	0.765*	-0.888*	-0.727*	-0.828*	-0.885*
中性转化酶活性	0.957**	0.906**	0.976**	0.968**	-0.713*	-0.941**	-0.810*	-0.922**
α -淀粉酶活性	0.979**	0.918**	0.974**	0.996**	-0.961**	-0.927**	-0.908**	-0.934**
β -淀粉酶活性	0.954**	0.955**	0.947**	0.998**	-0.929**	-0.985**	-0.903**	-0.941**
己糖激酶1基因表达	0.934**	0.982**	0.911**	0.906**	-0.964**	-0.973**	-0.920**	-0.998**
己糖激酶2基因表达	0.903**	0.981**	0.914**	0.933**	-0.934**	-0.977**	-0.977**	-0.991**
果糖-1,6-二磷酸酶基因表达	-0.767*	0.916**	-0.773*	0.995**	0.784*	-0.986**	0.797*	-0.942**
丙酮酸激酶1基因表达	-0.813*	-0.913**	-0.827*	-0.927**	0.934**	0.946**	0.977**	-0.988**
丙酮酸激酶2基因表达	-0.919**	-0.011	-0.908**	0.299	0.932**	-0.541	0.945**	-0.677
磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶基因表达	0.906**	0.922**	0.931**	0.996**	-0.942**	-0.983**	-0.968**	-0.937**
蔗糖合成酶基因表达	-0.603	-0.641	-0.621	-0.646	0.929**	0.957**	0.962**	0.993**
蔗糖磷酸合成酶基因表达	0.645	-0.605	0.654	-0.621	-0.668	0.643	-0.695	0.686
酸性转化酶基因表达	0.783*	0.763*	0.709*	0.758*	-0.777*	-0.809*	-0.874*	-0.894*
中性转化酶基因表达	0.981**	0.956**	0.993**	0.962**	-0.915**	-0.696	-0.965**	-0.625
α -淀粉酶基因表达	0.993**	0.995**	0.998**	0.961**	-0.079	-0.653	-0.035	-0.650
β -淀粉酶基因表达	0.980**	0.970**	0.905**	0.930**	-0.992**	-0.994**	-0.911**	-0.998**

*为显著性相关,**为极显著相关。

因表达呈极显著相关;与AI活性及AI基因表达显著相关;与SPS活性和SPS、 α -AM基因表达无显著相关。

CK的淀粉含量与NI活性负显著相关,3:1处理后相关性增强,相关系数变为-0.922**。与对照相比,3:1处理后淀粉含量与FBP基因表达的相关性发生很大的变化,相关系数由0.797*变为-0.942**。CK的淀粉含量与PK2、NI基因表达呈极显著正相关,3:1处理后相关性不显著(表3)。因此,NI活性和FBP、PK2、NI基因表达对3:1处理后番茄果实淀粉含量的增加起关键作用。

3 讨论

蒲高斌(2005)提出红光能提高番茄的可溶性糖含量;红光与高剂量UV-B复合处理,能减轻UV-B对植物的伤害,低剂量UV-B与红光复合处理,糖、酸和番茄红素含量均显著提高。另外,研究表明,红光能够促进不结球白菜叶片(王婷2011)、黄瓜幼苗(唐大为2010)、乌塌菜(陈祥伟2014)、青蒜苗(杨晓建2011)等可溶性糖的积累。崔慧茹(2009)在研究光质对彩椒生理特性及品质的影响时发现,

与混合光相比,单色光不利于可溶性糖的积累。本研究发现,当红光和蓝光比例是3:1时,最利于番茄果实可溶性糖含量提高。

齐红岩等(2006)人的研究表明在栽培番茄果实发育过程中,早期转化酶活性较低,蔗糖合成酶的活性较高,番茄果实中有一定的蔗糖积累;在后期随着转化酶活性的升高,蔗糖的含量逐渐降低,至果实成熟,酶活性达最高,几乎测不出蔗糖的含量,而这时葡萄糖和果糖的含量达到最高,表明在番茄果实发育过程中,六碳糖的来源是蔗糖,高转化酶活性阻止了蔗糖的积累。本研究表明,蔗糖含量与转化酶活性呈负相关关系,葡萄糖、果糖含量与转化酶呈正相关关系。蔗糖含量与蔗糖合成酶活性呈极显著正相关关系,葡萄糖、果糖含量与蔗糖合成酶活性呈极显著负相关关系,这与刘以前(2005)、Islam(1996)的研究结果一致。淀粉含量与 α -淀粉酶和 β -淀粉酶的活性呈极显著负相关,番茄果实发育前期淀粉酶活性较低,果实淀粉含量较高,后期随着淀粉酶活性的增强,淀粉含量逐渐降低,至果实成熟,含量达到最低,这与齐秀东等(2015)人的研究结果一致。

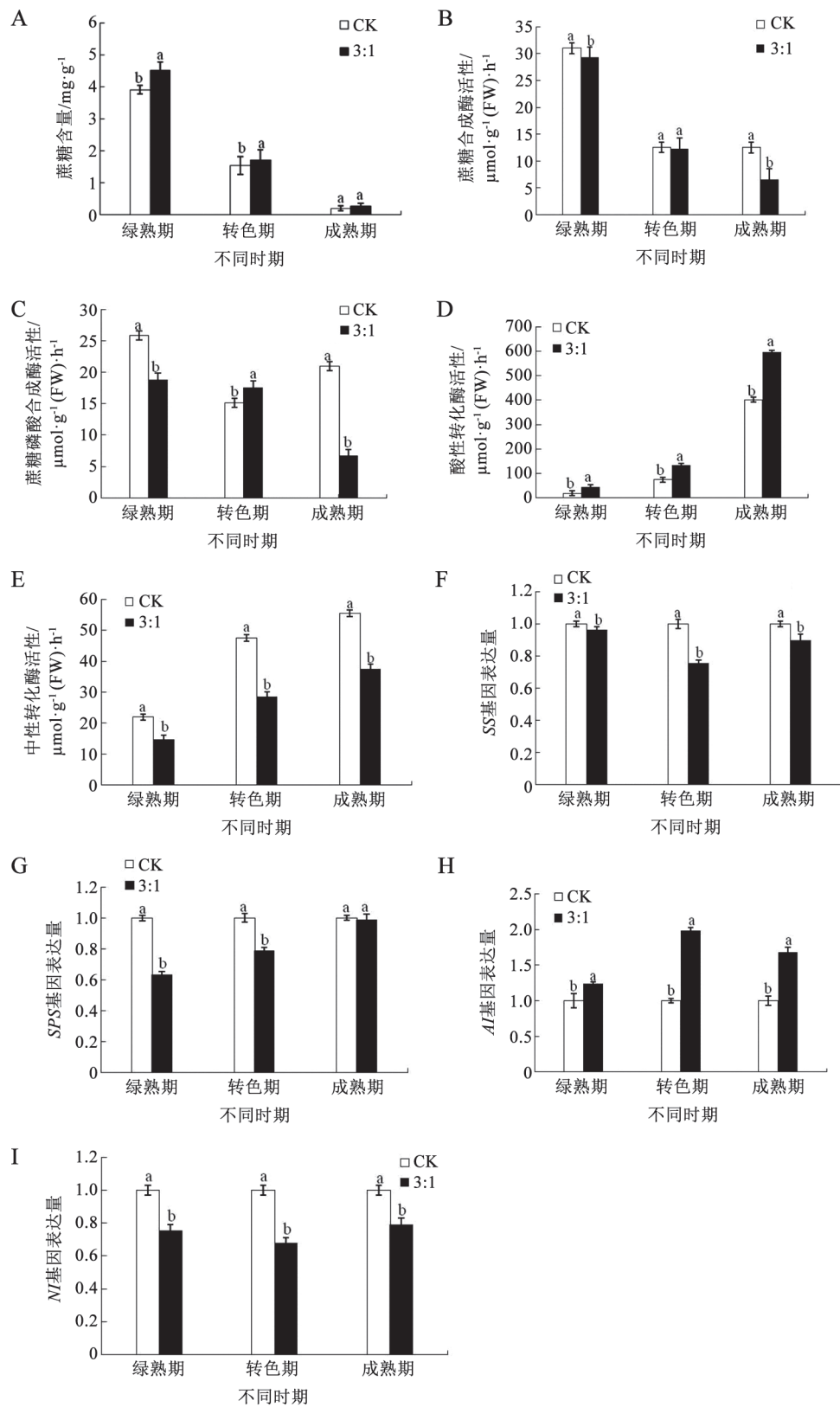


图2 不同光质下番茄果实中蔗糖含量及其相关酶活性和基因的表达变化

Fig.2 Changes in sucrose content in tomato fruit and its related enzyme activity and corresponding gene expression under different light qualities

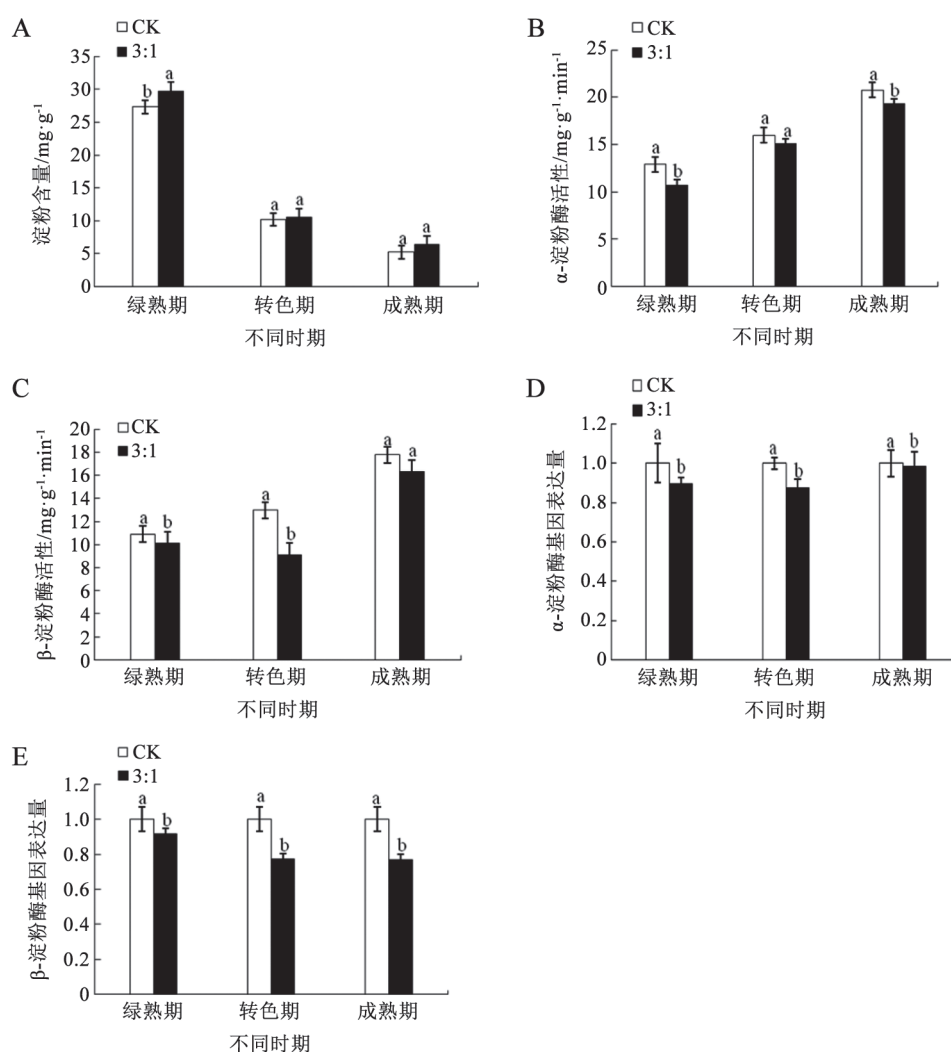


图3 不同光质下番茄果实中淀粉含量及其相关酶活性和基因的表达变化

Fig.3 Changes in starch content in tomato fruit and its related enzyme activity and corresponding gene expression under different light qualities

彭小芮(2016)研究表明,在草莓果实中, *H XK1* 与果糖和葡萄糖显著正相关; *SS* 表达量与蔗糖含量呈显著负相关。本研究表明, *H XK1*、*H XK2* 与果糖、葡萄糖呈极显著正相关; *SS* 表达量与蔗糖含量呈极显著正相关。

综上所述,经3:1处理后番茄果实糖含量发生变化,其中 *FBP*、*PK1*、*PK2* 基因表达对葡萄糖、果糖含量的增加起到关键性作用; *NI* 活性和 *FBP*、*PK2*、*NI* 基因表达对蔗糖、淀粉含量的增加起到决定性作用。

参考文献(References)

Chen XW (2014). Effects of different LED light on the growth

and physiological characteristics and nutritional quality in savoy (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [陈祥伟(2014). 不同光质LED对乌塌菜生长生理特性及营养品质的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]

Cui HR (2009). Effects of light quality on the physiological characteristics and quality of color sweet pepper (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [崔慧茹(2009). 光质对彩色甜椒生理特性及品质的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]

Dali N, Michaud D, Yelle S (1992). Evidence for the involvement of sucrose phosphate synthase in the pathway of sugar accumulation in sucrose-accumulating tomato fruits. *Plant Physiol*, 99: 434-438

Han PP, Sun Y, Jia SR, et al (2014). Effects of light wave-

- lengths on extracellular and capsular polysaccharide production by *Nostoc flagelliforme*. *Carbohydr Polym*, 105: 145–151
- Islam MS, Matsui T, Yoshida Y (1996). Carbohydrate content and activities of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and acid invertase in different tomato cultivars during fruit development. *Sci Hortic*, 65: 125–136
- Klein RR, Crafs BSJ, Salvcci ME (1993). Cloning and developmental expression of the sucrose phosphate synthase gene from spinach. *Planta*, 247: 498–510
- Li Y, Xin GF, Wei M, et al (2017). Carbohydrate accumulation and sucrose metabolism responses in tomato seedling leaves when subjected to different light qualities. *Sci Hortic*, 225: 490–497
- Liu YQ (2005). The sugar metabolism in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves and fruits and the heredity research (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘以前(2005). 番茄叶片和果实中糖代谢及其遗传研究(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Lobo AKM, Martins MO, Neto MCL, et al (2015). Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity. *J Plant Physiol*, 179: 113–121
- Ning XJ (2011). Effects of high potassium nutrition levels on growth, development and sucrose metabolism of tomato in greenhouse (dissertation). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese with English abstract) [宁秀娟(2011). 高钾水平对温室番茄生长发育和蔗糖代谢的影响(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Pan QM, Yu ZW, Wang YF (2002). Sucrose synthesis in flag leaves and sucrose degradation in grains after anthesis of wheat. *J Plant Physiol Mol Biol*, 28 (3): 235–240 (in Chinese with English abstract) [潘庆民, 于振文, 王月福(2002). 小麦开花后旗叶中蔗糖合成与籽粒中蔗糖降解. *植物生理与分子生物学学报*, 28 (3): 235–240]
- Peng XR (2016). Effects of the difference of sugar accumulation during fruit development of strawberry and light quality on sugar metabolic pathways (dissertation). Chengdu: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [彭小芮(2016). 草莓果实发育过程糖积累差异及光质对糖代谢途径的影响(学位论文). 成都: 四川农业大学]
- Pu GB (2005). Effects of light qualities on the growth characteristics and qualities of tomato (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [蒲高斌(2005). 光质对番茄生育特征及其果实品质的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Qi HY, Li TL, Zhang J, et al (2006). Relationship between carbohydrate change and related enzymes activities during tomato fruit development. *Acta Hort Sin*, 33 (2):294–299 (in Chinese with English abstract) [齐红岩, 李天来, 张洁等(2006). 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系. *园艺学报*, 33 (2): 294–299]
- Qi XD, Wei JM, Zhao MW, et al (2015). Relationship between fruit softening and metabolism of sugar and starch and their related-gene expression in post-harvest ‘Jingbaili’ fruits. *Sci Agric Sin*, 48 (13): 2591–2599 (in Chinese with English abstract) [齐秀东, 魏建梅, 赵美微等(2015). ‘京白梨’果实后熟软化与糖、淀粉代谢及其基因表达的关系. *中国农业科学*, 48 (13): 2591–2599]
- Singh S, Das S (2011). Screening, production, optimization and characterization of cyanobacterial polysaccharide. *World J Microb Biot*, 27: 1971–1980
- Stommel JR (1992). Enzymic components of sucrose accumulation in the wild tomato species *Lycopersicon peruvianum*. *Plant Physiol*, 99: 324–328
- Su LY, Wu Y, Yu XJ, et al (1989). Some properties of rice leaf sucrose phosphate synthetase. *Acta Phytophysiol Sin*, 15 (2): 117–123 (in Chinese with English abstract) [苏丽英, 吴勇, 於新建等(1989). 水稻叶片蔗糖磷酸合成酶的一些特性. *植物生理学报*, 15 (2): 117–123]
- Tang DW (2010). Effect of different LED light qualities on growth and physiological and biochemical of cucumber seedlings (dissertation). Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese with English abstract) [唐大为(2010). LED光源不同光质对黄瓜幼苗生长及生理生化的影响(学位论文). 兰州: 甘肃农业大学]
- Trabelsi L, Ouada HB, Bacha H, et al (2009). Combined effect of temperature and light intensity on growth and extracellular polymeric substance production by the cyanobacterium *Arthrospira platensis*. *J Appl Phycol*, 21: 405–412
- Wang T (2011). Effect of different LED light qualities on physiological and biochemical characteristics and chloroplast ultrastructure of non-heading chinese cabbage (dissertation). Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王婷(2011). LED光源不同光质对不结球白菜生理生化特性及叶绿体超微结构的影响(学位论文). 兰州: 甘肃农业大学]
- Wang YZ, Zhang DP (2001). A study on the relationships between acid invertase, sucrose synthase and sucrose metabolism in ‘Red Fuji’ apple fruit. *Acta Hort Sin*, 28 (3): 259–261 (in Chinese with English abstract) [王永章, 张大鹏(2001). ‘红富士’苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合成酶关系的研究. *园艺学报*, 28 (3): 259–261]
- Wiberley-Bradford AE, Buss JS, Bethke PC (2016). Temperature-dependent regulation of sugar metabolism in wild-type and low-invertase transgenic chipping potatoes during and after cooling for low-temperature storage. *Post-harvest Biol Tec*, 115: 60–71
- Yang XJ (2011). Effects of light quality on the physiological characteristics and quality in garlic seedling (dissertation).

- Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [杨晓建(2011). 不同光质对青蒜苗生理特性及品质的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Zhang JK (2012). *Crop Quality Analysis*. Chongqing: Southwest Normal University Press (in Chinese) [张建奎(2012). 作物品质分析. 重庆: 西南师范大学出版社]
- Zhao SJ, Shi GA, Dong XC (2002). *Techniques of Plant Physiology Experiments*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press (in Chinese) [赵世杰, 史国安, 董新纯(2002). 植物生理学实验指南. 北京: 中国农业科技出版社]
- Zhao ZZ, Zhang SL, Xu CJ, et al (2001). Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in satsuma mandarin fruit. *Acta Horti Sin*, 28 (2): 112–118 (in Chinese with English abstract) [赵智中, 张上隆, 徐昌杰等(2001). 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用. 园艺学报, 28 (2): 112–118]

Effects of light qualities on sugar contents, activities and gene expression of related enzymes involved in sugar metabolism of tomato fruit

DONG Fei¹, WANG Chuan-Zeng², REN Yu-Qian¹, ZHANG Xian-Zheng¹, WANG Li-Xia¹, LIU Shi-Qi^{1,*}

¹College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology/Ministry of Agriculture Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops in Huanghuai Region, Tai'an, Shandong 271018, China

²Shandong Institute of Pomology, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: Tomato 'Micro-Tom' was used as the test material. After 30 days of seed germination, the seedlings were transferred to the light quality laboratory. The fruits were harvested at the mature green, breaker and ripe stages, and then the fruit soluble sugar content, sugar metabolism related enzyme activity and gene expression were determined. The results showed that the soluble sugar content of red/blue (3:1) was the highest during the development of tomato fruit, and the difference was significant. By analyzing the correlation coefficients of soluble sugar content, sugar metabolism related enzymes and corresponding gene relative expression in tomato fruit, it was found that fructose-1,6-bisphosphatase (*FBP*), pyruvate kinase 1 (*PK1*), and pyruvate kinase 2 (*PK2*) gene expression played a key role in the increase of glucose and fructose. Neutral invertase (*NI*) activity and *FBP*, *PK2*, *NI* gene expression played a decisive role in the increase of sucrose and starch content.

Key words: tomato; sugar metabolism; glucose metabolism related enzymes; gene expression

Accepted 2018-09-12

This work was supported by the National Public Welfare Industry (Agriculture) Scientific Research, Horticultural Crops Facilities Precision Control Light Environment Key Technology Research and Demonstration (201303108).

*Corresponding author (liusq99@sdau.edu.cn).