

光氮互作对番茄果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性的影响

袁 野, 吴凤芝, 周新刚

(东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 【目的】探明不同光照条件下番茄果实高糖积累的氮素适宜施用水平。【方法】以番茄品种东农 708 为试材, 采用 4 个光照度和 4 个氮素施用水平的复因子试验, 研究光照度与氮素互作对番茄果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性的影响。【结果】在果实发育早期, 光、氮及其互作对番茄果实淀粉含量影响极显著, 对蔗糖含量影响不显著。在同一光照水平下增施氮肥及在同一施氮水平下的 70% 自然光处理可提高果实蔗糖合成酶 (SS) 活性, 从而促进果实的蔗糖代谢。在果实发育过程中, 光、氮及其互作对番茄果实果糖含量均有极显著影响, 发育后期, 70% 和 100% 自然光以 8 kg/667 m² 施氮量、小于 70% 自然光以 0 kg/667 m² 施氮量的果实酸性转化酶 (AI)、中性转化酶 (NI) 活性最高, 在同一施氮水平下, 70% 自然光的 AI、NI 活性最高, 使前期积累的淀粉和输入的蔗糖逐步分解为葡萄糖和果糖, 从而提高番茄果实品质。【结论】光、氮及其互作对番茄果实糖积累影响显著, 充足光照下适当施氮 (本试验 8 kg/667 m²) 可提高番茄果实果糖含量, 弱光下增施氮素可降低番茄果实糖含量, 在同一施氮水平下减弱光照可降低番茄果实糖含量。番茄果实糖含量的升高或降低与 SS、AI 和 NI 密切相关。

关键词: 光照强度; 氮; 番茄; 糖积累; 蔗糖代谢相关酶

Interactive Effects of Light Intensity and Nitrogen Supply on Sugar Accumulation and Activities of Enzymes Related to Sucrose Metabolism in Tomato Fruits

YUAN Ye, WU Feng-zhi, ZHOU Xin-gang

(College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030)

Abstract: 【Objective】 This experiment was carried out to elucidate the sugar accumulation in tomato fruit under different conditions of light and nitrogen, and make sure of the reasonable nitrogen supply in different light intensities. 【Method】 With Dongnong 708 as experimental material, the changes of sugar accumulation and activities of enzymes related to sucrose metabolism in the development of tomato fruits under four light and four nitrogen supply conditions were studied. 【Result】 At early fruit development stage, light, nitrogen and their interactions had a significant influence on tomato fruit starch accumulation, but had no significant influence on sucrose content. 70% natural light intensity treatment increased fruit SS activity, promoted accumulation of fruit starch at early fruit development stage when the nitrogen level at 8 kg/667 m². Nitrogen had the same effects at the same light level. Light, nitrogen and their interactions had a significant influence on tomato fruit fructose accumulation at fruit development stage. At later fruit development stage, fruit AI and NI activities were the highest in 8 kg/667 m² nitrogen treatment under 70% and 100% natural light intensity, and in 0 nitrogen treatment under less than 70% natural light intensity. And they were the highest in 70% natural light intensity in the same nitrogen. Increased fruit AI and NI activity decomposed starch and sucrose, which accumulated at early development stage, into glucose and fructose, and finally improved fruit quality. 【Conclusion】 Light, nitrogen and their interactions have a significant influence on tomato fruit fructose contents. With sufficient light, proper application of nitrogen (8 kg/667 m² in this experiment) could improve tomato fructose content. In shading treatment, nitrogen application could decrease

收稿日期: 2008-07-29; 接受日期: 2008-12-25

基金项目: 黑龙江省重点攻关项目 (GB06B111-8)

作者简介: 袁 野 (1983-), 女, 黑龙江哈尔滨人, 硕士研究生, 研究方向为设施园艺及蔬菜生理生态。Tel: 0451-55190278; E-mail: yuanye830306@163.com。通信作者吴凤芝 (1963-), 女, 黑龙江勃利人, 教授, 研究方向为设施园艺及蔬菜生理生态。Tel: 0451-55190278; E-mail: fzwu2006@yahoo.com.cn

tomato fructose content. SS, AI and NI were closely related to sugar accumulation in tomato fruit.

Key words: light intensity; nitrogen; tomato; sugar accumulation; sucrose-metabolizing enzymes

0 引言

【研究意义】光和氮作为植物生长的两个重要因子,对番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill) 果实糖积累有显著影响^[1-2]。番茄果实品质在很大程度上取决于果实内所积累的糖的种类及数量^[3]。因而糖积累是番茄果实品质形成的关键,而蔗糖代谢又是糖积累的重要环节。探讨番茄果实糖积累及其组分变化的机理对改善番茄品质具有重要价值。【前人研究进展】蔗糖是番茄光合产物运转的主要形式,番茄果实中主要含有果糖和葡萄糖,3种糖含量的高低对果实品质影响很大。与蔗糖代谢密切相关的酶主要有蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、酸性转化酶、中性转化酶。前人在桃^[4-6]、甜瓜^[7-8]、草莓^[9-10]、番茄^[11-12]、菠菜^[13-14]等作物上的研究表明,果实糖含量与蔗糖代谢相关酶之间存在密切关系。【本研究切入点】蔗糖代谢相关酶对环境条件是敏感型的,可以利用各种手段有效地进行环境调控^[15-18],达到提高番茄果实品质的目的。目前关于番茄果实糖积累及蔗糖代谢相关酶活性变化的研究很少,大多集中在光强或施氮量单个因子对番茄糖积累的影响,对二者的互作效应研究还未见报道。【拟解决的关键问题】本试验研究不同光氮处理对番茄果实糖含量及相关酶活性的影响,旨在探索番茄果实糖积累的机理,明确番茄在不同光照条件下合理的氮素施用量,为进一步调控果实糖积累、提高果实品质提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验于2007年3—9月在东北农业大学蔬菜生理生态实验室及园艺实验实习中心进行。试材为番茄品种东农708。供试土壤为园艺实验实习中心黑土,土壤基本理化性质见表1。于3月18日育苗,待植株长至8片真叶时定植于露地。定植时采用盆栽方式,土壤过筛后与过磷酸钙(32 kg/667 m²)、硫酸钾(32.8 kg/667 m²)、有机肥(3 000 kg/667 m²)充分混匀,装入30 cm×25 cm×30 cm的塑料盆,每盆装8 kg。

1.2 试验方法

植株定植7 d后,选择不同透光能力的遮阳网进行遮光处理,一直持续到整个生育期。光照设4个水

表 1 供试土壤的理化性质

Table 1 Physicochemical properties of soil in this study

有机质 O.M. (g·kg ⁻¹)	碱解氮 Alkaline N (mg·kg ⁻¹)	速效磷 Avai. P (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Avai. K (mg·kg ⁻¹)	pH
27.2	108	73.6	151	7.52

平,分别为:100%、70%、50%、30%自然光。试验期间选择典型天气进行光照强度的测定,光照强度分别为88.2~97.8、60.3~66.5、45.6和27.1 klx。氮肥以纯氮表示,设4个水平,分别为0、8、16和24 kg/667 m²。氮肥使用尿素,1/3作底肥,2/3作追肥。分别在第1穗果膨大期、第2穗果膨大期、第3穗果膨大期进行穴施,施肥量分别为追肥量的40%、30%、30%。共16个处理,每处理8株,3次重复,随机排列。常规方法栽培管理,对第1果穗同一天开放的的花朵进行标记,叶片为所采果实上部第1片同侧叶,每次追肥前取样。取样后称重,一部分于液氮中速冻,然后保存在-70℃冰箱中,用于蔗糖代谢关键酶的测定。另一部分烘干粉碎后测定果糖、蔗糖、淀粉含量。

1.3 测定项目

蔗糖含量及果糖含量的测定采用间苯二酚比色法^[19];淀粉含量的测定采用蒽酮法^[20];蔗糖合成酶活性及蔗糖磷酸合成酶活性的测定采用赵宏伟的方法^[21];转化酶活性的测定采用砷钼酸比色法^[22]。

1.4 数据处理

原始数据的整理采用 Microsoft Excel (Office 2003) 软件完成;数据处理采用 SAS 8.1 软件,方差分析使用 ANOVA 过程,相关性分析使用 CORR 过程。

2 结果与分析

2.1 光氮互作对番茄果实糖含量的影响

2.1.1 果糖含量 由表2可以看出,随着植株的生长,番茄果实果糖含量逐渐升高。同一光照条件下,处理前期随着施氮量的增加,番茄果实果糖含量呈先升高后降低的变化趋势,100%和70%自然光在16 kg/667 m²施氮量下达到最高,50%和30%自然光以8 kg/667 m²施氮量最高,均显著高于0施氮量($P<0.05$),而后下降。处理后期100%和70%自然光在8 kg/667 m²施氮量下达到最高,显著高于0施氮量,继续施用氮肥果实果糖含量下降,50%和30%自然光随着施氮量

的增加, 果糖含量显著下降。同一施氮水平下, 处理前期随着光照的增强, 果实果糖含量下降, 在 70% 自然光下达到最低, 70% 自然光显著低于 30% 自然光 ($P < 0.05$), 继续增加光照强度, 果实果糖含量上升。处理后随着光照的增强, 果实果糖含量上升, 在 70% 自然光下达到最高, 70% 自然光显著高于 30% 自然光 ($P < 0.05$), 继续增加光照强度果实果糖含量下降。方差分析表明 (表 5), 在果实发育过程中, 光、氮及其互作对番茄果实果糖含量均有极显著影响。

表 2 不同光氮处理对番茄果实果糖含量的影响

Table 2 Effects of light and nitrogen on tomato fruit fructose content

处理 Treatment		取样时期 Sampling date(month-day)		
透光率 Transmittance	氮肥用量 Nitrogen amount (kg/667m ²)	6-27	7-12	7-27
100%	0	8.82±0.16 i	11.86±0.11 g	15.45±0.13 d
	8	9.16±0.12 h	12.16±0.11 f	15.87±0.10 c
	16	9.43±0.18 fg	12.62±0.10 d	15.21±0.16 e
	24	9.19±0.10 h	12.40±0.08 e	14.56±0.11 f
	70%	0	8.41±0.10 j	12.22±0.09 ef
70%	8	8.92±0.14 i	12.82±0.17 c	16.35±0.11 a
	16	9.39±0.13 fgh	13.67±0.12 a	15.98±0.10 bc
	24	9.16±0.19 h	13.18±0.11 b	15.61±0.13 d
	50%	0	9.69±0.10 de	10.62±0.13 k
50%	8	9.96±0.15 c	10.92±0.10 j	14.25±0.06 g
	16	9.51±0.16 ef	11.52±0.17 h	14.04±0.13 h
	24	9.26±0.15 gh	11.29±0.13 i	13.80±0.11 i
	30%	0	10.33±0.17 b	10.12±0.13 l
30%	8	10.78±0.13 a	10.87±0.12 j	13.56±0.16 j
	16	9.83±0.10 cd	11.51±0.10 h	13.10±0.11 k
	24	9.34±0.12 fgh	11.18±0.13 i	12.79±0.13 l

小写字母表示 $P < 0.05$ 水平; 同一列中不同字母代表差异显著。下同
Different letters in the same column indicates significant difference ($P < 0.05$). The same as below

2.1.2 蔗糖含量 由表 3 可以看出, 随着植株的生长, 番茄果实蔗糖含量逐渐降低。同一光照条件下, 处理前期不同施氮量对番茄果实蔗糖含量影响不大, 各处理间差异不显著。处理后随着施氮量的增加, 番茄果实蔗糖含量逐渐增加, 24 kg/667 m² 施氮量显著高于 0 施氮量 ($P < 0.05$)。同一施氮水平下, 处理前期随着光照的增强, 果实蔗糖含量增加, 在 70% 自

然光达到最高, 继续增加光照强度果实蔗糖含量下降, 各处理间差异不显著。处理后随着光照的增强, 果实蔗糖含量下降, 在 70% 自然光下达到最低, 继续增加光照强度蔗糖含量升高, 100% 和 70% 自然光显著低于 30% 自然光 ($P < 0.05$)。方差分析表明 (表 5), 处理前期, 光、氮及其互作对番茄果实蔗糖含量影响不显著。处理后, 光、氮对番茄果实蔗糖含量有极显著影响, 但二者交互效应不显著。

表 3 不同光氮处理对番茄果实蔗糖含量的影响

Table 3 Effects of light and nitrogen on tomato fruit sucrose content

处理 Treatment		取样时期 Sampling date(month-day)		
透光率 Transmittance	氮肥用量 Nitrogen amount (kg/667m ²)	6-27	7-12	7-27
100%	0	3.34±0.18 abc	2.47±0.12 bcde	2.01±0.11 ghi
	8	3.30±0.16 abc	2.41±0.10 cdef	2.12±0.10 fg
	16	3.26±0.14 abc	2.35±0.09 def	2.20±0.08 def
	24	3.36±0.14 abc	2.26±0.06 fg	2.29±0.09 bcde
	70%	0	3.49±0.15 a	2.35±0.11 def
70%	8	3.31±0.21 abc	2.31±0.17 ef	1.96±0.11 hi
	16	3.29±0.13 abc	2.11±0.12 gh	2.10±0.07 fgh
	24	3.43±0.15 ab	2.08±0.11 h	2.19±0.07 def
	50%	0	3.27±0.11 abc	2.55±0.14 abc
50%	8	3.19±0.16 bc	2.49±0.11 bcde	2.23±0.06 cdef
	16	3.24±0.12 abc	2.42±0.12 cdef	2.31±0.05 abcd
	24	3.30±0.18 abc	2.39±0.13 cdef	2.33±0.09 abcd
	30%	0	3.20±0.12 bc	2.70±0.08 a
30%	8	3.15±0.16 c	2.61±0.12 an	2.35±0.05 abc
	16	3.21±0.18 bc	2.58±0.08 abc	2.40±0.12 ab
	24	3.28±0.17 abc	2.52±0.07 abcd	2.45±0.11 a

2.1.3 淀粉含量 由表 4 可以看出, 随着植株的生长, 番茄果实淀粉含量逐渐降低。同一光照条件下, 处理前期随着施氮量的增加, 番茄果实淀粉含量增加, 24 kg/667 m² 施氮量显著高于 0 施氮量 ($P < 0.05$)。处理中期, 100% 和 70% 自然光以 8 kg/667 m² 施氮量淀粉含量最高, 但与 0 施氮量差异不显著, 继续增施氮肥果实淀粉含量下降。50% 和 30% 自然光随着施氮量的增加淀粉含量下降, 24 kg/667 m² 施氮量显著低于 0 施氮量 ($P < 0.05$)。处理后期的变化趋势与前期一致, 但各处理间差异不显著。同一施氮水平下, 处

表 4 不同光氮处理对番茄果实淀粉含量的影响

Table 4 Effects of light and nitrogen on tomato fruit starch content

处理 Treatment		取样时期 Sampling date(month-day)		
透光率	氮肥用量	6-27	7-12	7-27
Transmittance	Nitrogen amount (kg/667m ²)			
100%	0	26.20±1.56 fgh	18.15±1.02 abc	10.86±0.64 ab
	8	28.31±1.02 de	18.43±0.87 abc	11.29±0.70 ab
	16	33.09±1.19 bc	17.84±1.12 bcde	11.70±1.07 ab
	24	34.28±1.26 ab	16.47±0.59 ef	11.98±0.95 ab
70%	0	28.68±1.17 de	17.87±1.16 bcde	10.78±0.75 b
	8	32.15±1.16 c	18.07±0.74 bcd	11.00±0.70 ab
	16	34.45±1.06 ab	17.63±0.99 cde	11.66±0.91 ab
	24	35.29±1.03 a	15.95±0.65 f	11.80±0.71 ab
50%	0	25.20±1.04 gh	19.26±0.74 ab	11.20±0.86 ab
	8	27.87±1.18 def	18.57±0.67 abc	11.44±0.95 ab
	16	28.30±0.97 def	17.93±0.83 bcd	11.79±0.79 ab
	24	29.10±1.16 d	16.63±0.76 def	12.00±0.80 ab
30%	0	24.89±1.00 h	19.53±1.08 a	11.36±0.75 ab
	8	26.20±1.27 fgh	19.10±0.85 ab	11.77±0.71 ab
	16	27.00±1.28 efg	18.57±0.92 abc	11.90±0.72 ab
	24	27.85±0.98 def	17.12±0.74 cdef	12.20±0.87 a

理前期随着光照的增强,果实淀粉含量增加,在70%自然光下达到最高,70%自然光显著高于30%自然光(P<0.05),继续增加光照强度果实淀粉含量下降。处理后随着光照的增强,果实淀粉含量下降,在70%自然光下达到最低,继续增加光照强度果实淀粉含量升高,各处理间差异不显著。方差分析表明(表5),处理前期,光、氮及其互作对番茄果实淀粉含量影响极显著。处理后,氮对番茄果实淀粉含量影响显著,但光及二者交互效应不显著。

2.2 光氮互作对番茄果实蔗糖代谢相关酶活性的影响

2.2.1 蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性 由表6可以看出,随着植株的生长,番茄果实SPS活性变化不大。同一光照条件下,处理前期随着施氮量的增加,番茄果实SPS活性增加。处理后变化不大,各处理间差异不显著。同一施氮水平下,处理前期随着光照的增强,果实SPS活性下降,处理后随着光照的增强,果实SPS活性增强,各处理间差异不显著。

2.2.2 蔗糖合成酶(SS)活性 由表7可以看出,随

表 5 不同光氮处理对番茄果实糖含量影响的方差分析

Table 5 Variance analysis of light and nitrogen on tomato fruit sugar contents

糖含量 Sugar content	取样时期 Sampling date(month-day)	F 值 F value		
		光 Light	氮 Nitrogen	光氮互作 Light-nitrogen
果糖 Fructose	6-27	146.23**	27.07**	26.39**
	7-12	797.29**	192.29**	4.66**
	7-27	1129.85**	122.82**	8.88**
蔗糖 Sucrose	6-27	2.74	1.38	0.21
	7-12	75.63**	7.81**	0.34
淀粉 Starch	7-27	27.95**	16.14**	0.33
	6-27	69.91**	51.62**	3.75**
	7-12	4.19*	15.15**	0.24
	v	0.82	3.18*	0.05

**表示在0.01水平上有显著性,*表示在0.05水平上有显著性。下同 ** means having significant on the leave of 0.01,* means having significant on the leave of 0.05. The same as below

表 6 不同光氮处理对番茄果实 SPS 活性的影响

Table 6 Effects of light and nitrogen on tomato fruit SPS activity

处理 Treatment		取样时期 Sampling date(month-day)		
透光率	氮肥用量	6-27	7-12	7-27
Transmittance	Nitrogen amount (kg/667m ²)			
100%	0	4.66±0.39 c	4.98±0.43 a	5.01±0.36 ab
	8	4.74±0.37 bc	4.89±0.49 ab	4.99±0.29 abc
	16	4.82±0.37 bc	4.90±0.25 ab	4.97±0.32 abc
	24	5.15±0.39 abc	4.89±0.33 ab	5.15±0.34 a
70%	0	4.66±0.34 c	4.66±0.31 abc	4.80±0.32 abc
	8	4.78±0.41 bc	4.68±0.26 abc	4.70±0.33 abc
	16	4.82±0.44 bc	4.62±0.29 abc	4.72±0.28 abc
	24	4.98±0.41 bc	4.78±0.40 abc	4.88±0.32 abc
50%	0	4.87±0.34 bc	4.57±0.32 abc	4.69±0.31 abc
	8	5.03±0.37 abc	4.63±0.28 abc	4.63±0.35 abc
	16	5.19±0.36 abc	4.69±0.33 abc	4.79±0.31 abc
	24	5.36±0.35 ab	4.66±0.30 abc	4.76±0.32 abc
30%	0	5.12±0.48 abc	4.52±0.31 abc	4.47±0.33 c
	8	5.30±0.38 abc	4.50±0.33 abc	4.65±0.33 abc
	16	5.36±0.36 ab	4.26±0.28 bc	4.61±0.31 bc
	24	5.63±0.42 a	4.43±0.30 c	4.58±0.31 bc

着植株的生长,番茄果实SS活性逐渐降低。同一光照条件下,处理前期随着施氮量的增加,番茄果实SS

表 7 不同光氮处理对番茄果实 SS 活性的影响

Table 7 Effects of light and nitrogen on tomato fruit SS activity

处理 Treatment		取样时期 Sampling date(month-day)		
透光率	氮肥用量	6-27	7-12	7-27
Transmittance	Nitrogen amount (kg/667m ²)			
100%	0	4.87±0.31 f	3.56±0.23 cde	2.35±0.18 bc
	8	6.59±0.42 cde	3.69±0.19 bcde	2.51±0.16 abc
	16	7.21±0.51 bcd	3.41±0.25 def	2.66±0.20 ab
	24	7.80±0.60 b	3.33±0.25 ef	2.74±0.18 a
70%	0	5.82±0.46 e	3.44±0.23 def	2.30±0.19 c
	8	7.24±0.54 bc	3.59±0.21 ced	2.49±0.19 abc
	16	7.87±0.58 ab	3.36±0.23 ef	2.56±0.20 abc
	24	8.60±0.64 a	3.10±0.26 f	2.65±0.26 ab
50%	0	4.02±0.32 gh	3.89±0.26 abc	2.54±0.24 abc
	8	5.84±0.42 e	3.79±0.23 abcd	2.63±0.20 abc
	16	6.29±0.51 e	3.50±0.22 de	2.70±0.17 a
	24	6.44±0.42 de	3.41±0.25 def	2.79±0.20 a
30%	0	3.86±0.35 h	4.12±0.23 a	2.68±0.21 ab
	8	4.39±0.34 fgh	4.02±0.23 ab	2.72±0.19a
	16	4.50±0.38 fgh	3.74±0.19 abcd	2.74±0.25 a
	24	4.70±0.45 fg	3.62±0.20 cde	2.80±0.22 a

活性增加, 24 kg/667 m² 施氮量显著高于 0 施氮量 ($P < 0.05$)。处理中期随着施氮量的增加, 果实 SS 活性下降, 处理后中期与前期变化一致, 但 50%、30% 自然光下各施氮量间差异不显著。同一施氮水平下, 处理前期随着光照的增强, 果实 SS 活性增强, 在 70% 自然光下达到最高, 继续增加光照强度果实 SS 活性下降, 100%、70% 自然光显著高于 30% 自然光 ($P < 0.05$)。处理后中期随着光照的增强, 果实 SS 活性下降, 在 70% 自然光下达到最低, 继续增加光照强度果实 SS 活性上升, 各处理间差异不显著。

2.2.3 酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性 由表 8 可以看出, 随着植株的生长, 番茄果实 AI、NI 活性逐渐升高。不同处理下 AI、NI 变化趋势一致, AI 的活性远远大于 NI 的活性。同一光照条件下, 处理前期随着施氮量的增加, 番茄果实 AI、NI 活性增加, 100% 和 70% 自然光在 16 kg/667 m² 施氮量下达到最高, 50% 和 30% 自然光在 8 kg/667 m² 施氮量下达到最高, 均显著高于 0 施氮量, 但 AI 活性仅在 70% 自然光下达到显著水平 ($P < 0.05$), 继续施用氮肥果实 AI、NI 活性下降。处理后中期 100% 和 70% 自然光在 8 kg/667 m² 施氮量下达到最高, 继续施用氮肥果实 AI、NI 活性下降, 50% 和 30% 自然光则随着施氮量的增加

表 8 不同光氮处理对番茄果实 AI 和 NI 活性的影响

Table 8 Effects of light and nitrogen on tomato fruit AI activity and NI activity

处理 Treatment		果实 AI 活性 AI activities in fruits(μmol glucose·g ⁻¹ FW·h ⁻¹)			果实 NI 活性 NI activities in fruits (μmol glucose·g ⁻¹ FW·h ⁻¹)		
透光率	氮肥用量	取样时期 Sampling date (month-day)			取样时期 Sampling date (month-day)		
Transmittance	Nitrogen amount (kg/667m ²)	6-27	7-12	7-27	6-27	7-12	7-27
100%	0	118.59±8.22 e	337.58±15.90 c	471.57±24.92 ab	24.44±1.88 fg	53.93±3.98 a	70.96±4.46 bcd
	8	127.25±10.79 de	355.13±15.22 bc	480.25±26.66 ab	26.37±2.39 efg	54.98±3.59 a	77.90±4.73 a
	16	132.54±9.99 bcde	370.27±19.36 ab	475.70±24.04 ab	28.66±2.04 de	55.69±3.26 a	68.95±4.45 cd
	24	130.47±8.87 cde	376.25±21.94 ab	456.26±26.34 b	28.26±2.35 ef	55.85±3.64 a	65.68±3.88 d
70%	0	102.46±9.17 f	350.60±18.16 bc	495.53±30.51 ab	23.03±1.80 g	54.98±3.64 a	75.88±4.30 ab
	8	117.54±8.92 ef	368.95±15.13 ab	500.69±34.97 a	26.20±2.46 efg	55.95±3.99 a	80.14±4.35 a
	16	121.47±8.43 e	377.17±15.51 ab	498.27±29.52 ab	27.10±2.12 ef	56.99±3.51 a	76.25±4.05 ab
	24	120.74±10.76 e	383.26±17.49 a	494.35±28.78 ab	26.93±2.29 efg	57.01±3.40 a	74.37±4.08 abc
50%	0	141.57±9.34 abcd	214.37±17.93 de	401.99±22.20 c	32.26±2.71 cd	41.33±3.06 b	49.70±2.97 e
	8	143.44±9.19 abc	218.99±13.53 d	388.45±31.44 c	38.63±2.95 ab	43.50±3.28 b	48.86±3.03 e
	16	140.63±8.45 abcd	224.37±16.42 d	379.19±25.99 c	36.95±2.74 ab	43.69±2.73 b	48.37±3.19 e
	24	139.91±8.90 abcd	227.47±16.94 d	366.53±22.59 c	28.55±2.03 de	44.02±3.03 b	47.64±3.02 e
30%	0	146.34±10.27 ab	178.63±15.13 f	286.37±21.79 d	35.99±2.29 bc	41.00±2.89 b	47.89±3.01 e
	8	149.35±9.55 a	182.24±14.39 f	267.52±19.96 d	40.60±3.00 a	41.99±2.89 b	47.64±2.32 e
	16	147.74±9.34 ab	185.09±14.41 f	263.99±20.99 d	38.10±2.27 ab	42.13±3.04 b	46.99±2.53 e
	24	146.23±8.88 ab	188.33±12.83 ef	258.26±20.57 d	32.48±2.18 cd	42.49±2.74 b	45.97±2.54 e

AI、NI 活性下降,各处理间差异不显著。同一施氮水平下,处理前期随着光照的增强,果实 AI、NI 活性下降,在 70%自然光下达到最低,70%自然光显著低于 30%自然光 ($P<0.05$),继续增加光照强度果实 AI、NI 活性上升。处理后期随着光照的增强,果实 AI、NI 活性升高,在 70%自然光下达到最高,70%自然光显著高于 30%自然光 ($P<0.05$),继续增加光照强度果实 AI、NI 活性下降。

2.3 番茄果实中糖含量与蔗糖代谢相关酶活性的关系

由表 9 可以看出,在果实发育过程中,淀粉与 SS 活性极显著正相关,早期果糖含量与 AI、NI 活性呈极显著正相关,蔗糖含量与 AI、NI 活性呈极显著负相关,后期 SS 活性也与果糖呈极显著负相关、与蔗糖呈极显著正相关关系。说明番茄果实中糖的积累主要受 SS、AI 和 NI 活性的调控,与 SPS 活性关系不大。

表 9 番茄果实糖含量与蔗糖代谢相关酶的相关性分析

Table 9 Correlation analysis of sugar contents and key enzyme activities in tomato fruits

相关酶 Related enzymes	取样时期 Sampling date (month-day)	果实 Fruit		
		果糖 Fructose	蔗糖 Sucrose	淀粉 Starch
SPS	6-27	0.4957	-0.4474	-0.2070
	7-12	0.4697	-0.4953	-0.3508
	7-27	0.4933	-0.2971	-0.0873
SS	6-27	-0.4911	0.4971	0.9487**
	7-12	-0.8098**	0.8972**	0.9017**
	7-27	-0.7775**	0.9416**	0.9325**
AI	6-27	0.8349**	-0.8507**	-0.4855
	7-12	0.8917**	-0.8324**	-0.4971
	7-27	0.9377**	-0.7935**	-0.4964
NI	6-27	0.8898**	-0.8507**	-0.4960
	7-12	0.9048**	-0.8185**	-0.4951
	7-27	0.9443**	-0.7881**	-0.4951

3 讨论

关于光氮互作对作物糖积累及其酶活性的关系研究不多,大多集中在氮素营养上,前人在蜜柑^[23]、小麦^[24]、玉米^[20]、番茄^[2]等作物上的研究结果相似,适当氮水平有利于蔗糖代谢酶活性的提高,果实糖含量增加,但过量施用氮肥则会引起含糖量下降。

已有研究表明,光强与施氮量存在明显的互作效应,光照愈强,作物对氮肥的需求也愈多,反之则越少,两者只有协调供应才能保证作物理想地生长^[25-26],这与本研究结果一致。番茄果实中主要含有果糖和葡萄糖,由于果糖甜度是葡萄糖的 2 倍,因此提高果实果糖含量对改善番茄品质有重要作用^[27]。在植株生长发育过程中,光、氮及其互作对番茄果实果糖含量均有极显著影响。发育后期,70%和 100%自然光以 8 kg/667 m²施氮量果实果糖含量最高,小于 70%自然光以 0 施氮量的果实果糖含量最高,过量施用氮肥碳代谢减弱。这可能是因为果实发育早期,随着施氮量的增加,果实 SS 活性增强,有利于果实淀粉的积累。发育后期,70%和 100%自然光以 8 kg/667 m²施氮量、小于 70%自然光以 0 施氮量的果实 AI、NI 活性最高,使前期积累的淀粉逐步分解为葡萄糖和果糖,从而提高番茄含糖量。这说明果实发育中的糖积累不仅仅是单一酶在起作用而是各种酶共同作用的结果,因此在研究糖积累机理时应考虑几种蔗糖代谢酶的综合作用。果实蔗糖代谢相关酶的活性都是在各自最适的 pH 等条件下测得,这是否反映了果实内几种酶的真实作用以及各种酶之间的相互联系和作用,从而出现潜在的影响,还有待进一步研究。

果实糖积累与蔗糖代谢关键酶的活性变化有关,在植株生长的不同时期和不同部位酶的活性不同^[28-29]。Miron 等^[30]研究表明,在蔗糖积累型的品种中可溶性酸性转化酶在幼果期很高,在成熟期消失。SPS 活性在果实发育早期很低,伴随着蔗糖的积累活性突然升高。SS 活性在花后 40 d 几乎检测不到。在对积累少量蔗糖的番茄的研究中发现,SPS 活性在果实生长过程中变化不大,AI 活性随着果实的成熟而提高,所以番茄中蔗糖含量很少,主要含葡萄糖和果糖^[10],本研究结果与后者一致。

SS 活性影响果实淀粉的积累,在各个时期 SS 活性均与淀粉含量极显著正相关,其它 3 种酶与其关系不大。这与前人研究结果一致^[31-32],主要是 SS 调控着尿苷二磷酸葡萄糖 (UDPG) 的产生,而 UDPG 可被焦磷酸化酶转变为 1-磷酸葡萄糖,继而可转化为合成淀粉的底物腺苷二磷酸葡萄糖 (ADPG),所以 SS 主要参与淀粉合成的第 1 个关键步骤。随着果实的发育,SS 活性逐渐降低,而 AI、NI 的活性逐渐升高,这说明果实发育后期以转化酶的催化分解作用为主,前期积累的淀粉和输入的蔗糖逐步分解为葡萄糖和果糖^[27],因此 SS、AI 和 NI 是番茄果实品质形成的关键

酶,可以在果实发育早期参考 SS 活性,发育后期参考 AI、NI 活性进行高果糖品质研究。

4 结论

在果实发育过程中,SS、AI 和 NI 是番茄果实蔗糖代谢的关键酶,光、氮及其互作对番茄果实糖积累影响显著。70%和 100%自然光条件下适当施氮(8 kg/667 m²)可提高番茄果实糖含量,小于 70%自然光增施氮肥可降低番茄果实糖含量。在同一施氮水平下减弱光照可降低番茄果实糖含量。

References

- [1] 侯兴亮,李景富,许向阳.弱光处理对番茄不同生育期形态和生理指标的影响.园艺学报,2002,29(2):123-127.
Hou X L, Li J F, Xu X Y. Effects of low light on morphological and physiological indexes of tomato at different growth stages. *Acta Horticulturae Sinica*, 2002, 29(2): 123-127. (in Chinese)
- [2] 齐红岩.番茄光合运转糖—蔗糖的运转、代谢及其相关影响因素的研究[D].沈阳:沈阳农业大学,2003:106-114.
Qi H Y. Studies on translocation, metabolism and related influencing factors of sucrose of photosynthate transportation of tomato[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2003: 106-114. (in Chinese)
- [3] Teixeira R T, Knorpp C, Glimelius K. Modified sucrose, starch, and ATP levels in two alloplasmic male-sterile lines of *B. napus*. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(414): 1245-1253.
- [4] Moriguchi T, Sanada T, Yamaki S. Seasonal fluctuation of some enzymes relating to sucrose and sorbitol metabolism in peach fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1990, 115: 278-281.
- [5] Vizzotto G, Pinton R, Varanini Z, Costa G. Sucrose accumulation in developing peach fruit. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96: 225-230.
- [6] 孟海玲,王有年,李奕松,杨爱珍,王一鸣,关伟.桃树子房发育初期蔗糖含量及其相关酶活性的变化.中国农业科学,2008,41(3):779-785.
Meng H L, Wang Y N, Li Y S, Yang A Z, Wang Y M, Guan W. Changes of sucrose content and activities of relative enzymes in sucrose metabolism in the early developing ovaries of peach. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(3): 779-785. (in Chinese)
- [7] Hubbard N L, Huber S C, Pharr D M. Sucrose phosphate synthase and acid invertase as determinants of sucrose concentration in developing Muskmelon(*Cucumis melo* L.) fruits. *Plant Physiology*, 1989, 89: 1527-1534.
- [8] Lester G E, Arias L S, Gomez-Lim M. Muskmelon fruit soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase activity and polypeptide profiles during growth and maturation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2001, 126: 33-36.
- [9] Souleyre E J F, Iannetta P P M, Ross H A, Hancock R D, Shepherd L V T, Viola R, Taylor M A, Davies H V. Starch metabolism in developing strawberry (*Fragaria×ananassa*) fruits. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(3): 369-376.
- [10] 陈俊伟,谢鸣,蒋桂华,秦巧平,徐红霞,程建徽,吴江.不同时期采收的草莓果实糖含量差异的代谢机理.园艺学报,2007,34(5):1147-1150.
Chen J W, Xie M, Jiang G H, Qin Q P, Xu H X, Cheng J H, Wu J. Difference in sugar content of fruit harvested in different month strawberry(*Fragaria ×ananassa* Duch‘Tochiotome’)and its relation to sucrose metabolism. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(5): 1147-1150. (in Chinese)
- [11] Kortstee A J, Appeldoorn N J G, Oortwijn M E P, Visser R G F. Differences in regulation of carbohydrate metabolism during early fruit development between domesticated tomato and two wild relatives. *Planta*, 2007, 226: 929-939.
- [12] Islam M S, Matsui T, Yoshida Y. Carbohydrate content and activities of sucrose synthase, sucrose phosphate synthase and acid invertase in different tomato cultivars during fruit development. *Scientia Horticulturae*, 1996, 65(2/3): 125-136.
- [13] Klein R R, Crafs-Brandner S J, Salvcci M E. Cloning and development expression of the sucrose phosphate synthase gene from spinach. *Planta*, 1993, 190: 498-510.
- [14] Neuhaus H E, Quick W P, Siegl G, Stitt M. Control of photosynthate in spinach leaves analysis of the interaction between feedforward and feedback regulation of sucrose synthesis. *Planta*, 1990, 181: 583-592.
- [15] Murchie E H, Sarrobert C, Contard P, Betsche T, Foyer C H, Galtier N. Overexpression of sucrose-phosphate synthase in tomato plants grown with CO₂ enrichment leads to decreased foliar carbohydrate accumulation relative to untransformed controls. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1999, 37(4): 251-260.
- [16] 齐红岩,李天来,张洁,王磊,陈元宏.亏缺灌溉对番茄蔗糖代谢和干物质分配及果实品质的影响.中国农业科学,2004,37(7):1045-1049.
Qi H Y, Li T L, Zhang J, Wang L, Chen Y H. Effects of irrigation on sucrose metabolism, dry matter distribution and fruit quality of tomato under water deficit. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(7): 1045-1049. (in Chinese)
- [17] 张洁,李天来,徐晶.高昼温对日光温室番茄叶片碳水化合物

- 代谢的影响. 园艺学报, 2008, 35(4): 529-534.
- Zhang J, Li T L, Xu J. Changes of carbohydrate metabolism of tomato leaves under high temperature in daytime in solar greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(4): 529-534. (in Chinese)
- [18] Lafta A M, Lorenzen J H. Effect of high temperature on plant growth and carbohydrate metabolism in tomato. *Plant Physiology*, 1995, 109: 637-643.
- [19] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导(第3版). 北京: 高等教育出版社, 2003: 127-132.
- Zhang Z L, Qu W J. *Plant Physiology Experiment Manual (3rd.ed.)*. Beijing: Higher Education Press, 2003: 127-132. (in Chinese)
- [20] 陈 洋. 氮素用量对春玉米碳水化合物形成和积累的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006: 13.
- Chen Y. Effect of nitrogen application on forming and accumulation of carbohydrate in spring maize[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2006: 13. (in Chinese)
- [21] 赵宏伟. 不同氮素营养水平下春玉米碳氮代谢机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2003: 19.
- Zhao H W. Studies on the mechanism of carbon and nitrogen metabolism of spring maize under different nitrogen nutrition levels[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2003: 19. (in Chinese)
- [22] 罗海玲. 甘蔗含糖特性和成熟期与蔗糖代谢相关酶的关系研究[D]. 南宁: 广西大学, 2006: 8.
- Luo H L. The relationship between sucrose content and maturity with activities of enzymes related to sucrose metabolism in sugarcane[D]. Nanning: Guangxi University, 2006: 8. (in Chinese)
- [23] 赵智中, 张上隆, 刘拴桃, 陈俊伟, 陶 俊. 高氮处理对温州蜜柑果实糖积累的影响. 核农学报, 2003, 17(2): 119-122.
- Zhao Z Z, Zhang S L, Liu S T, Chen J W, Tao J. Effects of extra nitrogenous fertilizer on sugar accumulation in juice sacs of *Satsuma mandarin* fruit. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2003, 17(2): 119-122. (in Chinese)
- [24] 姜 东, 于振文, 李永庚, 余松烈. 施氮水平对高产小麦蔗糖含量和光合产物分配及籽粒淀粉积累的影响. 中国农业科学, 2002, 35(2): 157-162.
- Jiang D, Yu Z W, Li Y G, Yu S L. Effects of different nitrogen application levels on changes of sucrose content in leaf, culm, grain and photosynthate distribution and grain starch accumulation of winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(2): 157-162. (in Chinese)
- [25] 曾希柏, 青长乐, 谢德体, 侯光炯. 作物生长中光照和氮肥施用量的相互关系研究. 土壤学报, 2000, 37(3): 380-387.
- Zeng X B, Qing C L, Xie D T, Hou G J. Interrelationship of light and nitrogen fertilizer application in crop growth. *Acta Pedologica Sinica*, 2000, 37(3): 380-387. (in Chinese)
- [26] 关义新, 林 葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响. 作物学报, 2000, 26(6): 806-812.
- Guan Y X, Lin B, Ling B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(2): 806-812. (in Chinese)
- [27] Ho L. The mechanism of assimilate partitioning and carbohydrate compartmentation in fruit in relation to the quality and yield of tomato. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 1239-1243.
- [28] Tomlinson P T, Duken E R, Nolte K D, Koch K E. Sucrose synthase and invertase in isolated vascular bundles. *Plant Physiology*, 1991, 97: 1249-1252.
- [29] Wang F, Smith A G, Brenner M L. Temporal and spatial expression pattern of sucrose synthase during tomato fruit development. *Plant Physiology*, 1994, 104: 535-540.
- [30] Miron D, Schaffer A A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase, and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon esculentum* Mill. and the sucrose accumulating *Lycopersicon hirsutum* Humb. and Bonpl. *Plant Physiology*, 1991, 95: 623-627.
- [31] Robinson N L, Hewitt J D, Bennett A B. Sink metabolism in tomato fruit. I. Developmental changes in carbohydrate metabolizing enzymes. *Plant Physiology*, 1988, 87: 727-730.
- [32] Wang F, Sanz A, Brenner M L, Smith A. Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiology*, 1993, 101: 321-327.

(责任编辑 曲来娥)