

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00711

## 腐植酸提高食用型甘薯块根可溶性糖含量的生理基础

柳洪鹃<sup>1</sup> 李作梅<sup>1</sup> 史春余<sup>1,\*</sup> 张立明<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> 山东农业大学农学院 / 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东省农业科学院, 山东济南 250100

**摘要:** 选用典型的食用型甘薯品种北京 553, 设置施用腐植酸和对照处理, 于 2008—2009 年 2 个生长季在山东农业大学农学试验站进行试验。在甘薯块根膨大过程中定期取样, 测定块根可溶性糖和淀粉含量及相关酶活性、功能叶蔗糖含量及相关酶活性变化。结果表明, 与对照比较, 施用腐植酸显著提高了功能叶磷酸蔗糖合酶活性和蔗糖含量, 生育期内平均增幅分别为 30.90%和 9.48%, 显著降低了块根蔗糖合酶活性, 平均降幅为 11.04%, 促进了蔗糖、果聚糖等在块根中的积累; 同时, 施用腐植酸还显著提高了块根中淀粉酶活性,  $\alpha$ -淀粉酶和  $\beta$ -淀粉酶平均增幅分别为 11.33%、15.70%, 促进了后期葡萄糖、果糖等在块根中的积累。在甘薯收获期, 块根可溶性总糖含量提高了 15.49%、淀粉含量降低了 3.56%。总之, 施用腐植酸能够增加块根中蔗糖的供应量、抑制可溶性糖向淀粉转化、促进淀粉水解, 这些是提高块根可溶性总糖含量的生理基础。

**关键词:** 甘薯; 腐植酸; 块根; 可溶性糖; 糖代谢酶

## Physiological Basis of Improving Soluble Sugar Content in Sweetpotato for Table Use by Humic Acid Application

LIU Hong-Juan<sup>1</sup>, LI Zuo-Mei<sup>1</sup>, SHI Chun-Yu<sup>1,\*</sup>, and ZHANG Li-Ming<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Agronomy College, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China; <sup>2</sup> Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

**Abstract:** Soluble sugar content is a main index of edible quality in storage root of sweetpotato for table use. Previous research showed that soluble sugar content in storage organs of plants was increased significantly by application of humic acid (HA), but there have been little research on their physiological basis. The objective of this study was to clarify the physiological basis of soluble sugar content improvement in storage root of sweetpotato by using humic acid. The typical varieties of sweetpotato for table use (Beijing 553) was grown in a replicated experiment at agricultural experiment station of Shandong Agricultural University in two summer growing seasons of 2008 and 2009. The treatments included the control and treatment applied HA. The changes of starch content, soluble sugar content and relative enzymes activity during root tuber development, and sucrose content and relative enzymes activity in functional leaves were determined by using periodic sampling during storage root development. The results showed that compared with the control, sucrose phosphate synthase (SPS) activity and sucrose content in functional leaves were increased significantly, with the average increase of 30.90% and 9.48% during whole growth period, while sucrose synthase (SS) activity in storage root was decreased significantly with the average declines by 11.04%, that could promote accumulation of sucrose and fructan in storage root in treatment of HA. Amylase activity in treatment of applying HA was increased significantly with the average increase of 11.33% and 15.70%, respectively for  $\alpha$ -amylase and  $\beta$ -amylase activity, which enlarged the accumulation of fructose and glucose in storage root. At harvest, the soluble sugar content was increased by 15.49% and the starch content was decreased by 3.56%. The increase of sucrose content, the decrease of the inversion quantity from soluble sugar to starch and the hydrolysis enhancement of starch in storage root are the physiological basis of increasing soluble sugar of storage root.

**Keywords:** Sweetpotato; Humic acid; Storage root; Soluble sugar; Carbohydrate metabolic enzymes

本研究由山东省自然科学基金项目(Y2007D14)和国家甘薯产业技术体系北方薯区栽培岗位科学家资助。

\* 通讯作者(Corresponding authors): 史春余, E-mail: scyu@sdau.edu.cn, Tel: 0538-8246259; 张立明, E-mail: zhanglm11@sina.com.cn

第一作者联系方式: E-mail: liumei0535@126.com

Received(收稿日期): 2010-09-27; Accepted(接受日期): 2011-01-06.

根据块根的品质特点和用途,甘薯品种可以分为淀粉型和食用(鲜食)型。食用型的品质特点是薯肉黄色、桔红色或红色等,可溶性糖和胡萝卜素等含量较高,蒸煮食味好,具有良好的营养保健功能<sup>[1-3]</sup>。腐植酸作为一种有良好生物活性的天然有机高分子物质,具有改善作物营养品质的作用<sup>[4-14]</sup>。因此,研究腐植酸对食用型甘薯块根营养品质的调控效应,具有理论和实践意义。已有研究表明,与淀粉型品种比较,食用型品种块根中可溶性糖含量较高是其蒸煮食味较好的原因之一<sup>[3,15-16]</sup>。而作物贮藏器官的可溶性糖含量与糖代谢有关。一般认为,蔗糖是植株体内糖类运输的主要形式,光合组织中合成蔗糖的主要途径是磷酸蔗糖合酶(SPS)-磷酸蔗糖磷酸化酶途径(SPP);运输到贮藏器官中的蔗糖有两条水解途径,一是由蔗糖酶催化水解成葡萄糖(G)和果糖(F),二是由蔗糖合酶(SS)作用分解为果糖(F)和尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG);然后UDPG在尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDPGppase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADPGppase)和淀粉合酶(SSS和GBSS)等作用下形成淀粉;淀粉又可以在 $\alpha$ -淀粉酶和 $\beta$ -淀粉酶的作用下分解为可溶性糖<sup>[17]</sup>。虽然多数研究者认为,施用含腐植酸肥料可以提高作物贮藏器官的可溶性糖含量<sup>[4-12,14]</sup>,但其生理原因,迄今了解尚少。本试验通过调查块根中可溶性糖含量及相关酶活性、地上部各器官蔗糖含量及相关酶活性的变化,期望明确腐植酸提高甘薯块根可溶性糖含量的生理基础,为腐植酸应用于优质农产品生产提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料与 设计

2008—2009年在山东农业大学农学实验站(山东泰安)种植甘薯品种北京553。供试腐植酸(HA)来自山西霍州产的风化煤,经实测,风化煤含游离腐植酸35.76%、全氮0.73%、全磷0.025%、全钾0.058%。供试土壤质地为砂壤土,含有机质13.70 g kg<sup>-1</sup>、碱解氮72.86 mg kg<sup>-1</sup>、速效磷21.62 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾65.79 mg kg<sup>-1</sup>。

2007年进行腐植酸用量试验,设置不施腐植酸(CK)和腐植酸不同用量共5个处理,其中,腐植酸用量分别为9、18、27和36 g m<sup>-2</sup>。根据腐植酸施用量与甘薯块根产量、品质等的关系分析,腐植酸适宜用量为18 g m<sup>-2</sup>。故2008—2009年试验设不施

腐植酸(CK)和施腐植酸18 g m<sup>-2</sup>(HA)2个处理,腐植酸全部基施,同时用磷酸二铵、尿素和硫酸钾平衡各个处理的氮磷钾施用量,小区面积20 m<sup>2</sup>,每个处理重复3次,随机排列。5月6日栽秧,行距80 cm,株距25 cm。

### 1.2 取样和测定方法

甘薯块根开始膨大后(栽秧后50 d左右),在取样区内每20 d取样1次,直到收获。在每个小区选择典型、且生长正常一致的5株,剪掉地上部,挖出所有的块根。取功能叶(顶部第四和第五展开叶)和典型块根的中间部位,经液氮速冻后,置-40℃低温冰柜中保存,用于测定有关酶活性。将地上部分为叶片、叶柄和茎蔓,将块根切成薄片,在60℃烘箱中烘干后粉碎用于测定淀粉、可溶性总糖以及糖组分含量。收获期测定块根产量。

采用蒽酮比色法测定可溶性总糖和淀粉含量。采用高效液相色谱法测定块根可溶性糖各组分含量。准确称取0.1 g粉碎的干样品,用80%乙醇80℃水浴30 min提取3次,收集所有提取液并蒸干,用蒸馏水溶解,高速离心,过C<sub>18</sub>柱去色素,后用0.45  $\mu$ m微孔滤膜过滤,滤液用于HPLC测定。用Waters公司产测糖专用Sugar-PAK I型柱,流动相为双蒸馏水(0.1 mmol L<sup>-1</sup> EDTA Na<sub>2</sub>-Ca),流速为0.5 mL min<sup>-1</sup>,柱温90℃,检测器为Waters2410示差折光检测器,进样量为10  $\mu$ L。根据标样的色谱峰面积计算葡萄糖(G)、果糖(F)、蔗糖(S)和甘露醇含量,根据折光系数与S相近的原理,以S标样的色谱峰面积计算果聚糖含量。

参照Douglas等<sup>[18]</sup>和Tsai-Mei等<sup>[19]</sup>的方法提取磷酸蔗糖合酶、蔗糖合酶酶液,参考於新建<sup>[20]</sup>和Wardlaw等<sup>[21]</sup>的方法测定SPS活性;参考Douglas等<sup>[18]</sup>和Tsai-Mei等<sup>[19]</sup>的方法测定SS活性。用3,5-二硝基水杨酸法测定淀粉酶活性。

### 1.3 统计分析

图表数据均为两年试验的平均值,采用F检验统计分析,采用最小显著差异法(LSD法)多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 收获期块根产量、淀粉和可溶性糖含量

从表1可以看出,与对照比较,收获期腐植酸处理的块根产量提高了4.01%,统计分析表明,增产不显著。淀粉和可溶性糖是甘薯块根中的主要营养成分(表1),甘薯块根中的可溶性糖含量,以蔗糖

表 1 收获期块根产量及淀粉和可溶性糖含量  
Table 1 Root yield and contents of starch and soluble sugar in storage root at harvest stage

处理 Treatment	产量 Yield (kg m <sup>-2</sup> )	淀粉 Starch (%, DW)	可溶性总糖 Soluble sugar (%, DW)	蔗糖 Sucrose (%, DW)	果聚糖 Fructan (%, DW)	果糖 Fructose (%, DW)	葡萄糖 Glucose (%, DW)	甘露醇 Mannitol (%, DW)
CK	4.24 a	71.26 a	21.30 b	8.31 b	5.72 b	3.18 b	2.72 b	0.62 b
HA	4.41 a	68.72 a	24.60 a	10.17 a	7.25 a	3.66 a	3.17 a	0.72 a
增幅 Increase	4.01%	-3.56 %	15.49 %	22.38 %	26.75 %	15.09 %	16.54 %	16.13 %

同一列中, 数字后跟有不同小写字母表示差异达 5%显著水平。

Within a column, values followed by a different small letter are significantly different at the 0.05 probability level.

(S)最高、果聚糖其次、果糖(F)和葡萄糖(G)再次, 甘露醇等少量。与对照比较, 腐植酸处理显著提高了蔗糖、果聚糖、果糖、葡萄糖和甘露醇等的含量, 可溶性总糖含量显著提高, 增幅为 15.49%; 而淀粉含量略有降低, 降幅为 3.56%。

### 2.2 不同生长期块根淀粉、可溶性糖含量及相关酶活性

由图 1 可知, 在甘薯块根膨大过程中, 块根可溶性糖含量的变化趋势为, 栽秧后 50~70 d 上升、70~110 d 下降、110~170 d 又上升; 而块根淀粉含量的变化趋势呈一双峰曲线, 二个高峰分别出现在栽秧后 90 d 和 150 d。栽秧后 110 d 左右, 块根可溶性糖和淀粉含量较低可能与阴雨天较多有关。与对照比较, 施用腐植酸以后各个时期块根的平均可溶性糖含量极显著提高( $P=0.0005$ ), 块根的平均淀粉含量略有降低( $P=0.2220$ )。其中, 块根膨大后期(栽秧后 130~170 d)较前期(栽秧后 50~90 d)和中期(栽秧后 90~130 d)可溶性糖和淀粉含量变化幅度大; 可溶性糖含量较淀粉含量变化幅度大。

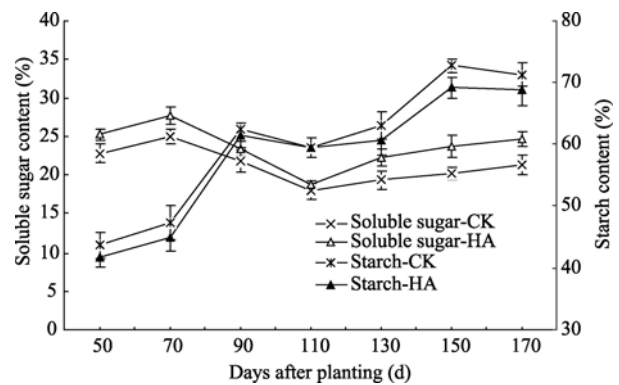


图 1 块根淀粉和可溶性糖含量动态

Fig. 1 Dynamic changes of starch and soluble sugar contents in storage root

数据点为 3 个重复的平均值;

误差线的长短代表标准偏差的大小。

Plotted values are means of three replications. Vertical bars indicate  $\pm SD$  when larger than symbol.

从表 2 可以看出, 与对照比较, 在块根膨大前期(栽秧后 70 d 左右)和中期(栽秧后 110 d 左右), 施用腐植酸主要提高了果聚糖和蔗糖含量; 而在后期(栽秧后 150 d 左右), 施用腐植酸既提高了果聚糖和

表 2 不同生长期块根可溶性糖各组分含量

Table 2 Components content of soluble sugar in storage root during different growth periods (% DW)

糖组分 Sugar component	处理 Treatment	栽秧后 70 d 70 days after planting	栽秧后 110 d 110 days after planting	栽秧后 150 d 150 days after planting
果聚糖 Fructan	CK	8.13 b	4.93 b	5.69 b
	HA	9.47 a	5.89 a	7.24 a
蔗糖 Sucrose	CK	11.39 b	4.95 b	8.29 b
	HA	12.71 a	6.70 a	10.82 a
葡萄糖 Glucose	CK	2.28 a	2.68 a	2.15 b
	HA	2.30 a	2.43 a	3.13 a
果糖 Fructose	CK	2.45 a	3.54 a	2.68 b
	HA	2.61 a	3.25 a	3.60 a

同一列中, 数字后跟有不同小写字母表示差异达 5%显著水平。

Within a column, values followed by a different small letter are significantly different at the 0.05 probability level.

蔗糖含量, 又提高了葡萄糖和果糖含量, 这可能是后期块根可溶性糖含量增加幅度较大的主要原因。

蔗糖合酶(SS)是植物贮藏器官中促进蔗糖分解

的主要功能酶, 对促进蔗糖分解以及淀粉合成有重要作用。由图 2 可知, 栽秧后 50~90 d, 块根蔗糖合酶活性较低, 栽秧 90 d 以后显著提高, 130 d 达到较

高水平, 为淀粉含量第二次迅速提高奠定基础。与对照相比, 栽秧后 50~130 d, 施用腐植酸明显降低了块根的蔗糖合酶活性, 平均降幅为 11.04%, 这可能是施用腐植酸增加块根蔗糖含量、降低淀粉含量的生理原因之一。

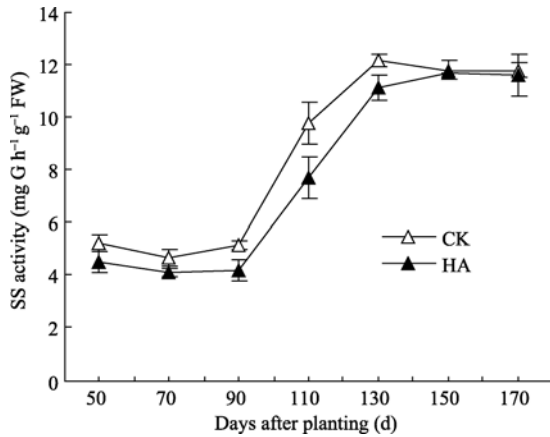


图 2 块根蔗糖合酶(分解方向)活性动态

Fig. 2 Dynamic changes of SS (direction of decomposition) activity in storage root

数据点为 3 个重复的平均值;

误差线的长短代表标准偏差的大小。

Plotted values are means of three replications. Vertical bars indicate  $\pm SD$  when larger than symbol.

淀粉酶是植物贮藏器官中促进淀粉分解的主要功能酶, 最终分解产物为葡萄糖。从表 3 可以看出, 甘薯块根膨大中、后期淀粉酶活性较高,  $\beta$ -淀粉酶活

性远高于  $\alpha$ -淀粉酶活性,  $\beta$ -淀粉酶是块根中淀粉的主要分解酶。与对照相比, 施用腐植酸显著提高了块根  $\alpha$ -淀粉酶和  $\beta$ -淀粉酶的活性, 生长期平均增幅分别为 11.33% 和 15.70%, 这可能是施用腐植酸增加块根葡萄糖含量的生理原因之一。

### 2.3 不同生长期地上部各器官蔗糖含量及功能叶磷酸蔗糖合酶活性

从表 4 可以看出, 甘薯叶片中的蔗糖含量, 栽秧后 150 d 最高、70 d 次之、110 d 最低, 可能与栽秧后 110 d 左右光照弱有关; 腐植酸处理与对照相比, 栽秧后 70 d 和 150 d 显著提高, 栽秧后 110 d 相似, 3 个时期的平均增幅为 9.48%。施用腐植酸以后, 叶片中蔗糖含量增加, 说明改善了“源端”光合产物的供应。

叶柄中的蔗糖含量, 栽秧后 70 d 最高、110 d 和 150 d 较低; 腐植酸处理与对照相比, 栽秧后 110 d 显著降低, 栽秧后 70 d 和 150 d 相似。

茎蔓中的蔗糖含量, 栽秧后 150 d 最高、110 d 次之、70 d 最低; 腐植酸处理与对照相比, 栽秧后 110 d 显著降低, 栽秧后 70 d 和 150 d 相似。施用腐植酸以后, 茎蔓蔗糖含量相似或降低, 说明“库端”光合产物的卸载没有受到不良影响。结合腐植酸对叶片蔗糖含量的影响, 初步分析认为施用腐植酸增加了对块根蔗糖的供应量。

表 3 不同生长期块根淀粉酶活性

Table 3 Activity of amylase in storage root during different growth periods (mg Malt min<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup> FW)

淀粉分解酶 Amylase	处理 Treatment	栽秧后 70 d 70 days after planting	栽秧后 110 d 110 days after planting	栽秧后 150 d 150 days after planting
$\alpha$ -淀粉酶 $\alpha$ -amylase	CK	11.82 a	14.23 b	17.68 b
	HA	12.92 a	15.74 a	20.17 a
$\beta$ -淀粉酶 $\beta$ -amylase	CK	352.09 b	382.21 b	408.99 b
	HA	391.91 a	463.22 a	468.64 a

同一列中, 数字后跟有不同小写字母表示差异达 5% 显著水平。

Within a column, values followed by a different small letter are significantly different at the 0.05 probability level.

表 4 不同生长期地上部各器官蔗糖含量

Table 4 Sucrose content of above-ground organs during different growth periods (% DW)

器官 Organ	处理 Treatment	栽秧后 70 d 70 days after planting	栽秧后 110 d 110 days after planting	栽秧后 150 d 150 days after planting
叶片 Leaf	CK	6.13 b	4.32 a	7.34 b
	HA	6.61 a	4.31 a	8.87 a
叶柄 Petiole	CK	13.28 a	12.14 a	11.97 a
	HA	13.63 a	11.05 b	11.75 a
茎蔓 Stem	CK	6.13 a	10.95 a	12.68 a
	HA	6.24 a	9.95 b	12.78 a

同一列中, 数字后跟有不同小写字母表示差异达 5% 显著水平。

Within a column, values followed by the different small letters are significantly different at the 0.05 probability level.

磷酸蔗糖合酶(SPS)是植物叶片中促进蔗糖合成的主要功能酶。由图 3 可知, 功能叶磷酸蔗糖合酶活性, 栽秧后 150 d 最高、其次是 70 d、110 d 最低, 这与叶片蔗糖含量的变化趋势一致。与对照相比, 施用腐植酸显著提高了各个生长时期功能叶的磷酸蔗糖合酶活性, 3 个时期的平均增幅为 30.90%, 这可能是施用腐植酸增加叶片中蔗糖含量的生理原因之一。

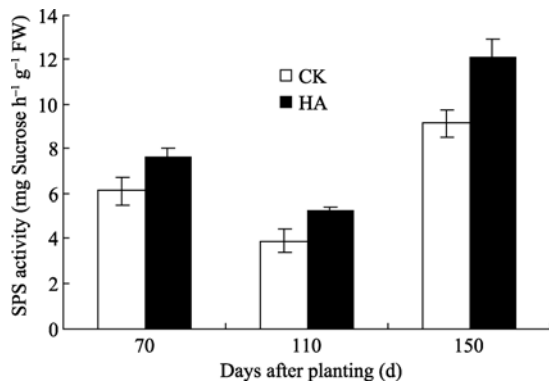


图 3 不同生长期功能叶磷酸蔗糖合酶活性  
Fig. 3 Activity of SPS in functional leaves during different growth periods

### 3 讨论

施用腐植酸可以显著提高收获期甘薯块根中的可溶性糖含量, 这与前人在柑橘、番茄、草莓、葡萄等作物上的研究结果一致<sup>[4-6, 9-10]</sup>, 也与本课题组在甘薯上的研究结果一致<sup>[7]</sup>; 研究还表明, 甘薯块根中可溶性糖组分主要是蔗糖和果聚糖、其次是果糖和葡萄糖、还有少量甘露醇等, 施用腐植酸全面提高了块根中可溶性糖各个组分的含量。为了阐明腐植酸提高块根可溶性糖含量的生理机制, 可以从分析块根中可溶性糖积累与糖代谢的关系入手, 可能有以下几个原因: 第一, 腐植酸提高了块根中可溶性糖的供应量; 第二, 腐植酸抑制了块根中可溶性糖向淀粉的转化; 第三, 腐植酸促进了块根中淀粉向可溶性糖的转化。

一般认为, 蔗糖是植株体内糖类运输的主要形式, 光合组织中合成蔗糖的主要途径是磷酸蔗糖合酶(SPS)-磷酸蔗糖磷酸化酶途径; 其中, SPS 是绿色光合器官中催化蔗糖合成的关键酶, 在贮藏器官中 SPS 活性则很低<sup>[17, 22]</sup>。贮藏器官中催化蔗糖降解的关键酶是蔗糖合酶(SS), 它催化蔗糖降解为 UDPG 和果糖; UDPG 可以在尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDPGppase)和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶

(ADPGppase)作用下生成腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG); 而 ADPG 是合成淀粉的葡萄糖(G)供体, 因此提高蔗糖合酶活性有利于淀粉合成<sup>[17, 23]</sup>。根据施用腐植酸明显提高功能叶磷酸蔗糖合酶活性和蔗糖含量、而茎蔓中蔗糖含量相似或下降(图 3 和表 4), 以及腐植酸处理降低块根蔗糖合酶(分解方向)活性和淀粉含量的试验结果(图 1 和图 2), 初步分析认为, 施用腐植酸处理, 一方面增加对块根蔗糖的供应量, 另一方面块根蔗糖分解速率下降、抑制淀粉合成, 有利于块根中蔗糖的积累。

已有研究表明, 作物贮藏器官中淀粉的分解主要是在  $\alpha$ -淀粉酶和  $\beta$ -淀粉酶的作用下进行的, 最终产物是葡萄糖,  $\beta$ -淀粉酶是块根淀粉分解的主要酶<sup>[3, 17]</sup>。根据块根膨大中、后期,  $\beta$ -淀粉酶活性水平明显提高、且腐植酸处理显著提高  $\beta$ -淀粉酶活性的试验结果(表 3), 初步分析认为, 施用腐植酸处理, 后期块根中葡萄糖等单糖含量增加与促进淀粉分解有关。收获期块根中可溶性糖含量增加幅度大于淀粉含量降低幅度的试验结果(表 1)也说明施用腐植酸能够提高块根可溶性糖含量, 一方面与增加块根可溶性糖的供应量有关, 另一方面与促进淀粉分解有关。

施用腐植酸处理, 在块根膨大前期和中期主要增加蔗糖和果聚糖含量, 在后期既增加蔗糖和果聚糖含量、又增加果糖和葡萄糖含量(表 2)。因此, 后期块根中可溶性糖含量增幅大于前期和中期(图 1), 这对于提高收获期块根中可溶性总糖含量、改善其食用品质十分有利。

### 4 结论

施用腐植酸使甘薯块根产量略有提高, 可显著提高收获期块根中可溶性糖含量和可溶性糖各组分(果聚糖、蔗糖、葡萄糖和果糖)的含量。施用腐植酸以后, 块根中蔗糖含量提高, 一方面是由于增加了蔗糖从光合器官向块根的运输量, 另一方面是由于块根中蔗糖分解速率下降、抑制了淀粉合成。而葡萄糖含量提高, 与块根膨大中后期  $\beta$ -淀粉酶活性水平明显提高、且腐植酸处理显著提高了  $\beta$ -淀粉酶活性有关。

### References

- [1] Ma D-F(马代夫), Qiu J(邱军), Fang B-P(房伯平), Sun J-Y(孙近友), Liu Y-H(刘玉恒), Liu Q-C(刘庆昌), Zhang L-M(张立明). Investigation of national sweetpotato regional test and recommendations on industrial development. *Rain Fed Crops* (杂粮作

- 物), 2004, 24(5): 306–308 (in Chinese)
- [2] Zhang L-M(张立明), Wang Q-M(王庆美), Wang Y-C(王荫嫒). The main nutrient components and health care function of sweetpotato. *Rain Fed Crops* (杂粮作物), 2003, 23(3): 162–166 (in Chinese)
- [3] Shi C-Y(史春余), Wang R-J(王汝娟), Liang T-B(梁太波), Wang Z-L(王振林). Characterization of carbohydrate metabolism in relation to quality of storage root in edible sweetpotato. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2008, 41(11): 3878–3885 (in Chinese with English abstract)
- [4] Zhang Q-H(张清华), Wang C-Q(王成秋), Han W-C(韩为灿), Fan R-P(范荣平), Han C-B(韩超兵). Study on the application of foliar humic acid in citrus. *Humic Acid* (腐植酸), 1996, (3): 13–15 (in Chinese)
- [5] Ma H-G(马海刚), Xu W-L(徐万里), He S-L(何生丽), Jiang C-Y(蒋晨义), Sun H-W(孙好文), Cai Z-Y(蔡泽宇). Effect of humic acid fertilizer on applied fertilizer and quality of processing tomato. *Xinjiang Agric Sci* (新疆农业科学), 2009, 46(4): 772–775 (in Chinese with English abstract)
- [6] Zhang J-Z(张继舟), Yuan L(袁磊), Ma X-F(马献发). Effects of humic acid on soil nutrients and salts, and on yield and quality of tomato in greenhouse. *Humic Acid* (腐植酸), 2008, (3): 19–22 (in Chinese)
- [7] Yao H-L(姚海兰), Shi C-Y(史春余), Wang R-J(王汝娟). Effects of potassium humate on storage root quality of edible sweetpotato. *Humic Acid* (腐植酸), 2009, (1): 24–28 (in Chinese)
- [8] Wang Y-Q(王艳群), Zhang X-G(张笑归), Xue S-C(薛世川), Gao R-T(高如泰), Zhou Y-P(周亚鹏). Effects of weathered coal and microelement fertilizer on the biologic yield and quality of crown daisy. *Chin Agric Sci Bull* (中国农学通报), 2008, 24(1): 293–296 (in Chinese with English abstract)
- [9] Xiang G-D(项国栋), Zou D-Y(邹德乙), Li R(李荣). Study on effect of humic acid fertilizer specified for vegetable on growth of strawberry and its best application rate. *Humic Acid* (腐植酸), 2006, (5): 38–42 (in Chinese)
- [10] Du H-Y(杜会英), Xue S-C(薛世川), Sun Z-M(孙志梅), Yang Y-M(杨云马), Wang Y-Q(王艳群), Li Y-C(李迎春). The effect of humic acid (HA) compound fertilizer on the quality and production of grape. *J Agric Univ Hebei* (河北农业大学学报), 2004, 27(4): 63–66 (in Chinese with English abstract)
- [11] Shi C-Y(史春余), Zhang F-D(张夫道), Zhang S-Q(张树清), Li H(李辉), Fu C-G(付成高). Effects of organic-inorganic slow release fertilizers on yield and nitrogen recovery in tomato. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥料学报), 2004, 37(6): 1183–1187 (in Chinese with English abstract)
- [12] Padem H, Ocal A. Effects of humic acid applications on yield and some characteristics of processing tomato. *Acta Hort*, 2002, 487: 173–179
- [13] Ertan Yildirim. Foliar and soil fertilization of humic acid affect productivity and quality of tomato. *Acta Agric Scandinavica Section B-Soil Plant Sci*, 2007, 57: 182–186
- [14] He P(何萍), Yang J(杨金), Zhou W(周卫). The effect of humic acid (HA) compound fertilizer on yield, quality and physiological activity in tomato. *Chin J Soil Sci* (土壤通报), 1997, 28(6): 277–279 (in Chinese)
- [15] Lin R-X(林汝湘), Xie C-S(谢春生), Feng Z-X(冯祖虾), Huang H-C(黄宏城). A study on several nutritional compositions of sweetpotato germplasm in south China. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1995, 28(4): 39–45 (in Chinese with English abstract)
- [16] Li L(李良), Liao J-X(廖嘉信), Lai Z-R(赖昭蓉). Relationship between eating quality components and physico-chemical properties in sweetpotato. *J Chin Agron Assoc* (中华农学会报), 1991, 156: 83–94 (in Chinese)
- [17] Guo A-G(郭蔼光). Basic Biochemistry (基础生物化学). Beijing: Higher Education Press, 2008. pp 139–141, 203–205 (in Chinese)
- [18] Douglas C D, Tsung M K, Frederick C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in development kernels of two inbreds of maize. *Plant Physiol*, 1988, 86: 1 013–1 019
- [19] Tsai-Mei, Ou-Lee, Setter T L. Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on starch-synthesis enzymes and accumulation of sugars and starch. *Plant Physiol*, 1985, 79: 852–855
- [20] Yu X-J(於新建). Experimental Manual of Plant Physiology (植物生理学实验手册). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publisher, 1985. pp 148–149 (in Chinese)
- [21] Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21: 251–271
- [22] Smith D A, Prescott H E. Sugar content and activity of sucrose metabolism enzymes in milled rice grain. *Plant Physiol*, 1989, 89: 893–896
- [23] Keeling P L, Wood J R, Tyson R H, Bridges I G. Starch biosynthesis in developing wheat grain. *Plant Physiol*, 1988, 87: 311–319