



摘心对‘巨峰’葡萄生长及蔗糖和淀粉代谢的调控作用

赖呈纯, 张富民, 赖恭梯, 潘红, 张静, 潘若, 阙秋霞, 黄贤贵, 范丽华

引用本文:

赖呈纯, 张富民, 赖恭梯, 潘红, 张静, 潘若, 阙秋霞, 黄贤贵, 范丽华. 摘心对‘巨峰’葡萄生长及蔗糖和淀粉代谢的调控作用[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(5): 623–635.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4566>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

海巴戟果实发育过程中果糖、果糖激酶及其基因的变化

Changes in Fructose, Fructokinase and Its Gene in *Morinda citrifolia* during Fruit Development

热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 63–69 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4405>

5种相思树和尾巨桉人工林土壤养分和酶活性特征

Characteristics of Soil Nutrient and Enzyme Activities in Plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* and Five *Acacia* Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 483–493 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4334>

铁皮石斛*DoSMT2*基因的克隆与表达分析

Cloning and Expression Analysis of *DoSMT2* Gene in *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 591–598 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4234>

多叶斑叶兰花蜜特征和分泌规律及其对昆虫访花的影响

Nectar Secretion Characteristics and Their Effects on Insect Pollination of *Goodyera foliosa*, A Nectar Rewarding Orchid

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 265–270 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4125>

大孔树脂纯化嘉宝果叶片多酚及其生物活性和组成分析

Biological Activities and Composition Analysis of Polyphenols in Jaboticaba Leaves Purified with Macroporous Resin

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 563–572 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4352>

向下翻页, 浏览PDF全文

摘心对‘巨峰’葡萄生长及蔗糖和淀粉代谢的调控作用

赖呈纯^{1,2}, 张富民³, 赖恭梯^{1,2*}, 潘红^{1,2}, 张静^{1,2}, 潘若^{1,2}, 阙秋霞^{1,2}, 黄贤贵¹, 范丽华¹

(1. 福建省农业科学院农业工程技术研究所, 福州 350003; 2. 福建省农产品(食品)加工重点实验室, 福州 350003; 3. 福建省福安市农业农村局, 福建 福安 355000)

摘要: 为揭示摘心对‘巨峰’葡萄(*Vitis vinifera* × *V. labrusca* ‘Kyoho’)生长发育、蔗糖和淀粉代谢的作用及其分子机理, 采用不同留叶摘心方式, 对叶片和茎段表型, 果实可溶性固形物、蔗糖和淀粉积累特征, 以及蔗糖和淀粉代谢相关基因的表达进行了研究。结果表明, 摘心抑制‘巨峰’葡萄叶片生长和茎段增粗, 但促进花序早期的快速增长, 提高单果重、果穗重、株产量和可溶性固形物含量; 2叶摘心提高生长发育后期叶片蔗糖、茎段蔗糖和淀粉的含量; 2叶摘心促进蔗糖代谢基因 *SPS*、*NI*、*CWI* 的高表达, 同时抑制淀粉代谢中 *AMY* 的表达。因此, 2叶摘心能够调控 *SPS*、*NI*、*CWI* 和 *AMY* 基因的表达进而促进蔗糖合成和淀粉积累, 为果实成熟、新梢萌芽和开花奠定营养基础。

关键词: 葡萄; 摘心; 蔗糖; 淀粉; 糖代谢

doi: 10.11926/jtsb.4566

Effect of Shoot Pinching on Growth, Sucrose and Starch Metabolism in ‘Kyoho’ Grape

LAI Chengchun^{1,2}, ZHANG Fumin³, LAI Gongti^{1,2*}, PAN Hong^{1,2}, ZHANG Jing^{1,2}, PAN Ruo^{1,2}, QUE Qiuxia^{1,2}, HUANG Xianguai¹, FAN Lihua¹

(1. Institute of Agricultural Engineering and Technology, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350003, China; 2. Fujian Key Laboratory of Agricultural Products (Food) Processing, Fuzhou 350003, China; 3. Fuan Bureau of Agriculture and Rural Affairs, Fuan 355000, Fujian, China)

Abstract: To reveal the effects of shoot pinching on the growth, sucrose and starch metabolism in ‘Kyoho’ grape (*Vitis vinifera* × *V. labrusca*) and its mechanism, the phenotype of leaves and stems, accumulation characteristics of soluble solids, sucrose and starch in fruits, and expression of genes related to sucrose and starch metabolism were studied by different ways of shoot pinching. The results showed that shoot pinching inhibited leaf growth and stem enlargement of ‘Kyoho’, but promoted the rapid growth of inflorescence in early stage, and increasing fruit weight, ear weight, plant yield and soluble solid content. The contents of sucrose in leaves, sucrose and starch in stems increased in late stage under 2-leaf pinching, and the expression of *SPS*, *NI* and *CWI* in sucrose metabolism enhanced, while that of *AMY* in starch metabolism inhibited. Therefore, it was suggested that 2-leaf pinching could regulate the expression of *SPS*, *NI*, *CWI* and *AMY* genes, and promoted

收稿日期: 2021-11-12 接受日期: 2022-02-24

基金项目: 福建省公益类科研院所专项(2021R10320013); 福建省农业科学院自由探索科技创新项目(ZYTS2021008); 福建省农业科学院科研项目(B2017-1)资助

This work was supported by the Special Project for Public Welfare Research Institutes in Fujian (Grant No. 2021R10320013), the Project for Freely Explore Science and Technology Innovation in Fujian Academy of Agricultural Sciences (Grant No. ZYTS2021008), and the Project for Science Research in Fujian Academy of Agricultural Sciences (Grant No. B2017-1).

作者简介: 赖呈纯(1975 生), 男, 副研究员, 研究方向为果树生理与生物技术。E-mail: lccisland@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: laigt4769@163.com

sucrose synthesis and starch accumulation, laying a nutritional foundation for fruit ripening, germination and flowering.

Key words: *Vitis vinifera*; Shoot pinching; Sucrose; Starch; Glycometabolism

葡萄(*Vitis vinifera*)是葡萄科(Vitaceae)葡萄属果树,其适应性强,我国从北到南均有广泛的种植。‘巨峰’葡萄(*Vitis vinifera*×*V. labrusca* ‘Kyoho’)是中熟类型的欧美杂交种,原产于日本,于1959年引入我国^[1-2],是我国种植面积最广的品种之一,1984年在福建推广^[3],是目前福建省栽培面积最广的葡萄品种。‘巨峰’葡萄在南方通过避雨模式和有效栽培管理取得了良好的成效,但是仍然存在水肥配比不当、树形多样、修剪方式不统一、疏花疏果不到位、摘心时间和留叶数随意等现象,导致种植管理成本高、果实品质均一性差等问题,因此,标准化栽培管理,是解决‘巨峰’葡萄产业发展瓶颈的方式之一。葡萄摘心,是栽培生产的重要措施,能够有效平衡葡萄营养生长和生殖生长,通过抑制顶梢生长,避免与花穗或果实形成养分和水分的竞争,促进保花保果和果实发育^[4]。不同葡萄品种在栽培管理过程中所采用的摘心方式也不尽相同,应根据不同品种特点确定摘心时期和留叶数量,进而有效调节糖分的积累和运输。葡萄浆果中的糖分以果糖和葡萄糖为主,通过源器官蔗糖、淀粉等积累长距离运输并转化而来^[5],其中蔗糖是植物糖分运输的主要形式。蔗糖代谢关键酶主要有蔗糖磷酸合成酶、蔗糖合成酶和转化酶,在果实成熟过程中,通过转化酶的作用水解为果糖和葡萄糖,在果实中贮藏,蔗糖合成、转运和卸载与糖代谢相关合成酶、转化酶具有密切的联系^[6]。淀粉是植物中最重要的储藏多糖,淀粉的积累保证了充足的碳源储备,在淀粉酶作用下的分解产物用于蔗糖合成。目前,葡萄中糖代谢的研究多集中在库器官果实上^[7],而对于源器官叶片和茎段的蔗糖和淀粉代谢研究仍然不足,并且在不同摘心处理下的蔗糖、淀粉含量变化和分子调控机理不得而知。本试验通过不同留叶摘心处理,研究‘巨峰’葡萄的生长变化特征,筛选获得最佳摘心方式,为生产应用提供理论依据;分析淀粉和蔗糖积累的动态变化;通过转录水平表达模式,明确淀粉和蔗糖积累与糖代谢相关基因的关系,进一步阐明不同摘心方式对‘巨峰’葡萄生长和糖代谢作用机理。

1 材料和方法

1.1 植物材料

‘巨峰’葡萄(*Vitis vinifera*×*V. labrusca* ‘Kyoho’)叶片和茎段采于福建省福安市溪柄镇葡萄示范基地,树龄10 a,树形为伞状,株行距1.5 m×2.6 m,每亩种植约170株。试验以不摘心处理为对照,摘心时间为开花前7~10 d,摘心位置为花序上留2叶摘心(重摘心)和留6叶摘心(轻摘心),8次采样时间为摘心处理后0、10、20、40、60、80、100、120 d,分别对应葡萄发育的开花前期、开花期、坐果期、果实快速膨大前期、果实快速膨大后期、硬核期、转色期和成熟期。叶片和茎段表型数据以及可溶性固形物含量为现场测定,用于蔗糖、淀粉测定和荧光定量PCR分析的样品取样后立即置于干冰保温盒中,带回实验室于液氮速冻后-80℃保存备用。

1.2 表型测定

叶片中脉长度、茎段节间长度、茎段粗度和花序(果穗)长度以游标卡尺进行测定,叶片中脉为基部向上第3叶的中脉长度,葡萄叶片中脉与叶面积呈线性回归关系^[8],因此中脉长度可间接反映叶片大小。茎段节间长为基部向上第2叶至第3叶节间的长度,茎段粗度为基部向上第2叶至第3叶节间茎段的粗度,花序(果穗)长度为第一穗花序(果穗)的长度。选取9株生长一致间距均匀的‘巨峰’葡萄,每3株为1个重复,每株取6个新梢。单果质量和穗质量用电子天平称量,果实可溶性固形物采用糖度仪进行测定。

1.3 蔗糖和淀粉含量测定

摘心处理后,对叶片和茎段的蔗糖及淀粉含量进行测定,蔗糖和淀粉含量的测定采用北京索莱宝科技有限公司提供的植物蔗糖含量检测试剂盒(微量法)和淀粉含量检测试剂盒(微量法),具体实验步骤按照说明书进行。

1.4 RNA 提取及 cDNA 合成

取约0.1 g叶片和茎段于液氮中研磨成匀浆,

采用天根生化科技有限公司(北京)的 RNAprep Pure 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒进行总 RNA 提取, 提取方法参照说明书; cDNA 合成参照 Prime Script TM RT reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time)试剂盒(TaKaRa, 大连)进行, cDNA 样品于-80 °C 保存备用。

1.5 糖代谢基因序列及蛋白质特性分析

从 Genoscope 和 NCBI 数据库下载糖代谢相关基因: 蔗糖磷酸合成酶基因(sucrose phosphate synthase, *SPS*)、蔗糖合成酶基因(sucrose synthase, *SS*)、可溶性酸性转化酶基因(soluble acid invertase, *SAI*)、细胞壁不溶性酸性转化酶基因(cell-wall binding acid invertase, *CWI*)、中性转化酶基因(neutral invertase, *NI*)。淀粉代谢酶基因分别为 α -淀粉酶基因

(α -amylase, *AMY*)、 β -淀粉酶基因(β -amylase, *BMV*)、淀粉分支酶基因(starch branching enzyme, *SBE*), 采用 Grape Genome Browser、DNAMAN、Expasy 对基因序列和编码蛋白质进行特性分析, 包括染色体位置信息、CDS 长度、编码蛋白质的氨基酸数目、蛋白质分子量、等电点和亲水性系数。

1.6 实时荧光定量 PCR 分析

对不同摘心处理的叶片和茎段进行荧光定量 PCR 分析, 目的基因和内参基因及其引物信息见表 1。cDNA 混合模板以 2 倍浓度梯度稀释为 7 个浓度用于标准曲线制作, 试验于 LightCycler® 480 Software Version 1.5 (Roche)平台进行, 最后进行 Cp (crossing point)值、熔解曲线、标准曲线及扩增效率分析, 以上试验均作 3 次重复。

表 1 定量 PCR 引物

Table 1 Primers of RT-qPCR

基因 Gene	引物 Primer	序列 Sequence (5'~3')	
<i>SPS</i>	SPS	F: AATCACCAGCAGACAGACAGG	R: TAAACAGCTCACATTGCGTCTGA
<i>SS</i>	SS	F: GCTTCTTTTCAGCCCGTTG	R: CCACTCAACAAGTCCCCTCA
<i>SAI</i>	SAI	F: ACAGTTGGACATAGTGGCGG	R: ATTGGGGTCAGCTCGAAAG
<i>CWI</i>	CWI	F: GGCTGGACAAGTCTGGGAAA	R: GCTAGACATATGCCCGGTT
<i>NI</i>	NI	F: CCAAAGCCGGAGATTCCACT	R: GAAAACCGAAAAGCCCTCCGAT
<i>AMY</i>	AMY	F: GGCATTTTCGAGCAATGGGAT	R: CAAGGCGATCATCTGGGGTT
<i>BMV</i>	BMV	F: GCCGGTTTACGTGATGATGC	R: ACCCCAATTGTAGTGCCAG
<i>SBE</i>	SBE	F: TGGGGGAAATCCAGCCATTC	R: ATATGGTGCTGCAAATGCTGTG
<i>VAG</i>	VAG	F: TCTTTGCCTGTGTCTCTTGTTC	R: GAGATTGCTGCTTACCGAGC
<i>SAND</i>	SAND	F: GCATTTGATCCACTTGCAGATAAG	R: CAACATCCTTTACCCATTGACAGA
<i>Actin</i>	Actin	F: CTTGCATCCCTCAGCACCTT	R: TCCTGTGGACAATGGATGGA
<i>AP-2</i>	AP-2	F: GGTCCCATGTTTACAGCATCTG	R: GCACCCACTCAACGGTATTGTAC

1.7 数据处理

荧光定量 PCR 试验的目的基因表达水平计算采用双内参基因分析方法, 叶片组织的荧光定量 PCR 分析以 *VAG* 和 *SAND* 为内参, 茎段组织的荧光定量 PCR 分析以 *Actin* 和 *AP-2* 为内参^[9-10]。采用 Excel 和 GraphPad Prism 8 进行数据的统计分析, 通过 Tukey 多重比较进行显著性分析。

2 结果和分析

2.1 摘心方式对生长的影响

通过对‘巨峰’葡萄叶片中脉长度、茎段节间长度、茎段粗度和花序(果穗)长度的测定, 研究不同留叶摘心处理对‘巨峰’葡萄营养生长的影响(图 1)。

叶片中脉长度和茎段节间长在不同摘心处理下变化模式趋于一致, 均为处理后 10 d (开花期)内急剧增长, 而 10 d 后, 增长趋于平缓 and 停滞。不摘心的叶片中脉长度最长, 其次为 2 叶摘心, 最后为 6 叶摘心的, 方差分析表明, 在摘心 10、20、80 和 100 d 时, 不摘心的叶片中脉长度显著长于 6 叶摘心, 而茎段节间长在不同时间不同摘心下没有显著性差异。因此, 摘心抑制叶片生长。

茎段粗度的增长模式与中脉长度和茎段节间长度不同, 随着生长期的延长, 茎段粗度呈现缓慢增加而后下降的趋势, 观察发现茎段粗度减小的原因主要是由于生长中后期茎段木质化引起, 在摘心处理后第 80 天(硬核期), 果实种子硬化和茎段木质化趋于同一阶段进行, 此时, 3 个处理方式的茎段

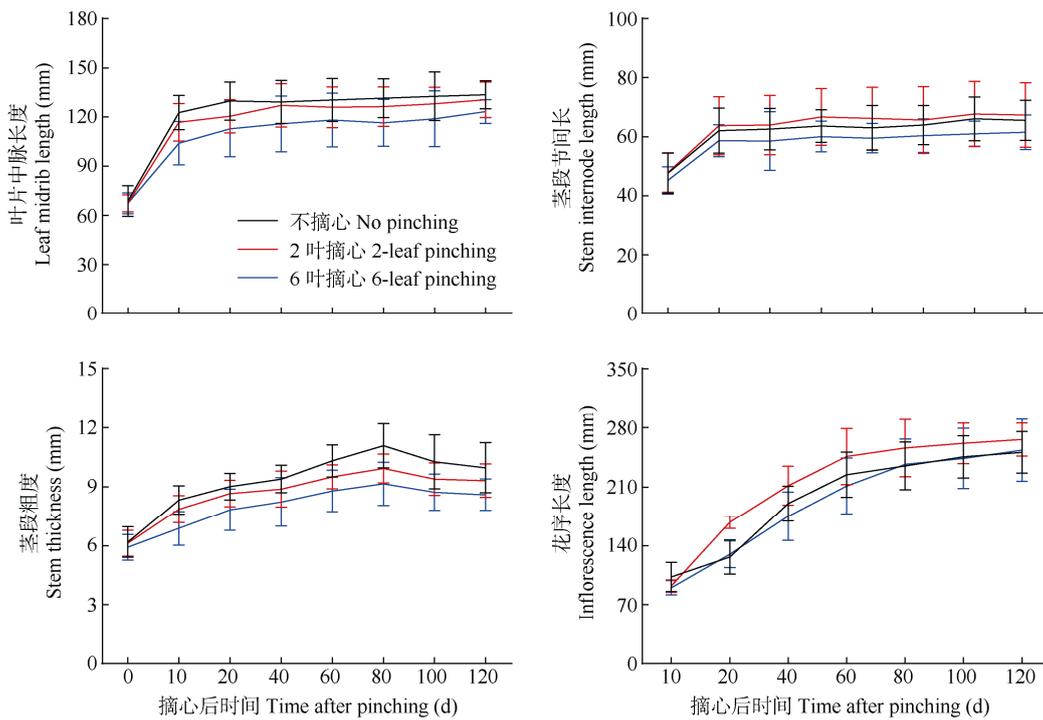


图 1 摘心处理对‘巨峰’葡萄表型的影响

Fig. 1 Effects of shoot pinching on phenotype of 'Kyoho' grape

粗度均达到最高值, 分别为 11.09、9.94 和 9.15 mm, 不同处理下的粗细大小顺序为不摘心 > 2 叶摘心 > 6 叶摘心, 方差分析表明, 不摘心的茎段粗度显著大于 6 叶摘心(摘心 0 d 除外)。因此, 摘心抑制茎段增粗。

随着生长时间的延长, 3 个处理下的花序(果穗)长度逐步增长, 于摘心后第 80 天开始趋于停滞。不同摘心处理对比下, 2 叶摘心处理的花序(果穗)长度总体长于不摘心和 6 叶摘心。虽然在生长后期(80~120 d)不同摘心处理没有显著差异, 但是在生长前期(20~60 d), 2 叶摘心处理显著长于不摘心和 6 叶摘心处理, 因此, 2 叶摘心促进‘巨峰’葡萄生长前期的花序(果穗)快速增长, 有利于座果。

2.2 摘心方式对果实产量和品质的影响

不同摘心处理后, 对‘巨峰’葡萄单果质量、果穗质量、株产量和可溶性固形物进行测定(图 2)。3 个摘心处理下的单果质量均在 9 g 以上, 其中 2 叶摘心处理的达 10.63 g, 其次是 6 叶摘心, 不摘心的单果质量最低, 2 叶摘心的单果质量显著高于不摘心和 6 叶摘心。2 个摘心处理的果穗质量显著高于不摘心的, 不摘心、2 叶摘心和 6 叶摘心的果穗质量分别为 297.90、381.08 和 360.27 g。2 叶摘心的

株产量最高(8.86 kg), 不摘心和 6 叶摘心的分别为 7.05 和 8.35 kg, 2 叶摘心的株产量显著高于不摘心, 重摘心的株产量高于轻摘心。因此, 2 叶摘心处理显著提高单果质量、果穗质量和株产量, 显著提高果实产量。

摘心 60 d 后对果实可溶性固形物含量进行测定, 2 叶摘心和 6 叶摘心处理的可溶性固形物(TSS)含量总体高于不摘心。在 60 和 70 d 时, 3 个处理的 TSS 含量总体相当, 在 80 d 时, 摘心处理的 TSS 含量大幅提高, 并在 90~110 d 时显著高于不摘心的。而在 120 d 的果实成熟期, 2 个摘心处理的 TSS 含量升高趋势停滞, 虽然 2 叶摘心和 6 叶摘心的 TSS 含量高于不摘心, 但并无显著差异。因此, 摘心处理促进果实发育中后期(果实转色期前后)的 TSS 快速积累, 其中 2 叶摘心处理的促进作用更显著。因此, 摘心处理可以促进果实发育中后期的糖分快速积累, 促进葡萄果实的成熟, 2 叶摘心的作用最显著。

2.3 摘心方式对蔗糖和淀粉含量的影响

蔗糖和淀粉是葡萄中糖分运输和贮存的重要形式, 叶片蔗糖的积累远高于茎段(图 3), 叶片中蔗糖的积累最高为 7.70 mg/g, 而茎段中的最高仅为

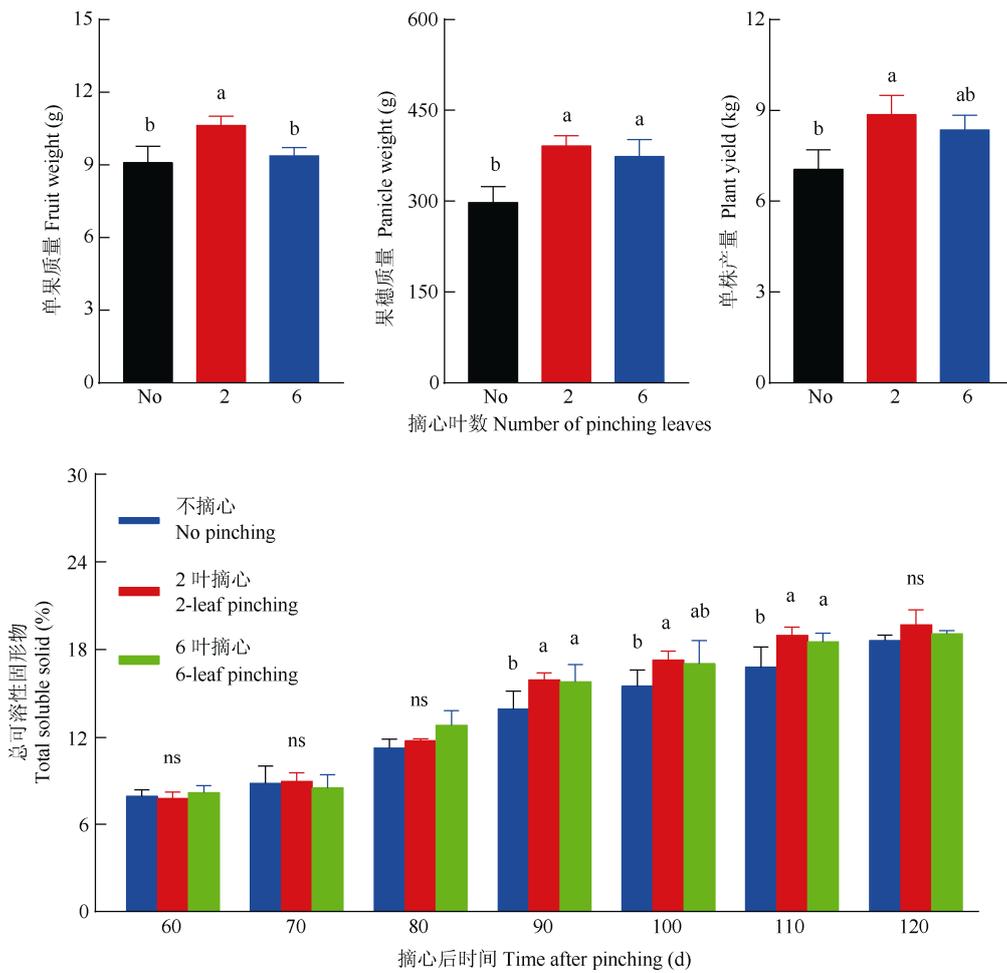


图 2 摘心处理对‘巨峰’葡萄果实产量和可溶性固形物的影响。ns: 无显著差异; 柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Effect of shoot pinching on fruit yield and soluble solids in ‘Kyoho’ grape. ns: No significant difference; Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

4.43 mg/g, 因此蔗糖主要在叶片中合成并积累。在果实发育前期, 叶片和茎段中蔗糖含量受摘心方式的影响较小, 但是从摘心 60 d 的果实膨大后期开始, 3 个处理的蔗糖积累在叶片和茎段中均呈现分化趋势, 2 叶摘心的蔗糖积累含量均最高, 其次为 6 叶摘心, 最低为不摘心的。结果表明 2 叶摘心促进蔗糖在叶片和茎段中的积累, 并且叶片蔗糖的积累量高于茎段。

不同摘心处理, 叶片淀粉含量的变化趋势呈先升高后趋于稳定状态, 在果实快速膨大前(摘心后 10~40 d), 淀粉积累快速, 叶片淀粉含量在果实膨大前期出现 1 个峰值, 达 20 mg/g 以上, 随后叶片淀粉含量维持在较高水平。与叶片积累淀粉的模式不同, 茎段的淀粉含量总体呈逐步上升的趋势, 但是在硬核期, 淀粉含量出现小幅下降, 随后又逐渐升高, 摘心处理的淀粉含量高于不摘心的, 其中 2 叶

摘心茎段的淀粉含量在成熟期最高, 为 21.76 mg/g, 显著高于不摘心和 6 叶摘心。结果表明摘心促进茎段中淀粉的积累, 2 叶摘心的淀粉含量更高。

2.4 糖代谢相关基因的结构和蛋白质理化特性分析

参考‘黑比诺’葡萄基因组信息, 对 8 个糖代谢基因进行序列分析, 包括 5 个蔗糖代谢基因和 3 个淀粉代谢基因, 分别为 *SPS*、*SS*、*SAI*、*NI*、*CWI*、*SBE*、*AMY* 和 *BMY*, 8 个基因位于不同染色体上, 其 CDS 序列长度为 1 275~3 177 bp, 平均 2 102.63 bp。对蛋白质基本理化性质进行分析, 8 个基因编码蛋白质由 424~1 058 个氨基酸组成, 平均 699.88 个; 蛋白质分子量为 47.2~117.9 kD, 平均 78.6 kD; *CWI* 蛋白的等电点为 9.32, 其他 7 个为 4.59~6.13, 平均 6.17; 亲水性系数为 -0.51~-0.159, 平均 -0.332, 属于亲水蛋白。

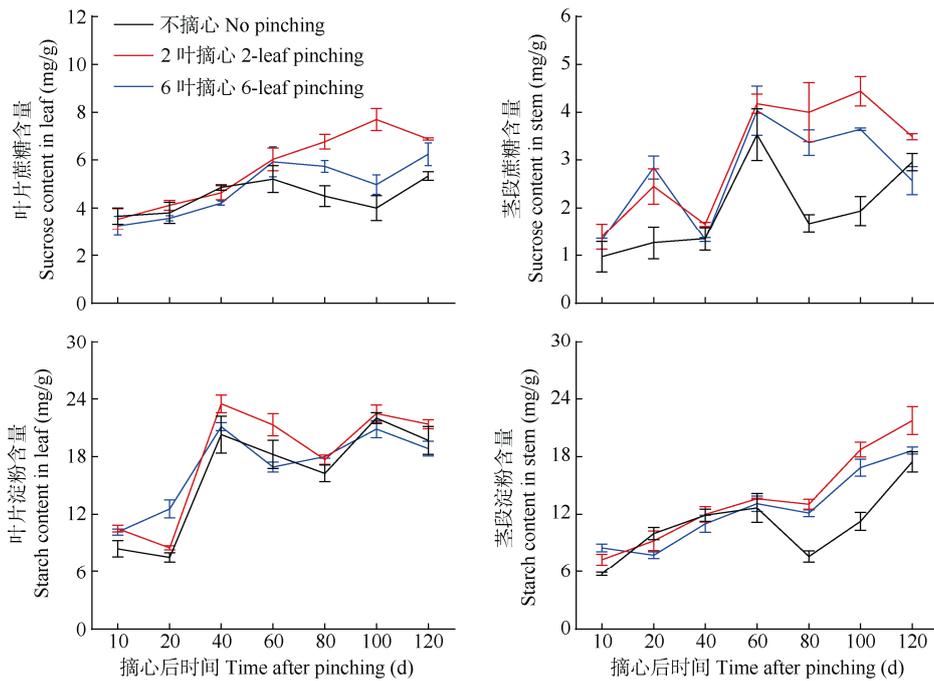


图3 摘心处理对‘巨峰’葡萄蔗糖和淀粉积累的影响

Fig. 3 Effects of shoot pinching on accumulation of sucrose and starch in ‘Kyoho’ grape

表 2 蔗糖和淀粉代谢的相关基因

Table 2 Sucrose and starch metabolism related genes

基因 Gene	分子量 (Da) Molecular weight	染色体 Chromosome	起始位置 Start site	终止位置 End site	CDS 长度 (bp) CDS length	氨基酸数 Amino acid number	等电点 pI	亲水系数 GRAVY
<i>SPS</i>	117 901.76	chr4	5 217 811	5 232 786	3 177	1 058	6.13	-0.394
<i>SS</i>	92 443.33	chr11	490 479	494 155	2 421	806	5.98	-0.254
<i>SAI</i>	72 051.05	chr16	12 049 724	12 053 766	1 950	649	4.59	-0.159
<i>NI</i>	76 174.89	chr5	339 587	343 282	2 022	673	6.75	-0.293
<i>CWI</i>	64 504.22	chr9	2 133 171	2 136 578	1 731	576	9.32	-0.444
<i>AMY</i>	47 155.17	chr3	3 981 065	3 983 504	1 275	424	5.55	-0.287
<i>BMY</i>	63 157.77	chr5-random	167 953	170 871	1 722	573	5.86	-0.312
<i>SBE</i>	95 163.04	chr18	1 102 012	1 110 496	2 523	840	5.20	-0.510
平均 Mean	78 568.90	-	-	-	2 102.63	699.88	6.17	-0.332

2.5 叶片蔗糖和淀粉代谢基因的表达

蔗糖和淀粉代谢基因的表达模式见图 4, 随着葡萄生长和果实的成熟, 叶片蔗糖磷酸合成酶基因 (*SPS*) 的表达变化总体先呈平稳状态而成熟期急剧上调, 2 叶摘心处理的 *SPS* 表达高于不摘心和 6 叶摘心, 2 叶摘心促进 *SPS* 的表达。叶片 *SS* 基因表达模式与 *SPS* 不同, 叶片 *SS* 基因在不同摘心处理的表达水平相当, *SS* 表达量在开花前期最大, 随后急剧下调, 坐果期又上调, 果实发育后期呈急剧下调趋势, 处于较低水平。不同摘心处理的 *SAI* 具有相同的表达模式, 随着果实的生长发育, 叶片 *SAI* 基因的表达水平呈下降趋势, 在果实生长后期几乎检

测不到 *SAI* 的表达。*NI* 的表达模式总体呈先升后降, 在果实硬核期之前, *NI* 处于低水平表达, 在硬核期表达水平上调, 此时, 不摘心和 6 叶摘心的 *NI* 表达量达到峰值, 而 2 叶摘心的 *NI* 表达量仍继续升高, 并在转色期时达到最大值(3.68 倍)。叶片 *CWI* 表达量总体亦呈先升后降趋势, 不摘心和 6 叶摘心的 *CWI* 处于低水平表达模式, 但是 2 叶摘心的 *CWI* 在果实膨大前期达到峰值, 随后快速下调, *CWI* 的表达水平总体远高于其余 2 组处理。这表明 2 叶摘心促进 *SPS*、*NI* 和 *CWI* 在叶片中的表达。

本研究检测了叶片淀粉代谢相关基因 *AMY*、*BMY* 和 *SBE*, 叶片 *AMY* 和 *BMY* 的表达模式相似, 总

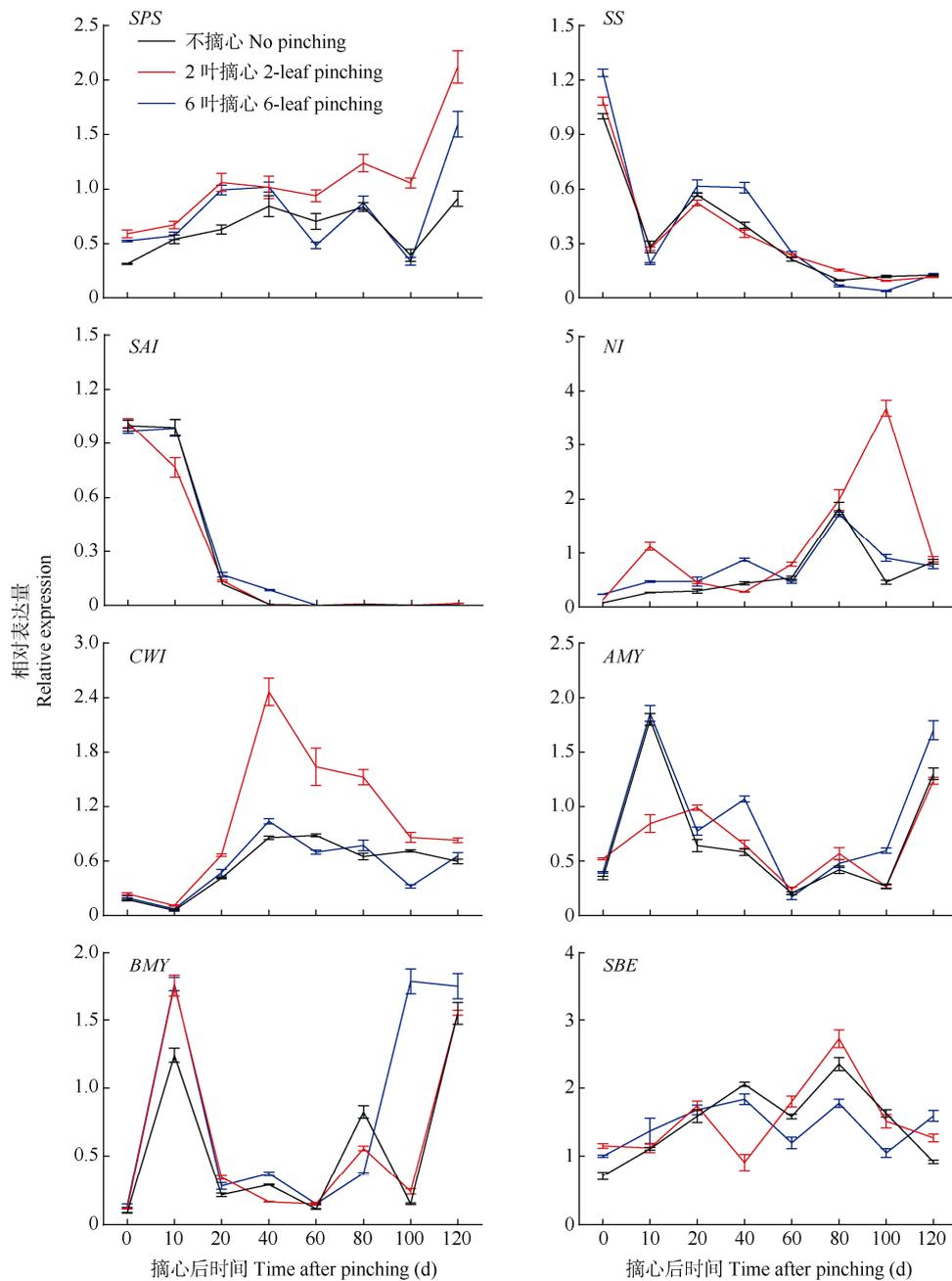


图 4 摘心处理对叶片蔗糖和淀粉代谢相关基因表达的影响

Fig. 4 Effects of shoot pinching on expression of sucrose and starch metabolism related genes in leaves

体呈“升-降-升”的表达趋势，在开花期和果实成熟期均出现表达高峰，并且表达水平相当。不同摘心处理下，2叶摘心的叶片 *AMY* 在开花期并未出现表达高峰，6叶摘心的叶片 *BMY* 在转色期出现高表达。叶片 *SBE* 的表达水平呈连续波动，总体呈先升后降的表达模式，3种摘心处理的 *SBE* 均在硬核期达到峰值。结果表明，不同摘心处理下，淀粉代谢相关基因的表达模式相近，叶片中淀粉代谢相关基因表达可能受摘心方式的影响较小。

2.6 茎段蔗糖和淀粉代谢基因的表达

对茎段中蔗糖和淀粉代谢相关基因进行转录表达分析(图 5)。在果实发育前期，茎段 *SPS* 的表达量呈缓慢上调，进入转色期后，表达量急剧上调，2叶摘心的 *SPS* 表达水平高于不摘心和 6叶摘心，因此茎段中 *SPS* 在果实发育后期呈急剧上调模式，其中 2叶摘心对 *SPS* 的表达具有较强的促进作用。茎段中 *SS* 的表达量总体呈下降趋势，果实发育成熟期时，3种摘心处理的 *SS* 表达量均较低。茎段 *SAI* 在

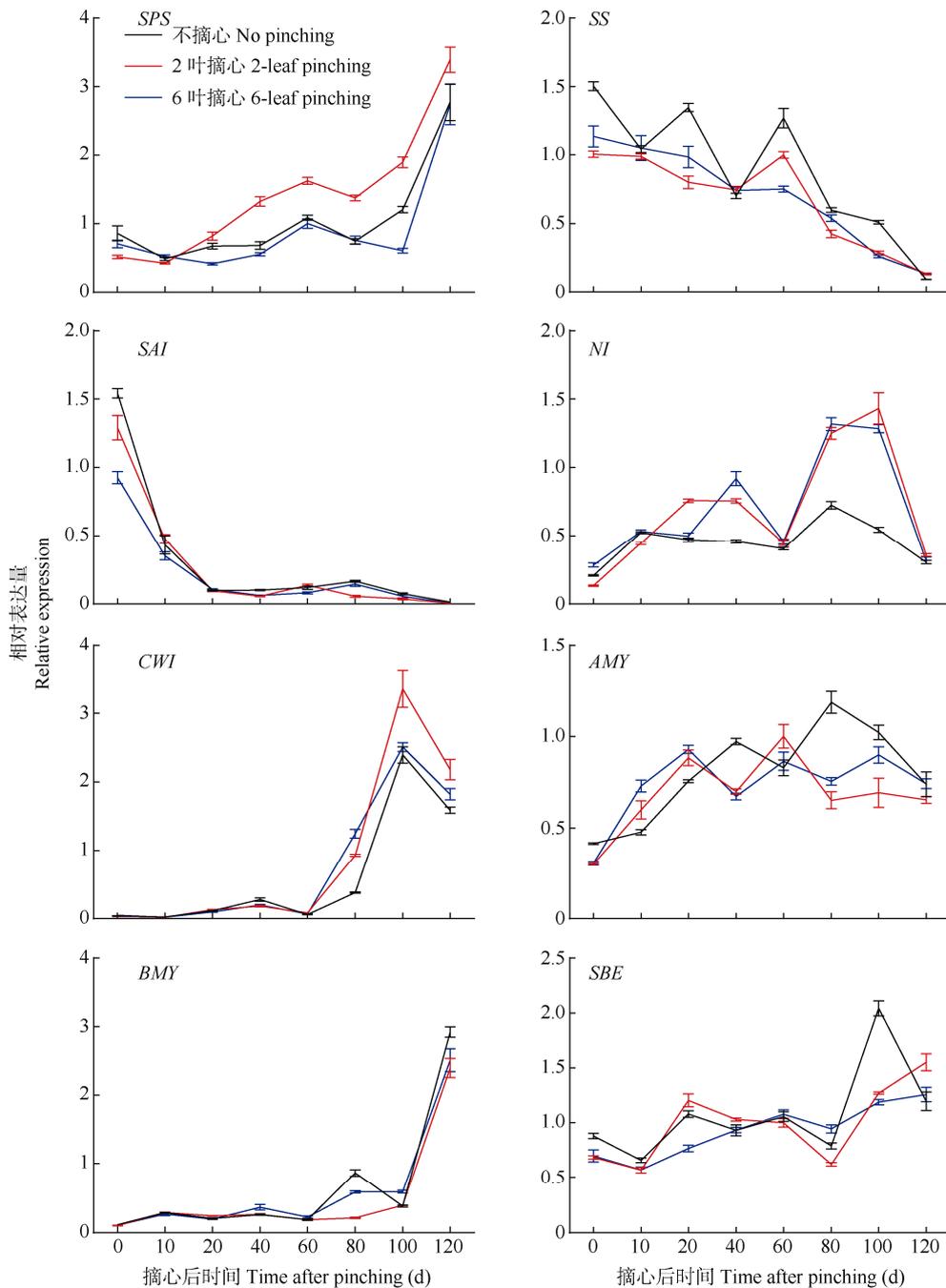


图5 摘心处理对茎段蔗糖和淀粉代谢相关基因表达的影响

Fig. 5 Effects of shoot pinching on expression of sucrose and starch metabolism related genes in stems

果实发育前期急剧下调表达,中后期处于较低水平,果实成熟时几乎检测不到,不摘心的 *SS* 和 *SAI* 表达水平总体高于摘心处理。茎段 *NI* 的表达量总体呈先升后降的变化趋势,果实发育中期,摘心的 *NI* 表达量高于不摘心。茎段 *CWI* 表达量在果实发育前期较低,从硬核期开始, *CWI* 急剧上调表达,在成熟期又下降并维持在较高的水平,2叶摘心在转色期和成熟期分别是果实发育前期的3.36和2.22倍。

因此,2叶摘心处理促进了茎段 *SPS*、*NI* 和 *CWI* 在果实发育后期的高表达。

本研究检测了茎段淀粉代谢相关基因 *AMY*、*BMY* 和 *SBE*,随着果实的生长发育, *AMY* 相对表达量呈先升后降的变化趋势,3种摘心处理下, *AMY* 的表达水平在果实发育的后期呈现较大不同,摘心处理的表达量低于不摘心,不摘心的 *AMY* 表达量在硬核期快速上调,6叶摘心的表达量变化平缓,而

2叶摘心时 *AMY* 的表达大幅下调, 在生长后期呈较低水平。茎段 *BMY* 的表达模式在不同摘心处理下相同, 在成熟期前处于较低水平, 成熟期时急剧上调。茎段 *SBE* 随着果实发育总体呈上调表达, 但是不摘心处理的在果实转色期时 *SBE* 表达量陡然升高, 而在成熟期下调。这表明2叶摘心抑制了 *AMY* 的表达, 不同摘心方式对茎段 *BMY* 和 *SBE* 的表达影响不显著。

2.7 叶片和茎段中蔗糖和淀粉代谢基因的主成分分析

不同摘心处理下不同生长时期叶片蔗糖与淀粉代谢相关基因表达水平的主成分分析结果见图6。叶片蔗糖和淀粉代谢基因的动态关联被划分为2

个维度, 变量的方差解释为65%。随着葡萄的生长和果实发育, 摘心0d, 蔗糖代谢的 *SAI*、*SS* 关联性较高, 而摘心后10d, 淀粉代谢的 *AMY* 和 *BMY* 关联性较高, 在生长中期(摘心后20~100d)是 *CWI* 和 *SBE*, 摘心后120d进入成熟期, 此时起关键作用的基因为 *SPS* 和 *NI*。在茎段中, 蔗糖和淀粉代谢基因的动态关联被划分为2个维度, 变量的方差解释为71.8%, 在葡萄生长初期(摘心后0~10d), *SAI* 和 *SS* 基因关联性高, 葡萄生长中期阶段(摘心20~100d), 占主导的基因是 *NI* 和 *AMY*, 而在葡萄生长后期(摘心后120d), 以 *SPS*、*CWI*、*BMY*、*SBE* 为主。因此, 蔗糖和淀粉代谢相关基因在生长发育过程中具有不同的响应特征和相关性。

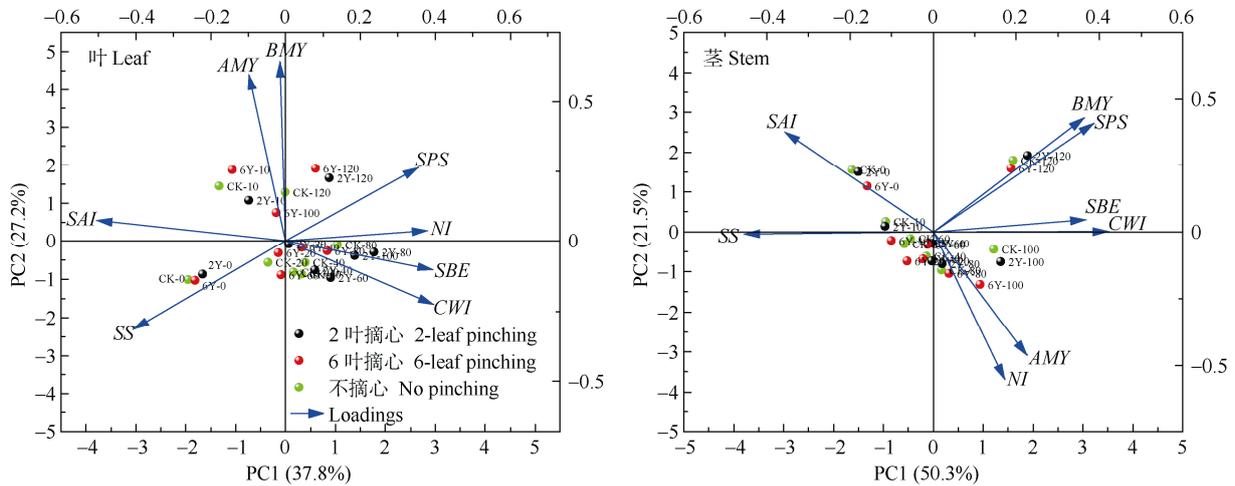


图6 ‘巨峰’葡萄叶片和茎段中蔗糖与淀粉代谢相关基因表达模式主成分分析

Fig. 6 Principal component analysis of gene expression patterns related with sucrose and starch metabolism in leaves and stems of ‘Kyoho’ grape

3 结论和讨论

3.1 2叶摘心促进花序生长和提高果实产量

栽培措施对葡萄植株生长和果实发育具有重要的作用, 摘心是葡萄控产提质的关键栽培方式, 不同摘心处理可以分为不同时期摘心和不同留叶数摘心, 摘心时期的选择多以花前摘心为主, 并且也是葡萄栽培中广泛推广的方式。研究表明, 早摘心促进藤稔葡萄果实增大和果实品质提高^[11], 对山葡萄‘北冰红’和‘雪兰红’进行花前摘心处理, 可以提高坐果率、增加产量、降低生理落果率、提高霜霉病抗性^[12-13]。虽然葡萄栽培上多采用花前摘心的方式, 但是也有研究表明‘申丰’和‘信浓乐’在花前7d摘心, 导致更早出现卷须、消耗养分、对坐果不利,

适宜在初花期和盛花期进行摘心^[4]。摘心留叶数的选择也存在品种特异性, 从1叶摘心到7叶摘心均在生产上应用, 对于一年两收栽培的‘夏黑’葡萄宜采用4叶或6叶摘心处理, 可促进葡萄成花^[14]。而‘巨峰’葡萄应采取重摘心和早摘心的方式, 能够促进花穗生长和基部叶片面积的扩增, 利于营养器官和生育器官生长发育^[15]。

本研究以不摘心为对照, 对‘巨峰’葡萄进行2叶和6叶摘心处理, 摘心处理抑制叶片生长和茎段增粗, 有趣的是, 在‘巨峰’葡萄生产实践中普遍发现, 茎段过粗容易导致所在结果枝上的果实出现单性结实现象, 因此通过适当摘心可以减少葡萄第二年出现单性结实。此外, 2叶摘心可促进花序(果穗)的早期快速生长, 同时, 2叶摘心方式显著提高

‘巨峰’葡萄单果质量、穗质量和单株产量,通过 2 叶摘心抑制营养生长而促进生殖生长,提高果质量和产量。因此 2 叶摘心能够促进花序早期的快速生长,并且提高果实产量,摘心处理可以一定程度抑制第 2 年果实出现单性结实的现象。

3.2.2 叶摘心促进果实可溶性糖、蔗糖和淀粉的积累

与呼吸跃变型果实不同,葡萄属于糖直接积累型果实,除早期在果实中以淀粉形式存在,后期大部分以可溶性糖的形式储存在液泡中^[16]。果实中糖分的来源除通过自身的合成外,大部分来自源器官的合成积累后转运至果实中,蔗糖是葡萄韧皮部糖分运输的主要形式^[17],在幼果期主要是转化为糖、有机酸、结构物质等,成熟期时主要分解为葡萄糖和果糖。研究表明栽培措施对糖分调节和积累具有重要的影响,包括疏花疏果^[18-19]、套袋^[20]、环剥^[21]、树形^[22]、根域限制^[23]、外源施用^[24-25]等。本研究中‘巨峰’葡萄果实可溶性固形物测定结果表明,摘心处理下果实在转色期前后的可溶性固形物含量高于不摘心,说明摘心处理促进果实可溶性糖的积累,这与山葡萄摘心的试验结果相似,山葡萄选择中等摘心(3~4 片叶摘心),具有果穗大、含糖量高、总酸低的特点^[26]。

叶片和茎段中的蔗糖和淀粉含量的测定结果表明,不同摘心处理的叶片和茎段中蔗糖含量有显著差异,摘心处理下叶片中蔗糖含量在果实发育的后期显著高于不摘心处理,其中 2 叶摘心的促进作用最大,此阶段源器官蔗糖的高水平积累,为‘巨峰’葡萄的果实发育和成熟提供了充足的蔗糖供应,并在后期转化为果实中的果糖和葡萄糖。淀粉代谢显得更为复杂,呈现出合成和分解同时进行的动态进程^[27-28],茎段中淀粉含量在摘心处理下显著高于不摘心处理,摘心处理利于淀粉在茎段中的积累,而叶片中淀粉的积累不受摘心方式的影响。‘巨峰’葡萄 2 叶摘心促进果实可溶性糖的快速积累,同时促进蔗糖在叶片和茎段中的积累,为果实成熟提供保障,此外还促进淀粉在茎段中的贮存,茎段中充足的淀粉积累为果实发育、新季度葡萄发芽和开花奠定重要的营养基础。

3.3.2 叶摘心调控糖代谢相关基因的表达进而调控糖代谢进程

葡萄中糖类物质的积累除需要转运蛋白的运

输^[29],还受 WRKY 等转录因子的调控^[30],更直接受合成分解代谢相关基因的作用,进而参与糖代谢进程。在蔗糖合成方向,蔗糖磷酸合成酶(SPS)是蔗糖合成的关键酶,SPS 的活性一定程度反映了蔗糖的合成能力^[31],‘巨峰’葡萄叶片和茎段中蔗糖含量在 2 叶摘心处理显著高于其他处理,同时叶片和茎段中 SPS 基因呈上调表达,2 叶摘心处理促进 SPS 的高表达进而促进蔗糖的合成。SS 可分为合成和分解 2 个方向,不同物种 SS 的合成分解方向差异明显,在葡萄中 SS 常与转化酶参与蔗糖的分解代谢^[17,32],‘美人指’葡萄的 SS 分解活性显著高于合成活性^[33]。在不同摘心方式下,‘巨峰’葡萄 SS 基因在叶片和茎段中的表达均呈下调模式,随着果实的成熟,SS 的活性逐渐降低。因此,2 叶摘心促进 SPS 的高表达,促进蔗糖的合成。

转化酶调控葡萄中蔗糖代谢的分解方向,包括 SAI、NI 和 CWI,不可逆地将蔗糖转化为以葡萄糖和果糖为主的己糖^[34],前人^[35-36]研究表明 SAI 在果实中具有较高的活性,是蔗糖转化分解的关键酶,但是‘巨峰’葡萄叶片和茎段中 SAI 的表达均呈急剧下调模式,并且在果实发育中后期处于极低的水平,显然,叶片和茎段 SAI 的表达模式与前人报道的果实不同。摘心处理的叶片和茎段中 NI 和 CWI 的表达水平总体高于不摘心处理,其中 2 叶摘心在果实发育后期的作用最显著。因此,2 叶摘心促进转化酶基因 NI 和 CWI 的表达调节蔗糖的转化分解。

淀粉在 AMY、BMY 和 SBE 等降解酶协同作用下,降解为麦芽糖、葡萄糖,随后用于合成蔗糖、植物代谢和生长发育^[37-38]。叶片中淀粉代谢相关基因 AMY、BMY 和 SBE 的表达受摘心方式的影响较小,茎段中 BMY 和 SBE 也有类似结果,但是摘心处理能够抑制茎段 AMY 在果实发育后期的表达,减弱淀粉降解进程从而促进茎段淀粉积累,其中 2 叶摘心的抑制作用最强。因此,‘巨峰’葡萄 2 叶摘心提高 SPS、NI 和 CWI 的表达,促进蔗糖合成和果实发育后期蔗糖的分解转化,此外,通过抑制茎段 AMY 的表达进而促进茎段淀粉的积累。

参考文献

- [1] MENG F R. The cultivation status and suggestions in ‘Kyoho’ grape in Yingkou [J]. N Fruit, 2018(3): 48-49. doi: 10.16376/j.cnki.bfjgs.2018.03.022.
- 孟凡荣. 营口地区露地‘巨峰’葡萄栽培现状与建议 [J]. 北方果树,

- 2018(3): 48–49. doi: 10.16376/j.cnki.bfgs.2018.03.022.
- [2] YANG Z Y. The research about family tree of Kyoho [J]. *Sino-Overs Grape Wine*, 2005(2): 38–41. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2005.02.014. 杨治元. 巨峰系葡萄家谱研究 [J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2005(2): 38–41. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2005.02.014.
- [3] MIAO Y. Labor-saving cultivation techniques of ‘Kyoho’ grapevine [J]. *SE Hort*, 2020, 8(1): 37–40. doi: 10.3969/j.issn.2095-5774.2020.01.010. 缪颖. 巨峰葡萄省力化栽培技术 [J]. *东南园艺*, 2020, 8(1): 37–40. doi: 10.3969/j.issn.2095-5774.2020.01.010.
- [4] ZHA Q, XI X J, HE Y N, et al. Effects of different tip removal periods on the fruit setting rate of grapes during flowering [J]. *Sino-Overs Grape Wine*, 2019(4): 29–31. doi: 10.13414/j.cnki.zwpp.2019.04.006. 查倩, 奚晓军, 和雅妮, 等. 花期不同摘心时期对葡萄坐果率的影响 [J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2019(4): 29–31. doi: 10.13414/j.cnki.zwpp.2019.04.006.
- [5] FROMMER W B, SONNEWALD U. Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species [J]. *J Exp Bot*, 1995, 46(6): 587–607. doi: 10.1093/jxb/46.6.587.
- [6] WANG X Q, HUANG W D, ZHAN J C. Molecular biology mechanism of increasing the sugar content in wine grape [J]. *Sino-Overs Grape Wine*, 2005(1): 7–9. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2005.01.002. 王秀芬, 黄卫东, 战吉成. 提高酿酒葡萄糖份含量的分子生物学机制 [J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2005(1): 7–9. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2005.01.002.
- [7] ZHU X D, HANG C B, WU W M, et al. Enzyme activities and gene expression of starch metabolism provide insights into grape berry development [J]. *Hort Res*, 2017, 4(1): 17018. doi: 10.1038/hortres.2017.18.
- [8] DONG Z H, LUO G G. Methods of estimating leaf area of grapevines [J]. *Acta Agric Univ Pekin*, 1991, 17(2): 103–106. 董振华, 罗国光. 葡萄叶面积的估测法 [J]. *北京农业大学学报*, 1991, 17(2): 103–106.
- [9] PAN H, LAI C C, ZHANG J, et al. Selection of reference genes for RT-qPCR from the red callus of *Vitis davidii* (Rom. Caill.) Foëx under different light qualities [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, 25(6): 1407–1413. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.01038. 潘红, 赖呈纯, 张静, 等. 不同光质条件下刺葡萄红色愈伤组织的 RT-qPCR 内参基因筛选 [J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(6): 1407–1413. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.01038.
- [10] LAI C C, PAN H, ZHANG J, et al. Selection and validation of reference genes for quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR) after different shoot pinching treatments on grape (*Vitis vinifera* L.) [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2019, 41(5): 890–900. doi: 10.13836/j.jjau.2019102. 赖呈纯, 潘红, 张静, 等. 葡萄不同摘心处理下 qRT-PCR 内参基因的筛选与验证 [J]. *江西农业大学学报*, 2019, 41(5): 890–900. doi: 10.13836/j.jjau.2019102.
- [11] ISHIKAWA K, BABA T, FUJISAWA H, et al. Effects of flower thinning, timing of shoot pinching and girdling on berry enlargement and quality of ‘Fujiminori’ grapes [J]. *Jpn J Farm Work Res*, 2016, 51(3): 101–107. doi: 10.4035/jsfwr.51.101.
- [12] SONG R G, MA Y K, ZHANG B X, et al. Effect of pinching bearing branches in different periods on fruit set rate and yield in *Vitis amurensis* Rupr. [J]. *N Hort*, 2010(11): 44–45. doi: 10.11937/bfy.2010.011013. 宋润刚, 马玉坤, 张宝香, 等. 山葡萄结果枝不同时期摘心对坐果率和产量影响 [J]. *北方园艺*, 2010(11): 44–45. doi: 10.11937/bfy.2010011013.
- [13] LI X H, ZHAO Y, YANG Y M, et al. Effects of different stages pinching of bearing branch on fruit-set and yield in new variety of *Vitis amurensis* Rupr. “Xuelanhong” [J]. *Spec Wild Econ Anim Plant Res*, 2014, 36(4): 9–12. doi: 10.3969/j.issn.1001-4721.2014.04.004. 李晓红, 赵滢, 杨义明, 等. 山葡萄新品种“雪兰红”结果枝不同时期摘心对坐果率和产量的影响 [J]. *特产研究*, 2014, 36(4): 9–12. doi: 10.3969/j.issn.1001-4721.2014.04.004.
- [14] ZHU W, LIN L, XIE S Y, et al. Effects of pinching on flower differentiation in winter buds at different nodes of ‘Summer Black’ grape under two-crop-a-year cultivation [J]. *J Fruit Sci*, 2020, 37(2): 226–234. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20190312. 朱维, 林玲, 谢蜀豫, 等. 摘心对一年两收栽培‘夏黑’葡萄不同节位冬芽花芽分化的影响 [J]. *果树学报*, 2020, 37(2): 226–234. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20190312.
- [15] CHEN J, LIU X. Effects of early & heavy tipping on the growth and development of shoots of kyoho grape [J]. *S China Fruit*, 2016, 45(6): 100–101. doi: 10.13938/j.issn.1007-1431.20160197. 陈建, 刘晓. 巨峰葡萄早摘心和重摘心对新梢生长发育的影响 [J]. *中国南方果树*, 2016, 45(6): 100–101. doi: 10.13938/j.issn.1007-1431.20160197.
- [16] DAVIES C, ROBINSON S P. Sugar accumulation in grape berries: Cloning of two putative vacuolar invertase cDNAs and their expression in grapevine tissues [J]. *Plant Physiol*, 1996, 111(1): 275–283. doi: 10.1104/pp.111.1.275.
- [17] SUN L J, MA L, WANG Z J. Research advance of sugar metabolism of grape berry [J]. *Sino-Overs Grape Wine*, 2008(6): 70–72. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2008.06.022. 孙凌俊, 马丽, 王振家. 葡萄果实糖代谢的研究进展 [J]. *中外葡萄*

- 与葡萄酒, 2008(6): 70–72. doi: 10.3969/j.issn.1004-7360.2008.06.022.
- [18] SUN Q Y, HAN N, SUN Y X, et al. Effect of berry-thinning on sugar content and relative enzyme activities during berry ripening in ‘Cabernet Sauvignon’ grape [J]. *N Hort*, 2015(9): 18–22. doi: 10.11937/bfy.201509005.
- 孙庆扬, 韩宁, 孙玉霞, 等. 疏粒处理对“赤霞珠”葡萄果实含糖量及相关代谢酶活性的影响 [J]. *北方园艺*, 2015(9): 18–22. doi: 10.11937/bfy.201509005.
- [19] MANG L T, ZHAO W D, GUO X W, et al. Research of different trellis and fruit load on the fruit quality of red globe grape [J]. *N Fruit*, 2011(5): 11–12. doi: 10.3969/j.issn.1001-5698.2011.05.005.
- 满丽婷, 赵文东, 郭修武, 等. 不同架式和负载量对“晚红”葡萄果实品质的研究 [J]. *北方果树*, 2011(5): 11–12. doi: 10.3969/j.issn.1001-5698.2011.05.005.
- [20] ZHOU X B, GUO X W. Effects of bagging on the fruit sugar metabolism and invertase activities in ‘Red Globe’ grape during fruit development [J]. *J Fruit Sci*, 2005, 22(3): 207–210. doi: 10.3969/j.issn.1009-9980.2005.03.004.
- 周兴本, 郭修武. 套袋对“红地球”葡萄果实发育过程中糖代谢及转化酶活性的影响 [J]. *果树学报*, 2005, 22(3): 207–210. doi: 10.3969/j.issn.1009-9980.2005.03.004.
- [21] CHEN J Y, FANG J B, GU H, et al. Influence of girdling and gibberellic acid application on the fruit characteristics of Red Globe grape cultivar [J]. *J Fruit Sci*, 2005, 22(6): 610–614. doi: 10.3969/j.issn.1009-9980.2005.06.003.
- 陈锦永, 方金豹, 顾红, 等. 环剥和 GA 处理对“红地球”葡萄果实性状的影响 [J]. *果树学报*, 2005, 22(6): 610–614. doi: 10.3969/j.issn.1009-9980.2005.06.003.
- [22] ZHAO Q F, GUO W J, XUN Z L, et al. Effect of tree shape on sugar content and enzymes activities of sucrose metabolism in wine grape fruit [J]. *J Henan Agric Sci*, 2021, 50(5): 122–128. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2021.05.017.
- 赵旗峰, 郭文娇, 荀志丽, 等. 树形对酿酒葡萄果实糖含量及蔗糖代谢相关酶活性的影响 [J]. *河南农业科学*, 2021, 50(5): 122–128. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2021.05.017.
- [23] ZHU L N, TANG X L, LU C Y, et al. Effect of the restriction of rooting zone on the growth, fruit quality and the content of nutritional element of Fujiminori grapevine [J]. *S China Fruit*, 2004, 33(5): 80–82. doi: 10.3969/j.issn.1007-1431.2004.05.045.
- 朱丽娜, 唐晓兰, 陆春燕, 等. 根域限制对藤稔葡萄生长、果实品质及营养元素含量的影响 [J]. *中国南方果树*, 2004, 33(5): 80–82. doi: 10.3969/j.issn.1007-1431.2004.05.045.
- [24] XIA H, SHEN Y Q, DENG H H, et al. Melatonin application improves berry coloration, sucrose synthesis, and nutrient absorption in ‘Summer Black’ grape [J]. *Food Chem*, 2021, 356: 129713. doi: 10.1016/j.foodchem.2021.129713.
- [25] DEBNATH B, HUSSAIN M, LI M, et al. Exogenous melatonin improves fruit quality features, health promoting antioxidant compounds and yield traits in tomato fruits under acid rain stress [J]. *Molecules*, 2018, 23(8): 1868. doi: 10.3390/molecules23081868.
- [26] LU W P, ZHANG Q T, FAN S T, et al. Effects of different leaves pinching of bearing branches on fruit quality and yield *Vitis amurensis* Rupr. [J]. *Spec Wild Econ Anim Plant Res*, 2014, 36(2): 22–28. doi: 10.3969/j.issn.1001-4721.2014.02.006.
- 路文鹏, 张庆田, 范书田, 等. 山葡萄结果枝摘心不同留叶数对果实品质和产量的影响 [J]. *特产研究*, 2014, 36(2): 22–28. doi: 10.3969/j.issn.1001-4721.2014.02.006.
- [27] NORONHA H, CONDE C, DELROT S, et al. Identification and functional characterization of grapevine transporters that mediate glucose-6-phosphate uptake into plastids [J]. *Planta*, 2015, 242(4): 909–920. doi: 10.1007/s00425-015-2329-x.
- [28] SWIFT J G, BUTTROSE M S, POSSINGHAM J V. Stomata and starch in grape berries [J]. *Vitis*, 2013(12): 38–45. doi: 10.5073/vitis.1973.12.38-45.
- [29] BREIA R, CONDE A, CONDE C, et al. VvERD6113 is a grapevine sucrose transporter highly up-regulated in response to infection by *Botrytis cinerea* and *Erysiphe necator* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 154: 508–516. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.06.007.
- [30] HUANG T, YU D, WANG X Q. VvWRKY22 transcription factor interacts with VvSnRK1.1/VvSnRK1.2 and regulates sugar accumulation in grape [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2021, 554: 193–198. doi: 10.1016/j.bbrc.2021.03.092.
- [31] HARBRON S, FOYER C, WALKER D. The purification and properties of sucrose-phosphate synthetase from spinach leaves: The involvement of this enzyme and fructose biphosphatase in the regulation of sucrose biosynthesis [J]. *Arch Biochem Biophys*, 1981, 212(1): 237–246. doi: 10.1016/0003-9861(81)90363-5.
- [32] LIU L Y. The physiological study on the sugar and acid accumulations and metabolic regulation mechanisms of *Vitis amurensis* Rupr. grape [D]. Yangling: Northwest Agricultural & Forestry University, 2016.
- 刘丽媛. 山葡萄糖酸积累规律及代谢调控机理研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [33] LI M G, DENG Q X, LÜ X L, et al. Sugar accumulation and sucrose-metabolizing enzymes activities of ‘Manicule Finger’ grape [J]. *J NW Agric For Univ (Nat Sci)*, 2016, 44(8): 185–190. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.08.027.

- 李梦鸽, 邓群仙, 吕秀兰, 等. ‘美人指’葡萄果实糖积累和蔗糖代谢相关酶活性的研究 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(8): 185–190. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.08.027.
- [34] ZHAO J T. Advances in research on invertase in plant development and response to abiotic and biotic stresses [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2016, 24(3): 352–358. doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.03.015.
- 赵杰堂. 蔗糖转化酶在高等植物生长发育及胁迫响应中的功能研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2016, 24(3): 352–358. doi: 10.1926/j.issn.1005-3395.2016.03.015.
- [35] YAN M L, WANG Z P, FAN Y, et al. Roles of sucrose-metabolizing enzymes in accumulation of sugars in ‘Cabernet Sauvignon’ grape fruit [J]. *J Fruit Sci*, 2010, 27(5): 703–707. doi: 10.13925/j.cnki.gsx.2010.05.007.
- 闫梅玲, 王振平, 范永, 等. 蔗糖代谢相关酶在赤霞珠葡萄果实糖积累中的作用 [J]. 果树学报, 2010, 27(5): 703–707. doi: 10.13925/j.cnki.gsx.2010.05.007.
- [36] NIE Y D, ZHONG H L, DUN B Q, et al. Expression of soluble acid invertase gene and its relationship with sugar accumulation in sweet sorghum stem [J]. *Sci Agric Sin*, 2013(21): 4506–4514. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2013.21.013.
- 聂元冬, 钟海丽, 顿宝庆, 等. 甜高粱 *S4I* 基因的表达与茎秆糖分积累的相关性分析 [J]. 中国农业科学, 2013(21): 4506–4514. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2013.21.013.
- [37] ZEEMAN S C, SMITH S M, SMITH A M. The diurnal metabolism of leaf starch [J]. *Biochem J*, 2007, 401(1): 13–28. doi: 10.1042/BJ20061393.
- [38] DENG P R, TANG X M, WEI Q Y, et al. Advance in the decomposition mechanism of starch in plant leaves [J]. *Guangxi Agric Sci*, 2009, 40(2): 147–152. doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2009.02.009.
- 邓平壤, 唐向民, 韦清源, 等. 植物叶片淀粉分解机理研究进展 [J]. 广西农业学报, 2009, 40(2): 147–152. doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2009.02.009.