

蔡小林,潘介春,周煜棉,等.荔枝糖酸代谢特性及其调控研究进展[J].江苏农业科学,2018,46(4):17-22.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.04.004

# 荔枝糖酸代谢特性及其调控研究进展

蔡小林,潘介春,周煜棉,刘红红

(广西大学农学院,广西南宁 530004)

**摘要:**荔枝风味主要取决于荔枝果肉中的糖酸组分及其比例,因此采取一定措施对荔枝糖酸积累与代谢进行调控,可提高果实风味品质。首先介绍荔枝果实糖酸组分构成、果实糖酸积累特性,并从营养调控、激素调控及分子调控 3 个方面较为全面地综述荔枝糖酸品质调控的研究进展,并针对目前研究存在的问题及今后的研究方向进行探讨与展望。

**关键词:**荔枝;糖酸积累;糖酸代谢;风味品质;营养调控;激素调控;分子调控;存在问题;研究进展

**中图分类号:** S667.101 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)04-0017-05

荔枝(*Litchi chinensis* Sonn.)为无患子科(Sapindaceae)荔枝属(*Litchi*)植物,是原产于我国的最重要的经济常绿果树之一,因其肉厚、味佳、色艳,自古具有“中华珍品,岭南果王”之美誉,是我国最具国际竞争力的果品之一<sup>[1]</sup>。然而生产中,荔枝果实品质逐年下降,特别是糖酸含量比例失调,导致市场价值下滑,这不仅与现有人工劳动成本的增加,致使荔枝园疏于管理以及气象环境改变有关,也与不科学的栽培管理措施有关。因此,在了解荔枝糖酸代谢特性的前提下,开展荔枝果实糖酸含量的调控研究,对荔枝增糖降酸,提高果实品质具有生产实践意义。

## 1 荔枝果实中糖酸组分构成

### 1.1 糖组分及甜度值

目前在荔枝的假种皮中检测到的糖分主要有蔗糖、葡萄糖、果糖<sup>[2-4]</sup>。不同的荔枝品种糖组分比例表现不一致,表现出多种可溶性糖累积类型,根据单糖与双糖比值<sup>[1,5]</sup>常分为以积累蔗糖为主的蔗糖积累型(单糖含量/蔗糖含量 $<1$ ),如糯米糍<sup>[6-7]</sup>、鸡嘴荔<sup>[7]</sup>、钦州红荔<sup>[8]</sup>;以积累单糖为主的还原糖积累型(单糖含量/蔗糖含量 $>2$ ),如妃子笑<sup>[6-7]</sup>、黑叶<sup>[8-9]</sup>、灵山香荔<sup>[8]</sup>;蔗糖与单糖含量相近的中间积累型( $1<$ 单糖含量/蔗糖含量 $<2$ ),如桂味<sup>[10]</sup>、三月红<sup>[7]</sup>等。这与同为无患子科的龙眼的糖积累类型一致<sup>[11]</sup>。相比之下,其他水果往往缺乏中间积累型,如菠萝主要以蔗糖积累型为主,少数品种为单糖积累型<sup>[12]</sup>;黄皮主要为单糖积累型,而蔗糖含量表现最低<sup>[13]</sup>;毛叶枣多为单糖积累型,个别品种为蔗糖积累型<sup>[14]</sup>。

荔枝甜度与所含糖组分及其比例密切相关,而不同糖组分对甜度的贡献不同,果糖、蔗糖和葡萄糖的甜度分别为 1.75、1.00、0.75<sup>[15-17]</sup>,也有将果糖、蔗糖和葡萄糖的甜度赋值为 2.30、1.35、1.00<sup>[18]</sup>。由于不同荔枝品种糖积累类型不同,其糖组分比例存在差异,因此荔枝总糖含量较高的品种,其口感不一定偏甜,如妃子笑总糖含量高于糯米糍和桂味,但妃子笑是葡萄糖积累型,而糯米糍是蔗糖积累型,50%以上是蔗糖,桂味是中间积累型,3 种糖组分含量比较均匀<sup>[19]</sup>。而以甜度值为判定依据可以较好地反映果实的综合甜味<sup>[20]</sup>,甜度值计算公式为甜度乘以对应的糖组分含量,即甜度值 $=1.75 \times \text{果糖} + 1.00 \times \text{蔗糖} + 0.75 \times \text{葡萄糖}$ <sup>[15-17]</sup>,滋味物质对甜度的贡献率不仅与浓度有关,还与自身的阈值有关<sup>[19]</sup>,荔枝蔗糖、葡萄糖、果糖的味感阈值分别为 24、90、52 mmol/L<sup>[19]</sup>,只有当滋味物质含量大于味感阈值时,该糖组分才会对果实风味产生影响<sup>[19]</sup>。

### 1.2 酸组分及酸味决定

不同水果有机酸组分存在差异,根据含量最高的有机酸种类可划分为苹果酸优势型、柠檬酸优势型和酒石酸优势型<sup>[21-22]</sup>,荔枝属于苹果酸优势型<sup>[7]</sup>,但荔枝果肉中的有机酸组分尚未有定论。Paull 等研究发现,荔枝中主要的有机酸是琥珀酸和苹果酸<sup>[10,23]</sup>;黄桂颖等用反向高效液相色谱法(RP-HPLC)测定桂味荔枝果肉中的有机酸时发现,苹果酸是荔枝果肉中的主要有机酸,其次是乳酸、酒石酸、乙酸、琥珀酸、柠檬酸和草酸,并检测到少量富马酸和丙酮酸<sup>[24]</sup>;黄沛苍等利用高效液相色谱法(HPLC)测定荔枝中的有机酸含量时发现,果肉中含有苹果酸、酒石酸、琥珀酸等<sup>[25]</sup>;温青玉对桂味、妃子笑、怀枝 3 个荔枝品种果实成熟过程中的有机酸含量分析表明,荔枝果肉中的有机酸主要组分是苹果酸、酒石酸,其次是琥珀酸和乙酸<sup>[26]</sup>。3 个品种中,妃子笑果肉中酒石酸和琥珀酸含量最高,淮枝果肉中苹果酸和乙酸含量最高。而 Wang 等在所测的 8 个荔枝品种中并未发现琥珀酸,认为荔枝假种皮中的主要有机酸是苹果酸和酒石酸<sup>[7]</sup>。

与不同糖组分反映不同甜度相似,不同有机酸所呈现的酸度也存在差异,以含 1 个结晶水的柠檬酸为基准(定为 100),乳酸(50%)、无水柠檬酸、苹果酸、酒石酸、富马酸的酸

收稿日期:2016-09-16

基金项目:现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-33-09);

现代农业产业技术体系建设(广西荔枝龙眼创新团队)项目(编号:nycytxgtd-03-12)。

作者简介:蔡小林(1991—),男,湖南株洲人,硕士研究生,研究方向为果树栽培与生理。E-mail:765585395@qq.com。

通信作者:潘介春,副教授,研究方向为果树栽培生理及育种。

E-mail:markpan2004@126.com。

味强度分别为 60、110、125、130 和 165<sup>[27]</sup>。柠檬酸产生酸感快、持续时间短;酒石酸稍有涩感,但酸味爽口;苹果酸酸味爽口,微有苦涩,呈味速度较缓慢,酸感持续时间长于柠檬酸<sup>[28]</sup>。味感阈值在酸味感知中具有决定作用,只有当酸含量高于味感阈值时人们才能感觉到酸味<sup>[29-30]</sup>。对荔枝而言,苹果酸和酒石酸的味感阈值分别为 0.75、0.70 mmol/L<sup>[19]</sup>。

## 2 荔枝果实糖酸积累特性

### 2.1 荔枝果实成熟过程中糖酸含量变化

荔枝属于糖直接积累型果实,光合产物输入果实仅在果实生长发育早期有淀粉的积累,其余均以可溶性糖的形式输入果实并贮藏于液泡中<sup>[31]</sup>。荔枝成熟总是伴随着总糖含量的逐渐上升<sup>[26,32]</sup>,但黄辉白等对桂味和 M-选荔枝的研究发现,因果实膨大水分进入的稀释效应使总糖含量在迅速上升之前会出现下降现象<sup>[23]</sup>。

不同水果的成熟过程中糖酸组分积累情况存在差异<sup>[33-35]</sup>,就荔枝而言,糖组分的变化可能存在品种差异,如桂味和 M-选荔枝蔗糖含量表现稳步上升而无暂时下降现象,葡萄糖和果糖表现明显的暂时下降<sup>[23]</sup>,而李建国等研究发现,糯米糍、怀枝荔枝品种果实蔗糖含量的变化呈先上升后下降再回升的趋势,而葡萄糖和果糖含量一直呈上升趋势<sup>[4]</sup>。温青玉比较妃子笑、淮枝、桂味 3 个荔枝品种成熟时也发现,这 3 个品种葡萄糖和果糖含量逐渐增加,而蔗糖含量先增加后降低<sup>[26]</sup>。而罗诗等研究发现,妃子笑荔枝不同花期的果实糖积累存在差异,表现为早花果的糖分积累主要发生在 II a 期,晚花果的糖分积累主要发生在 II b 期<sup>[36]</sup>。荔枝果实假种皮糖积累在果实发育后期表现为迅速上升,但糖分积累型不同的荔枝品种在果实近充分成熟时会出现“退糖”现象,如以积累还原糖为主的妃子笑<sup>[2]</sup>。“退糖”现象还在荔枝新品种贵妃红上有报道,但并未报道其糖分积累类型<sup>[37]</sup>。

荔枝与其他大多数果实如椪柑<sup>[34]</sup>、枣<sup>[35]</sup>等在果实成熟进程中早期不断积累有机酸,后期有机酸含量逐渐下降。Paull 等研究发现,在果肉形成期,荔枝假种皮中可滴定酸、琥珀酸、苹果酸含量逐渐增加,而当果实达到成熟时,其含量从荔枝花后 4 周急剧下降,而后三者变化幅度很小;而柠檬酸含量在果肉的整个发育过程中始终维持低水平;维生素 C 含量随着果实的发育逐渐减少,当果实完全成熟时,维生素 C 含量略有增加<sup>[10]</sup>。黄辉白等试验也表明,假种皮生长初期琥珀酸含量极高,后期迅速下降且与苹果酸含量相近<sup>[23]</sup>。这一变化被视为荔枝有机酸代谢的一大特点,并解释为琥珀酸充当呼吸底物或转化为糖类物质而迅速下降。Wang 等对 8 个荔枝品种不同发育时期果肉中有机酸的研究表明,苹果酸在果肉形成期含量逐渐增加,而当达到成熟时急剧下降;维生素 C 含量随着果实的发育逐渐减少,而当果实完全成熟时,维生素 C 含量略有增加<sup>[7]</sup>。

此外,荔枝糖积累变化与运输途径存在密切关系,一般认为韧皮部是糖运输部位<sup>[38]</sup>,但袁炜群等对妃子笑、淮枝果梗微环剥试验发现,微环剥后果实仍有糖分积累,认为葡萄糖异生(有机酸转化为糖)或其他低效率运输组织同化物输送可能是韧皮部阻断后糖分的获取途径<sup>[39]</sup>。荔枝果肉是从种柄上衍生出来的假种皮,其只与种柄的维管系统有小面积的

连接<sup>[23]</sup>,后来 Wang 等研究发现,在荔枝珠柄处存在大量胞间连丝,认为共质体途径是可溶性糖进入果实的主要途径<sup>[40]</sup>。

### 2.2 糖酸代谢相关酶活性变化

荔枝糖积累及其组分取决于蔗糖代谢相关酶活性及其组成,包括蔗糖转化酶(sucrose invertase, SI)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)<sup>[2,5]</sup>,荔枝糖组分构成主要与 SS 有关,而与 SPS 无关<sup>[5]</sup>。王惠聪等研究发现,积累蔗糖为主的糯米糍具有较高的 SS、SPS 活性,而转化酶活性较低;以积累还原糖为主的妃子笑的 SS、SPS 活性较低,而转化酶活性较高<sup>[2]</sup>,类似的研究 Yang 等也有报道<sup>[5]</sup>,他们对 42 个荔枝品种成熟期果实糖代谢及其相关酶活性研究发现,单糖/双糖与酸性转化酶(soluble acid invertase, SAI)和 SS 活性成极显著正相关,而与 SPS 活性无显著性关系<sup>[5]</sup>。单糖含量/双糖含量值与细胞壁酸性转化酶(cell wall acid invertase, CWAI)、SAI 和 SS 活性极显著正相关<sup>[5]</sup>。

有机酸代谢主要包括柠檬酸代谢和苹果酸代谢,其代谢关键酶分别是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)、苹果酸酶(NADP-malic enzyme, NADPME)、苹果酸脱氢酶(NAD-malate dehydrogenase, NAD-MDH)<sup>[26,41-44]</sup>。有机酸代谢研究在柑橘<sup>[43]</sup>、葡萄<sup>[45]</sup>、梨<sup>[46]</sup>等水果上较多,但有关荔枝酸代谢的研究报道还较少,仅温青玉对妃子笑、淮枝、桂味 3 个荔枝品种成熟与贮藏过程中的酸代谢有详细的研究,其研究结果发现,成熟过程中 3 个品种的 PEPC 活性均先下降后上升,变化趋势表现一致,但桂味成熟时的 PEPC 活性高于发育初期,其他 2 个品种表现相反,PEPC 活性与果肉苹果酸含量呈正相关<sup>[26]</sup>。这与 Yao 等在苹果上的研究结果<sup>[46]</sup>相似。NAD-MDH 活性均表现为成熟前期先下降而成熟后期急剧上升。除桂味发育初期 NADP-ME 活性值为 54.43 U/(g·min),在发育第 2 阶段急剧下降到 3.00 U/(g·min),后期变化不大外,其余 2 个品种 NADP-ME 活性变化不大。每个品种果肉苹果酸含量与 NADP-ME 活性呈正相关,与 NAD-MDH 活性呈负相关。而柠檬酸合成酶(citrolyl synthetase, CS)活性对荔枝成熟过程中柠檬酸积累起着不同的作用。

## 3 荔枝糖酸品质调控

荔枝糖酸含量变化的影响因子是多样化的,除了不同品种的遗传差异和树龄外,施肥、环境因子(光照、温度、水分)、树体环剥等直接或间接性营养调控因素及植物生长调节剂调控糖酸转运积累也是主要的影响因子。因此,笔者所在实验室主要就营养、激素以及分子水平调控荔枝糖酸品质的研究进行综述。

### 3.1 营养调控

荔枝果实风味物质的形成与树体营养储备密切相关。徐宁等对 8 个荔枝品种结果母枝与果实性状相关性分析表明,其中 3 个品种结果母枝粗度与荔枝可溶性固形物含量存在显著相关性<sup>[47]</sup>。苏阳等对荔枝(紫娘喜、妃子笑)果肉中风味物质与钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)含量的关系进行分析,发现只有水溶性 K 含量与可溶性糖含量和糖酸比呈正相关关系,而与总酸和单宁含量呈负相关关系<sup>[48-49]</sup>。杨苞梅等的研究

尽管没有指出微量元素对荔枝糖酸含量的影响,但发现叶片 K 含量急剧下降并向果实中转移,荔枝果实膨大期对 K 含量需求大等现象<sup>[50]</sup>。

除了上述对树体营养与糖酸品质形成关系的研究外,更多的是有关施肥、环剥、环境因素等直接或间接性营养调控措施改善果实风味品质的研究。周晓超等对典型的果皮着色指标和果肉风味变甜不同步的妃子笑进行叶面喷肥试验,发现 Mg 及 Mg + Ca 互作可以延缓可溶性糖的转化,克服“退糖”现象,实现果皮全红时,果肉糖含量保持高水平<sup>[51]</sup>。周开兵等对三月红荔枝叶面喷施 0.2%  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  和 0.2%  $\text{CaCl}_2$  溶液及两者混合液,发现喷肥处理有利于果皮着色,但 P、K 处理并不能改善果实糖酸比,且增喷 Ca 或 Ca 单独处理均提高了可滴定酸含量<sup>[52]</sup>。郭洁等通过固体肥料和液体肥料对比试验发现,液体肥料能促进荔枝对养分的吸收,可溶糖含量和固形物含量比固体肥料分别提高 7.2%、13.1%,具有显著的节肥增收效应<sup>[53]</sup>。胡福初等利用沼液与常规化肥浇灌荔枝园可改善土壤理化性质,提高果实品质,增糖降酸<sup>[54]</sup>。黄建昌等在叶面喷施 200 倍光合菌肥不仅能促进糯米糍提前 5 d 成熟而且增加了全糖含量,降低了可滴定酸含量<sup>[55]</sup>。此外,荔枝施用硝酸稀土通过增大叶片、增加叶面积及促进氮(N)、磷(P)、K 营养的吸收比对照含酸量降低 0.02% ~ 0.06%,含糖量增加 0.90%,维生素 C 含量增加 1.30%<sup>[56]</sup>。周贤军等研究发现,环剥处理糯米糍和桂味可增加果实的含糖量,降低酸含量,其中螺旋环剥品质效应优于闭合环剥<sup>[57]</sup>。王冉等利用红外辐射器在花芽分化至整个花期过程中进行冠层增温处理,可使桂味可滴定酸含量降低 17.6%,果肉糖酸比提高 22.6%<sup>[58]</sup>。果实套袋通过改变果实生长的微环境而改善果实品质,荔枝从整穗套袋到整株套罩试验均表明,套袋在降酸增糖方面具有明显的作用<sup>[59]</sup>。不同产地形成的不同气候环境也会影响同一品种糖酸风味的表现。杨转英等通过分析 6 个产地的妃子笑、糯米糍糖含量和糖分组成(还原糖含量/蔗糖含量)发现,不同产地的微环境和管理水平对糖分积累及组成有一定影响,但是对糖积累类型没有影响<sup>[60]</sup>。乔方等试验研究也发现,不同产地同一品种荔枝(糯米糍)果肉中滋味物质(糖、酸及其比值)存在差异<sup>[3]</sup>。刘翔宇等对水分胁迫条件下桂味品种荔枝果实糖积累研究发现,水分胁迫处理的荔枝果实糖含量前期低于灌溉处理,后期总糖、蔗糖及还原糖含量都高于灌溉处理,其相应的蔗糖代谢酶也高于灌溉处理,因此荔枝果实发育前中期需水分充足,后期控制水分有利于果实糖积累<sup>[61]</sup>。

此外,也有通过授粉树配置改变遗传物质从而提高品质的研究。邱燕萍等选取 12 个荔枝品种给桂味荔枝进行授粉,发现包括糖酸品质在内的多个指标花粉直感现象明显,认为不同荔枝品种合理混栽有利于改善果实品质<sup>[62]</sup>。刘友接等以东刘 1 号荔枝为母本,进行类似试验,在授粉亲和前提下,尽量选果实大、品质好的荔枝授粉品种,利用花粉直感作用增大果个,改善果实品质<sup>[63]</sup>。

### 3.2 植物生长调节剂

相比营养调控,植物生长调节剂运用于荔枝糖酸品质改善的研究颇少,但已有研究的内容仍值得关注。荔枝糖酸的转运积累是果实成熟的表现,因此成熟过程中激素含量的变

化与糖酸积累存在密切关系。王惠聪研究发现,糯米糍、妃子笑 2 个荔枝品种成熟过程中假种皮含糖量的升高伴随着脱落酸(ABA)含量的增加,此后将 ABA 导入果穗到妃子笑的假种皮中,增加了假种皮中的总糖含量和单糖含量,并显著增加了中性转化酶的活性,而细胞分裂素(6-BA)的导入处理则显著降低了假种皮中的总糖含量和单糖含量,并对蔗糖合成酶和酸性型转化酶的活性有显著的抑制作用<sup>[64]</sup>。尹金华等研究发现,荔枝转红前 1 周,果皮 ABA 含量急剧增加,并诱导合成乙烯,从而促进果实糖代谢和转化酶活性的跃变,启动果实成熟<sup>[65]</sup>。而外源乙烯(600、800 mg/L)处理能使妃子笑提前着色但对果肉糖分积累并无明显影响<sup>[66]</sup>,这表明 ABA 对果实成熟起关键作用,而乙烯对糖分积累作用不大<sup>[1,66]</sup>。

此外,Sharma 等对 Shahi 荔枝喷施 25 mg/L 萘乙酸(NAA),能使 Shahi 荔枝提前 5 ~ 8 d 成熟,而外用赤霉素(GA, 25 ~ 50 mg/L)则会使 China 荔枝延迟 4 ~ 5 d 成熟<sup>[67]</sup>。杨明府等在用 NAA、GA<sub>3</sub> 防止 A4 无核荔枝采前落果试验中发现,40 mg/L NAA 和 20 mg/L GA<sub>3</sub> 处理降低采前落果率和可滴定酸含量效果较好<sup>[68]</sup>。曾令达等研究 4 种化学调控剂对桂味和淮枝荔枝的影响,结果表明谷氨酸(1 500 mg/L)和多效唑(PPP<sub>333</sub>, 300 mg/L)能促进果实中的总糖积累,降低有机酸含量,促进荔枝提早成熟,而噻苯隆(TDZ, 2.5 mg/L)和 6-BA(100 mg/L)能降低果实总糖含量,增加有机酸、维生素 C 含量,延迟荔枝果实成熟<sup>[69]</sup>。

此外,一些人工开发的植物调节剂和多胺类物质<sup>[70]</sup>对荔枝果肉糖酸品质也具有调控作用。李松刚等对妃子笑和白糖罌荔枝进行叶面喷施多肽(主要成分聚天门冬氨酸),发现多肽显著提高了果肉中的可溶性总糖含量,降低了可滴定酸含量,增加了糖酸比<sup>[71]</sup>。一些外源化合物对荔枝糖酸品质调控也表现出较好的效果,如水杨酸、壳聚糖<sup>[72]</sup>、蔗糖基聚合物<sup>[73]</sup>、5-ALA<sup>[74]</sup>、复硝酚钠<sup>[75]</sup>均可提高成熟期荔枝假种皮中可溶性固形物含量。

### 3.3 分子调控

荔枝糖酸品质的变化不仅受施肥、激素调节的影响,更与品种遗传特性有关,而深入了解糖酸形成、转运、分配过程中的基因调控更有利于改善果实品质,虽然近几年在荔枝糖酸分子方面有所研究,但涉及不深。Yang 等通过逆转录 PCR 分析 15 个荔枝品种成熟过程中糖代谢关键酶基因的表达,试验结果发现,蔗糖积累型品种荔枝酸性转化酶(*LcSAI*)基因表达量较低,而单糖积累型品种 *LcSAI* 基因表达量较高,其 *LcSAI* 表达量与单糖含量/双糖含量值呈显著正相关关系( $r = 0.78$ )<sup>[5]</sup>。温青玉研究发现,荔枝不同品种果实成熟期间, *PEPC*、*NAD-MDH*、*NADP-ME* 基因总的表达模式在同一品种中十分相似,但不同品种同一基因的表达模式不同,淮枝果肉中 3 个基因在成熟前的表达量高于其他 2 个品种,这与果实成熟时,其苹果酸含量高于其他 2 个品种相一致<sup>[26]</sup>。赵玉辉等研究发现,酒石酸、苹果酸、蔗糖含量、单果质量 4 个果实性状表现为连续分布,具有数量性状的典型特征,与 4 个果实性状连锁的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)位点有 23 个,其中控制酒石酸的 QTL 为 2 个,控制苹果酸的 QTL 为 4 个,控制蔗糖的 QTL 为 12 个,各 QTL 的 LOD 值在 3.15 ~ 5.61 之间,可解释 13.85% ~ 88.30% 的表型变异<sup>[31]</sup>。

此外,对荔枝糖酸相关蛋白质组学也有研究,盖永红等对乌叶、兰竹荔枝品种转色期果肉差异蛋白分析表明,与低糖含量的兰竹荔枝相比,高糖含量的乌叶荔枝在转色期、糖酵解途径中能量代谢相关蛋白均下调表达,糖类物质降解速率较慢,有利于糖分积累,形成高糖品质<sup>[76]</sup>。

#### 4 问题与展望

通过以上关于荔枝糖酸代谢特性及其调控的概述可以看出,荔枝糖酸品质并无系统性研究,针对一些关键问题研究不深,有些研究结论还未形成共识,针对目前存在的问题与研究不足之处,笔者认为要在以下 6 个方面重点开展工作:(1)甜度值、固酸比和糖酸比能综合反映果实糖酸风味情况,但在酸度判定时未建立相应的概念。笔者建议就荔枝而言,其酸组分主要为苹果酸和酒石酸,基于文献资料<sup>[27]</sup>定义酸度值 = 125 苹果酸 + 130 酒石酸,并以甜度值与酸度值比值定义为甜酸比,该比值越大,说明果实越甜,在此基础上对荔枝种质资源描述时加以甜酸比,更能反映果实风味情况。(2)荔枝糖组分比较明确,为蔗糖、葡萄糖、果糖,但是酸组分不太明确,尤其是琥珀酸是否为荔枝的主要酸成分,试验结果未统一,这可能与试验条件和所测荔枝样品有关。(3)在已有研究中,有关糖酸积累特性及其酶活性变化所作研究的荔枝品种覆盖面小,研究主要针对各地区的主栽品种进行,这样极不利于糖酸积累特异基因的充分挖掘。(4)由于果糖甜度较高,其值是葡萄糖的 2.0 倍、蔗糖的 1.8 倍,因此通过增加果糖、提高果糖含量/葡萄糖含量值可改善果实风味,而有关荔枝果糖代谢分子研究尚未见报道,但在龙眼<sup>[77]</sup>、鳄梨<sup>[78]</sup>、蜜柑<sup>[79]</sup>等水果中已克隆鉴定出果糖激酶基因。(5)荔枝糖酸调控相关的分子水平研究寥寥无几,相比其他植物糖酸调控的分子研究存在较大差距。如高蔗糖积累型番茄是由单隐性基因 *sucr* 调控的<sup>[80-81]</sup>;温州蜜柑的酸性转化酶基因 (*Ivr1*、*Ivr2*) 已被克隆并进行了该基因的细胞定位及功能鉴定<sup>[82]</sup>。因此,加快荔枝糖酸代谢中关键基因的克隆与功能鉴定,对荔枝糖酸品质分子调控具有重要意义。(6)营养和植物生长调节剂对糖酸品质的调控技术不成熟,这可能与气象条件的多变有关,因此要加强多变环境的模拟对糖酸积累影响的研究。此外,研究表明 Mg、K 等矿质元素可以提高荔枝糖酸比、改善果实风味,因此,可以研究荔枝 Mg、K 吸收转运机制,促进荔枝 Mg、K 含量的吸收转运,从而调控果实糖酸含量,这也是荔枝糖酸调控的重要工作。

#### 参考文献:

- [1] 李建国. 荔枝学[M]. 北京:中国农业出版社,2008:243-245.
- [2] 王惠聪,黄辉白,黄旭明. 荔枝果实的糖积累与相关酶活性[J]. 园艺学报,2003,30(1):1-5.
- [3] 乔方,黄略略,方长发,等. 不同产区糯米糍荔枝的滋味物质及电子舌分析[J]. 食品研究与开发,2013,34(16):62-66.
- [4] 李建国,罗诗,袁炜群. 荔枝果实成熟期间糖积累和糖代谢相关酶活性变化[J]. 华南农业大学学报,2003,24(2):87-88.
- [5] Yang Z Y, Wang T D, Wang H C, et al. Patterns of enzyme activities and gene expressions in sucrose metabolism in relation to sugar accumulation and composition in the aril of *Litchi chinensis* Sonn[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(8):731-740.
- [6] 胡志群,王惠聪,胡桂兵. 高效液相色谱测定荔枝果肉中的糖、酸和维生素 C[J]. 果树学报,2005,22(5):582-585.
- [7] Wang H C, Huang H B, Huang X M, et al. Sugar and acid compositions in the arils of *Litchi chinensis* Sonn.: cultivar differences and evidence for the absence of succinic acid[J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2006, 81(1):57-62.
- [8] Bao Y W, Li H, Jian W T, et al. Chemical compositional characterization of ten litchi cultivars [C]//2011 International Conference on IEEE: New Technology of Agricultural Engineering (ICAE), 2011:1007-1011.
- [9] 李升锋,徐玉娟,张友胜,等. 不同荔枝品种果实品质、糖组分及抗氧化性的分析[J]. 食品科学,2008,29(3):145-148.
- [10] Paull R E, Chen N J, Huang H B, et al. Litchi growth and compositional changes during fruit development[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1984, 109:817-821.
- [11] 胡志群,李建光,王惠聪. 不同龙眼品种果实品质和糖酸组分分析[J]. 果树学报,2006,23(4):568-571.
- [12] 陆新华,吴青松,刘胜辉,等. 菠萝种质果实可溶性糖组分及含量分析[J]. 热带作物学报,2012,33(5):936-940.
- [13] 孙德权,陆新华,梁青燕,等. 不同黄皮品种果实品质和糖酸组分分析[J]. 热带作物学报,2012,33(8):1418-1421.
- [14] 林玲. 毛叶枣果实发育过程中的糖代谢研究[D]. 海口:华南热带农业大学,2005.
- [15] Pangbom R M. Relation taste of selected sugar and organic acid [J]. Journal Food Science, 1963, 28(6):726-733.
- [16] Doty T E. Fructose sweetness: a new dimension [J]. Cereal Foods World, 1976, 21:62-63.
- [17] Zhang L T. The sweetness of sugar [J]. Journal of South China University of Technology, 2002, 30(1):89-91.
- [18] Bordonaba J G, Terry L A. Manipulating the taste - related composition of strawberry fruits (*Fragaria × ananassa*) from different cultivars using deficit irrigation [J]. Food Chemistry, 2010, 122(4):1020-1026.
- [19] 乔方,黄略略,方长发,等. 深圳“南山荔枝”的品质分析与喜好度研究[J]. 食品工业科技,2013,34(24):355-358,371.
- [20] 赵尊行,孙衍华,黄化成. 山东苹果中可溶性糖、有机酸的研究 [J]. 山东农业大学学报,1995,26(3):355-360.
- [21] 郑丽静,聂继云,闫震. 糖酸组分及其对水果风味的影响研究进展[J]. 果树学报,2015(2):304-312.
- [22] 陈发兴,刘星辉,陈立松. 果实有机酸代谢研究进展[J]. 果树学报,2005(5):526-531.
- [23] 黄辉白,程贵文,高飞飞. 荔枝果实发育的研究 II. 成熟期间某些生理生化特点[J]. 园艺学报,1986(1):9-15.
- [24] 黄桂颖,白卫东,杨幼慧,等. 反相高效液相色谱法测定荔枝肉中 10 种有机酸[J]. 现代食品科技,2009,25(5):568-570.
- [25] 黄沛苍,吴新. 高效液相色谱法测定荔枝中有机酸的含量 [J]. 广东化工,2010,37(7):108-109.
- [26] 温青玉. 荔枝果实成熟及贮藏期间有机酸和糖代谢研究 [D]. 广州:华南农业大学,2012.
- [27] 夏延斌. 食品化学[M]. 北京:中国农业出版社,2004.
- [28] 刘邻渭. 食品化学[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
- [29] 车根,刘晓,窦同考. 太平洋嘎拉苹果果实风味评价[J]. 山东农业科学,2011(1):44-46.
- [30] 王海波,李林光,陈学森,等. 中早熟苹果品种果实的风味物质和风味品质[J]. 中国农业科学,2010,43(11):2300-2306.

- [31] 赵玉辉, 郭印山, 黄穗生, 等. 荔枝若干重要果实品质性状的 QTL 分析[J]. 植物生理学报, 2011, 47(4): 363–366.
- [32] 黄锡琨, 宋春华, 李雪岑. 荔枝果实采收成熟度的探讨[J]. 中国南方果树, 1996, 25(2): 38.
- [33] 李利梅, 王秀芹, 杨培培, 等. 赤霞珠葡萄果实糖积累与糖代谢相关酶的关系[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2011, 7: 24–27.
- [34] 高 阳, 杨滢滢, 郑嘉鹏, 等. 靖安椪柑果实发育阶段糖、酸组分含量变化[J]. 江西农业大学学报, 2016, 38(4): 631–636.
- [35] 赵爱玲, 薛晓芳, 王永康, 等. 枣果实糖酸组分特点及不同发育阶段含量的变化[J]. 园艺学报, 2016, 43(6): 1175–1185.
- [36] 罗 诗, 李建国, 黄旭明. ‘妃子笑’早花果与晚花果果实发育和糖积累动态及品质差异的比较[J]. 华南农业大学学报, 2005, 26(4): 5–9.
- [37] 黄凤珠, 彭宏祥, 朱建华, 等. 贵妃红荔枝果实生长发育规律及含糖量变化特性研究[J]. 西南农业学报, 2011, 24(2): 703–706.
- [38] 张虎平. 梨果实内糖的转运及积累特性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [39] 袁炜黄, 黄锦盛, 洗俏文, 等. 荔枝果穗梗微环剥对果实成熟的影响[C]. 中国园艺学会第五届青年学术讨论会论文集, 2002.
- [40] Wang T D, Zhang H F, Wu Z C, et al. Sugar uptake in the aril of litchi fruit depends on the apoplasmic post-phloem transport and the activity of proton pumps and the putative transporter *LcSUT4* [J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(2): 377–387.
- [41] Blanke M M, Lenz F. Fruit photosynthesis [J]. Plant, Cell & Environment, 1989, 12(1): 31–46.
- [42] Chollet R, Vidal J, O’Leary M H. Phosphoenolpyruvate carboxylase: a ubiquitous, highly regulated enzyme in plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 1996, 47(1): 273–298.
- [43] 赵 森, 吴延军, 蒋桂华, 等. 柑橘果实有机酸代谢研究进展[J]. 果树学报, 2008, 25(2): 225–230.
- [44] 问亚琴, 张艳芳, 潘秋红. 葡萄果实有机酸的研究进展[J]. 海南大学学报(自然科学版), 2009, 27(3): 302–307.
- [45] 沙守峰, 张绍铃, 李俊才. 梨果实有机酸代谢研究进展[J]. 河北林果研究, 2011, 26(1): 69–71.
- [46] Yao Y X, Li M, Liu Z, et al. Molecular cloning of three malic acid related genes *MdPEPC*, *MdVHA-A*, *MdCyME* and their expression analysis in apple fruit [J]. Scientia Horticulture, 2009, 122(3): 404–408.
- [47] 徐 宁, 朱建华, 彭宏祥, 等. 不同荔枝品种结果母枝与果实性状的相关分析[J]. 热带作物学报, 2010, 31(1): 31–34.
- [48] 苏 阳, 周晓超, 张 锐, 等. 紫娘喜荔枝果肉主要风味品质与 K、Ca 及 Mg 含量变化的关系[J]. 南方农业学报, 2015(2): 271–276.
- [49] 苏 阳, 周晓超, 高 丹, 等. ‘妃子笑’荔枝果肉中主要风味物质与钾钙镁含量的关系[J]. 热带作物学报, 2015(6): 1131–1135.
- [50] 杨苞梅, 姚丽贤, 李国良, 等. 荔枝叶片养分含量动态及不同比例钾、氮肥施用效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(5): 1212–1220.
- [51] 周晓超, 苏 阳, 张 锐, 等. 叶面喷布钾、钙和镁肥对妃子笑荔枝果皮着色的调节效果[J]. 西南农业学报, 2015, 28(4): 1713–1718.
- [52] 周开兵, 梁 柱, 黄海林. 叶面喷施磷、钾、钙对三月红荔枝果实品质和着色的影响[J]. 亚热带植物科学, 2007, 36(1): 27–30, 35.
- [53] 郭 洁, 孙 权, 张晓娟, 等. 生物有机肥对酿酒葡萄生长、养分吸收及产量品质的影响[J]. 河南农业科学, 2012, 41(12): 76–80, 84.
- [54] 胡福初, 何 凡, 范鸿雁, 等. 沼液对荔枝果园土壤肥效及果实产量与品质的影响[J]. 广东农业科学, 2014, 41(1): 42–45.
- [55] 黄建昌, 肖 艳. 几种药剂对荔枝果实成熟期及其产量和品质的影响[J]. 仲恺农业技术学院学报, 2001, 14(3): 14–17.
- [56] 戴良昭, 梁子俊, 邹 玲, 等. 稀土对提高果树产量和品质的效应研究[J]. 福建农业科技, 1989, 4: 17–20.
- [57] 周贤军, 赖 军. 螺旋环剥对幼龄荔枝树生长结果的调控作用[J]. 园艺学报, 1996, 23(1): 13–18.
- [58] 王 冉, 许淑珺, 沈 浩, 等. 野外增温对桂味荔枝产量和果实品质的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(24): 14566–14568.
- [59] 舒 波, 魏永赞, 石胜友, 等. 整株套罩对桂味荔枝果实发育及品质的影响[J]. 中国南方果树, 2015, 44(4): 52–55.
- [60] 杨转英, 王惠聪, 赵志常, 等. 不同产地荔枝果实糖含量及组成的比较[J]. 热带作物学报, 2012, 33(8): 1398–1402.
- [61] 刘翔宇, 邱燕萍, 陈杰忠, 等. 水分胁迫对‘桂味’荔枝果实发育及糖代谢的影响[J]. 果树学报, 2012, 4: 620–624.
- [62] 邱燕萍, 戴宏芬, 李志强, 等. 不同品种授粉对桂味荔枝果实品质的影响[J]. 果树学报, 2006, 23(5): 703–706.
- [63] 刘友接, 熊月明, 卢新坤, 等. 不同品种授粉对‘东刘 1 号’荔枝果实主要性状的影响[J]. 热带作物学报, 2011, 32(5): 796–799.
- [64] 王惠聪. 荔枝果实成熟过程中色泽发育、糖代谢及激素调控研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2001.
- [65] 尹金华, 高飞飞, 胡桂兵, 等. ABA 和乙烯对荔枝果实成熟和着色的调控[J]. 园艺学报, 2001, 28(1): 65–67.
- [66] Wang H C, Huang H B, Huang X M. Differential effects of abscisic acid and ethylene on the fruit maturation of *Litchi chinensis* Sonn [J]. Plant Growth Regulation, 2007, 52(3): 189–198.
- [67] Sharma S B, Dhillon B S. Endogenous level of gibberellins in relation to fruit cracking in litchi (*Litchi chinensis* Sonn) [J]. Journal of Research Punjab Agricultural University, 1986(23): 432–434.
- [68] 杨明府, 胡福初, 林允奋, 等. NAA、GA<sub>3</sub> 对 A4 无核荔枝采前落果及品质的影响[J]. 广东农业科学, 2015, 42(4): 19–22.
- [69] 曾令达, 柴素芬, 陈厚彬, 等. 化学调控剂对桂味和怀枝荔枝成熟着色及品质的影响[J]. 南方农业学报, 2012, 43(7): 1005–1009.
- [70] 刘顺枝, 李建国, 王泽槐, 等. 外源腐胺对糯米糍荔枝座果的影响[J]. 福建果树, 2002(1): 10–13.
- [71] 李松刚, 陈业渊, 杜中军, 等. 多肽对荔枝成花、果实发育、产量和果实品质的影响[J]. 热带作物学报, 2010, 31(4): 567–571.
- [72] 朱广文. 水杨酸和壳聚糖对提高荔枝抗寒性、品质及保鲜效果的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [73] 张海波, 何英姿, 吕鸣群. 喷施蔗糖基聚合物对番木瓜、桃和荔枝果实品质的影响[J]. 中国南方果树, 2008, 37(5): 47–48.
- [74] Feng S, Li M F, Wu F, et al. 5-aminolevulinic acid affects fruit coloration, growth, and nutrition quality of *Litchi chinensis* Sonn. cv. Feizixiao in Hainan, tropical China [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 193: 188–194.
- [75] 沈奕德, 陈幸华, 杨吉琼. 复硝酚钠水剂在妃子笑荔枝上的应用效果[J]. 热带农业科学, 2004, 24(6): 17–20.
- [76] 盖永红, 钟灿钰, 林伟彬, 等. “乌叶”与“兰竹”荔枝转色期果肉的差异蛋白分析[J]. 食品科学, 2016, 37(1): 82–87.

彭 波,孙艳芳,韩 秋,等. 水稻种子蛋白质含量检测方法的比较分析[J]. 江苏农业科学,2018,46(4):22-28.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.04.005

# 水稻种子蛋白质含量检测方法的比较分析

彭 波<sup>1,2</sup>,孙艳芳<sup>1,2</sup>,韩 秋<sup>1,2</sup>,易常会<sup>1,2</sup>,杨晓蕾<sup>1,2</sup>,许 净<sup>1,2</sup>,孔冬艳<sup>1,2</sup>,

郭桂英<sup>3</sup>,庞瑞华<sup>1,2</sup>,宋晓华<sup>3</sup>,李慧龙<sup>3</sup>,柳 琳<sup>4</sup>,李金涛<sup>1,2</sup>,周棋赢<sup>1,2</sup>,段 斌<sup>3</sup>,宋世枝<sup>1,3</sup>

(1. 信阳师范学院生命科学学院,河南信阳 464000; 2. 信阳师范学院大别山农业生物资源保护与利用研究院,河南信阳 464000;

3. 信阳市农业科学院,河南信阳 464000; 4. 信阳学院理工学院,河南信阳 464000)

**摘要:**对于水稻(*Oryza sativa* L.)等主要粮食作物而言,其种子蛋白质含量是个十分重要的营养品质性状。准确、快速、高通量地检测并分析水稻种子中的蛋白质含量,对稻米营养品质的遗传改良具有重要意义。本文主要比较水稻种子蛋白质含量不同检测方法的原理、特点、适用范围及其优缺点,并分析了水稻种子蛋白质含量不同检测方法的应用前景,以期对水稻及其他主要粮食作物的营养品质的遗传改良提供借鉴与参考。

**关键词:**水稻;种子;蛋白质含量;检测方法;比较

**中图分类号:** S184;S511.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)04-0022-07

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上最重要的粮食作物之一,世界上有超过一半的人口以稻米为主食。同时,水稻也是作物遗传改良与功能基因组学研究的模式生物<sup>[1-4]</sup>。对于水稻等主要粮食作物而言,种子蛋白质含量是决定其营养品质高低的一个极其重要的因素<sup>[5-6]</sup>。随着世界人口的持续增长和人们生活水平的不断提高,人们越来越多地关注稻米等主要粮食作物的营养品质<sup>[5,7]</sup>,但是目前对水稻及其他禾本科作物(如玉米、小麦、高粱)种子中蛋白质含量的认识还相当有限。

稻米品质性状是个十分复杂的农艺性状,且易受到外界

环境因素(如光照、温度、土壤条件等)的影响<sup>[6-7]</sup>。通常认为,稻米品质主要由其营养品质、加工品质、外观品质、蒸煮和食味品质等几个部分构成<sup>[8-11]</sup>。对于许多发展中国家和地区的人们而言,稻米往往是其最主要的营养物质来源,故稻米的营养品质是最受关注的品质性状<sup>[6]</sup>。稻米的营养品质主要取决于水稻种子中蛋白质、氨基酸及维生素含量的高低,因此可知,稻米中的蛋白质含量是水稻最重要的营养品质之一,也是人们从食物中获取蛋白质的主要来源<sup>[5,12]</sup>。稻米中的蛋白质含量不仅是决定其营养品质高低的重要指标,还对稻米的诸多品质性状(如加工品质、外观品质和食用品质等)具有一定程度的影响<sup>[5,13]</sup>。稻米中蛋白质的氨基酸组成与分布相对于其他粮食作物而言比较平衡,并且其中的限制性氨基酸含量较高,还容易被人体消化吸收。因此,准确、快速地检测分析稻米中的蛋白质含量,进而提高水稻种子的蛋白质含量,对于提升稻米的营养品质具有十分重要的意义。

近十几年来,针对水稻种子中的蛋白质含量及其检测方法的研究取得了一系列新进展,同时人们发掘了一大批与水稻种子蛋白质含量密切相关的数量性状座位(quantitative trait locus,简称 QTL)<sup>[14-25]</sup>,并且利用水稻自然群体在第 1 染色体的长臂上分离克隆到第 1 个控制稻米蛋白质含量的主效 QTL 基因 *OsAAP6*<sup>[5]</sup>。测定蛋白质含量的方法常分为经典的方法和先进的方法,其中经典的方法包括 Folin-酚法、凯氏定氮法、双缩脲法、考马斯亮蓝法等;先进的方法包括近红外

收稿日期:2017-05-08

基金项目:国家自然科学基金(编号:U1604110、31600992、U1404319、31270727);河南省重点科技攻关项目(编号:152102110100、152102110036);河南省重大科技专项(编号:121100110200);河南省高校科技创新团队项目(编号:14IRTSTHN012);河南省高等学校重点科研项目(编号:16B180006);河南省成果转化项目(编号:142201110038);河南省科技惠民项目(编号:162207310009);信阳师范学院“南湖学者奖励计划”青年项目(编号:2016056);信阳师范学院高层次人才科研启动基金(编号:0201430);大别山农业生物研究院开放课题(编号:2016020)。

作者简介:彭 波(1980—),男,河南信阳人,博士,副教授,主要从事水稻分子遗传育种研究。E-mail: pengbo@xynu.edu.cn。

通信作者:宋世枝,硕士,研究员,主要从事水稻栽培育种研究。E-mail: ssz669@163.com。

[77] 帅 良,薛晓清,牛佳佳,等. 龙眼果实发育过程中果糖激酶活性及其基因表达分析[J]. 华南农业大学学报,2015,36(5): 99-104.

[78] Copeland L, Tanner G J. Hexose kinases of avocado[J]. Physiologia Plantarum, 1988, 74(3): 531-536.

[79] Qin Q P, Zhang S L, Chen J W, et al. Isolation and expression analysis of fructokinase genes from Citrus[J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(12): 1408-1415.

[80] Chetelat R T, DeVerna J W, Bennett A B. Introgression into tomato

(*Lycopersicon esculentum*) of the *L. chmielewskii* sucrose accumulator gene (sucr) controlling fruit sugar composition[J]. TAG Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91(2): 327-333.

[81] Hadas R, Schaffer A, Miron D, et al. PCR-generated molecular markers for the invertase gene and sucrose accumulation in tomato[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 90(7): 1142-1148.

[82] 安新民,徐昌杰,张上隆. 柑橘酸性转化酶基因片段的克隆[J]. 果树学报,2001,18(4): 189-192.