

葫芦科作物果实糖积累及其调控研究进展

王曼曼^{1,2}, 屈淑平², 李俊星¹, 吴廷全¹, 黄河勋^{1,*}, 钟玉娟^{1,*}

¹广东省农业科学院蔬菜研究所, 广州510640

²东北农业大学园艺园林学院, 哈尔滨150030

摘要: 果实中的含糖量是影响葫芦科作物果实营养品质的重要因素, 也是品种改良过程中不可忽视的目标性状。果实含糖量作为一个典型的数量性状, 通常由多基因控制, 易受环境影响。对果实糖分积累的遗传与分子调控机制进行研究, 有利于改善果实营养品质育种现状。本文通过对葫芦科不同作物果实中糖积累模式研究进展进行总结, 重点探索对果实糖含量关键酶基因和目标基因的挖掘, 了解参与调控果实糖分合成和代谢相关的酶, 为提高葫芦科作物果实品质提供理论基础。

关键词: 葫芦科; 糖含量; 代谢合成; 转运蛋白; 酶基因

糖分是葫芦科作物果实中甜味的来源, 含糖量是评价葫芦科作物果实品质的一项重要指标。在果实发育过程中, 糖的合成代谢是受多种酶基因共同调控的复杂过程。随着人们消费水平的提高, 对果实品质的追求日益增加, 通过研究葫芦科作物糖分积累的分子机制, 挖掘与果实糖含量相关的关键基因, 并对控制含糖量的基因进行研究, 有助于建立高效便捷的品质育种分子体系, 提高育种水平。近年来, 国内外学者对果实品质育种越来越重视, 在葫芦科作物中也开展了大量关于糖分积累、合成和代谢方面的研究(Yativ等2010; Dai等2011; Guo等2015; Ren等2017)。本文就近年来葫芦科作物在糖含量方面的研究成果进行了综述, 以期对果实品质育种的研究提供更多的参考依据。

1 葫芦科作物果实中糖分的组成

葫芦科作物果实中的可溶性糖葡萄糖、果糖和蔗糖为主, 不同作物不同品种间3种糖的含量及比例存在很大差异, 由此可见, 糖分的积累是一个复杂的代谢过程, 果实发育过程中糖分的合成、转运、代谢和积累共同起作用影响果实中的含糖量和糖分的组成(Dai等2011)。在糖分合成过程中, 光合作用产物在韧皮部以水苏糖(stachyose)和棉子糖(raffinose)的形式运输, 但是, 最终以蔗糖的形式在果实中积累(Chrost和Schmitz 1997; Taji等2002), 因此, 果实糖分积累的高低和成熟果实的品质在很大程度上取决于蔗糖在葫芦科作物果实中的代谢情况。对不同的葫芦科作物其转运的糖种

类存在差异, 西瓜(*Citrullus lanatus*)韧皮部转运的糖主要有两种, 水苏糖和棉子糖, 但是 α -半乳糖苷酶(α -galactosidase)会以很快的速度将其水解, 所以在果实中基本检测不到水苏糖和棉子糖(Yativ等2010)。黄瓜(*Cucumis sativus*)属于水苏糖运输植物, 其韧皮部也运输水苏糖和少量的毛蕊花糖, 果实主要积累葡萄糖和果糖(Gross和Pharr 1982; Handley等1983)。

研究发现, 达到商品成熟期的西瓜果实中葡萄糖含量占总糖比例的20%~25%, 果糖含量占总糖含量的30%~40%, 蔗糖含量占总糖含量的40%~50%(Yativ等2010)。在南瓜果实中, 甜度与蔗糖含量存在密切相关性。研究发现中国南瓜(*Cucurbita moschata*)的成熟果实中蔗糖含量占总糖85%, 远高于葡萄糖和果糖; 但在印度南瓜的成熟果实中葡萄糖含量占总糖75%, 远高于蔗糖和果糖含量, 表明在中国南瓜中蔗糖是甜度的主要贡献物, 而在印度南瓜中, 葡萄糖和果糖对果实甜度贡献更大(王安君2016)。Corrigan等(2000)也发现在中国南瓜和美洲南瓜品种中, 决定果实甜度的是蔗糖。与其他葫芦科作物不同的是, 南瓜在果实成熟过程

收稿 2018-11-19 修定 2019-06-17

资助 广东省省级科技计划项目(2017B020201001和2018B-020202007)、广州市科技计划项目(201704020075和2019-04020012)和广东省现代农业产业技术体系创新团队项目(2019KJ117)。

* 共同通讯作者: 黄河勋(huanghexun@gdaas.cn)、钟玉娟(zhongyujuan@gdaas.cn)。

中,伴随糖的合成代谢会大量积累淀粉,可延长采后储存时间,这也是在粮食短缺的年代南瓜曾被当做主食的原因(Pareek等1998)。相关研究表明,淀粉含量在很大程度上影响南瓜的感官品质(Stevenson 2003)。南瓜果实中,淀粉在果实膨大期不断积累,由于淀粉和蔗糖之间存在相互转化(Sharma和Rao 2013),在采后阶段,果实的淀粉含量降低但糖含量不断积累(Loy 2004)。成熟的甜瓜果实中的可溶性糖有大约60%是由蔗糖组成;黄瓜则不同于其它葫芦科作物,它是典型的水苏糖运转型作物,但最终在果实中以果糖和葡萄糖的形式积累(Hu等2009)。

2 葫芦科作物果实中与含糖量相关基因

果实品质是园艺植物分子生物学研究的一个重点,其中糖含量是一个重要的品质性状。目前,对果实品质性状研究已经不仅仅局限于RAPD、AFLP和SSR等普通的分子标记技术,基因组、转录组和代谢组学等方法的应用能系统和高效地揭示控制果实品质形成分子机制(Sun等2017)。另一方面,近年来对糖积累的研究已经不再局限于关注糖含量变化特征和与糖合成相关的酶类,而是已经逐步进入到代谢组研究,并已经在番茄、草莓和西瓜(Ren等2018)等植物中取得了重要进展。转录组测序技术(RNA-Seq)也已在黄瓜、西瓜、美洲南瓜和中国南瓜等葫芦科作物果实品质研究中应用,如通过RNA-Seq技术研究不同南瓜材料糖含量在果实发育不同时期相关基因的表达,揭示糖代谢相关基因表达的转录调控造成不同南瓜品质和口感的不同的分子机理;以及利用高通量测序技术拼接获得不同栽培种南瓜的*De novo*转录组,并在此基础上分析与南瓜果实糖含量相关的代谢通路,为进一步研究糖含量的合成调控机制奠定基础,为深入研究南瓜果实品质提供重要的理论依据(Wyatt等2015;王安君2016)。这些技术的应用对葫芦科的糖积累分子和遗传机制的研究具有重要意义,也加快了植物糖含量相关基因的挖掘。

2.1 西瓜中与含糖量相关的基因

在葫芦科作物中,西瓜糖含量研究较为深入,国内外研究人员相继开展了西瓜含糖量性状遗传

基因挖掘和糖分积累分子调控机理研究。其中,Guo等(2012)在全基因组水平对西瓜糖分积累模式进行了研究,在已注释的西瓜基因组中共发现了62个与糖代谢相关的基因,并推测其中有13个可能是调控果实中糖合成和代谢的关键基因。除此之外,还发现了76个糖转运蛋白基因,其中有14个糖转运蛋白基因可能是调控糖分在西瓜不同组织和器官中的分配。西瓜的糖含量有关QTL研究在葫芦科作物中开展较早。Burger等(2002)利用甜瓜高糖品种‘Noy Yizreel’与中等糖品种‘Persia202’的组合,构建F₂和F₃群体,进行植物数量性状遗传分析,数据显示蔗糖含量受主基因和多基因共同控制。他们还以‘Noy Yizreel’和低含糖量甜瓜品种‘Faqqous’为亲本,构建六世代遗传群体进行遗传分析,结果显示甜瓜的高含糖量受一个隐性基因*suc*控制。Hashizume等(2003)发现控制西瓜果实糖度的QTL定位于第八号染色体上。Dai等(2011)研究发现,西瓜果实中的糖含量主要由以下三个酶家族决定:蔗糖合成酶(sucrose synthase, SUS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)和不溶性酸性转化酶(insoluble acid invertase, IAI)。任毅(2016)对西瓜含糖量进行初步的QTL定位,将西瓜折光糖含量(Brix)主效QTL (Brix)定位于染色体2 (*QBRIX2-1*、*QBRIX2-2*及*QBRIX2-3*),且这三个QTL均与果糖含量QTL (*QFRU2-1*、*QFRU2-2*和*QFRU2-3*)重合,其中2个QTL (*QBRIX2-1*和*QBRIX2-3*)与蔗糖含量QTL (*QSUC2-1*和*QSUC2-2*)重合。通过构建不同群体遗传图谱并将其进行整合分析,发现*QBRIX2-1*、*QBRIX2-2*及*QBRIX2-3*这三个QTL位点在不同群体中都能被定位到整合图谱的同一区间。为了明确调控西瓜可溶性糖积累和代谢相关的关键基因,Gao等(2018)以可溶性糖含量差异极显著的野生西瓜PI271769和所选育的纯种自交系203Z为材料,首次构建了西瓜的近等基因系群体进行转录组测序分析,研究发现了29个与糖代谢相关的差异表达基因,其中有1个编码蔗糖磷酸合成酶、3个编码蔗糖合成酶、4个编码β-甘露糖苷酶、4个编码棉子糖合成酶的和17个编码果糖-二磷酸醛缩酶。其中*Cla012211*和*Cla009124*分别是与棉子糖合成酶和蔗糖合成酶表达水平有

关的基因(Gao等2018)。液泡膜转运蛋白基因*CITST2*在西瓜果实中的作用是转运葡萄糖、果糖和蔗糖, 细胞质膜转运蛋白基因*CISWT*则起到转运果糖和葡萄糖的作用, 且这两个基因的表达量均与西瓜果实含糖量呈正相关。将*CITST2*基因在白果期的草莓中进行瞬时表达验证, 结果显示*CITST2*过表达的草莓糖分积累量是空表达载体草莓的1.5倍(任毅2016; Ren等2017)。

2.2 甜瓜中与含糖量相关的基因

甜瓜(*Cucumis melo*)作为一种以鲜食为主的水果, 糖含量是衡量果实品质最直接的因素之一。甜瓜在果实发育过程中以积累蔗糖为主。Burger等(2002)利用一个蔗糖和总糖含量都低的甜瓜变种(*C. melo* var. *flexuosus*)和一个蔗糖和总糖含量都高的甜瓜品种(*C. melo* var. *reticulatus*)进行杂交, 发现控制低糖含量的基因对控制高糖含量的基因为完全显性, 并认为高糖含量是由单隐性基因*sucr*控制的。Tian等(2009)研究发现*CmS-AIVI*基因在甜瓜果实发育过程中参与调控蔗糖含量的积累。以甜瓜品种‘Dulce’和PI414723为材料构建99株重组自交系群体, 对甜瓜果实葡萄糖含量和蔗糖含量进行定位, 共发现了6个与蔗糖相关的QTL位点, 且这些QTL位点均由加性多基因控制, 在这6个QTLs位点中有5个是与果实中的总可溶性固形物含量有关(Harel-Beja等2010)。Cheng等(2017)研究发现, *CmTST2*是一种在甜瓜果实发育过程中高度表达的液泡糖转运蛋白, 其过度表达可以增加黄瓜果实中的糖积累。

2.3 南瓜中与含糖量相关的基因

对南瓜果实而言, 含糖量和甜度对它的商品性影响非常大。Wyatt等(2015)以高糖含量的橡子南瓜‘Sweet REBA’和低糖含量的油籽南瓜‘Lady Godiva’分离出来的自交系为材料, 构建遗传群体进行转录组测序, 对南瓜的类胡萝卜素、糖和淀粉等合成代谢过程相关的基因表达进行研究, 发现了18个与蔗糖代谢有关的基因和14个涉及淀粉代谢的基因。其中蔗糖磷酸合成酶在蔗糖合成过程中酶活性较高, 对蔗糖合成起调控作用, 这与在梨和罗汉果的研究中的结果一致(Hubbard等1996)。通过比较转录组方法的应用, 确定了可能参与控制果

实品质的关键基因, 包括 α -半乳糖苷酶、转化酶等(Guo等2015; Gao等2018)。Zhong等(2017)以中国南瓜高葡萄糖低蔗糖含量的‘CMO-1’和高蔗糖低葡萄糖含量的‘COM-97’为材料构建了200个F₂群体, 运用高通量测序技术获得高密度遗传图谱, 得到了3个与中国南瓜葡萄糖含量、蔗糖含量、蔗糖/葡萄糖含量相关的QTL, 其解释概率分别为11.4%、11.3%和12.4%。

2.4 黄瓜中与含糖量相关的基因

Hendrix (1968)研究发现, 水苏糖合成酶(stachyose synthase, STS)在葫芦科某些作物中主要在叶片和种子中表达。陈银根等(2009)以果糖含量差异显著的黄瓜品系作为亲本, 构建了六世代遗传分析群体, 对果糖的遗传规律进行分析, 发现黄瓜果实中的果糖含量的遗传遵循D-1模型, 是由1对加性-显性主基因和加性-显性多基因控制, 主基因的加性效应值和显性效应分布为1.4429和-0.8113, 显性度为-0.5622, 主要受主基因控制, 因此在黄瓜遗传育种过程中, 对果糖含量的选择在早期世代中即可进行。吕建国(2017)研究发现, *CsSTS*是黄瓜水苏糖合成酶基因, 被定位于与韧皮部伴胞中, *CsSTS*在成熟的叶片中具有较高的表达量, 在其它组织中的表达量则相对较低。Li等(2018)研究发现, 黄瓜蔗糖磷酸合成酶基因*CsSPS4C*过表达可以促进黄瓜叶片中糖分的积累。

3 葫芦科作物果实中糖合成代谢关键酶

前人对控制果实糖代谢的相关酶开展了较多研究, 糖代谢是十分复杂但又非常重要的过程(Dai等2006; Burger和Schaffer 2007)。果实中的各种代谢酶的协调作用控制果实中可溶性糖的含量和组分从而调控果实的风味。在很多园艺植物中蔗糖是“源—库”间叶片光合作用产物的主要运输形式, 蔗糖代谢过程中起关键作用的酶主要包括: 参与蔗糖分解的转化酶(invertase, Ivr)、催化蔗糖合成和分解的双向酶——蔗糖合成酶和促进蔗糖积累和形成过程的蔗糖磷酸合成酶(Hubbard等1991)。果实中各种糖代谢合成途径如图1所示。

3.1 蔗糖合成酶(SUS)

SUS主要存在于高等植物的细胞质中, 多以

同工酶的形式存在,是能催化蔗糖合成和分解的双向酶,也可以为淀粉合成提供底物——UDP-葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDPG), UDPG能与果糖在SUS作用下合成蔗糖,这也是唯一一个能使蔗糖参与到植物细胞形态建成、果实发育、组织构建、物质贮藏代谢等多种路径的代谢过程的酶。Fisher和Wang (1995)研究认为SUS的活性反映蔗糖生物合成途径的能力。在甜瓜和西瓜(Yativ等2010)中, SUS活性和果实中蔗糖积累呈正相关。除此之外,蔗糖合成酶还可以通过调控UDP-葡萄糖的转化过程来调控淀粉合成,将马铃薯的SUS基因转入到玉米中,可以使玉米积累的淀粉含量增加(Li等2013)。因此,通过控制蔗糖合成酶基因的表达量可以调节果实含糖量的高低,改变果实风味,为适应不同人群需要改良果实品质提高产品的经济价值。

3.2 蔗糖磷酸合成酶(SPS)

SPS作为一种可溶性酶,浓度极低,是一种低丰度蛋白。它是蔗糖合成过程的一种主要的限速酶,能催化UDPG与果糖-6-磷酸结合形成磷酸蔗糖,进而在蔗糖磷酸酯酶的催化作用下合成蔗糖。作为蔗糖合成途径中不可或缺的酶, SPS与参与蔗糖分解的转化酶协同作用,控制蔗糖远距离运输以及库组织中的蔗糖代谢。SPS通常存在于植物的叶片以及贮藏蔗糖的库细胞中,在果实采后储存过程中参与调控淀粉和蔗糖的转化过程,还可以影响采后果实中乙烯的释放,影响果实变软的进程(Prabha和Bhagyalakshmi 1998)。但是, SPS在不同植物、不同品种果实蔗糖积累中的调控作用差异较大(Hubbard等1991), SPS基因已经在玉米、柑橘、甜瓜、苹果和水稻等作物果实中相继被克隆(Komatsu等

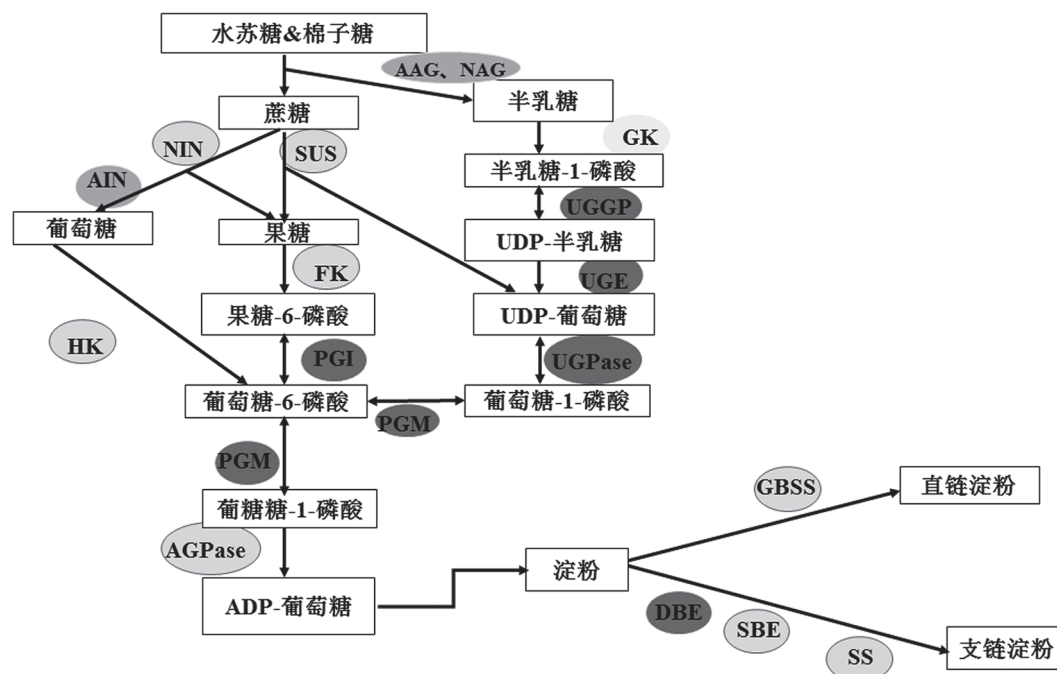


图1 高等植物中的糖和淀粉代谢途径

Fig.1 Simplified schematic of higher plant sugar and starch metabolism pathway

本图改自Wyatt等(2016)一文。NIN: 中性转化酶(neutral invertase); AIN: 酸性转化酶(acid invertase); AAG: 酸性 α -半乳糖苷酶(acid α -galactosidase); NAG: 碱性 α -半乳糖苷酶(alkaline α -galactosidase); UGPP: UDP-葡萄糖/半乳糖焦磷酸化酶(UDP-glucose/galactose pyrophosphorylase); GK: 半乳糖激酶(galactokinase); UGE: UDP-葡萄糖异构酶(UDP-glucose epimerase); HK: 己糖激酶(hexokinase); SUS: 蔗糖合成酶(sucrose synthase); UGPase: UDP-葡萄糖焦磷酸化酶(UDP-glucose pyrophosphorylase); PGI: 磷酸葡萄糖异构酶(phosphoglucose isomerase); PGM: 葡萄糖磷酸变位酶(phosphoglucomutase); FK: 果糖激酶(fructokinase); AGPase: ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase); SS: 淀粉合成酶(starch synthase); GBSS: 颗粒淀粉合成酶(granule-bound starch synthase); DBE: 淀粉脱支酶(debranching enzyme); SBE: 淀粉分支酶(starch-branching enzyme)。

1996)。于年文等(2011)以甜瓜果实的蔗糖磷酸合成酶基因的cDNA片段为探针,对甜瓜果实发育过程中SPS基因的表达进行了研究,发现SPS基因在甜瓜授粉后5~20 d的果实中均不表达,而从授粉后25 d的果实中开始表达,并且随着果实的成熟其表达量呈递增趋势。在温州蜜柑中,存在3个SPS的cDNA同工酶片段,分别为*CitSPS1*、*CitSPS2*和*CitSPS3*,经研究这三个同工酶片段的转录结果与SPS的活性相一致,即随SPS表达的增加而增加,并且这三个基因的表达是相互独立的(Komatsu等1999)。多个研究表明,在甜瓜(Burger和Schaffer 2007)和西瓜(Yativ等2010)果实中SPS活性与蔗糖积累呈正相关。

3.3 转化酶

转化酶(Ivr)又称 β -呋喃果糖酶或蔗糖酶,其可单向将蔗糖分解为果糖和葡萄糖(于年文等2011)。根据植物不同组织中转化酶所适应的pH值范围可将这些转化酶被分为2类:酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)。其中酸性转化酶又分为存在于液泡中的可溶性AI(液泡型酸性转化酶, VAI)和分布在细胞壁上的不溶性AI(细胞壁型转化酶, CWI)(Lingle 1999), AI活性的下降有利于蔗糖积累。植物组织的快速生长往往伴随着酸性转化酶活性不断增强。在对甜瓜的研究中发现,在甜瓜果实的膨大期组织中转化酶活性很强, AI活性的增强,加快植物组织中蔗糖分解为己糖,为组织快速生长提充足的碳源(Lingle和Dunlap 1987)。樊继德等(2007)利用子房注射法将甜瓜的反义酸性转化酶基因导入到厚皮甜瓜自交系的果实中,结果显示转基因甜瓜植株的生长势较对照组明显减弱,果实中的可溶性含量显著降低。在西瓜韧皮部维管束中酸性转化酶能将蔗糖分解为葡萄糖和果糖,此过程的表达可能由bHLH家族转录因子控制(任毅2016)。果实中转化酶的存在催化蔗糖水解为果糖和葡萄糖,以达到维持细胞的渗透压促进果实正常生长的目的。在众多研究中发现蔗糖含量与AI活性呈负相关(Lester等2001)。

4 葫芦科作物中的糖转运蛋白

糖代谢是整个植物生长发育过程中尤其重要

的部分,它能够通过影响植物细胞内溶液的渗透势,从而对糖类养分的运输进行调控。通过对糖代谢产物的积累与调控模式的研究,我们可以清楚地知道控制果实品质的代谢通路,从而更好地为选育高品质品种提供依据。

糖转运蛋白(sugar transporter protein, SUT)作为一种糖转运载体,能在植物的生长发育等多种生理过程中发挥重要作用。目前水稻、甘蔗、小麦、拟南芥、西瓜、甜瓜和南瓜(Roney等2007; Schulz等2011; Gil等2011)等多种植物中已陆续开展了关于糖转运蛋白的深入研究。植物通过光合作用固化的碳源,需要转运蛋白的参与才能透过质膜和液泡膜,进而运输到果实中达到积累糖分的目的(Kuhn和Grof 2010)。目前,已经发现的与糖有关的转运蛋白可以大致分为以下三种:单糖转运蛋白、蔗糖转运蛋白以及多糖转运蛋白。其中MFS (major facilitator superfamily)超家族包含了所有的单糖转运蛋白,在葫芦科作物中常见的有液泡膜葡萄糖转运蛋白(vacuolar glucose transporters, VGT)亚家族、STP亚家族、液泡膜单糖转运蛋白(tonoplast monosaccharide transporters, TMT)家族和将己糖转运出液泡的ERD6-like亚家族等;蔗糖转运蛋白则主要由SUC2/SUT1、SUC3/SUT2和SUC4三个亚家族组成;植物SWEET糖转运蛋白家族主要参与细胞和组织器官间源到库的糖运输(Schulz等2011; Chen等2012)。在对西瓜的研究中发现, TMT家族糖转运蛋白基因*CITST2* (*Citrullus lanatus* tonoplast sugar transporter 2)为*QBRIX2-2*的候选基因,它受WRKY家族转录因子控制,在西瓜液泡中表达,是糖分运输过程中果肉细胞中液泡膜上的质子反向转运体(Ren等2017)。在黄瓜中发现, *CsSTS*在黄瓜的韧皮部伴胞中表达,参与黄瓜叶片韧皮部装载(Hu等2009)。在甜瓜中发现蔗糖转运蛋白*CmSUT*在质外体中表达(Gil等2011)。SUT在植物的生长发育过程中参与调控蔗糖的运输和卸载,以蔗糖信号的形式对其它代谢途径产生影响,进而调节植物体内蔗糖的转运与积累、对非生物胁迫的响应和胚乳生长发育等进程。研究发现,蔗糖转运蛋白的RNA可以在南瓜韧皮部流动,但韧皮部蔗糖转运蛋白RNA的作用机制目

前还不清楚。Roney等(2007)运用共注射技术,发现南瓜中的RNA-binding 韧皮部蛋白CmPPI6可以使StSUT1 mRNA借助胞间连丝结构在细胞间移动,研究中还发现南瓜的CmSUT1 mRNA可以在菟丝子与宿主植物南瓜之间移动。

5 展望

近年来,随着各种生物信息学工具的不断出现,基因组学、转录组学、蛋白组学和代谢组学以及全基因组关联分析技术、瞬时表达技术等,在葫芦科作物中的应用越来越广泛。目前,对于葫芦科植物糖分积累的分子遗传机制研究已经取得了重大进展,控制西瓜果实糖分积累的重要基因已经被精细定位,但由于糖含量的遗传机制比较复杂,又容易受外界环境条件的影响,在复杂的糖代谢和糖转运基因网络中,对调控果实糖分合成代谢的转运蛋白功能还不够清楚,致使无法深入了解果实含糖量的决定机制,影响了果实品质改良的进一步研究。接下来,我们可以结合第三代人工核酸酶CRISPR/Cas9系统继续探究控制果实糖分积累的分子机制,找到控制果实含糖量的主要基因,并探索其分子遗传机制,运用分子生物学和反向遗传学,建立高效的果实品质育种分子体系,为葫芦科植物品质育种提供依据。

参考文献(References)

- Burger Y, Saar U, Katzir N, et al (2002). A single recessive gene for sucrose accumulation in *Cucumis melo* fruit. *J Am Soc Hortic Sci*, 127 (6): 938–943
- Burger Y, Schaffer AA (2007). The contribution of sucrose metabolism enzymes to sucrose accumulation in *Cucumis melo*. *J Am Soc Hortic Sci*, 132: 704–712
- Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, et al (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as key step for phloem transport. *Science*, 335 (6065): 207–211
- Chen YG (2009). Genetic effect of soluble sugar content in cucumber fruit (dissertation). Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University (in Chinese with English abstract) [陈银根(2009). 黄瓜果实可溶性糖含量遗传效应的初步研究(学位论文). 江苏扬州: 扬州大学]
- Cheng JT, Wen SY, Xiao S, et al (2017). Overexpression of the tonoplast sugar transporter CmTST2 in melon fruit increases sugar accumulation. *J Exp Bot*, 69 (3): 511–523
- Chrost B, Schmitz K (1997). Changes in soluble sugar and activity of α -galactosidases and acid invertase during muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruit development. *J Plant Physiol*, 151 (1): 41–50
- Corrigan VK, Irving DE, Potter JF (2000). Sugars and sweetness in buttercup squash. *Food Qual Prefer*, 11 (4): 313–322
- Dai N, Cohen S, Portnoy V, et al (2011). Metabolism of soluble sugars in developing melon fruit: a global transcriptional view of the metabolic transition to sucrose accumulation. *Plant Mol Biol*, 76 (1–2): 1–18
- Dai N, Petreikov M, Portnoy V, et al (2006). Cloning and expression analysis of a UDP-galactose/glucose pyrophosphorylase from melon fruit provides evidence for the major metabolic pathway of galactose metabolism in raffinose oligosaccharide metabolizing plants. *Plant Physiol*, 142 (1): 294–304
- Fan JD, He QD, Wang XF, et al (2007). Antisense acid invertase (anti-MAI1) gene alters soluble sugar composition and size in transgenic muskmelon fruit. *Acta Horticult Sin*, (3): 677–682 [樊继德, 何启伟, 王秀峰等(2007). 甜瓜反义酸性转化酶基因对甜瓜的遗传转化. *园艺学报*, (3): 677–682]
- Fisher DB, Wang N (1995). Sucrose concentration gradients along the post phloem transport pathway in the maternal tissues of developing wheat grains. *Plant Physiol*, 109 (2): 587–592
- Gao L, Zhao S, Lu X, et al (2018). Comparative transcriptome analysis reveals key genes potentially related to soluble sugar and organic acid accumulation in watermelon. *PLoS One*, 13 (1): e190096
- Gil L, Yaron I, Shalitin D, et al (2011). Sucrose transporter plays a role in phloem loading in CMV-infected melon plants that are defined as symplastic loaders. *Plant J*, 66: 366–374
- Gross KC, Pharr DM (1982). A potential pathway for galactose metabolism in *Cucumis sativus* L, a stachyose transporting species. *Plant Physiol*, 69 (1): 117–121
- Guo SG, Sun HH, Zhang HY, et al (2015). Comparative transcriptome analysis of cultivated and wild watermelon during fruit development. *PLoS One*, 10 (6): e0130267
- Guo SG, Zhang JG, Sun HH, et al (2012). The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse accessions. *Nat Genetics*, 45 (1): 51–82
- Handley LW, Pharr DM, Mcfeeters RF (1983). Carbohydrate

- changes during maturation of cucumber fruit: implications for sugar metabolism and transport. *Plant Physiol*, 72 (2): 498–502
- Harel-Beja R, Tzuri G, Portnoy V, et al (2010). A genetic map of melon highly enriched with fruit quality QTLs and EST markers, including sugar and carotenoid metabolism genes. *Theor Appl Genet*, 121 (3): 511–533
- Hashizume T, Shimamoto I, Hirai M (2003). Construction of a linkage map and QTL analysis of horticultural traits for watermelon [*Citrullus lanatus* (THUNB.) MATSUM & NAKAI] using RAPD, RFLP and ISSR markers. *Theor Appl Genet*, 106 (5): 779–785
- Hendrix JE (1968). Labeling pattern of translocated stachyose in squash. *Plant Physiol*, 43: 1631–1636
- Hu LP, Fan ZM, Shao HW (2009). Changes in carbohydrate levels and their metabolic enzymes in leaves, phloem sap and mesocarp during cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit development. *Sci Hortic*, 121 (2): 131–137
- Hubbard NL, Pharr DM, Huber SC (1991). Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species. *Physiol Plant*, 82 (2): 191–196
- Komatsu A, Takanokura Y, Omura M, et al (1996). Cloning and molecular analysis of cDNAs encoding three sucrose phosphate synthase isoforms from a citrus fruit (*Citrus unshiu* Marc.). *Mol Gen Genet*, 252 (3): 346–351
- Kuhn C, Grof CPL (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*, 13 (3): 288–298
- Lester GE, Arias LS, Lim MG (2001). Musk melon fruit soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase activity and polypeptide profiles during growth and maturation. *J Am Soc Hortic Sci*, 126 (1): 33–36
- Li J, Baroja-Fernández E, Bahaji A, et al (2013). Enhancing sucrose synthase activity results in increased levels of starch and ADP-glucose in maize (*Zea mays* L.) seed endosperms. *Plant Cell Physiol*, 54 (2): 282–94
- Li X, Du J, Guo JJ, et al (2018). The functions of cucumber sucrose phosphate synthases 4 (*CsSPS4*) in carbon metabolism and transport in sucrose- and stachyose-transporting plants. *J Plant Physiol*, 228: 150–157
- Lingle SE (1999). Sugar metabolism during growth and development in sugarcane internodes. *Crop Sci*, 39 (2): 480–486
- Lingle SE, Dunlap JR (1987). Sucrose metabolism in netted muskmelon fruit during development. *Plant Physiol*, 84 (2): 386–389
- Loy JB (2004). Morpho-physiological aspects of productivity and quality in squash and pumpkins (*Cucurbita* spp.). *Crit Rev Plant Sci*, 23 (4): 337–363
- LÜ JG (2017) Suppression of cucumber stachyose synthase gene (*CsSTS*) inhibits phloem loading and reduces low temperature stress tolerance (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [吕建国(2017). 抑制黄瓜水苏糖合成酶基因*CsSTS*降低韧皮部装载和低温胁迫耐受性(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Pareek A, Singla SL, Grover A (1998). Protein alterations associated with salinity, desiccation, high and low temperature stresses and abscisic acid application in Lal nakanda a drought tolerant rice cultivar. *Curr Sci*, 75: 1170–1174
- Prabha TN, Bhagyalakshmi N (1998). Carbohydrate metabolism in ripening banana fruit. *Phytochemistry*, 48 (6): 915–919
- Ren Y (2016). QTL mapping and function of sugar transporter protein in watermelon fruit (dissertation). Beijing: Chinese academy of agricultural sciences (in Chinese with English abstract) [任毅(2016). 西瓜果实含糖量QTL定位及糖转运蛋白功能初析(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Ren Y, Guo SG, Zhang J, et al (2017). A tonoplast sugar transporter underlies a sugar accumulation QTL in watermelon. *Plant Physiol*, 176 (1): 836–850
- Roney JK, Khatibi PA, Westwood JH (2007). Cross-species translocation of mRNA from host plants into the parasitic plant dodder. *Plant Physiol*, 143 (2): 1037–1043
- Sharma S, Rao TVR (2013). Nutritional quality characteristics of pumpkin fruit as revealed by its biochemical analysis. *Int Food Res J*, 20 (5): 2309–2316
- Schulz A, Beyhl D, Marten I, et al (2011). Proton-driven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters SUC4 and TMT1/2. *Plant J*, 68 (1): 129–136
- Stevenson DG (2003). Role of starch structure in texture of winter squash (*Cucurbita maxima* D.) fruit and starch functional properties (dissertation). Ames, IA: Iowa State University
- Sun H, Wu S, Zhang G, et al (2017). Karyotype stability and unbiased fractionation in the paleo-allotetraploid *Cucurbita* genomes. *Mol Plant*, 10 (10): 1293–1306
- Taji T, Ohsumi C, Iuchi S, et al (2002). Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 29 (4): 417–426
- Tian HM, Kong QG, Feng YQ, et al (2009). Cloning and char-

- acterization of a soluble acid invertase-encoding gene from muskmelon. *Mol Biol Rep*, 36 (3): 611–617
- Wang AJ (2016). The metabolic and molecular regulating mechanism of pumpkin fruit quality development using RNA-Seq (dissertation). Guangzhou: Ji'nan University (in Chinese with English abstract) [王安君(2016). 基于RNA-Seq的南瓜果实重要品质形成的代谢和分子调控研究(学位论文). 广州: 暨南大学]
- Wyatt LE, Strickler SR, Mueller LA (2016). Comparative analysis of *Cucurbita pepo* metabolism throughout fruit development in acorn squash and oilseed pumpkin. *Hortic Res*, 3: 16045
- Wyatt LE, Strickler SR, Mueller LA, et al (2015). An acorn squash (*Cucurbita pepo* ssp. *ovifera*) fruit and seed transcriptome as a resource for the study of fruit traits in *Cucurbita*. *Hortic Res*, 2: 14070
- Yativ M, Harary I, Wolf S (2010). Sucrose accumulation in watermelon fruits: genetic variation and biochemical analysis. *J Plant Physiol*, 167 (8): 589–96
- Yu NW, Li JC, Wang JZ, et al (2011). Research progress in sugar metabolism and its regulatory factors in fruits. *Acta Agric Jiangxi*, 23 (3): 40–44 (in Chinese with English abstract) [于年文, 李俊才, 王家珍等(2011). 果实糖代谢及调控因子的研究进展. 江西农业学报, 23 (3): 40–44]
- Zhong YJ, Zhou YY, Li JX, et al (2017). A high-density linkage map and QTL mapping of fruit-related traits in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch.). *Sci Rep-UK*, 7 (1): 12785

Advances in research on sugar accumulation and regulation of Cucurbitaceae crop fruits

WANG Man-Man^{1,2}, QU Shu-Ping², LI Jun-Xing¹, WU Ting-Quan¹, HUANG He-Xun^{1,*}, ZHONG Yu-Juan^{1,*}

¹Vegetable Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China

²College of Horticulture and Garden, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

Abstract: Sugar contents is one of the significant factors to evaluate fruit quality of Cucurbitaceous crops. It is a quantitative trait, controlled by multiple genes and determines the agro-economic value of the crops. Thus, it has great significance to study the genetic and molecular regulation mechanism of sugar accumulation to improve fruit quality. This paper has summarized the findings of sugar accumulation models in fruits of different cucurbitaceous crops, focused on exploring the key enzymes and genes involved in the regulation of sugar contents. The study explored target genes, and related enzymes regulating sugar biosynthesis and related metabolism in fruits, and provided theoretical basis for the improvement of fruit quality of cucurbits.

Key words: Cucurbitaceae; sugar content ; metabolic synthesis; sugar transporter; enzyme gene

Received 2018-11-19 Accepted 2019-06-17

This work was supported by the Guangdong Provincial Science and Technology Plan Project (2017B020201001 and 2018B020202007), Guangzhou Science and Technology Plan Project (201704020075 and 201904020012) and Guangdong Modern Agricultural Industry Technology System Innovation Team Project (2019KJ117).

*Co-corresponding authors: Huang HX (huanghexun@gdaas.cn), Zhong YJ (zhongyujuan@gdaas.cn).