

不同贮藏条件下芹菜可溶性糖质量分数及相关基因变化分析

贾 敏^{1,2}, 朱胜琪^{1,2}, 王雅慧^{1,2}, 谭彬彬^{1,2}, 刘洁霞^{1,2}, 陶建平^{1,2}, 熊爱生^{*1,2}

(1. 南京农业大学 作物遗传与种质创新利用全国重点实验室, 江苏 南京 210095; 2. 南京农业大学 园艺学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 芹菜 (*Apium graveolens* L.) 是伞形科二年生叶菜类蔬菜, 可溶性糖是叶菜类蔬菜的重要营养成分之一。作者选取‘四季小香芹’和‘六合黄心芹’为试材, 测定其在室温 (25 ℃)、低温 (4 ℃) 和室温黑暗 (25 ℃) 条件下贮藏 0、6、24、30、48、54 h 的可溶性糖质量分数, 利用实时荧光定量 PCR 技术检测可溶性糖代谢相关基因 (*AgIVR1*、*AgSPP*、*AgSPS*、*AgSSI* 和 *AgUDPG*) 的表达特性。结果显示: 3 种贮藏条件下芹菜可溶性糖质量分数存在品种和组织差异性, ‘四季小香芹’可溶性糖质量分数高于‘六合黄心芹’; 叶柄可溶性糖质量分数高于叶片; 不同贮藏条件下可溶性糖质量分数无明显变化规律。低温贮藏至 54 h 时, 2 种芹菜 *AgSSI* 基因的表达量均显著上升; 不同贮藏条件下芹菜的 *AgSPS* 基因表达量整体都呈下降趋势; 不同基因之间可能通过互作共同调节芹菜贮藏过程中可溶性糖质量分数的变化, 可溶性糖积累量与相关基因的变化有关。

关键词: 芹菜; 贮藏; 可溶性糖; 叶柄; 基因表达

中图分类号: S 636.3 文章编号: 1673-1689(2023)11-0034-08 DOI: 10.12441/spyswjs.20211017001

Analysis of Soluble Sugar Mass Fraction and Related Genes Changes in Post-Harvest Celery

JIA Min^{1,2}, ZHU Shengqi^{1,2}, WANG Yahui^{1,2}, TAN Shanshan^{1,2},
LIU Jiexia^{1,2}, TAO Jianping^{1,2}, XIONG Aisheng^{*1,2}

(1. National Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement and Utilization, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095 China; 2. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095 China)

Abstract: Celery (*Apium graveolens* L.), a leaf vegetable, is a biennial herb in Apiaceae. Soluble sugar is an important nutritional component of leafy vegetable crops. In this study, two celery cultivars of ‘Sijixiaoxiangqin’ and ‘Liuhehuangxinqin’ were selected as samples. The soluble sugar content was determined and analyzed after storage at room temperature (25 ℃), low temperature (4 ℃) and room temperature in the dark (25 ℃) for 0, 6, 24, 30, 48 and 54 h. The expression characteristics of soluble sugar metabolism-related genes (*AgIVR1*, *AgSPP*, *AgSPS*, *AgSSI* and

收稿日期: 2021-10-17 修回日期: 2021-11-10

基金项目: 江苏省重点研发计划现代农业项目 (BE2022386); 江苏省种业振兴揭榜挂帅项目 JBGS((2021)068); 国家自然科学基金项目 (31272175); 江苏高校优势学科建设项目。

* 通信作者: 熊爱生 (1975—), 男, 博士, 教授, 博士研究生导师, 主要从事蔬菜遗传育种研究。E-mail: xiongaisheng@njau.edu.cn

AgUDPG) were detected by real-time quantitative PCR technology. The results showed that there were varietal and tissue differences in the soluble sugar content of celery under the three storage conditions. The soluble sugar content in 'Sijixiaoxiangqin' was higher than that in 'Liuhehuangxinqin', and the soluble sugar content in the petioles was higher than that in the leaves. The soluble sugar content had no obvious change under different storage conditions. After storage at low temperature for 54 h, the expression levels of *AgSSI* in both celery cultivars increased significantly, and the overall expression level of *AgSPS* in celery exhibited a downward trend under different storage conditions. Diverse genes might co-regulate the change in soluble sugar content through interaction during celery storage. The accumulation of soluble sugar was correlated with the changes in related genes.

Keywords: celery, storage, soluble sugar, petiole, gene expression

芹菜是伞形科一种重要的二年生绿叶菜类^[1-2]。芹菜富含维生素、膳食纤维、类胡萝卜素和芳香物质等,具有良好的保健和药用功效,生长最适温度为 15~20 ℃^[3-4]。芹菜于汉代被引入我国,距今已栽培驯化 2 000 多年,历史悠久,品种繁多^[5]。

可溶性糖作为调节植物体渗透压的重要物质之一,可以帮助植物抵抗许多胁迫因子^[6-7]。可溶性糖与环境因子比如温度、光照等都有一定的关系^[8]。研究表明,光照贮藏下茼蒿和蕹菜叶片中还原糖质量分数在贮藏期内持续增加并高于同期的黑暗处理^[9]。甘薯可溶性糖质量分数随贮藏时间逐渐增加,其增加速度与贮藏温度密切相关^[10]。低温可以降低采后糯玉米可溶性糖质量分数的下降速度,且 5 ℃ 时下降速度最慢^[11]。糖代谢过程中涉及多种酶,其中蔗糖磷酸合酶 (Sucrose phosphate synthase, SPS) 在植物组织中广泛存在。SPS 催化 6-磷酸果糖产生的 6-磷酸葡萄糖经蔗糖-6-磷酸磷酸酶 (Sucrose phosphate phosphatase, SPP) 催化产生蔗糖。研究发现,将玉米 *SPS* 基因在烟草中过表达后,植株蔗糖含量明显增加^[12]。拟南芥的相关研究表明,*SPSA1* 和 *SPSA2* 是拟南芥蜜腺分泌花蜜必不可少的基因^[13]。作为植物中同化 CO₂ 形成蔗糖的一个关键点,SPS 活力大小随蔗糖积累量的增加而增大^[14]。在蔗糖分解为己糖的过程中,参与这一反应的酶主要有蔗糖合成酶 (Sucrose synthase, SS) 和蔗糖转化酶 (Sucrose invertase, IVR)。其中 SS 在植物代谢反应中促使蔗糖合成为果糖,多数植物中至少包含 2 种 SS 同工酶,它们在基因调控上差异明显,并且具有发育情况和器官种类的特异性。IVR 的功能是催化蔗糖水

解为其他糖类,且此类反应通常被称为一种不可逆的反应^[15]。高媛媛等发现番茄叶片中的一个转化酶基因可能参与番茄花蕾糖分代谢过程^[16]。研究发现,温州蜜柑和柠檬果实的蔗糖中性转化酶活性随着成熟逐渐降至最低^[17-18]。这些结果说明,蔗糖转化酶不仅参与了植物生长发育的调控,还对果实品质有一定影响,是评价其风味的一项重要指标^[19]。尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (uridine diphosphate glucose pyrophosphorylase, UDPG) 是形成蔗糖的物质之一,也参与合成酚类物质的 C₆-C₃-C₆ 骨架,二者互相影响对 UDPG 的结合^[20]。此外,多数 UDPG 被消耗用来组成木质素的碳骨架^[21]。

作者选取‘四季小香芹’和‘六合黄心芹’为研究材料,‘四季小香芹’叶片鲜绿有光泽,叶柄颜色嫩绿且实心,具有早熟、抗病、商品性好、产量高等特点。‘六合黄心芹’为南京六合地区的优良地方品种,叶柄黄绿色、空心、品质高,心叶金黄色,具有晚熟、抗性强、适应性好、产量较高等特点。将其置于室温 (25 ℃)、低温 (4 ℃) 和室温黑暗 (25 ℃) 条件下,测定贮藏至 0、6、24、30、48、54 h 的可溶性糖质量分数,并通过实时荧光定量 PCR 技术检测可溶性糖代谢相关基因 (*AgIVR1*、*AgSPP*、*AgSPS*、*AgSSI* 和 *AgUDPG*) 的表达水平,以期为提高芹菜采后品质、科学贮藏芹菜提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以南京及江苏大部分地区主要种植的小芹菜品种‘四季小香芹’和优良地方品种‘六合黄心芹’

为试验材料,挑选大小一致的种子,浸种催芽,播到装有基质的塑料盆中,生长 65 d 后进行处理。选取生长状况大致相同的芹菜分别置于室温(25 ℃)、低温(4 ℃)和室温黑暗(25 ℃)条件下生长,长至 0、6、24、30、48、54 h 时分别取样。取样部位为叶片和叶柄,一部分用于叶绿素的测定,另一部分用于 RNA 的提取,每个样品进行 3 次重复。

1.2 可溶性糖测定

可溶性糖质量分数测定参照王学奎等的实验方法^[22]。称取样品约 0.5 g 溶解于体积分数 80% 的乙醇中,80 ℃水浴 30 min,冷却后离心,再次浸提。取浸提液于沸水浴上蒸干,用蒸馏水重新溶解,离心后取上清液,测其在 620 nm 的吸光值。

1.3 总 RNA 提取及 cDNA 的合成

参照 RNA Simple Total RNA Kit (Tiangen, 北京) 试剂盒说明书提取 RNA, 并按照 Prime Script RT reagent Kit(TaKaRa, 大连)试剂盒说明书将提取的总 RNA 反转录成 cDNA。

1.4 引物设计

依据芹菜基因组数据库获得芹菜可溶性糖代谢通路相关基因^[23-24]。利用 Primer Premier 6.0 软件设计芹菜可溶性糖代谢通路相关基因的特异性正反引物。引物由南京金斯瑞生物科技有限公司合成。引物序列分别为 *AgIVR1*-F:5'-ACGGTCTCA GCAAGTTC-3'; *AgIVR1*-R:5'-CAGATGGAGTTAT CACAATGG-3'。 *AgSPP*-F:5'-CTTGCTTGCCCTCCA CTAA-3'; *AgSPP*-R:5'-GCCTATGCTAACACCTGA T-3'。 *AgSPS*-F:5'-TCATCATCATCATCGTCAGT-3'; *AgSPS*-R:5'-GTCAAGTAGCATATCCTAAGC-3'。 *AgSSI*-F:5'-CCACAGTATTCTTCGTTCCCT-3'; *AgSSI*-R:5'-ATTCTGCGTGTTCATTCA-3'。 *AgUDPG*-F:5'-GAAGGAACATCTACGAGGAA-3'; *AgUDPG*-R:5'-ACACCACAGCCATTCTTG-3'。内参基因为 actin, 引物序列为 *Agactin*-F:5'-CTTCCTGCCATATATGATTGG-3'; *Agactin*-R:5'-GCCAGCACCTCGATCTTCATG-3'^[25]。

1.5 实时荧光定量 PCR 和数据分析

实时荧光定量 PCR 参照 SYBR Premix Ex Taq 试剂盒(TaKaRa, 大连)说明书,反应在 Bio-Rad 荧光定量 PCR 仪 CFX96 上进行。PCR 反应体系及反应程序参照贾丽丽等的实验步骤^[26],用 EXCEL 2010 和 SPSS 20.0 进行数据分析。

2 结果与分析

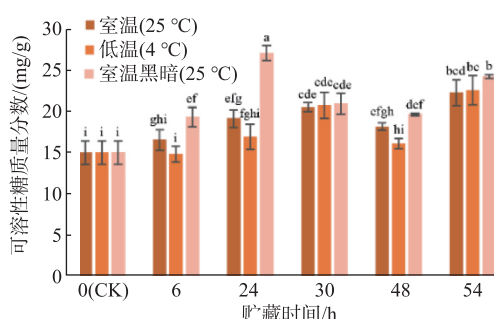
2.1 不同贮藏条件对芹菜可溶性糖质量分数的影响

如图 1 所示,以贮藏 0 h 的可溶性糖质量分数为对照,‘四季小香芹’叶片和叶柄中可溶性糖质量分数随贮藏时间的增加上下波动。室温黑暗条件下,叶片中可溶性糖质量分数始终高于低温和室温贮藏条件。除贮藏后 30 h 外,室温黑暗条件下芹菜叶柄中可溶性糖质量分数均高于另两种贮藏条件。室温与低温条件相比,前者叶片中可溶性糖质量分数基本高于后者,但差异不显著。贮藏后 24、30、54 h 时,低温条件下叶柄中的可溶性糖质量分数均高于室温条件,差异不显著。

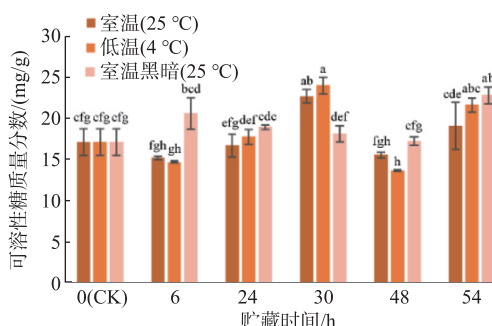
由图 2 可知,‘六合黄心芹’叶片和叶柄在低温条件下贮藏 30 h 时的可溶性糖质量分数均显著高于室温和室温黑暗条件。叶片和叶柄中可溶性糖质量分数也存在一定差异。当贮藏至 54 h 时,3 种贮藏条件下可溶性糖质量分数差异显著,在室温黑暗条件下叶片中的可溶性糖质量分数最高,其次是低温条件。贮藏至 24 h 和 54 h 时,在室温条件下放置的芹菜中叶柄可溶性糖质量分数最高,与另两种贮藏条件下的可溶性糖质量分数差异显著。

2.2 ‘四季小香芹’叶片中可溶性糖代谢相关基因的表达分析

以‘四季小香芹’贮藏 0 h 的基因表达量为对照,不同贮藏条件下叶片中可溶性糖代谢相关基因的表达水平见图 3。*AgIVR1* 表达量随时间的增加大体呈下降趋势,贮藏后 48 和 54 h 较为明显。室温条件下,*AgIVR1* 在 6 h 和 54 h 表达量与其他贮藏条件相比均最低。*AgSPP* 表达量随时间的增加呈先下降后上升趋势,低温和室温黑暗条件下的表达量相近,均显著高于室温条件。随着贮藏时间的增加,*AgSPS* 表达量持续下降。*AgSSI* 在室温条件下贮藏 6 h 的表达量最高;在室温黑暗条件下,贮藏 48 h 时其表达量显著上调;低温条件下贮藏 54 h 时,表达量显著上升。在整个贮藏过程中,*AgUDPG* 表达量整体先上升后下降。在贮藏前期(6 h),室温和低温条件下 *AgUDPG* 表达量上调明显。贮藏至 54 h 时,低温条件下 *AgUDPG* 表达量显著高于其他 2 种贮藏条件。在室温黑暗下放置 48 h 后,*AgUDPG* 基因近乎不表达。



(a) 不同贮藏条件下叶片的可溶性糖质量分数

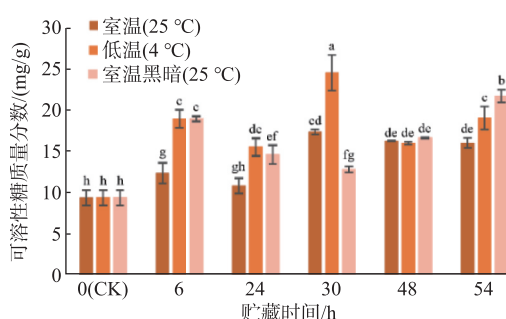


(b) 不同贮藏条件下叶柄的可溶性糖质量分数

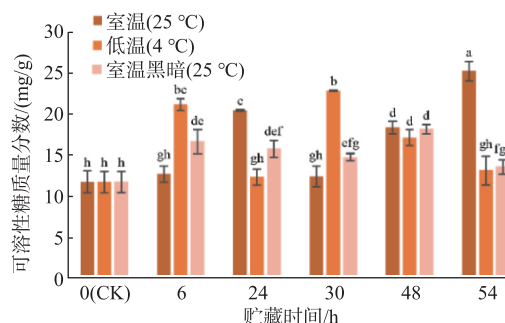
误差线表示 3 个独立重复的标准差,不同的小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性。

图 1 不同贮藏条件下‘四季小香芹’可溶性糖质量分数

Fig. 1 Soluble sugar mass fraction of ‘Sijixiaoxiangqin’ under different storage conditions



(a) 不同贮藏条件下叶片的可溶性糖质量分数



(b) 不同贮藏条件下叶柄的可溶性糖质量分数

误差线表示 3 个独立重复的标准差,不同的小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性。

图 2 不同贮藏条件下‘六合黄心芹’可溶性糖质量分数

Fig. 2 Soluble sugar mass fraction of ‘Liuhehuangxinqin’ under different storage conditions

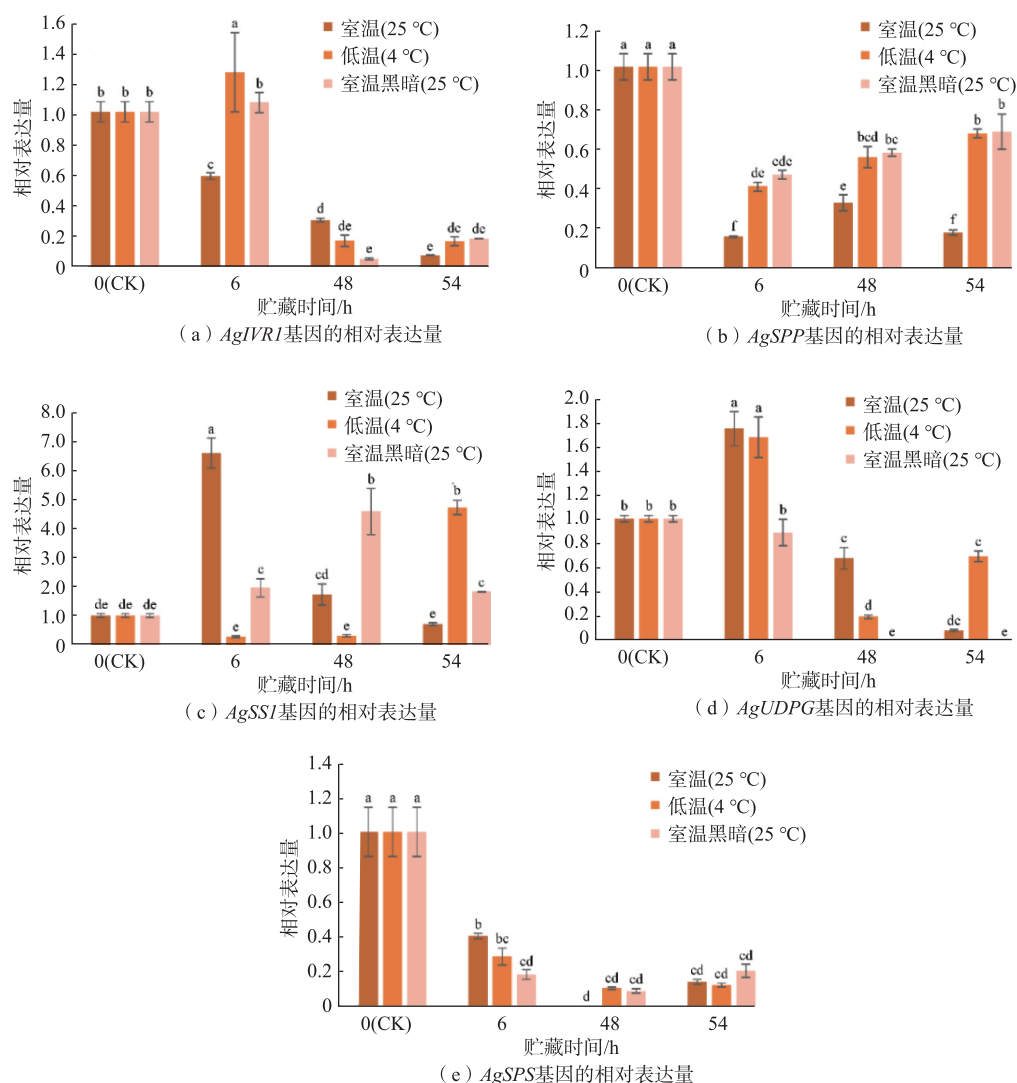
2.3 ‘六合黄心芹’叶片中可溶性糖代谢相关基因的表达分析

以贮藏 0 h 的基因表达量为对照,不同贮藏条件下‘六合黄心芹’叶片中可溶性糖代谢相关基因的表达水平见图 4。随着贮藏时间的增加,*AgIVR1* 表达量上下波动。在贮藏后期(48 h 和 54 h),低温和室温黑暗条件下 *AgIVR1* 表达量较高。整个贮藏过程中,3 种贮藏条件下 *AgSPP* 基因的表达量基本都高于对照。在贮藏后期,室温条件下 *AgSPP* 表达量上调明显,与‘四季小香芹’相异。*AgSPS* 表达量随贮藏时间的增加整体呈下降趋势。贮藏 48 h 时, *AgSPS* 在室温黑暗条件下表达量最高。贮藏 54 h 时,3 种贮藏条件下 *AgSPS* 表达量都极低,几乎不表达。*AgSSI* 在室温条件下贮藏至 6 h 的表达量最高。在低温条件下,随着贮藏时间的增加,*AgSSI* 贮藏至 54 h 的表达量显著上调。*AgUDPG* 在贮藏后期的室温条件下表达量极低,几乎不表达。在贮藏后期,低温和室温黑暗条件下 *AgUDPG* 表达量较高,且室温

黑暗条件下的表达量显著高于低温条件。

3 结 语

可溶性糖是蔬菜中一种重要营养物质,其含量多少是影响果蔬采后品质的重要因素^[27]。可溶性糖作为果实风味的判断标准之一,其组分含量特征与果实风味联系紧密^[28-29]。蔬菜中可溶性糖包括葡萄糖、果糖和蔗糖等。本研究中 2 种芹菜叶柄可溶性糖质量分数均高于叶片,‘四季小香芹’可溶性糖质量分数高于‘六合黄心芹’,芹菜中可溶性糖质量分数存在品种和组织差异性。‘四季小香芹’在室温黑暗条件下,可溶性糖质量分数基本高于另两种贮藏条件。顾振新等在薤菜和芫荽的贮藏试验中发现,光照条件下植物体内还原糖的含量高于同期的黑暗处理组^[30],这与本研究结果存在一定差异,可能与贮藏条件的光照强度和糖种类有关。本研究可溶性糖在不同温度条件下无显著变化。彩叶草在(10±2)℃、(15±2)℃和(20±2)℃下可溶性糖质量分数的变化



误差线表示 3 个独立重复的标准差,不同的小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性。

图 3 ‘四季小香芹’叶片中可溶性糖代谢相关基因的相对表达量

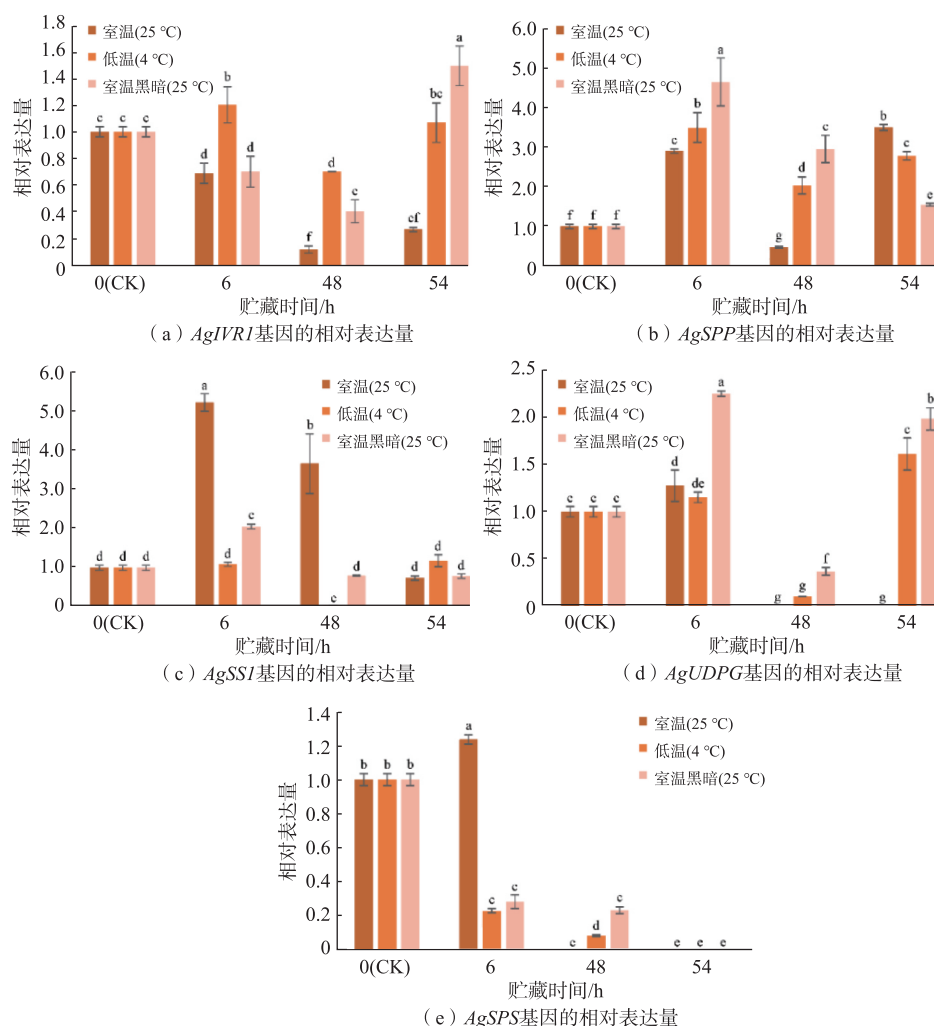
Fig. 3 Relative expression levels of genes related to soluble sugar metabolism in the leaves of 'Sijixiaoxiangqin'

不明显,这与本研究结果一致^[31]。

作者选取的 5 个关键基因在可溶性糖积累过程中发挥重要作用。在植物生长发育过程中,SS 至关重要^[32]。研究表明,SS 能调控淀粉的生成,在玉米皱缩(*sh1*)突变体的蔗糖转变为淀粉的过程中,淀粉的含量受 SS 活性正调控^[33]。有研究报道马铃薯的 SS 活性被抑制时,植株中淀粉含量和总产量呈下降趋势^[34]。在本研究中,低温贮藏至 54 h 时,2 种芹菜 *AgSSI* 的表达量都显著上升,说明 *AgSSI* 可能在低温贮藏的后期发挥作用。SPS 存在于植物各个部位,是蔗糖参与各种生化反应的关键酶之一。试验证明甘蔗茎中 SPS 的活力与蔗糖的含量成正比^[35]。蔗糖

的形成受 SPS 的正调控,而蔗糖含量则随淀粉的积累而减少^[14]。对网纹甜瓜而言,花后 5~25 d 内,SPS 活性持续偏低,蔗糖积累极少,而花后 30 d 后,SPS 活性显著增加,蔗糖积累呈现上升趋势^[36]。在本研究中,不同贮藏条件下 2 种芹菜的 *AgSPS* 表达量整体都呈下降趋势,说明在芹菜贮藏过程中可能由 *AgSPS* 前期的大量表达来促进蔗糖质量分数的增加。

随贮藏时间的增加,本研究中 3 种贮藏条件下‘四季小香芹’*AgSPP* 表达量基本都低于对照,而‘六合黄心芹’则都高于对照。*IVR* 不仅与糖的代谢和转化有关,还与植物的生长发育有关。研究发现,在 4、10、15、20 °C 的贮藏温度下,‘云薯 105’马铃薯



误差线表示 3 个独立重复的标准差,不同的小写字母表示在 0.05 水平上的差异显著性

图 4 ‘六合黄心芹’叶片中可溶性糖代谢相关基因的相对表达量

Fig. 4 Relative expression levels of genes related to soluble sugar metabolism in the leaves of ‘Liuhehuangxinquin’

的蔗糖转化酶活性随贮藏时间的延长呈先上升后下降的趋势^[37]。研究发现,胡萝卜中反义酸性 *IVR* 的遗传转化使植株发生明显的表型变化,且该变化出现在发育的早期阶段^[38]。‘四季小香芹’*AgIVR1* 表达量随贮藏时间的增加呈下降趋势,说明‘四季小香芹’中 *AgIVR1* 可能在贮藏前期发挥主要功能。作为蔗糖合成的底物,UDPG 在蔗糖合成过程中发挥重要作用。2 种芹菜的 *AgUDPG* 在贮藏后期于室温条件下表达量极低,几乎不表达。

综上所述,在室温黑暗条件下,‘四季小香芹’叶片和叶柄中可溶性糖质量分数高于低温和室温

贮藏条件。在低温条件下,‘六合黄心芹’叶片和叶柄中总可溶性糖质量分数高于室温和室温黑暗条件。因此,在对可溶性糖要求较高的条件下,‘四季小香芹’宜在室温黑暗条件下短期贮藏,‘六合黄心芹’宜在低温条件下短期贮藏。芹菜中可溶性糖积累量及可溶性糖代谢相关基因的功能存在多样性,并且芹菜中可溶性糖质量分数的积累涉及复杂的调控网络,单个基因表达量与可溶性糖质量分数之间不一定存在直接联系,不同基因之间可能通过互作共同调节芹菜贮藏过程中可溶性糖质量分数的变化,具体的作用机制需进一步探究。

参考文献:

[1] 王旭,王珊,唐静,等. 冬季育苗空闲期进行香芹基质栽培的技术要点[J]. 蔬菜,2013(7):31-33.

WANG X, WANG S, TANG J, et al. Technical points of substrate cultivation of celery during the idle period of winter seedling

- raising[J]. **Vegetables**, 2013(7):31-33. (in Chinese)
- [2] 熊爱生. 伞形科蔬菜种质资源学[M]. 南京:江苏凤凰科学技术出版社, 2019.
- [3] LI P, JIA J, ZHANG D H, et al. *In vitro* and *in vivo* antioxidant activities of a flavonoid isolated from celery (*Apium graveolens* L. var. *dulce*) [J]. **Food & Function**, 2014, 5(1):50-56.
- [4] LI M Y, HOU X L, WANG F, et al. Advances in the research of celery, an important Apiaceae vegetable crop [J]. **Critical Reviews in Biotechnology**, 2018, 38(2):172-183.
- [5] 沈火林, 朱鑫, 冯锡刚, 等. 芹菜耐寒性的初步鉴定[J]. 中国农学通报, 2006, 22(2):316-319.
SHEN H L, ZHU X, FENG X G, et al. The low temperature stress tolerance of the celery lines [J]. **Chinese Agricultural Science Bulletin**, 2006, 22(2):316-319. (in Chinese)
- [6] SHEEN J, ZHOU L, JANG J C. Sugars as signaling molecules [J]. **Current Opinion in Plant Biology**, 1999, 2(5):410-418.
- [7] GIBSON S I. Plant sugar-response pathways. part of a complex regulatory web [J]. **Plant Physiology**, 2000, 124(4):1532-1539.
- [8] 王斌, 方美珊, 何金明. 芋头冻藏保鲜研究[J]. 食品研究与开发, 2020, 41(24):112-118.
WANG B, FANG M S, HE J M. Study on freezing storage of taro [J]. **Food Research and Development**, 2020, 41(24):112-118. (in Chinese)
- [9] 顾振新, 陆兆新, 汪志君, 等. 光照对菠菜贮藏效果的影响[J]. 扬州大学学报, 2003, 24(3):68-71.
GU Z X, LU Z X, WANG Z J, et al. Effects of light on the quality of water spinach (*Ipomoea aquatica* forsk.) during storage [J]. **Journal of Yangzhou University**, 2003, 24(3):68-71. (in Chinese)
- [10] 刘少茹, 聂明建, 王丽虹, 等. 甘薯贮藏过程中淀粉与可溶性糖的变化 [J]. 安徽农业科学, 2015, 43(25):274-276.
LIU S R, NIE M J, WANG L H, et al. Change of sweet potato starch and soluble sugar in the process of storage [J]. **Journal of Anhui Agricultural Sciences**, 2015, 43(25):274-276. (in Chinese)
- [11] 李昊, 刘景圣, 王浩, 等. 鲜食糯玉米贮藏过程中可溶性糖含量变化的研究 [J]. 中国食物与营养, 2014, 20(3):23-27.
LI H, LIU J S, WANG H, et al. Changes of soluble sugar content in fresh corn in the process of storage [J]. **Food and Nutrition in China**, 2014, 20(3):23-27. (in Chinese)
- [12] BAXTER C J, FOYER C H, TURNER J, et al. Elevated sucrose-phosphate synthase activity in transgenic tobacco sustains photosynthesis in older leaves and alters development [J]. **Journal of Experimental Botany**, 2003, 54(389):1813-1820.
- [13] LIN I W, SOSSO D, CHEN L Q, et al. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9 [J]. **Nature**, 2014, 508(7497):546-549.
- [14] HUBER S C. Role of sucrose-phosphate synthase in partitioning of carbon in leaves [J]. **Plant Physiology**, 1983, 71(4):818-821.
- [15] KLANN E M, HALL B, BENNETT A B. Antisense acid invertase (TIV1) gene alters soluble sugar composition and size in transgenic tomato fruit [J]. **Plant Physiology**, 1996, 112(3):1321-1330.
- [16] 高媛媛, 杨郁文, 张保龙, 等. 番茄中性/碱性蔗糖转化酶基因的电子克隆、分析及表达载体的构建 [J]. 江苏农业科学, 2009, 37(6):36-38.
GAO Y Y, YANG Y W, ZHANG B L, et al. Electronic cloning, analysis and expression vector construction of neutral/alkaline sucrose invertase gene in tomato [J]. **Jiangsu Agricultural Sciences**, 2009, 37(6):36-38. (in Chinese)
- [17] 赵智中, 张上隆, 徐昌杰, 等. 蔗糖代谢相关酶在温州蜜柑果实糖积累中的作用 [J]. 园艺学报, 2001, 28(2):112-118.
ZHAO Z Z, ZHANG S L, XU C J, et al. Roles of sucrose- metabolizing enzymes in accumulation of sugars in *Satsuma* mandarin fruit [J]. **Acta Horticulturae Sinica**, 2001, 28(2):112-118. (in Chinese)
- [18] 刘永忠, 李道高. 柑橘果实糖积累与蔗糖代谢酶活性的研究 [J]. 园艺学报, 2003, 30(4):457-459.
LIU Y Z, LI D G. Sugar accumulation and changes of sucrose-metabolizing enzyme activities in *Citrus* fruit [J]. **Acta Horticulturae Sinica**, 2003, 30(4):457-459. (in Chinese)
- [19] 李星, 赵海, 刘国强, 等. 甘薯营养品质评价的研究进展 [J]. 农业与技术, 2020, 40(19):8-12.
LI X, ZHAO H, LIU G Q, et al. Research progress on nutritional quality evaluation of sweet potato [J]. **Agriculture and Technology**, 2020, 40(19):8-12. (in Chinese)
- [20] WANG K T, LIAO Y X, CAO S F, et al. Effects of benzothiadiazole on disease resistance and soluble sugar accumulation in grape berries and its possible cellular mechanisms involved [J]. **Postharvest Biology and Technology**, 2015, 102:51-60.
- [21] FERRER J L, AUSTIN M B, STEWART C J, et al. Structure and function of enzymes involved in the biosynthesis of

- phenylpropanoids[J]. **Plant Physiology and Biochemistry**, 2008, 46(3):356-370.
- [22] 王学奎,黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京:高等教育出版社,2015.
- [23] FENG K,HOU X L,LI M Y,et al. CeleryDB:a genomic database for celery[J]. **Database:the Journal of Biological Databases and Curation**, 2018, 2018:070.
- [24] LI M Y,FENG K,HOU X L,et al. The genome sequence of celery (*Apium graveolens* L.), an important leaf vegetable crop rich in apigenin in the Apiaceae family[J]. **Horticulture Research**, 2020, 7:9-13.
- [25] JIA X L,WANG G L,XIONG F,et al. De novo assembly,transcriptome characterization,lignin accumulation,and anatomic characteristics:novel insights into lignin biosynthesis during celery leaf development[J]. **Scientific Reports**, 2015, 5:8259.
- [26] 贾丽丽,尹莲,刘洁霞,等. 芹菜 AgLIMS 基因的克隆和生物信息学分析及其表达特性[J]. 植物资源与环境学报, 2020, 29(6):23-31.
- JIA L L,YIN L,LIU J X,et al. Cloning and bioinformatic analysis on AgLIMS gene from *Apium graveolens* and its expression characteristics[J]. **Journal of Plant Resources and Environment**, 2020, 29(6):23-31. (in Chinese)
- [27] 李媛媛,赵静,张军,等. 低温贮藏期间萝卜不同部位可溶性糖变化规律研究[J]. 西北农业学报, 2019, 28(10):1639-1646.
- LI Y Y,ZHAO J,ZHANG J,et al. Change of soluble sugar in skin and flesh tissues of radish taproot with low temperature storage [J]. **Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica**, 2019, 28(10):1639-1646. (in Chinese)
- [28] GOREN R,HUBERMAN M,ZEHAU U,et al. Sugar utilization by citrus juice cells as determined by [¹⁴C]-sucrose and [¹⁴C]-fructose feeding analyses[J]. **Plant Physiology and Biochemistry**, 2000, 38(6):507-515.
- [29] YAMAUCHI N,TOKUHARA Y,OHYAMA Y,et al. Inhibitory effect of sucrose laurate ester on degreening in *Citrus nagato-yuzukichi* fruit during storage[J]. **Postharvest Biology and Technology**, 2008, 47(3):333-337.
- [30] 顾振新,陆兆新,韩永斌,等. 光线照射下芫荽和蕹菜常温贮藏效果比较[J]. 食品科学, 2003, 24(11):145-148.
- GU Z X, LU Z X, HAN Y B, et al. Storage quality comparisons of coriander and water spinach between red light and darkness at room temperature[J]. **Food Science**, 2003, 24(11):145-148. (in Chinese)
- [31] 陈就. 温度和光照对盆栽彩叶粗肋草生理特性的影响[J]. 中国农业文摘 - 农业工程, 2021, 33(1):72-75.
- CHEN J. Effects of temperature and light on physiological characteristics of potted color-leafed *Pleurotus eryngii*[J]. **Agricultural Science and Engineering in China**, 2021, 33(1):72-75. (in Chinese)
- [32] LIU Y J,WANG G L,MA J,et al. Transcript profiling of sucrose synthase genes involved in sucrose metabolism among four carrot (*Daucus carota* L.) cultivars reveals distinct patterns[J]. **BMC Plant Biology**, 2018, 18(1):8.
- [33] CHOUREY P S,TALIERCIO E W,CARLSON S J,et al. Genetic evidence that the two isozymes of sucrose synthase present in developing maize endosperm are critical,one for cell wall integrity and the other for starch biosynthesis[J]. **Molecular and General Genetics**, 1998, 259(1):88-96.
- [34] ZRENNER R,SALANOUBAT M,WILLMITZER L,et al. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants(*Solanum tuberosum* L.)[J]. **The Plant Journal:for Cell and Molecular Biology**, 1995, 7(1):97-107.
- [35] ZHU Y J,MOORE P H. Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase[J]. **Plant Physiology**, 1997, 115(2):609-616.
- [36] LINGLE S E,DUNLAP J R. Sucrose metabolism in netted muskmelon fruit during development [J]. **Plant Physiology**, 1987, 84(2):386-389.
- [37] 杨明,包媛媛,张新永,等. 不同贮藏温度对云薯 105 马铃薯生理品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(5):189-193.
- YANG M,BAO Y Y,ZHANG X Y,et al. Influences of different storage temperature on physiological quality of potato cultivar "Yunshu 105"[J]. **Jiangsu Agricultural Sciences**, 2020, 48(5):189-193. (in Chinese)
- [38] TANG G Q,LÜSCHER M,STURM A. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and sucrose partitioning[J]. **The Plant Cell**, 1999, 11(2):177-189.