

糖代谢调控杨梅果实采后抗氧化活性机制 研究进展

施丽愉¹, 陈伟¹, 苏新国², 杨震峰^{1*}

- (1. 浙江万里学院生物与环境学院, 浙江省果蔬保鲜与加工技术研究重点实验室, 宁波 315100;
2. 广东食品药品职业学院, 广州 510520)

摘要: 杨梅果实中天然抗氧化物质对人类健康的作用日益受到人们的重视, 抗氧化活性的大小已成为衡量果实采后品质的一个重要指标, 维持和提高果实采后抗氧化能力已成为果实采后贮运保鲜研究中的热点。糖代谢是果实采后主要的生理活动之一, 与果实采后花色苷和酚类物质的代谢存在密切的联系。本文简要介绍了杨梅果实的抗氧化特性, 重点综述了糖代谢调控果实采后抗氧化活性机制的研究进展, 提出了糖代谢调控杨梅果实采后花色苷和酚类物质合成代谢机制的研究展望。

关键词: 糖代谢; 抗氧化物质代谢; 抗氧化能力; 调控; 杨梅果实

Progress on carbohydrate metabolism regulating antioxidant capacity of postharvest Chinese bayberry fruit

SHI Li-Yu¹, CHEN Wei¹, SU Xin-Guo², YANG Zhen-Feng^{1*}

- (1. Key Laboratory of Fruits and Vegetables Postharvest and Processing Technology Research of Zhejiang Province, College of Biological and Environmental Sciences, Zhejiang Wanli University, Ningbo 315100, China;
2. Guangdong Food and Drug Vocational College, Guanzhou 510520, China)

ABSTRACT: There are accumulated data indicating that the natural antioxidant compounds from Chinese bayberry fruits have biological properties which can enhance human health. Since antioxidant capacity is becoming an important quality parameter for postharvest fruit, it is focusing on maintaining and improvement of antioxidant activity in fruit during postharvest storage. Carbohydrate metabolism is one of the most important physiological activities of postharvest fruit, and is also closely related to the biosynthesis and metabolism of anthocyanin and phenolic. This paper introduced the antioxidant properties of postharvest Chinese bayberry fruit, and focused on the research progress of carbohydrate metabolism regulating antioxidant capacity in postharvest Chinese bayberry fruit. Moreover, this paper also indicated the future research highlights to the specific mechanism of carbohydrate metabolism in the biosynthesis and metabolism of anthocyanin and phenolic in bayberry fruit.

KEY WORDS: carbohydrate metabolism; antioxidant compounds metabolism; antioxidant capacity; regulation; Chinese bayberry fruit

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101356)、珠江科技新星专项(2011J2200019)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (31101356) and Zhujiang Potential Talents Project (2011J2200019)

*通讯作者: 杨震峰, 副教授, 主要研究方向为果实采后生理。E-mail: yangzf@zwu.edu.cn

*Corresponding author: YANG Zhen-Feng, Associate Professor, College of Biological and Environmental Sciences, Zhejiang Wanli University, Ningbo 315100, Zhejiang Province, China. E-mail: yangzf@zwu.edu.cn

1 前言

杨梅(*Myrica rubra* Sieb.et Zucc)为杨梅科杨梅属亚热带常绿果树,原产于我国东南部,其栽培历史已有2000多年^[1-3]。杨梅果实具有较高的营养与保健价值,据报道杨梅果实中含有丰富的花色苷、酚类物质和黄酮类物质^[4,5]。Bao等^[4]和Yang等^[6]分别用ABTS(2,2'-azinobis(3-ethylbenzothiazoline)-6-sulfonic acid)和DPPH(2,2-Diphenyl-1-picryl-hydrazyl)方法测定了杨梅果实的抗氧化能力,发现果实清除ABTS和DPPH自由基的能力与花色苷、总酚和黄酮含量呈正相关。目前,有关杨梅果实中花色苷和酚类物质的结构、抗氧化能力已有相当多的研究^[7-11],其抗氧化能力不但与果实的品种和栽培条件有关,还与果实采后保鲜和贮藏技术有关。为此,本文针对杨梅果实采后贮藏过程中抗氧化物质代谢与果实抗氧化能力的关系进行综述,并着重介绍糖代谢调控杨梅果实采后抗氧化活性机制的研究进展。

2 国内外研究现状与发展动态分析

2.1 杨梅果实采后糖代谢研究进展

糖是果实品质的重要组成部分,其种类、含量直接影响着果实的营养价值、风味口感、色泽等品质性状。杨梅果实中可溶性糖以蔗糖、果糖和葡萄糖为主。成熟的“乌梅”果实不同温度贮藏过程中,蔗糖含量呈下降趋势,但果糖和葡萄糖含量却先上升后下降。20℃贮藏的杨梅果实中蔗糖含量比10℃和1℃下降的更快,但却显著增加了贮藏前期果实中果糖和葡萄糖含量的积累,这表明果实中糖含量的变化与果实的衰老进程密切相关^[12,13]。近年来在对苹果^[14-15]、草莓^[16]、葡萄^[17]、桃^[18]、荔枝^[19]等果实中的研究表明,蔗糖代谢相关酶与果实蔗糖积累之间存在密切联系,蔗糖合成酶(sucrose synthases, SS)、蔗糖转化酶(sucrose invertase, Ivr)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)是果实中蔗糖积累和代谢的关键酶。SS是一种存在于细胞质中的可溶性酶,既能催化蔗糖合成又能催化蔗糖分解,SS正是通过这个可逆反应保持蔗糖的浓度梯度,来影响果实中的糖分积累。转化酶(invertase, Ivr)在蔗糖的代谢过程中负责催化蔗糖分解为单糖,分为酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral

invertase, NI)2种。SPS是合成蔗糖的关键酶,催化尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)生成6-磷酸葡萄糖,随后由蔗糖磷酸化酶(sucrose phospholylase, SPP)迅速降解成蔗糖和磷酸根。上述蔗糖代谢的各种酶在细胞中定位不同,以及它们在蔗糖的合成与分解所起的不同作用,形成蔗糖代谢网,该网络中蔗糖的各种合成与分解代谢的协同作用调控果实糖代谢的进程。因此,分析杨梅果实内蔗糖代谢与己糖代谢状况对了解杨梅果实采后衰老过程具有重要的理论意义。

2.2 杨梅果实采后花色苷合成研究进展

果实中花色苷和酚类物质的合成主要是通过莽草酸途径将初生物质转化成次生物质,涉及许多酶的催化反应,其中苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)和花色苷合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)分别是杨梅果实中酚类化合物、类黄酮和花色苷合成最为关键的限速酶^[20]。PAL催化苯丙氨酸脱氨生成反式肉桂酸和氨,是果实大部分酚类物质形成的关键限速酶,为其他酚类代谢反应提供代谢底物。CHS是黄酮类物质合成的关键酶,催化二分子的丙二酰CoA与一分子的香豆酰CoA生成4,5,7-三羟基黄酮;ANS是花色苷生物合成的关键酶,酶活性通常和花色苷含量成正相关。PAL、CHS、ANS和大多数酚类物质代谢相关酶一样位于细胞质中,在内质网上形成酶复合体共同对酚类物质的合成起催化作用^[21],这些酶活性及其编码基因的表达都易受到外界环境因子如环境胁迫、光照、伤害、诱导剂、紫外线照射和热激处理等的诱导,同时对蔗糖具有正向响应的表现^[22]。浆果类果实中花色苷和酚类物质在采后贮藏期间含量增加已有较多报道^[23],我们的研究^[6]也表明杨梅果实中的花色苷和酚类物质在果实采后还有一个继续合成的过程。

2.3 糖代谢调控果实花色苷合成研究进展

蔗糖是果实中碳水化合物运输的主要形式,因此常被用来研究对果实生长发育和基因表达的调控作用^[24],但蔗糖易水解成葡萄糖和果糖,所以对蔗糖参与的信号传导途径解释较为困难,并且在某些特殊情况下,蔗糖的信号转导作用可完全被果糖和葡萄糖所替代^[25]。因此许多学者认为,在某些特定

的情况下,蔗糖并不是直接的信号分子。但近年来的研究^[26-27]表明,蔗糖可以被不同类型的蔗糖感受器识别,进而发挥与己糖完全不同的信号转导作用。这表明,植物中存在蔗糖特异的信号传导途径从而影响基因的转录和翻译。己糖代谢是光合产物进入果实后进行其他代谢的基础,其中己糖激酶(hexokinase, HXK)和果糖激酶(fructokinase, FRK)分别催化生成葡萄糖和果糖的磷酸化,这两种酶的活性直接影响着果实内葡萄糖和果糖的水平。HXK和FRK分别对葡萄糖和果糖具有高度专一性和高亲和力,可通过调控两种酶的活性来控制果实中葡萄糖与果糖的比率。HXK是糖酵解途径中的关键酶,其功能是催化己糖磷酸化。大量的实验证实, HXK可作为己糖感受器使细胞间糖信号被感知,从而触发糖信号传递^[24,25]。HXK是一个双功能的酶,即具催化功能和调节功能,且这两种功能是非偶联的。同时研究发现,只有可作为HXK底物的糖类似物才对糖调控的基因具有调控作用,这表明启动己糖信号传导的是己糖磷酸化的过程而非磷酸化的糖本身^[28]。

糖在植物体中作为能量来源和渗透调节物质,具有为代谢过程提供前体物质等功能。近来的研究表明糖能作为一种信号分子来调节植物中诸多生理活动,在信号转导过程中起到激活或抑制基因表达的作用^[29-31],为此越来越受到研究者的重视。在所有花色苷合成的调控因子中,糖是最特殊也是最受关注的。糖是花色苷合成的原料之一,但糖对花色苷合成的作用,更多的是通过信号机制促进花色苷合成,并且不同种类糖对花色苷合成的影响不同。一般情况下果实中花色苷的含量随着糖含量增加而增加。在花和果实发育过程中,花色苷的合成伴随糖的积累,而且外源使用糖处理能够促进花色苷合成相关基因的表达。Solfanelli等^[31]研究也表明蔗糖对花色苷的生物合成有明显正向调控作用,蔗糖更主要的是作为一种信号分子,能够特异的诱导花色苷代谢途径酶基因转录水平,显著促进花色苷的合成,而葡萄糖和果糖等的促进作用不大^[32]。最近Ferri等^[33]的研究又证实使用蔗糖处理葡萄离体组织,能够增强组织中PAL和CHS等的转录表达,从而促进花色苷的积累。目前,糖作为一种信号分子对次生物质代谢的研究主要集中在花和果实发育过程中花

色苷代谢途径,而对于果实采后抗氧化物质的形成与调控的认识并不清楚,揭示不同糖在果实采后成熟衰老过程中对生物活性物质形成的作用及调控方式具有重要意义。

3 展 望

综上所述,以往的研究大多集中在单独研究果实生长发育过程中(采前)糖信号传导机制、果实采后贮藏期间品质和生理的变化规律、果实中花色苷和酚类物质的种类、结构及其抗氧化能力等方面,尚未涉及是否存在一种由果实采后糖代谢参与的花色苷和酚类物质代谢机制,也未能涉及如何利用采后处理措施对果实采后糖代谢进行调控,进而有效地激活花色苷和酚类物质代谢关键酶,诱导杨梅果实采后抗氧化物质的生物合成和增加,提高果实采后的抗氧化水平。为此,进一步明确杨梅果实采后糖代谢对果实花色苷和酚类物质合成代谢的影响规律,从信号物质、基因表达、酶活性、物质代谢体系等方面揭示糖代谢在杨梅果实采后花色苷和酚类物质合成代谢过程中的作用机制,将对杨梅果实采后营养品质的变化与调控提供重要的理论支持。

参考文献

- [1] 陈宗良. 杨梅史考[J]. 果树科学, 1996, 13(1): 59-61.
Chen ZL. The historical research of *Myrica* [J]. J Fruit Sci, 1996, 13(1): 59-61.
- [2] Li ZL, Zhang SL, Chen DM. Red bayberry (*Myrica rubra* Sieb. & Zucc): a valuable evergreen tree fruit for tropical and subtropical areas [J]. Acta Hort, 1992, 321: 112-121.
- [3] 何新华, 陈力耕, 陈怡, 等. 中国杨梅资源及利用研究评述[J]. 果树学报, 2004, 21(5): 76-80.
He XH, Chen LG, Chen Y, et al. Review on germplasm resources of *Myrica* and their exploitation in China [J]. J Fruit Sci, 2004, 21(5): 76-80.
- [4] Bao JS, Cai Y, Sun M, et al. Anthocyanins, flavonols, and free radical scavenging activity of Chinese bayberry (*Myrica rubra*) extracts and their color properties and stability [J]. J Agric Food Chem, 2005, 53: 2327-2332.
- [5] Zhang WS, Li X, Zheng JT, et al. Bioactive components and antioxidant capacity of Chinese bayberry (*Myrica rubra* Sieb. and Zucc.) fruit in relation to fruit maturity and postharvest storage [J]. Eur Food Res Technol, 2008, 227: 1091-1097.
- [6] Yang ZF, Zheng YH, Cao SF. Effect of high oxygen atmosphere

- storage on quality, antioxidant enzymes, and DPPH-radical scavenging activity of Chinese bayberry fruit [J]. *J Agric Food Chem*, 2009, 57: 176-181.
- [7] 叶兴乾, 陈建初, 苏平. 荸荠种杨梅的花色苷组分鉴定[J]. *浙江农业大学学报*, 1994, 20(2): 188-190.
Ye XQ, Chen JC, Su P. Identification of the constituent of anthocyanin in Yang-Mei (*Myrica rubra* cv. Boqi) [J]. *J Zhejiang Agric Univ*, 1994, 20(2): 188-190.
- [8] Amakura Y, Umino Y, Tonogai Y. Influence of jam processing on the radical scavenging activity and phenolic content in berries [J]. *J Agric Food Chem*, 2000, 48: 6292-6297.
- [9] Fang ZX, Zhang M, Wang LX. HPLC-DAD-ESIMS analysis of phenolic compounds in bayberries (*Myrica rubra* Sieb. et Zucc.) [J]. *Food Chem*, 2007, 100: 845-852.
- [10] 洪振丰, 王郑选, 高碧珍, 等. 杨梅果汁的抗微核突变作用[J]. *福建中医学院学报*, 1998, 8(3): 36-37.
Hong ZF, Wang ZX, Cao BZ, *et al.* Effect of antimutagenic mutation in *Myrica rubra* juice [J]. *J Fujian Coll Tradit Chin Med*, 1998, 8(3): 36-37.
- [11] Yang ZF, Cao SF, Zheng YH. Chinese bayberry fruit extract alleviates oxidative stress and prevents 1,2-dimethylhydrazine-induced aberrant crypt foci development in rat colon carcinogenesis [J]. *Food Chem*, 2011, 125: 701-705.
- [12] Yang ZF, Cao SF, Jin P, *et al.* Quality and physiological responses of Chinese bayberry fruit to storage temperature [J]. *J Hortic Sci Biot*, 2010, 85(4): 271-276.
- [13] Zhang WS, Chen KS, Zhang B, *et al.* Postharvest response of Chinese bayberry fruit [J]. *Postharvest Biol Tec*, 2005, 37: 241-251
- [14] 王永章, 张大鹏. ‘红富士’苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合酶关系的研究[J]. *园艺学报*, 2001, 28(3): 259-261.
Wang YZ, Zhang DP. A Study on the relationships between acid invertase, sucrose synthase and sucrose metabolism in ‘Red Fuji’ apple fruit [J]. *Acta Horti Sinica*, 2001, 28(3): 259-261.
- [15] 李培环, 董晓颖, 王永章, 等. ‘红富士’苹果果实蔗糖合酶的活性及亚细胞定位[J]. *园艺学报*, 2002, 29(4): 375-377.
Li PH, Dong XY, Wang YZ, *et al.* Activity and subcellular localization of sucrose synthase in ‘Starkrimson’ apple during fruit development [J]. *Acta Horticulturae Sin*, 2002, 29(4): 375-377.
- [16] 梁英龙, 陈俊伟, 秦巧平, 等. 疏果对设施栽培草莓“栃乙女”单果重、糖代谢与积累的影响[J]. *浙江农业学报*, 2006, 18(4): 250-252.
Lang YL, Chen WJ, Qin QP, *et al.* The effects of fruit thinning on fruit weight, sugar metabolism and accumulation in fruit of strawberry (*Fragaria × ananassa* cv. Tochiotome) grown in the green house [J]. *Acta Agric Zhejiangensis*, 2006, 18(4): 250-252.
- [17] 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.
Zhou XB, Guo XW. 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.
- [18] 王艳秋, 吴本宏, 赵剑波, 等. 不同葡萄糖/果糖类型桃在果实发育期间果实和叶片中可溶性糖含量变化及其相关关系[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(7): 2063-2069.
Wang YQ, Wu BH, Zhao JB, *et al.* Soluble sugar contents in fruits and leaves during fruit development and their relationship in peach cultivars of difference in fruit glucose/fructose [J]. *Scientia Agric Sin*, 2008, 41(7): 2063-2069.
- [19] 王慧聪, 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.
Wang HC, Huang HB, Huang XM, *et al.* Sugar accumulation and related enzyme activities in the litchi fruit of ‘Nuomici’ and ‘Feizixiao’ [J]. *Acta Horti Sin*, 2003, 30(1): 1-5.
- [20] Niu SS, Xu CJ, Zhang WS, *et al.* Coordinated regulation of anthocyanin biosynthesis in Chinese bayberry (*Myrica rubra*) fruit by a R2R3 MYB transcription factor [J]. *Planta*, 2010, 231 (4): 887-899.
- [21] Pang YZ, Peel GJ, Wright E, *et al.* Early steps in proanthocyanidin biosynthesis in the model Legume *Medicago truncatula* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145: 601-615.
- [22] Espley RV, Hellens RP, Putterill J *et al.* Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor, MdMYB10 [J]. *Plant J*, 2007, 49(3): 414-427.
- [23] Kalt W, Forney C F, Martin A, *et al.* Antioxidant capacity, vitamin C, phenolics, and anthocyanins after fresh storage of small fruits [J]. *J Agric Food Chem*, 1999, 47: 4638-4644.
- [24] Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 235-246.
- [25] Coruzzi, GM, Zhou L. Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants: Emerging ‘matrix effects’ [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 247-253.
- [26] Barker L, Kühn C, Weise A, *et al.* SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 1153-1164.
- [27] Shulze W, Weise A, Frommer WB, *et al.* Function of the cytosolic N-terminus of sucrose transporter AtSUT2 in substrate affinity [J]. *FEBS Lett*, 2000, 485 (2-3): 189-194.
- [28] Loreti E, Bellis LD, Alpi A. Why and how do plant cells sense sugars? [J]. *Ann Bot*, 2001, 88: 803-812.
- [29] Smeekens S. Sugar regulation of gene expression in plant [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1998, 1: 230-234.

- [30] Sheen J, Zhou Li, Jang JC. Sugars as signaling molecules [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1999, 2: 410-418.
- [31] Solfanelli C, Poggi A, Loreti E, *et al.* Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 637-646.
- [32] Hara M, Oki K, Hoshino K, *et al.* Enhancement of anthocyanin biosynthesis by sugar in radish (*Raphanus sativus*) hypocotyls [J]. *Plant Sci*, 2003, 164: 259-265.
- [33] Ferri M, Righetti L, Tassoni A. Increasing sucrose concentrations promote phenylpropanoid biosynthesis in grapevine cell cultures [J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168: 189-195.

(责任编辑: 赵静)

作者简介



施丽愉, 硕士研究生, 主要研究方向为果实采后生理与分子生物学。
E-mail: shiliyu@163.com



杨震峰, 博士, 副教授, 主要研究方向为果蔬采后生物学。
E-mail: yangzf@zwu.edu.cn