

饥饿胁迫下龙眼果实脱落与果实不同组织能荷变化的关系

杨子琴^{1,2}, 李松刚^{1,2}, 张 蕾², 何书强², 洪继旺², 黄旭明^{1*}

1. 华南农业大学园艺学院/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广东广州 510642; 2. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所/国家热带果树品种改良中心, 海南海口 571101

摘 要: 在龙眼果实发育过程中因碳水化合物供应不足而频繁发生采前落果。碳水化合物的代谢与能量代谢密切相关, 而能荷的变化涉及到呼吸及碳水化合物消耗, 是衡量果实生理机能的重要指标。为了揭示龙眼果实非正常脱落与能荷的关系, 本研究以储良龙眼发育后期(花后 80 d)果实为材料, 采用果穗环剥处理阻断碳水化合物供应人为制造饥饿胁迫, 可导致 5 d 内果实完全脱落。在此过程中, 本研究分析了果实脱落过程中各组织 ATP、ADP 和 AMP 含量及能荷水平的变化。结果表明: 果实各组织能荷值表现为种子>果皮>果肉, 而伴随着饥饿胁迫加剧, 果实脱落进程中, 整个试验过程, ATP 显著降低, AMP 显著上升, 各组织的能荷值呈现下降趋势, 但种子能荷值降幅最小, 种子是能荷最稳定的器官。这些结果表明, 饥饿胁迫可导致果实能量水平降低, 但是不同组织能量变化幅度不同, 种子可维持相对稳定的能荷水平, 暗示饥饿胁迫下, 果实的资源优先供应种子, 进而维持其能量状态。

关键词: 龙眼; 饥饿胁迫; 果实脱落; 能荷

中图分类号: S667.1

文献标志码: A

Exploration of the Relationship Between Longan Fruit Abscission Induced by Starvation Stress and Changes in Energy Charge of Different Fruit Tissues

YANG Ziqin^{1,2}, LI Songgang^{1,2}, ZHANG Lei², HE Shuqiang², HONG Jiawang², HUANG Xuming^{1*}

1. College of Horticulture, South China Agricultural University / State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangzhou, Guangdong 510642, China; 2. Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / National Center for Tropical Fruit Tree Varieties Improvement, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Frequent pre-harvest fruit abscission occurs during the development of longan fruits due to insufficient carbohydrate supply. The metabolism of carbohydrates is closely related to energy metabolism, and changes in energy charge related respiration and carbohydrate consumption, which are important indicators for measuring fruit physiological functions. In order to reveal the relationship between abnormal abscission and energy charge of longan fruits, this study used the fruits of the late stage of development (80 days after flowering) of “Chu Liang” longan as the materials, and used ear girdling plus defoliation treatment to block carbohydrate supply and artificially create hunger stress, which can lead to complete fruit abscission within 5 days. During this process, this study analyzed the changes in ATP, ADP, and AMP contents and energy charge levels in different tissues during fruit abscission. The results showed that the energy charge values of different tissues in the fruit were as follows: seeds>fruit skin>fruit flesh, and with the intensification of starvation stress, during the fruit abscission process, ATP significantly decreased and AMP significantly increased throughout the experiment. The energy charge values of different tissues showed a downward trend, but the decrease in seed energy charge value was the smallest, and the seed was the organ with the most stable energy charge. The results indicated that starvation stress could lead to a decrease in fruit energy levels, but the magnitude of energy changes varied among different tissues, seeds could maintain relatively stable energy charge levels, suggesting that un-

收稿日期 2024-06-14; 修回日期 2024-08-13

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 323RC535); 国家荔枝龙眼产业技术体系项目 (No. CARS-32-21)。

作者简介 杨子琴 (1981—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向: 南方果树栽培生理。*通信作者 (Corresponding author): 黄旭明 (HUANG Xuming), E-mail: huangxm@scau.edu.cn。

der starvation stress, fruit resources prioritized the supply of seeds, thereby maintaining the energy state.

Keywords: longan (*Dimocarpus longan* Lour.); starvation stress; fruit abscission; energy charge

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.12.009

龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 是我国传统的热带亚热带经济果树, 胁迫情况下, 树体会舍弃一些非必要器官保证自身生存。在果实发育过程中, 经常会受到竞争性生长及不良气候的影响导致果实非正常脱落。龙眼在果实发育过程中主要的落果原因为碳水化合物供应不足引起的落果, 如连续阴雨天气导致落果加剧, 往往也严重影响产量的形成。通过结果枝环剥去叶处理, 可引发果实饥饿胁迫, 进而导致果实快速脱落^[1]。果实是龙眼接纳光合产物强大的库器官, 因此果实也是能量的代谢中心。果实脱落与能量代谢的关系有待进一步证实。

稳定的能量供应及平衡是果实健康发育的必备条件, 能量代谢是维持植物细胞生命活动的基础。细胞的膜脂质的合成、降解及恢复都依赖于能量的供应^[2]。细胞的能量状态以能荷反映, 取决于 ATP、ADP 和 AMP 的含量和比例, 其水平可以反馈调节细胞的能量代谢过程, 包括糖酵解、三羧酸循环、电子传递系统和氧化磷酸化等^[3-4]。青花菜中较高的 ATP 含量可延迟衰老^[5]; H_2O_2 通过破坏离子稳态和线粒体的完整性, 从而降低能量电荷, 破坏细胞膜的功能和区室化加速采后龙眼果皮褐变^[6]。

有研究表明, 龙眼中较高的 ATP 酶活性与果肉分解指数低有关, 果肉能量水平及脂肪酸不饱和度高, 磷脂降解慢, 细胞的膜结构保持完整性, 使果肉分解指数低, 果肉外观好^[7]。之前的研究表明, 龙眼果实脱落会启动果柄离层附近聚集大量的 H_2O_2 , LIN 等^[8]的研究表明 H_2O_2 可通过消耗能量和降低 ATP 酶活性来引起龙眼细胞壁破裂, 这意味着 H_2O_2 的积累可导致能量不足, 进而引起细胞壁分解。而脱落也涉及离层细胞壁分解, 果实的脱落是否也与果实能量不足有关? 目前尚未见报道。果实的能量状态可能在维持细胞膜过程中起重要作用, 这可能关系到果实留树的寿命长短。因此, 探索饥饿胁迫下果实能荷变化将成为揭示饥饿胁迫引发落果原因的新视角。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2022—2023 年在中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所国家热带果树品种改良中心龙眼种质圃内进行。供试材料为种质圃内果期一致的八年生储良龙眼。

1.2 方法

1.2.1 果穗处理 分别选取 4 株生长势相当的龙眼树。盛花后 80 d 开展试验, 每株选取 5~8 mm 直径的 10 个果穗, 每穗果实负载量在 30~50 粒果。在距果穗基部约 10 cm 处环剥韧皮部, 宽度 2 mm, 深达木质部, 同时摘除环剥口以上的叶片, 中断果实碳水化合物供应, 人为制造果实营养缺乏的饥饿胁迫。对照为未处理的留树果穗。处理后跟踪观察果实脱落情况, 同时每天采集处理和对照果实的各组织, 液氮速冻, 果实剥离果皮、假种皮及种子分组织采样, $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用, 以对照果穗作 CK, 进行各组织能荷变化分析。

1.2.2 落果率 以环剥去叶处理当天的落果率为 0, 每日记录各穗落果量, 计算落果率。

1.2.3 ATP、ADP 和 AMP 提取 参考 LIU 等^[2]的提取方法, 称取龙眼样品 2 g 液氮中迅速研磨。加入 10 mL 预冷的 0.6 mol/L 高氯酸冰浴提取 1 min。匀浆液于 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ $6000\times g$ 离心 10 min, 吸取 6 mL 的上清液, 并迅速用 1 mol/L KOH 溶液中和至 pH 6.5~6.8。冰浴 30 min 沉淀高氯酸钾, $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ $6000\times g$ 离心 10 min, 吸取上清液, 定容至 8 mL, $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用, 设 3 次重复。上机分析前再经过 $0.45\text{ }\mu\text{m}$ 滤膜过滤。

1.2.4 ATP、ADP、AMP 含量及能荷的测定 ATP、ADP 和 AMP 的标样购自 Sigma 公司。参考 LIU 等^[2]的测定方法。提取液经 $0.45\text{ }\mu\text{m}$ 滤膜过滤。流动相为 100 mmol/L 的磷酸缓冲液 (pH 7.0), 使用前 5 mL/min 流速脱气 10 min。柱温 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, 流速 1 mL/min, 停止时间 13 min。每个样本 20 μL 进样量被送往高效液相 254 nm 波长色谱分析, 无参比波长。ATP、ADP 和 AMP 的浓度测定采用外标法。购买的所有试剂用去离子水溶解, 然后用为 Sybron/Barnstead Millipore 系统和

0.45 mm 的滤纸过滤。数据为 3 次重复测定的平均值。能荷 $=\text{ATP}+0.5\times\text{ADP}/(\text{ATP}+\text{ADP}+\text{AMP})$ 。

2 结果与分析

2.1 饥饿胁迫下果实落果动态分析

由图 1 可知, 留树果穗饥饿胁迫处理导致果实快速脱落, 在处理第 2 天快速启动脱落进程,

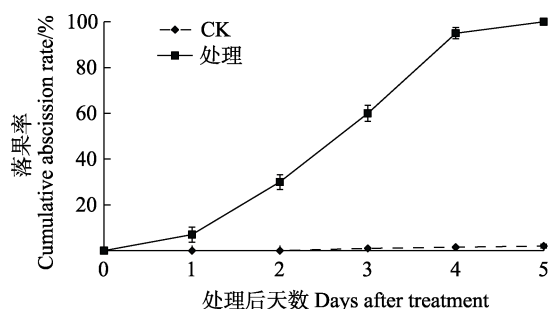


图 1 饥饿胁迫 (环剥去叶) 对龙眼果实脱落的影响
Fig. 1 Fruit abscission after starvation stress treatment (girdling plus defoliation)

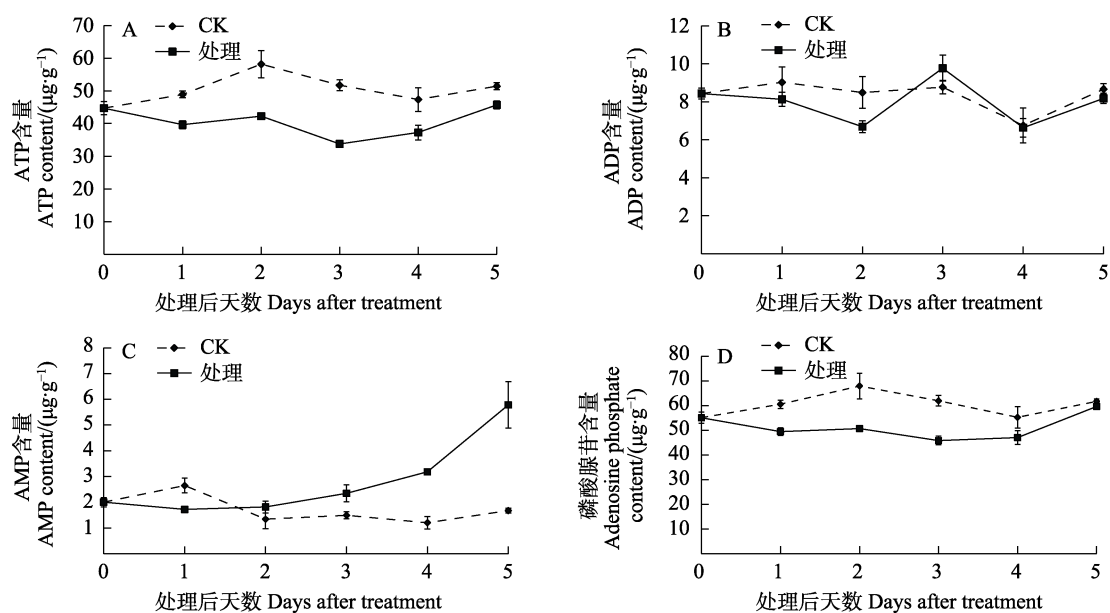


图 2 饥饿胁迫处理对果皮 ATP、ADP、AMP 和磷酸腺苷含量的影响
Fig. 2 Effects of starvation stress on contents of ATP, ADP, AMP and adenosine phosphate in pericarp

由图 3 可知, 果实发育后期, 饥饿胁迫处理 1 d 内对果皮能荷无影响, 之后明显降低, 并与 CK 差异拉大。饥饿胁迫 2 d 后, 处理组果皮能荷下降尤其显著, 由 2 d 的 0.90 下降到 0.84, 随后维持在此低水平。由此可见, 饥饿胁迫反应在果皮能量代谢上的变化就是能荷、ATP 含量的下降及 AMP 含量的上升。

并保持持续增长趋势, 在第 5 天落果率达到 100%。

2.2 饥饿胁迫对龙眼果皮 ATP、ADP、AMP、磷酸腺苷含量和能荷的影响

由图 2A 可见, 与 CK 果实相比, 饥饿胁迫明显造成了处理果皮 ATP 含量降低, 处理 4 d 后, 处理组果皮 ATP 含量有所恢复, 始终明显低于 CK 果皮的含量水平, 处理 5 d, 处理组与 CK 果皮 ATP 含量分别达到 39.73、51.52 $\mu\text{g}/\text{g}$ 。果皮 ADP 含量在处理 2 d 内略低于 CK, 后期趋于相同, 差异也不明显 (图 2B)。CK 果皮 AMP 含量变化趋于稳定, 饥饿胁迫处理果皮 AMP 含量在 1~3 d 变化不大, 随后 AMP 含量迅速升高, 处理 5 d 时 AMP 含量达到 5.78 $\mu\text{g}/\text{g}$, 是处理 0 d 的 2.89 倍, 是同期 CK 的 3.45 倍 (图 2C)。饥饿胁迫下发育后期果皮磷酸腺苷含量减少, 但处理 4 d 后, 磷酸腺苷总含量趋于回复到 CK 水平, ATP 是最主要的磷酸腺苷形式, 其变化与 ATP 含量的变化趋势相似 (图 2D)。

2.3 饥饿胁迫对果实发育后期龙眼果肉 ATP、ADP、AMP、磷酸腺苷含量和能荷的影响

果肉中 ATP 含量持续增加, 在 5 d 内由 24.98 $\mu\text{g}/\text{g}$ 上升到 41.17 $\mu\text{g}/\text{g}$, 可能与果肉发育需要能量物质的累积有关 (图 4A)。饥饿胁迫处理的果肉 ATP 的含量也呈现上升趋势, 但与 CK 相比显著降低, 且虽时间推移而差距加大。饥饿胁迫

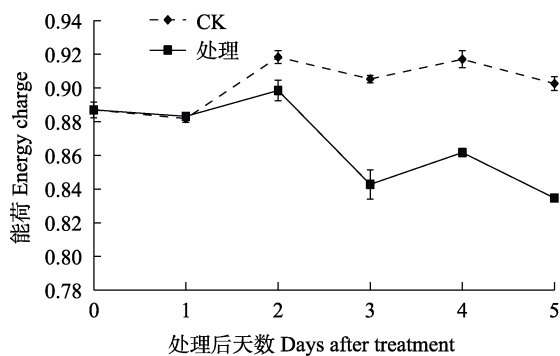
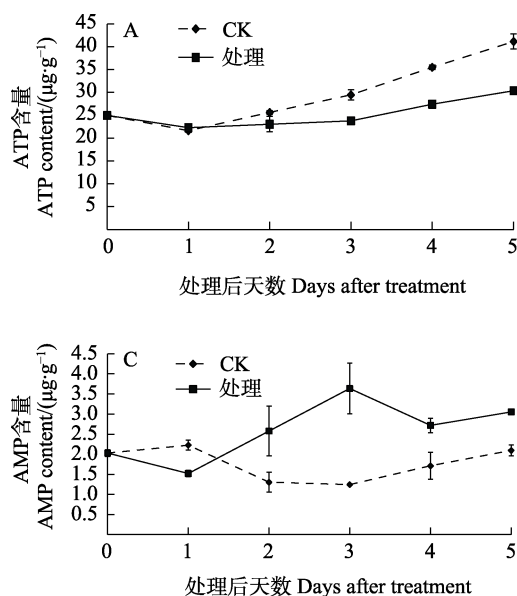


图 3 饥饿胁迫处理对果皮能荷的影响

Fig. 3 Effect of starvation treatment on energy charge in pericarp



迫处理对 ADP 含量变化影响不大 (图 4B)。饥饿胁迫同时造成了果肉中 AMP 含量的上升 (图 4C)。处理与 CK 的果肉磷酸腺苷总均呈上升趋势, 但与 CK 相比, 处理组果肉磷酸腺苷总含量显著下降, 其变化趋势与 ATP 变化相同 (图 4A、图 4D)。

CK 果肉的能荷也呈现缓慢上升态势 (图 5)。饥饿胁迫 1 d 内, 果肉能荷竟出现了小幅上升, 且高于 CK 水平, 这可能与胁迫应急有关。随后在处理的 2~3 d 迅速下降, 由胁迫 1 d 的 0.85 下降到 0.78。4~5 d 上升到 0.82 左右并维持该状态不变, 但始终明显低于 CK 能荷水平。

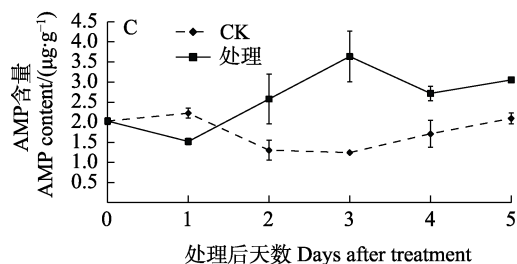
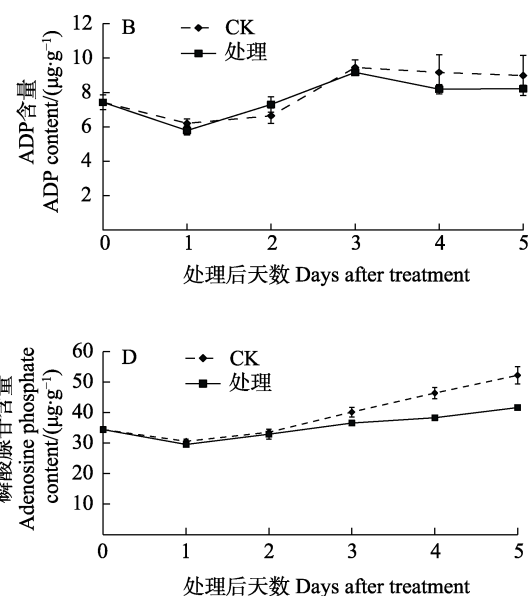


图 4 果实饥饿胁迫处理对果肉 ATP、ADP、AMP 和磷酸腺苷含量的影响

Fig. 4 Effects of starvation stress on contents of ATP, ADP, AMP and adenosine phosphate in aril

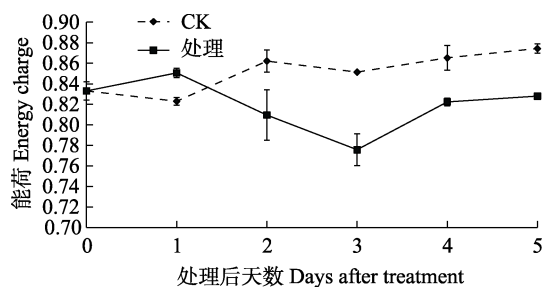


图 5 饥饿胁迫处理对果肉能荷的影响

Fig. 5 Effect of starvation treatment on energy charge in aril

2.4 饥饿胁迫对龙眼种子 ATP、ADP、AMP 含量和能荷的影响

处理和 CK 种子中 ATP 含量均在稳波动中增加, 虽然处理和 CK 的 ATP 含量互有高下, 但 5 日内都由 43.97 μg/g 上升到 64 μg/g 左右, 总体而

言, 种子 ATP 含量受饥饿胁迫影响不大 (图 6A)。发育中期 CK 的种子 ADP 含量与 ATP 含量变化有相似趋势, 也出现上升趋势。胁迫下的种子 ADP 含量的变化较复杂, 在处理后的第 1 天造成了 ADP 含量的小幅下降, 处理后的 2~3 d 处理与 CK 趋于相同, 4~5 d 再次出现下降, 并明显低于 CK (图 6B)。饥饿胁迫处理种子 AMP 含量在处理后的迅速由 1.32 μg/g 上升到 3.05 μg/g, 是同天 CK 的 3.66 倍。随后有所回落, 但始终高于 CK 的 AMP 含量水平。磷酸腺苷总含量的变化趋势与 ATP 含量变化趋势相同 (图 6D)。

果实发育后期种子能荷值很高, 介于 0.90~0.92 之间。饥饿胁迫处理使种子在处理的第 2 天明显下降, 由 0.90 降到 0.89, 随后种子能荷又很快恢复到 0.90, 但始终略低于 CK (图 7)。总体

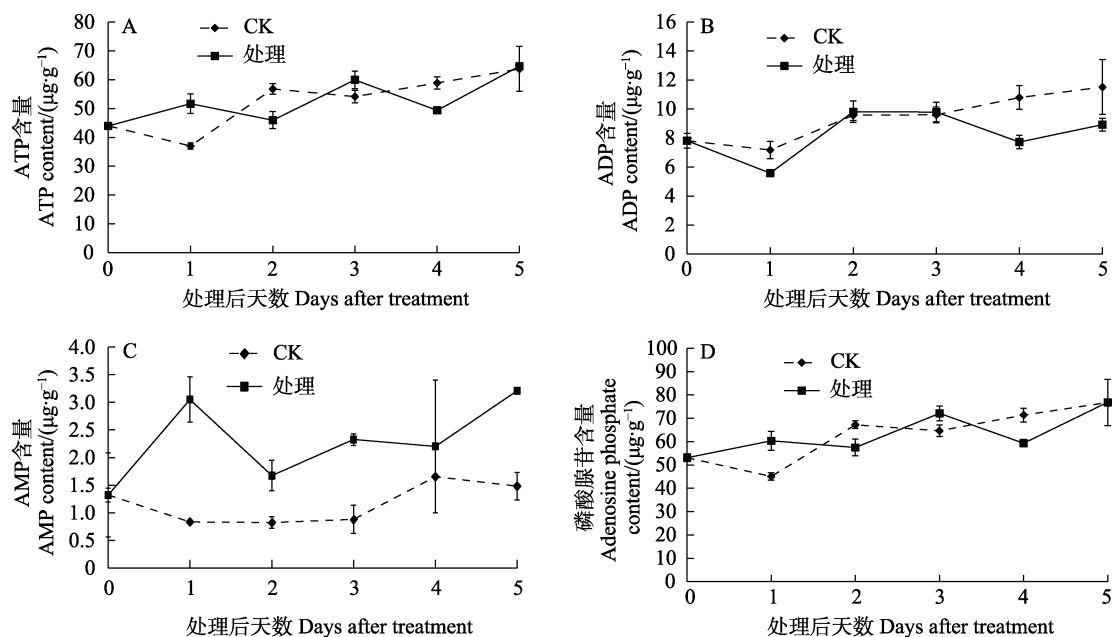


图 6 果实发育后期饥饿胁迫处理对种子 ATP、ADP、AMP 和磷酸腺苷含量的影响

Fig. 6 Effects of starvation stress on content of ATP, ADP, AMP and adenosine phosphate in seed at late stage

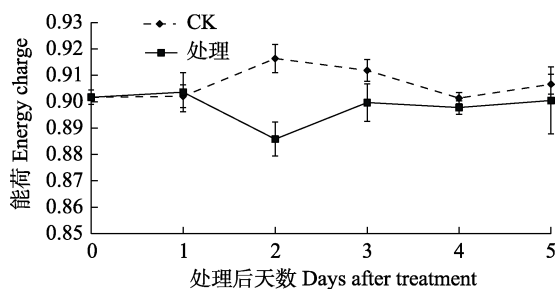


图 7 饥饿胁迫处理对发育后期种子的能荷的影响

Fig. 7 Effect of starvation treatment on energy charge in seed at late stage

上, 饥饿胁迫对果实发育后期种子的能荷值的影响较果肉和果皮小。

3 讨论

植物呼吸作用为生物合成提供能量, 其与光合作用的平衡决定了植物生物量的积累率, 同时 ATP 合成效率的改变也与植物响应胁迫有关^[9]。许多外界胁迫均可造成植物呼吸速率的改变^[10], 同时也影响植物器官的能荷改变, 如盐胁迫下长春花愈伤组织呼吸速率上升^[11]; 电场、光、气体、温度及植物体自身的碳水化合物储备等均对能荷有影响^[12-14]。

在切花衰老的研究中发现切花的呼吸高峰, 特别是第 2 个高峰的出现是切花衰老的最终信号^[15]。GA 诱导大叶黄杨离体茎段的叶柄脱落, 同时可诱导呼吸显著提高, 其中主要是提高了抗氰呼吸

途径, 交替途径呼吸作用活跃时加速茎段外植体脱落^[16]。张承烈等^[17]的试验结果表明, 棉铃在内源生长抑制物质的作用下, 发生了呼吸作用和磷酸化作用的解偶联现象, 从而扰乱了正常的能量代谢过程, 导致脱落。可见器官的能量状况也是决定器官是否脱落的重要因素之一。

龙眼果穗饥饿胁迫处理后, 虽然切断了外援碳水化合物的供应, 但仍是有机活体, 也会进行一系列生理生化代谢活动。因此本研究测定了饥饿胁迫诱导的果实脱落过程中能荷的变化。本研究发现, 果实各组织中, ATP 均是磷酸腺苷的主要形式。饥饿胁迫下, 果实各组织的能荷迅速降低, ATP 含量与能荷有相同变化趋势, 这与胡文玉等^[18]在小麦叶片的研究中 ATP 含量变化一致。同时也与果实中糖的迅速降低互相印证^[19]。由于外源光合产物供应的切断, 伴随呼吸的提高, 果实的碳水化合物不可逆地消耗, 因此果实能荷降低为必然现象。龙眼果实发育后期以果肉生长和种子发育为主。果实各部分能荷均处于稳步上升状态, 种子和果皮的能荷高于果肉; 饥饿胁迫处理后, 能荷下降最显著的是果皮, 其次是果肉, 而种子能荷仅出现短暂时间的降低, 随后即恢复到接近对照水平。目前尚无从知晓后期饥饿胁迫下果实不同部位能荷的变化表现出不同模式的原因, 但可以推测在碳水化合物供应不足的情况下, 碳水化合物优先供给种子, 作为贮备或呼吸消耗

以维持其能荷的相对稳定, 保证子代的延续。外源分配给果皮和果肉的碳水化合物减少, 合成 ATP 的呼吸底物降低, 能荷显著下降。上述推测尚待进一步验证。

4 结论

本研究结果表明, 果实各组织能荷值大小为: 种子>果皮>果肉。果穗饥饿胁迫处理下, 伴随着果实脱落进程, 果实各组织的能荷值明显下降, 但种子能荷降幅最小, 因此种子是能荷最稳定的器官。

参考文献

- [1] YANG Z Q, ZHONG X M, FAN Y, WANG H C, LI J G, HUANG X M. Burst of reactive oxygen species in pedicel-mediated fruit abscission after carbohydrate supply was cut off in longan (*Dimocarpus longan*)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 360.
- [2] LIU H, JIANG Y M, LUO Y B, JIANG W B. A simple and rapid determination of ATP, ADP and AMP concentrations in pericarp tissue of litchi fruit by high performance liquid chromatography[J]. *Food Technol Biotech*, 2006, 44(4): 531-534.
- [3] LUZIKOV V N. Stabilization of the enzymatic systems of the inner mitochondrial membrane and related problems. A possible approach to the problem of the regulation of mitochondrial formation[J]. *Subcell Biochem*, 1973, 2(1): 1-31.
- [4] SAQUET A A, STREIF J, BANGERTH F. Energy metabolism and membrane lipid alterations in relation to brown heart development in 'Conference' pears during delayed controlled atmosphere storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2003, 30(2): 123-132.
- [5] LI L, LÜ F Y, GUO Y Y, WANG Z Q. Respiratory pathway metabolism and energy metabolism associated with senescence in postharvest Broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) florets in response to O₂/CO₂ controlled atmospheres[J]. *Postharvest Biology & Technology*, 2016, 111: 330-336.
- [6] LIN Y, LIN Y, LIN H, RITENOUR M A, SHI J, ZHANG S, CHEN Y, WANG H. Hydrogen peroxide-induced pericarp browning of harvested longan fruit in association with energy metabolism[J]. *Food Chemistry*, 2017, 225: 31-36.
- [7] LIN Y, LIN L, LIN Y, LIN M, RITENOUR M A, LIN H. Comparison between two cultivars of longan fruit cv. 'Dongbi' and 'Fuyan' in the metabolisms of lipid and energy and its relation to pulp breakdown[J]. *Food Chemistry*, 2023, 398: 133885.
- [8] LIN Y, LIN H, LIN M, CHEN Y, WANG H, FAN Z, RITENOUR M A, LIN Y. Hydrogen peroxide reduced ATPase activity and the levels of ATP, ADP, and energy charge and its association with pulp breakdown occurrence of longan fruit during storage[J]. *Food Chemistry*, 2020, 311: 126008.
- [9] MILLAR A H, WHELAN J, SOOLE K L, DAY D A. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(1): 79-104.
- [10] CHEN S T, HU Z H, LI H M, JI Y H, YANG Y P. Temperature sensitivity of wheat plant respiration and soil respiration influenced by increased UV-B radiation from elongation to flowering periods[J]. *Environmental Science*, 2009, 30(5): 1249-1254.
- [11] 向蓓蓓, 朱晔荣, 王文娟, 王勇. 盐胁迫对长春花愈伤组织生长及阿玛碱积累的影响[J]. *中草药*, 2011, 42(1): 167-170.
XIANG B B, ZHU Y R, WANG W J, WANG Y. Effects of salt stress on growth and ajmalicine accumulation of *Catharanthus roseus* calli[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2011, 42(1): 167-170. (in Chinese)
- [12] GIERSCHE C, HEBER U, KOBAYASHI Y, INOUE Y, SHIBATA K, HELDT H W. Energy charge, phosphorylation potential and proton motive force in chloroplasts[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1980, 590(1): 59-73.
- [13] CHEN L S, NOSE A. Day-night changes of energy-rich compounds in crassulacean acid metabolism (CAM) species utilizing hexose and starch[J]. *Annals of Botany*, 2004, 94(3): 449-455.
- [14] ROUX D, VIAN A, GIRARD S, BONNET P, PALADIAN F, DAVIES E, LEDOIGT G. High frequency (900 MHz) low amplitude (5 V m⁻¹) electromagnetic field: a genuine environmental stimulus that affects transcription, translation, calcium and energy charge in tomato[J]. *Planta*, 2008, 227(4): 883-891.
- [15] ROGERS M N. An historical and critical review of postharvest physiology research on cut flowers[J]. *Hort Science*, 1973, 8: 189-194.
- [16] 余小平, 黄维玉. GA₃ 处理后离区组织呼吸途径的改变与脱落的关系[J]. *西北植物学报*, 1989, 9(1): 20-25.
SHE X P, HUANG W Y. Changes in respiratory pathways of GA₃-treated abscission zone tissue in relation to abscission[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1989, 9(1): 20-25. (in Chinese)
- [17] 张承烈, 吕忠恕. 生长抑制物与棉铃脱落及磷酸化作用的

- 关系[J]. 中国农业科学, 1979, 3: 41-45.
- ZHANG C L, LYU Z S. The relation between growth-inhibiting substances and boll-shedding and phosphorylation in cotton[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1979, 3: 41-45. (in Chinese)
- [18] 胡文玉, 陈贵, 李晓萍. 小麦叶片衰老进程中呼吸作用和 ATP 含量变化(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 107-109.
- HU W Y, CHEN G, LI X P. Changes in respiration and ATP contents of wheat leaves during senescence[J]. *Plant Physiology Journal*, 1991, 27(2): 107-109. (in Chinese)
- [19] 杨子琴, 李茂, 章笑赧, 余意, 王惠聪, 黄旭明. 饥饿胁迫对龙眼果实脱落及糖代谢的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(3): 428-432.
- YANG Z Q, LI M, ZHANG X Y, YU Y, WANG H C, HUANG X M. Effects of starvation stress on fruit abscission and sugar metabolism in longan[J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, 28(3): 428-432. (in Chinese)