

糖基转移酶在果实品质形成过程中的作用研究进展

Progress research on the role of glycosyltransferases in the formation of fruit quality

黄露露¹ 彭丽桃¹ 叶俊丽² 杨书珍¹

HUANG Lu-lu¹ PENG Li-tao¹ YE Jun-li² YANG Shu-zhen¹

(1. 华中农业大学食品科技学院, 湖北 武汉 430070; 2. 华中农业大学园艺林学学院, 湖北 武汉 430070)

(1. School of Food Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China;

2. School of Horticulture and Forestry, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China)

摘要:文章就果实中糖基转移酶的种类及其在果实色泽、风味和质地等品质形成中的作用进行综述,为糖基转移酶的进一步研究和应用提供参考。

关键词:糖基转移酶;果实;色泽;风味;质地

Abstract: This paper introduces the types of glycosyltransferases in fruit and their roles in the formation of color, flavor and texture, which will provide a reference for the application and further research of glycosyltransferase.

Keywords: glycosyltransferase; fruit; color; flavor; texture

糖基转移酶(EC 2.4.x.y),是一种广泛存在于原核生物、真核生物、古细菌以及病毒中的具有特殊生物活性的蛋白质。它用于催化糖基化反应,将活性糖供体转移到受体分子,并形成糖苷键。糖基转移酶的活性糖供体主要有二糖或多糖、核苷-2-磷酸糖、1-磷酸糖、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸等,其中核苷酸糖最为常见,生物体中有许多物质可以作为糖基转移酶受体,如糖类、蛋白质、脂质、抗生素、固醇、酚类、萜类、甾醇、植物激素、生物碱、植物毒素和外源物质(如除草剂和杀虫剂)等^[1-2]。在植物体中,糖基转移酶通过将糖基供体转移到小分子糖基受体上改变受体小分子化合物的生物活性,进而对植物的生长、果实发育、次生代谢和环境响应等方面产生重要影响。近年来植物体中越来越多的糖基转移酶的功能得到确认,其中一部分糖基转移酶通过催化糖与酚类、萜类、多糖类等小分子物质结合而参与果实色泽、香气、风味等品质的形成,为进一步改善果实的外观品质和内在品质提供新思路。因此,本文就近年来有关果实成熟过程中糖

基转移酶的种类及其在果实品质形成中的作用等方面进行综述。

1 果实中糖基转移酶的主要类型

与糖基化受体分子的部位不同,果实中的糖基转移酶可以分为O-、N-、S-和C-4种类型。大多数果实中存在的糖基转移酶属于O-型,如在葡萄^[2]、荔枝^[3]等果实中广泛存在的类黄酮3-O葡萄糖基转移酶,其糖基化部位发生在类黄酮C环上的3-OH位;柑橘中的柚皮素-7-O-葡萄糖苷鼠李糖基转移酶,它通过糖基化葡萄糖苷的6-OH位形成二糖苷^[4]等。也有一部分果实中存在C-型糖基转移酶,如佛手柑果实中的芹菜素-6-C-葡萄糖基转移酶,它能够催化葡萄糖与芹菜素在其6-C位上结合形成芹菜素-6-C-葡萄糖苷^[5-6]。

此外,糖基转移酶还可以根据其底物特异性不同进行分类。如在果实中普遍存在的类黄酮糖基转移酶可以根据底物不同分为黄酮醇糖基转移酶、黄酮糖基转移酶和花青素糖基转移酶等;果实中不同类型的小分子底物在糖基转移酶的作用下形成新的糖苷类化合物,如苹果中的根皮素在根皮素糖基转移酶的作用下形成根皮苷^[7],甜橘中的游离单萜在萜烯糖基转移酶的作用下形成键合态香气成分^[8],罗汉果中的罗汉果醇在罗汉果醇糖基转移酶的催化下形成罗汉果皂苷^[9],柠檬中存在的柠檬苦素UDP-葡萄糖苷转移酶能将柠檬苦素转化为不具有苦味的柠檬苦素A-环内酯,达到自然脱苦的目的^[10]。这些新形成的糖苷类化合物以新的方式参与果实成熟衰老过程,同时对果实的品质产生影响。

2 糖基转移酶与果实品质形成

2.1 糖基转移酶与果实色泽形成

色泽是影响果实品质的重要因素之一。叶绿素、类胡萝卜素以及花青素等是成熟果实中的主要呈色物质^[11]。其中,叶绿素和类胡萝卜素表现的颜色构成果实的底色,花青素表现的颜色构成果实的表色,因底色与表色的比例不同而

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(编号:2013CB127105)

作者简介:黄露露,女,华中农业大学在读硕士研究生。

通信作者:杨书珍(1971—),女,华中农业大学副教授,博士。

E-mail: yszhen@mail.hzau.edu.cn

收稿日期:2018-01-21

使果实呈现多种多样的颜色。

果实中的花青素多是以花色苷的形式存在,其中糖基转移酶是花色苷合成过程中的关键酶,用于将不稳定的花色苷糖苷转变为稳定的花色苷^[12]。果实中常作为花色苷糖苷配基的化合物主要有天竺葵素、矢车菊素、飞燕草素、芍药素、牵牛色素和锦葵色素6种,这些配基可以与一个或多个葡萄糖、鼠李糖、半乳糖和阿拉伯糖等通过类黄酮-糖基转移酶催化形成花色苷。如Hsu等^[13]在猕猴桃中鉴定出分别催化矢车菊素-3-葡萄糖苷和矢车菊素-3-半乳糖苷合成的矢车菊素-3-葡萄糖基转移酶和矢车菊素-3-半乳糖苷木糖基转移酶对猕猴桃的色泽产生了重要影响。

类黄酮-葡萄糖基转移酶(UDPG-flavonoid-3-O-glycosyltransferase, UFGT)是催化花青素糖基化形成花色苷的最常见酶,它能催化UDP葡萄糖的糖基替代花青素的3位羟基,最终形成稳定的花色苷,使花青素由无色转为有色。很多研究表明,UFGT是花色苷合成的关键酶,在果实颜色的形成中具有重要作用。Liu等^[14]以苹果为试验材料,通过套袋处理探究苹果由青色转为红色时的相关酶活性,发现UFGT在此阶段表现出相当高的活性,暗示UFGT对苹果红色的形成具有重要作用。Yun等^[15]探究了2个红肉桃品种和1个白肉桃品种中UFGT基因的表达差异,发现红肉桃品种中的UFGT的转录水平明显高于白肉桃品种的。牛生洋等^[16]发现葡萄果实中花色苷的积累与UFGT基因表达呈显著正相关。随后,Li等^[17]通过研究15种不同果皮颜色的荔枝中花色苷积累与UFGT表达的关系,发现果皮中花色苷的含量与UFGT基因的表达呈显著正相关,同时在荔枝果皮中鉴定出4个不同的UFGT基因,分别命名为LcUFGT1、LcUFGT2、LcUFGT3和LcUFGT4,其中LcUFGT1在荔枝果皮颜色形成中起着至关重要的作用。因此,UFGT是花色苷合成的关键基因,在果实色泽形成过程中具有重要作用。但目前有关色泽形成相关的糖基转移酶的研究主要集中在功能验证上,有关糖基转移酶调控果实色泽的作用机制及其在调控果实色泽形成方面的应用研究尚不系统,有待于深入研究。

2.2 糖基转移酶与果实风味形成

果实风味是果实的内在品质,取决于果实的甜味、酸味、苦味及香气等综合因素^[18]。

果实中很多糖苷类化合物具有甜味或苦味,如罗汉果中的甜苷V、苹果中的三叶苷等是果实中存在的重要甜味物质。黄烷酮糖苷类化合物是芸香科主要苦味物质之一,代表物为柚皮苷。Yauk等^[19]发现苹果中的根皮素4'-O-糖基转移酶可以在UDP-葡萄糖存在的情况下将根皮素糖基化成甜味物质二氢查耳酮三叶苷,对苹果的甜味产生影响。莫长明^[9]采用RACE技术,从罗汉果果肉中克隆了SgUGT4、SgUGT6和SgUGT7 3个葡萄糖基转移酶基因,其中SgUGT4与糖基化罗汉果醇的UGT73家族葡萄糖基转移酶遗传关系最近,在果实甜苷V进入快速合成积累时期表达,在其他高甜苷V含量品种中表达也较高,是罗汉果中甜苷V合成的关键酶基因。此外,芸香科果实的重要苦味物质柚皮

苷的生物合成与糖基转移酶关系密切。在柑橘中黄烷酮在7位点糖基化形成黄烷酮-7-O-葡萄糖苷,黄烷酮-7-O-葡萄糖苷进一步糖基化,在1,6-鼠李糖基转移酶的作用下形成无苦味的柚皮芸香苷,在1,2-鼠李糖基转移酶的作用下生成有苦味的柚皮苷^[20]。Frydman等^[21]从柑橘中分离了编码1,2-鼠李糖基转移酶的基因,并对其进行了功能分析,结果发现它只在苦柑种类中表达;张军等^[22]通过RT-PCR从梁平柚扩增到1,2-鼠李糖基转移酶基因,发现该基因在果实中表达,并且表达量随果实成熟而逐渐降低。由此说明,许多糖基转移酶对果实甜味、苦味等滋味物质的形成具有很重要的作用。

果实中的香气成分除了有酯类、醛类和萜烯类化合物等游离态香气物质外,还有以结合态形式存在的香气物质。糖苷键合态香气物质是一类不具挥发性,以糖苷形式存在的前体物质。这类物质在酸或酶的作用下可以释放出游离态芳香物质^[23]。Yauk等^[24]发现猕猴桃葡萄糖基转移酶(*Actinidia deliciosa* glycosyltransferase 4, AdGT4)可以在成熟猕猴桃中使一系列萜烯和伯醇糖基化合成新的键合态香气成分,对成熟的猕猴桃和其他水果(包括番茄和橄榄)的“青草”味有很重要的贡献作用。高洁等^[25]发现了柑橘果实中4个与键合态香气物质 α -松油醇、反式-松香醇关系密切的UGT基因。在果实成熟期间诱导非烟味葡萄糖基转移酶1(Non-Smoky Glycosyltransferase1, NSGT1),可以将烟熏相关苯丙烷挥发物的可裂解二糖苷转化为不可裂解的三糖苷,防止其在番茄果实组织破坏时释放,能保留果实特有的烟熏味^[26]。

因此通过调控相关糖基转移酶基因的表达达到提升果实风味的目的具有十分广阔的应用前景。但果实中由糖基转移酶催化形成的糖苷类风味物质和香气成分种类繁多,仍然有许多参与香气和风味物质形成的糖基转移酶的生理功能和作用机制尚不清楚,需要进一步加强。

2.3 糖基转移酶和果实的质地

果实成熟时除了色泽转变和风味形成外,软化也是许多果实质地变化的重要现象。研究^[27-29]发现细胞壁的结构和成分的变化与果实成熟衰老期间的质地变化密切相关。

木葡聚糖(xyloglucan, XG)是植物细胞壁中半纤维素的一种组分,通过非共价键束缚纤维素微纤维并与之交联,从而在生长期为细胞壁提供强度,也为细胞壁的膨胀松软起到限制作用^[30-31]。木葡聚糖内切糖基转移/水解酶(Xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase, XTH)具有催化木葡聚糖分子裂解,并将新形成的葡萄糖还原性末端转移到另一个木葡聚糖(受体)分子的非还原末端连接起来,从而使细胞壁能够持续性地扩增。Saladié等^[32]对番茄果实发育期间的XTH酶活进行测定,发现在果实成熟阶段XTH活性较高;Nakatsuka等^[33]从柿果实中分离克隆得到了2个XTH基因cDNA片段,发现XTH的表达受乙烯调控;Han等^[34]也发现DkXTH1基因在柿子成熟过程中表达量较高,在柿果实成熟软化过程中起到重要作用。Asif等^[35]对未成熟阶段和成熟阶段的香蕉果实的转录组进行了测序,发现XTH基因在果实成熟时高度表达,在香蕉果实软化中起关键作用。

Opazo 等^[36]分析鉴定了草莓果实成熟衰老过程中的 26 个 *XTH* 基因,发现大多数 *XTHs* 在成熟果实中表达,并且 *FvXTH18*、*FvXTH20*、*FvXTH25* 和 *FvXTH26* 在果实成熟时表达量呈现增加的趋势。Zhang Zong-ying 等^[37]探究了 *XTH* 基因在乙烯促进果实成熟软化中的作用,发现 *XTH1*、*XTH3*、*XTH4*、*XTH5* 和 *XTH9* 主要参与乙烯调控苹果发育前期果实软化过程,而 *XTH2*、*XTH6*、*XTH7*、*XTH8*、*XTH10* 和 *XTH11* 主要参与乙烯调控苹果发育后期果实软化过程,*XTH2* 和 *XTH10* 在番茄中的过表达促进了乙烯生物合成(*ACS2*、*ACO1*)、信号转导(*ERF2*)和果实软化(*XTHs*、*PG2A*、*Cel2* 和 *TBG4*)的相关基因表达升高,*XTH* 基因在乙烯促进果实成熟软化过程中起关键作用。以上研究表明 *XTH* 存在于柿子、番茄、香蕉、草莓等果实中,在果实采后软化中起到重要作用,明确 *XTH* 调控果实软化的作用机理,对于寻找调控果实采后硬度和衰老技术十分有必要,此外,目前有关参与果实软化的糖基转移酶的研究主要集中在 *XTH* 家族的糖基转移酶的研究报道,是否存在其他类型的糖基转移酶参与果实软化尚不十分清楚。

3 展望

糖基转移酶是催化植物次生代谢产物糖基化的一个 UGT 超家族,种类繁多,功能多样,一直是人们研究的热点。近年来,糖基转移酶在果实品质方面的作用逐渐引起了人们的关注。目前这方面的研究主要集中在通过分子生物学和生物信息学手段研究果实成熟衰老过程中糖基转移酶相关基因的表达规律及其生物学功能。有关果实品质相关的糖基转移酶的酶学特性、关键酶基因的调控以及在改良果实品质等方面的研究尚十分缺乏。因此,通过深入研究与果实品质变化密切相关的糖基转移酶的酶学特性、代谢调控等,将为改良果实品质提供新思路,具有良好的研究价值和应用前景。

参考文献

- [1] 王军,于森.葡萄次生代谢 UDP-糖基转移酶研究进展[J].园艺学报,2010,37(1):141-150.
- [2] 刘海峰,杨成君,于森,等.山葡萄 UDP-葡萄糖:类黄酮-3-O-葡萄糖基转移酶基因(3GT)cDNA 的克隆和分析[J].植物生理学报,2009(8):748-752.
- [3] 赵志常,胡福初,胡桂兵,等.荔枝类黄酮糖基转移酶(UFGT)基因的克隆及其原核表达研究[J].广西师范大学学报:自然科学版,2011,29(4):104-110.
- [4] LIM E K. Plant glycosyltransferases; their potential as novel biocatalysts[J]. Chemistry-A European Journal, 2005, 11(19): 5 486-5 494.
- [5] GATTUSO G, BARRECA D, GARGIULLI C, et al. Flavonoid composition of Citrus juices[J]. Molecules, 2007, 12(8): 1 641-1 673.
- [6] MCINTOSH C A, OWENS D K. Advances in flavonoid glycosyltransferase research: integrating recent findings with long-term citrus studies[J]. Phytochemistry Reviews, 2016, 15(6): 1 075-1 091.
- [7] 徐颖,樊明涛,李亚辉,等.苹果根皮苷糖基转移酶基因克隆及生物信息学分析[J].中国食品学报,2016(11):204-211.
- [8] 问亚琴.酿酒葡萄萜烯糖基转移酶基因 VvGT14 启动子的研究:上[N].华夏酒报,2017-09-19(A19).
- [9] 莫长明.罗汉果苷代谢酶基因转录组研究及葡萄糖基转移酶基因克隆与表达[D].南宁市:广西大学,2016:66-82.
- [10] 马园园,邹修平,彭爱红,等.柠檬苦素类似物糖基转移酶基因(citLGT)在转基因锦橙中的异位表达分析[J].果树学报,2014,31(2):181-186.
- [11] DI Shao-kang, YAN Fan, RODAS F R, et al. Linkage mapping, molecular cloning and functional analysis of soybean gene Fg3 encoding flavonol 3-O-glucoside/galactoside (1→2) glucosyltransferase[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15(1): 1-13.
- [12] FUKUCHI-MIZUTANI M, OKUHARA H Y, NAKAO M, et al. Biochemical and molecular characterization of a novel UDP-glucose: anthocyanin 3'-O-glucosyltransferase, a key Enzymefor blue anthocyanin biosynthesis, from gentian[J]. Plant Physiology, 2003, 132(3): 1 652-1 663.
- [13] HSU Y, TAGAMI T, MATSUNAGA K, et al. Functional characterization of UDP-rhamnose-dependent rhamnosyltransferase involved in anthocyanin modification, a key enzyme Determining blue coloration in Lobelia erinus[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2016, 89(2): 325.
- [14] LIU Yu-lian, CHE Fei, WANG Li-xin, et al. Fruit coloration and anthocyanin biosynthesis after bag removal in non-red and red apples (*Malus × domestica* Borkh.)[J]. Molecules, 2013, 18(2): 1 549.
- [15] JIAO Yun, MA Rui-juan, SHEN Zhi-jun, et al. Gene regulation of anthocyanin biosynthesis in two blood-flesh peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) cultivars during fruit development[J]. Journal of Zhejiang University-Science B (Biomedicine & Biotechnology), 2014, 15(10): 809.
- [16] 牛生洋,武凌峰,赵瑞香,等.葡萄果实花色苷合成调控研究进展[J].食品科学,2015,36(9):219-223.
- [17] LI Xiao-jing, ZHANG Jie-qiong, WU Zi-chen, et al. Functional characterization of a glucosyltransferase gene, LcUFGT1, involved in the formation of cyanidin glucoside in the pericarp of Litchi chinensis [J]. Physiologia Plantarum, 2015, 156(2): 139-149.
- [18] 张军科,李兴亮,李民吉,等.影响消费者对“富士”苹果品质主观评价的因素分析及评价模型建立[J].果树学报,2017(10): 1 316-1 322.
- [19] YAUK Y K, GED C, WANG M Y, et al. Manipulation of flavour and aromacomound sequestration and release using a glycosyltransferase with specificity for terpene alcohols[J]. Plant Journal, 2014, 80(2): 317-330.
- [20] MCINTOSH C A, MANSELL R L. Three-dimensional distribution of limonin, limonoate A-ring Monolactone, and Naringin in the fruit tissues of three varieties of Citrus paradisi[J]. J. Agric. Food Chem., 1997, 45(8): 2 876-2 883.
- [21] FRYDMAN A, WEISSHAUS O, BARPELED M, et al. Citrus

- fruit bitter flavors: isolation and functional characterization of the gene Cm1, 2RhaT encoding a 1, 2 rhamnosyltransferase a key enzyme in the biosynthesis of the bitter flavonoids of citrus[J]. *Plant Journal*, 2004, 40(1): 88-100.
- [22] 张军, 陈雪, 陶静静, 等. 梁平柚鼠李糖基转移酶基因(Cm1, 2RhaT)的克隆与表达分析[J]. *农业生物技术学报*, 2013, 21(5): 511-521.
- [23] LOUVEAU T, LEITAO C, GREEN S, et al. Predicting the substrate specificity of a glycosyltransferase implicated in the production of phenolic volatiles in tomato fruit [J]. *Febs Journal*, 2011, 278(2): 390-400.
- [24] AURORE G, GINIES C, GANOUPARFAIT B, et al. Comparative study of free and glycoconjugated volatile compounds of three banana cultivars from French West Indies: Cavendish, Frayssinette and Plantain[J]. *Food Chemistry*, 2011, 129(1): 28-34.
- [25] 高洁, 吴伯萍, 张波, 等. 柑橘 UGT 基因家族的克隆及表达分析[C]// 中国园艺学会 2017 年论文摘要集. 延安: 中国园艺学会, 2017: 1.
- [26] TIKUNOV Y M, MOLTHOFF J, DE VOS R C, et al. Non-smoky glycosyltransferase 1 prevents the release of smoky aroma from tomato fruit[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(8): 3 067-3 078.
- [27] HUBER D J. The role of cell wall hydrolases in fruit softening[J]. *Hortic Rew*, 1983, 5: 169-219.
- [28] HAYASHI T. Xyloglucans in the primary cell wall[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 40(1): 139-168.
- [29] JIN Chang-hai, MIZUNO M, KAN Juan, et al. Degradation of cell wall polysaccharides during postharvest fruit ripening and softening of different apple varieties[J]. *Journal of Plant Physiology & Molecular Biology*, 2006, 32(6): 617.
- [30] YOKOYAMA R, ROSE J K, NISHITANI K. A surprising diversity and abundance of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases in rice: Classification and expression analysis [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(3): 1 088-1 099.
- [31] TAKIZAWA A, HYODO H, WADA K, et al. Regulatory specialization of xyloglucan (XG) and glucuronarabinoxylan (GAX) in pericarp cell walls during fruit ripening in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. *Plos One*, 2014, 9(2): e89 871.
- [32] SALADIÉ M, ROSE J K C, COSGROVE D J, et al. Characterization of a new xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) from ripening tomato fruit and implications for the diverse modes of enzymic action [J]. *Plant Journal*, 2006, 47(2): 282-295.
- [33] NAKATSUKA A, MARUO T, ISHIBASHI C, et al. Expression of genes encoding xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase in 'Saijo' persimmon fruit during softening after deastringency treatment [J]. *Postharvest Biology & Technology*, 2011, 62(1): 89-92.
- [34] HAN Ye, HAN Shou-kun, BAN Qiu-yan, et al. Overexpression of persimmon DkXTH1, enhanced tolerance to abiotic stress and delayed fruit softening in transgenic plants [J]. *Plant Cell Reports*, 2017, 36(4): 583.
- [35] ASIF M H, LAKHWANI D, PATHAK S, et al. Transcriptome analysis of ripe and unripe fruit tissue of banana identifies major metabolic networks involved in fruit ripening process [J]. *Bmc Plant Biology*, 2014, 14(1): 316.
- [36] OPAZO M C, LIZANA R, STAPPUNG Y, et al. XTHs from *Fragaria vesca*: genomic structure and transcriptomic analysis in ripening fruit and other tissues [J]. *Bmc Genomics*, 2017, 18(1): 852.
- [37] ZHANG Zong-ying, WANG Nan, JIANG Sheng-hui, et al. Analysis of the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase gene family during apple fruit ripening and softening [J]. *J Agric Food Chem.*, 2017, 65(2): 429-434.

信息窗

欧盟出台“薯条法”：为了健康 不能炸得过焦

据外媒报道,从4月11日起,食品生产商、餐馆以及快餐店必须遵守欧洲对抑制丙烯酰胺做出的新规定。新规定的内容包括,薯条不能炸得过焦,白面包不能烤成深色。对烹炸好的薯条成品也有更高的标准,要求它们在制作过程中尽量少地生成丙烯酰胺。

丙烯酰胺一直被认为是致癌物质。含淀粉类食品在高温加热的过程中,最容易产生该物质,比如,炸土豆、烤饼干等。这一过程也被称作“美拉德反应”,它赋予食品特殊的香味,以及松脆的口感。

欧盟食品安全机构的一份科学鉴定证实,丙烯酰胺具有提高致癌风险的潜质。在这一背景下,欧盟于去年开始制定新规。此前,人们寄希望于食品工业以及餐饮业能够自我约束,希望落空后,立法成为必然。该法于去年12月

11日生效,为期4个月的过渡期结束后,现在正式具备了约束力。

这一新规对食品生产和加工做出明晰的规定,例如,要求食用土豆淀粉的含量要低,储藏地的温度应超过6℃,并有较高的湿度,以保证土豆转甜的程度处于较低水平。煎炸时油温尽量不超过168℃。专家表示,高品质的土豆条不会让口感变糟糕。

如何检验新规是否得到贯彻,这一任务落到欧盟各成员国的肩上。在德国,这一工作分摊到各地食品监管部门。检查人员抽查薯条,将它们带回实验室进行检测,观察丙烯酰胺含量是否超标。如果超标则给予警告;继续超标,相关者则被勒令停止营业。

(来源: <http://news.foodmate.net>)