

作物叶中蔗糖磷酸合成酶的生物学功能与调控的研究进展

Advance on Biological Function and Control of Sucrose Phosphate Synthase in Crop Leaf

邓英毅^{1,2}, 郑 虚^{3*}

DENG Ying-yi^{1,2}, ZHENG Xu^{3*}

(1. 西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; 2. 广西大学农学院, 广西南宁 530004; 3. 广西农业科学院经济作物研究所, 广西南宁 530007)

(1. College of Horticulture and Landscape, Southwest University, Chongqing, 400716, China; 2. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China; 3. Cash Crop Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi, 530007, China)

摘要:介绍蔗糖磷酸合成酶(SPS)的基本理化特性及 SPS 基因的克隆情况,综述利用转基因 SPS 植株研究作物叶中的 SPS 对光合作用产物的分配积累以及对作物的生长、发育、产量、品质、氮素转运的影响,以及 SPS 对高浓度二氧化碳的反应和 SPS 活性的调控等方面的研究进展。提出今后 SPS 的研究重点应该围绕解析 SPS 和磷酸蔗糖磷酸化酶(SPP)之间的关系,以及选育用于生产生物质能源的转 SPS 基因的甘蔗和木薯品种等方面开展。

关键词:蔗糖磷酸合成酶 叶 生物学功能 调控 二氧化碳

中图分类号:Q946.5 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-7378(2009)01-0065-07

Abstract: Sucrose phosphate synthase (SPS) is one of the key enzymes in the synthetic pathway of sucrose, which influenced the growth, development and yield of crop. In this review, the physical and chemical character of SPS, the effects of SPS on growth, development, and yield and quality of crop, the response to the high CO₂ and the control and environment of SPS in crop leaf with transgenic plant were introduced. Advance research should be focus on the analysis of the relationship between SPS and sucrose-phosphate phosphatase (SPP). The breeding of sugarcane and cassava cultivars with transgenic SPS should be studied for producing biomass energy.

Key words: sucrose phosphate synthase (SPS), leaf, biological function, control, CO₂

蔗糖磷酸合成酶(SPS, EC 2.4.1.14)是作物叶中蔗糖合成的关键限速酶^[1]。而蔗糖的合成直接影响着作物的生长、发育和产量的高低^[2],所以 SPS 在农学上的重要性不言而喻。20 世纪 80 年代以来,关于 SPS 的调控机理,SPS 对环境变化的反应,以及对生长、发育、物质生产等影响的研究取得了很多进展。近年来,在多种植物(作物)中获得了转 SPS 基因植株,SPS 所具有的功能从多个角度得到了证

明。最近几年我国的相关研究人员也发表了介绍 SPS 生物学功能方面的文章^[3,4],但是没有能够根据不同作物本身所具有的储藏积累不同的碳水化合物的特性来分别探讨归纳 SPS 对这些类型作物在光合作用产物分配积累上的影响,同时,基本没有涉及 SPS 对作物产量、氮素运转等的影响,以及对高浓度二氧化碳的反应等方面的内容。本文从农学的角度着重介绍利用 SPS 转基因的作物植株来证明 SPS 对作物生长、发育、物质生产等影响以及 SPS 对环境变化的反应及其调控机理等所取得的研究进展,并提出今后 SPS 的研究展望。

收稿日期:2008-10-12

作者简介:邓英毅(1972-),女,博士研究生,主要从事农作物栽培与生理研究。

* 通讯作者。

1 SPS的基本理化特性及SPS基因的克隆

SPS是一种存在于细胞质中的可溶性的、蔗糖合成系统中关键的限速酶^[5]。酶活性最适的PH值大约为7.0,它催化如下反应^[6]: $\text{UDP-glucose} + \text{fructose-6-phosphate} \rightarrow \text{UDP} + \text{sucrose-6-phosphate}$,SPS的活性受到葡萄糖6磷酸和无机磷酸的调节。前者是活性物质,后者则是阻碍物质^[7~9]。

自从1991年Worrell等^[10]在玉米中克隆得到SPS基因后,1993~2000年先后在菠菜^[11]、甜菜^[12]、柑桔^[13]、水稻^[14]、苹果^[15]、甘蔗^[16]、马铃薯^[17]和棉花^[18]等等作物中又克隆得到了SPS基因。Komatsu等^[13]将在柑桔中克隆到的3个编码SPS的cDNA同工型片段分别命名为CitSPS1、CitSPS2和CitSPS3,随后,他们的进一步实验结果表明SPS基因是独立调节表达的,并且在表达方式上有时间和空间的不同^[19]。

2 SPS对光合作用产物分配积累的影响

不同的作物叶中暂时储藏的碳水化合物的种类是不同的。以储藏淀粉为主的,称为淀粉积累型,如番茄^[10,20~22]、马铃薯^[17]、烟草^[23]等;以储藏蔗糖为主的则称为蔗糖积累型,如玉米^[24]、水稻^[25]、甘蔗^[26]等。

基于蔗糖是运输型的碳水化合物,叶部组织中所存在的蔗糖与淀粉含量比(由于存在已经输送了的蔗糖的缘故,该值可能偏小)可以作为光合产物的运输与积累的分配指标的设想,科学家们分别对淀粉积累型和蔗糖积累型的作物进行了SPS与光合作用产物的分配积累之间的关系的研究。在淀粉积累型作物中,Huber等^[27]1982年报道在大豆叶中SPS活性与淀粉含量呈负相关关系($r = -0.71$)。1983年,Huber^[5]报道花生叶中SPS活性大小直接影响碳同化物在淀粉与蔗糖之间的分配,SPS活性与淀粉积累呈负相关而与蔗糖积累呈正相关关系。Galtier等^[20,21]利用番茄作试验材料进行SPS活性与光合产物在淀粉与蔗糖之间的分配的研究中发现,蔗糖/淀粉比与SPS活性之间存在显著的正相关。这些结果显示了在花生、番茄等作物中SPS的活性与光合作用产物的运输、分配之间有密切的关系。为了揭示这个关系,科学家们利用淀粉积累型的番茄^[20~22]、马铃薯^[17]、烟草^[28]和棉花^[29]作材料将SPS基因导入叶中并得到相应的转基因植,在这些

转基因植株的叶片中,SPS活性显著提高^[22],高的SPS活性促进了蔗糖的合成^[28],叶片中分配向蔗糖的碳同化物明显增加^[22,29],蔗糖/淀粉比值增大^[29]。特别是在转基因番茄植株中,蔗糖/淀粉比值比非转基因植株最少也增加了2倍以上(最高的达5倍以上)^[20]。这些研究结果表明SPS活性是决定光合作用产物的运输、分配的主要因素之一。同时,证明了可以将SPS基因导入到淀粉积累型的作物叶中并通过提高叶中SPS的活性来提高蔗糖的分配率。

在蔗糖积累型作物中,科学家们也进行了类似的研究。继Grof等^[26]报道利用8个甘蔗品种进行的SPS活性的比较研究表明SPS活性与叶中的蔗糖含量呈显著正相关以后,Ono等^[30]和Miswar等^[31]分别报道了他们分别在蔗糖积累型的水稻品种“日本晴”和甘蔗品种“R579”中导入SPS基因并得到了过量表达SPS的转基因植株的结果,他们的结果表明,这两种作物的转基因植株的SPS活性、叶中含有的蔗糖量和蔗糖/淀粉值均比对照(非转基因植株)高。但是,最高的蔗糖/淀粉比值也仅是对照的1.7倍(水稻)和1.9倍(甘蔗)左右,这比淀粉积累型的番茄转基因植株小。这表明在蔗糖积累型作物中SPS活性也是决定光合作用产物的运输、分配的主要因素之一,而且导入SPS基因后通过提高SPS活性也能提高蔗糖的分配率。

由此可见,SPS对光合作用产物的分配积累有重要的影响。然而,SPS对光合作用产物分配的效果因作物的碳水化合物的积累类型的不同而有所不同。

3 SPS对作物生长发育的影响

作物在生长发育期间蔗糖被从叶部运往库器官而被生长发育所利用,而由于SPS对光合作用产物的分配积累有重要的影响,因此很早的时候科学家们就进行了叶中SPS对作物生长发育影响的研究。在蔗糖积累型作物方面,Rocher等^[32]利用具有不同生长速度的8个玉米品种作为材料,比较了碳代谢的关键酶与生长速度的关系,结果表明,叶中SPS活性与苗期植株的生长速度呈显著的正相关。Seneweera等^[33]也报道了水稻苗期叶中的SPS活性与叶片的伸长速度呈正相关关系。这些结果意味着SPS可以影响作物的生长。因此,科学家们利用转基因技术对其进行了验证研究。Ishimaru等^[34]发现过量表达玉米SPS基因的水稻转基因植株的株高明显比非转基因植株高。在淀粉积累型作物方面,

Park 等^[35]也报道了过量表达 SPS 基因的烟草转基因植株的株高和茎粗明显比非转基因植株高和粗。这些研究结果均证明了 SPS 活性的高低影响作物的生长。

Micallef 等^[22]报道转基因番茄植株的 SPS 活性高,开花时间提前,总的花序数增多。同时,Baxter 等^[28]也报道了过量表达玉米 SPS 基因的转基因烟草植株不但提前开花,花数比野生型的多,而且老叶的衰老被延迟。可见高活性的 SPS 对作物的发育产生积极的影响。

综上所述,高活性的 SPS 可以通过提高蔗糖的分配率来促进作物的生长和发育。

4 SPS 对作物产量和品质特性的影响

科学家们利用高 SPS 活性的转基因植株分别在温室和大田条件下开展相关的研究。在盆栽条件下,转基因番茄的果实个数增加,种子干重被提高了 32%^[22];转基因马铃薯植株的茎叶重比对照高 15%,块茎产量和根重比对照高 20%^[17];转基因烟草植株的总生物干重高于非转基因植株^[35]。但是,在大田条件下,Micallef 等^[22]报道转基因番茄鲜重比对照轻或没有差异,而 Laporte 等^[36]则报道说转基因番茄鲜重至少比对照增产 20%以上,最高的可达 82%。Laporte 等^[37]进一步的研究结果表明,在大田条件下转基因番茄要获得高产的最佳 SPS 活性应该是对照的 2 倍。Haigler 等^[18,29,38,39]发现在转基因棉花中,SPS 活性的提高促进了纤维次级细胞壁沉淀量的增加,提高了纤维的品质和产量。

虽然 SPS 通过影响光合产物的分配来影响作物的生长与发育,最终影响作物的产量和品质,但是并不是活性越高产量就越高。这可能是由于影响作物产量的因素不仅仅是 SPS 活性,还有生长环境等。同时,作物本身所具有的运输碳水化合物的能力并不因为 SPS 活性的增加而无限增强,所以要在大田条件下获得高产就必须找到该作物最佳的 SPS 活性值。

5 SPS 对氮素转运的影响

由于处在灌浆期的水稻的根从土壤中吸收的氮减少,因此叶茎中原来储藏的氮就成为往穗部供应的主要氮源。由于 SPS 可以通过影响穗的生长而对产量产生影响,研究人员对 SPS 会不会最终影响到旗叶中氮素往穗部的转运也进行了研究。Ono 等^[40]利用转基因植株和非转基因植株进行了 2 个 SPS

活性和 2 个氮供给浓度的水培试验。结果表明,SPS 活性低(转基因植株,其 SPS 活性仅是非转基因植株即对照的一半)的水稻的穗重在两个氮浓度中均显著低于对照。在低氮浓度处理区,低 SPS 活性水稻的旗叶中的叶绿素和可溶性蛋白质的含量随着时间的推移所减少的量比对照少。Thimann^[41]指出,叶绿素和可溶性蛋白质含量的减少是叶老化的指标。因此可以认为是由于 SPS 活力的降低而抑制了穗的生长,从而旗叶中氮的再利用以及叶的老化受到了抑制的结果。也就是说 SPS 不仅影响了碳水化合物的运输,而且也通过影响库的发育而间接的影响了氮的转运。

6 SPS 对高浓度二氧化碳的反应

由于二氧化碳是光合作用的基本物质,因此以前认为二氧化碳浓度高,光合作用强度就增强。但是很多研究报告表明,许多种作物在高浓度二氧化碳条件下光合成速度降低以及过多的光合作用产物积累在叶组织中^[25,42~46]。Seneweera 等^[33]以及 Hussain 等^[47]报道高二氧化碳浓度提高苗期水稻叶中的 SPS 活性。Vu 等^[48]报道高二氧化碳浓度提高了叶龄不到 2 周的甘蔗叶中的 SPS 活性。Aoki 等^[49]的实验表明,水稻抽穗前在高二氧化碳浓度下,淀粉在旗叶中大量储藏,但是在抽穗后,无论是高浓度二氧化碳条件下或是在大气二氧化碳条件下均发现淀粉基本消失了。抽穗前的 SPS 基因转录量在高二氧化碳浓度条件下变高,但是抽穗后并不因为存在二氧化碳浓度的差异而有差异。也就是说,高二氧化碳浓度条件下的 SPS 活性的提高受到基因的转录水平控制;同时,淀粉的积累对 SPS 基因转录水平的影响在抽穗前后不同。

Galtier 等^[21]在大气二氧化碳浓度条件下利用过量表达了玉米 SPS 基因的转基因番茄植株为材料进行实验,结果表明,对照与转基因植株间在碳水化合物的运输速度上存在的差异很小。但是,为了研究 SPS 在高二氧化碳浓度条件下对碳代谢的影响,Murchie 等^[50]和 Ono 等^[51]分别用过量表达了玉米 SPS 基因的转基因淀粉积累型番茄植株和蔗糖积累型水稻植株作材料进行了研究。Murchie 等的实验结果表明:即使在高二氧化碳浓度条件下,光合成速度并没有变化,仅发现碳水化合物的运输速度有点差异。但是,Ono 等利用 SPS 活性是对照的 12.5 倍高的转基因水稻进行的实验结果则表明,在高二氧化碳浓度条件下,由于 SPS 活性的增加,淀粉的积

累受到了抑制,碳的运输速度变快。综上所述,在高二氧化碳浓度条件下,SPS基因的过量表达的效果在淀粉积累型作物(如番茄)和蔗糖积累型作物(如水稻)上是不一样的。这可能是因为在淀粉积累型作物中,由于要在叶中积累淀粉,所以同化产物的运输速度并不太高。同时,在因高二氧化碳浓度而引起淀粉过量积累的条件下,尽管SPS活性增加而使蔗糖含量有所增加,但是由于原本作物种中所具有的运输能力并不因此而提高,因此运输速度受到了限制。

7 SPS活性的调控

7.1 光照对SPS活性的调控

大麦、玉米、水稻、菠菜和甜菜叶中的SPS活性受到昼夜节律的调节,但是在大豆、烟草、豌豆、黄瓜和甜瓜叶中的SPS活性在光条件下并没有提高^[52]。

Toroser等^[53]为了解释SPS对光反应的机理,在烟草叶中导入菠菜的已经将氨基酸的第158丝氨酸分别换成丙氨酸、苏氨酸和谷氨酸的SPS,用导入没有经改变的SPS作对照。结果表明,对照和换成苏氨酸的植株的SPS活性有昼夜反应。但是,尽管是在黑暗的条件下,换成丙氨酸的植株的SPS活性仍提高。与之相反,换成谷氨酸的植株没有出现SPS活性在光条件下本该活性化的现象。象这样SPS活性在黑暗条件下降低是因为SPS的丝氨酸残基受到SPS激酶催化而被磷酸化的结果^[54]。菠菜SPS蛋白上的Ser¹⁵⁸是光暗条件下是否磷酸化的调节位点。然而,Worrell等^[10]发现转玉米SPS基因的番茄植株叶片中SPS活性不受到昼夜节律的调节。这种在一种作物中过量表达其他种作物SPS后不受昼夜调节是由于不同种作物的SPS磷酸化位点不同引起的^[20]。

7.2 渗透压胁迫对SPS活性的调控

水分胁迫条件下,既有报道说SPS活性降低^[55]或不变^[56],也有报道说在水稻和小麦叶片中SPS活性提高^[57~59]。不管怎样,在这些研究中均发现,水分胁迫条件下,光合产物转化成蔗糖的比例提高。然而到目前为止,还未见有利用转基因植株来证明叶片中SPS活性在水分胁迫条件下是提高了还是降低了的报道。不过,Geigenberger等^[60]利用转基因马铃薯块茎(其块茎中SPS的活性仅仅是非转基因植株的20%~30%)进行了水分胁迫对SPS活力影响的研究。在光和水十分充足的条件下,块茎中的蔗糖浓度和淀粉浓度在对照(非转基因植株)和转基因植株之间并没有发现有差异。当发生水分胁迫时,在

对照块茎中发现蔗糖合成被促进,淀粉合成则被抑制,但是在SPS活性低的转基因植株中并没有出现这一现象。从低活性的SPS同水分胁迫并没有发生必要的应答这一结果可以认为SPS在水分胁迫应答方面起着重要的作用。

8 展望

至今对SPS功能作用的研究已经很广泛很深入,因此将它应用于生产的时代已经到来。将SPS基因导入到番茄^[37]、马铃薯^[61]后在大田条件下种植获得增产的实例更加鼓舞了科学家们的信心。日本科学家将SPS基因(OsSPS1)导入到水稻后,在同样的施肥水平条件下转基因植株的株高在整个营养生长期明显比对照高,同时还获得了很高的单株干物质生产量^[62]。因此,SPS可以作为提高生物质产量的指标。2007年,日本政府已经将利用稻草作原料生产生物酒精列入未来5年的发展计划中,而且计划在未来10年内利用遗传信息技术研究出用于生物能源生产的具有高生物质产量的作物品种(2007年2月日本生物质综合战略推进会议:国产生物燃料的大幅度扩大生产。http://www.maff.go.jp/j/biomass/b_energy/pdf/kakudai01.pdf)。在我国,国家“十一五”规划明确了广西作为第一个非粮生物质能源基地(<http://www.gxny.gov.cn/2008/0528/185009-1.html>),也就是利用广西丰富的甘蔗和木薯资源生产酒精并充分发挥广西毗邻东南亚地区的地缘优势。同时,在广西的甘蔗和木薯生产中基本上是利用无性繁殖,种内或种间自然开花异源杂交并获得具有生育能力的种子的机率极小,也就是说,在广西开展这两种作物的转基因育种工作基本上不用担心会造成物种混乱。因此,在转基因食品尚存在争议的今天^[63],在广西利用转SPS基因技术改进用于生产生物质能源的作物必将具有广阔的前景。但是,目前尚未见有将SPS基因转入甘蔗和木薯而获得高产和(或)优质的成功报道,所以今后应该加大在这方面的研究与开发力度。

同时,在蔗糖合成过程的一系列反应中,所产生的6-磷酸蔗糖还必须在磷酸蔗糖磷酸化酶(SPP, EC3.1.3.24)的催化下才能脱磷酸并水解产生蔗糖和磷酸根离子^[6]。而SPS和SPP又是以复合体的形式存在于作物体内^[64],当SPP的表达受到抑制时会阻碍蔗糖的合成^[65]。但是,由于SPP于2000年才得到克隆^[66],所以有关SPP的生物学功能及其与SPS之间的关系还有待进一步研究。我们相信,随着对

SPP 研究的深入,将进一步促进我们对 SPS 的认识与利用。

参考文献:

- [1] Zhang Mingfang, Li Zhiling. Sucrose-metabolizing enzymes in higher plants [J]. *Zhiwu Shenglixue Tongxun*, 2002, 38(3): 289-295.
- [2] Zhengxu. Dynamics of non-structural carbohydrate in potato shoot [D]. Sapporo, Hokkaido, Japan: Hokkaido University, 2007.
- [3] Liu Lingxiao, Shen Fafu, Lu Hequan, et al. Research advance on sucrose phosphate synthase in sucrose metabolism [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2005, 3(2): 275-281.
- [4] Zhou Ping, Ye Bingying, Chen Youqiang, et al. The recent advances on sucrose phosphate synthase [J]. *Letters in Biotechnology*, 2006, 17(6): 1001-1003.
- [5] Huber S C. Role of sucrose-phosphate synthase in partitioning of carbon in leaves [J]. *Plant Physiol*, 1983, 71: 818-821.
- [6] Buchanan B B, Wolosiuik R A. Photosynthesis: carbon reactions [M]//Taiz L, Zeiger E. *Plant Physiology*. 3rd Edition. Sunderland MA 01375 USA: Sinauer Assoc Inc, 2002:145-170.
- [7] Doehlert D C, Huber S C. Regulation of spinach leaf sucrose phosphate synthase by glucose-6-phosphate, inorganic phosphate and pH [J]. *Plant Physiol*, 1983, 73: 989-994.
- [8] Doehlert D C, Huber S C. Phosphate inhibition of spinach leaf sucrose phosphate synthase as affected by glucose-6-phosphate and phosphoglucosomerase [J]. *Plant Physiol*, 1984, 76: 250-253.
- [9] Doehlert D C, Huber S C. The role of sulfhydryl-groups in the regulation of spinach leaf sucrose phosphate synthase [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1985, 830: 267-273.
- [10] Worrell A C, Bruneau J M, Summerflet K, et al. Expression of a maize sucrose phosphate synthase in tomato alters leaf carbohydrate partitioning [J]. *Plant Cell*, 1991, 3: 1121-1130.
- [11] Klein R R, Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Cloning and developmental expression of the sucrose-phosphate-synthase gene from spinach [J]. *Planta*, 1993, 190: 498-510.
- [12] Hesse H, Sonnewald U, Willmitzer L. Cloning and expression analysis of sucrose phosphate synthase from sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. *Mol Gen Genet*, 1995, 247: 515-520.
- [13] Komatsu A, Takanokura Y, Omura M, et al. Cloning and molecular analysis of cDNAs encoding three sucrose phosphate synthase isoforms from a citrus fruit (*Citrus unshiu* Marc) [J]. *Mol Gen Genet*, 1996, 252: 346-351.
- [14] Valdez-Alarcon J J, Ferrando M, Salerno G, et al. Characterization of a rice sucrose phosphate synthase encoding gene [J]. *Genetics*, 1996, 170: 217-222.
- [15] Atkinson R G, Perry J, Matsui T, et al. A stress, pathogenesis, and allergen-related cDNA in apple fruit is also ripening related [J]. *New Zealand J Crop Hort Sci*, 1996, 24: 103-107.
- [16] Sugiharto B, Sakakibara H, Sumadi S T. Differential expression of two genes for sucrose phosphate synthase in sugarcane: molecular cloning of the cDNAs and comparative analysis of gene expression [J]. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 961-965.
- [17] Tobias D J, Hirose T, Ishimaru K, et al. Elevated sucrose-phosphate synthase activity in source leaves of potato plants transformed with the maize SPS gene [J]. *Plant Prod Sci*, 1999, 2: 92-99.
- [18] Haigler C H, Holady S, Wu C F, et al. Transgenic cotton over expressing sucrose phosphate synthase produces higher quality fibers with increased cellulose content and has enhanced seed cotton yield; proceedings of Plant Biology 2000 (abstract no 477), July 15-19, San Diego, CA Rockville [C]. MD: American Society of Plant Physiologists, 2000.
- [19] Komatsu A, Takanokura Y, Motiguchi T, et al. Differential expression of three sucrose phosphate synthase isoforms during sucrose accumulation in citrus fruit (*Citrus unshiu* Marc) [J]. *Plant Sci*, 1999, 140(2): 169-177.
- [20] Galtier N, Foyer C H, Huber J, et al. Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning, and growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* var UC82B) [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101: 535-543.
- [21] Galtier N, Foyer C H, Murchie E, et al. Effects of light and atmospheric carbon dioxide enrichment on photosynthesis and carbon partitioning in the leaves of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) plants over-expressing sucrose phosphate synthase [J]. *J Exp Bot*, 1995, 46: 1335-1344.
- [22] Micallef B J, Haskins K A, Vanderveer P J, et al. Altered photosynthesis, flowering, and fruiting in transgenic tomato plants that have an increased capacity for sucrose synthesis [J]. *Planta*, 1995, 196: 327-334.
- [23] 邓云龙, 孔光辉. 氮素营养对烤烟叶片淀粉积累及 SPS、淀粉酶活性的影响 [J]. *烟草科技*, 2001(11):

- 34-37.
- [24] Lunn J E, Hatch M D. Primary partitioning and storage of photosynthate in sucrose and starch in leaves of C₄ plants[J]. *Planta*, 1995, 197: 385-391.
- [25] Nakano H, Makino A, Mae T. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 191-198.
- [26] Grof C O L, Knight D P, McNeil S D, et al. A modified assay method shows leaf sucrose-phosphate synthase activity is correlated with leaf sucrose content across a range of sugarcane varieties[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 499-502.
- [27] Huber S C, Israel D W. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr) leaves[J]. *Plant Physiol*, 1982, 69: 691-696.
- [28] Baxter C T, Feyer C H, Turner J, et al. Elevated sucrose-phosphate synthase in transgenic tobacco sustains photosynthesis in older leaves and alters development[J]. *J Exp Bot*, 2003, 54:1813-1820.
- [29] Haigler C H, Singh B, Zhang D S, et al. Transgenic cotton over-producing spinach sucrose phosphate synthase showed enhanced leaf sucrose synthesis and improved fiber quality under controlled environmental conditions[J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 63(6): 815-832.
- [30] Ono K, Ishimaru K, Aoki N, et al. Characterization of a maize sucrose-phosphate synthase protein and its effects on carbon partitioning in transgenic rice plants [J]. *Plant Prod Sci*, 1999, 2: 172-177.
- [31] Miswar B, Sugiharto, Soedarsono J, et al. Transformasi gen sucrose phosphate synthase (SoSPS1) menggunakan *Agrobacterium tumefaciens* Untuk meningkatkan sintesis sukrosa pada tanaman tebu (*Saccharum officinarum* L) [J]. *Berk Penel Hayati*, 2007, 12: 137-143.
- [32] Rocher J P, Prioul J L, Lecharny A L, et al. Genetic variability in carbon fixation, sucrose-P-synthase and ADP glucose pyrophosphorylase in maize plants of differing growth rate [J]. *Plant Physiol*, 1989, 89: 416-420.
- [33] Seneweera S P, Basra A S, Barlow E W, et al. Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO₂ [J]. *Plant Physiol*, 1995, 108: 1471-1477.
- [34] Ishimaru K, Ono K, Kashiwagi T. Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate-gene strategy [J]. *Planta*, 2004, 218: 388-395.
- [35] Park J Y, Canam T, Kang K Y, et al. Over-expression of an arabidopsis family A sucrose phosphate synthase (SPS) gene alters plant growth and fibre development [J]. *Transgenic Res*, 2008, 17: 181-192.
- [36] Laporte M M, Galagan J A, Shapiro J A, et al. Sucrose-phosphate synthase activity and yield analysis of tomato plants transformed with maize sucrose-phosphate synthase [J]. *Planta*, 1997, 203: 253-259.
- [37] Laporte M M, Galagan J A, Prasch A L, et al. Promoter strength and tissue specificity effects on growth of tomato plants transformed with maize sucrose-phosphate synthase [J]. *Planta*, 2001, 212: 817-822.
- [38] Haigler C H, Cai W, Martin L K, et al. Mechanisms by which fiber quality and fiber and seed weight can be improved in transgenic cotton growing under cool night temperatures [C]//Dugger C P, Richter DA. Proceedings of the 2000 Beltwide Cotton Conference, 4-8 January, San Antonio, TX. Memphis; National Cotton Council, 2000: 483-484.
- [39] Haigler C H, Hequet E F, Krieg D R, et al. Transgenic cotton with improved fiber micronaire, strength, length, and increased fiber weight [C]//Dugger C P, Richter D A. Proceedings of the 2000 Beltwide Cotton Conference, 4-8 January, San Antonio, TX. Memphis; National Cotton Council, 2000: 483.
- [40] Ono K, Ishimaru K, Aoki N, et al. Transgenic rice with low sucrose-phosphate synthase activities retain more soluble protein and chlorophyll during flag leaf senescence [J]. *Plant Physiol Biochem*, 1999, 37: 949-953.
- [41] Thimann K V. The senescence of leaves [M]//Thimann K V. Senescence in Plants. Boca Raton, FL: CRC Press, 1980: 85-115.
- [42] Sasek T W, Delucia E H, Strain B R. Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO₂ concentrations [J]. *Plant Physiol*, 1985, 78: 619-622.
- [43] Peet M M, Huber S C, Patterson D T. Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumbers [J]. *Plant Physiol*, 1986, 80: 63-67.
- [44] Yelle S, Jr Beeson R C, Trudel M J, et al. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. I. Sugar and starch concentration [J]. *Plant Physiol*, 1989, 90: 1465-1477.
- [45] Wong S C. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Nonstructural carbohydrate in cotton plants and its effect on growth parameters [J]. *Photosynth Res*, 1990, 23: 171-180.

- [46] Xu D Q, Gifford R M, Chow W S. Photosynthetic acclimation in pea and soybean to high atmospheric CO₂ partial pressure[J]. *Plant Physiol*, 1994, 106: 661-671.
- [47] Hussain M W, Jr Hartwell Allen L, Bowes G. Up-regulation of sucrose phosphatase synthase in rice grown under elevated CO₂ and temperature [J]. *Photosynth Res*, 1999, 60: 199-208.
- [48] Vu J C V, Allen Jr L H, Gesch R W. Up-regulation of photosynthesis and sucrose metabolism enzymes in young expanding leaves of sugarcane under elevated growth CO₂[J]. *Plant Sci*, 2006, 171(1): 123-131.
- [49] Aoki N, Ono K, Sasaki H, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthetic carbon metabolism in flag-leaf blades of rice before and after heading[J]. *Plant Prod Sci*, 2003, 6: 52-58.
- [50] Murchie E H, Sarrobert C, Contard P, et al. Overexpression of sucrose-phosphate synthase in tomato plants grown with CO₂ enrichment leads to decreased foliar carbohydrate accumulation relative to untransformed controls [J]. *Plant Physiol Biochem*, 1999, 37: 251-260.
- [51] Ono K, Sasaki H, Hara T, et al. Changes in photosynthetic activity and export of carbon by overexpressing a maize sucrose-phosphate synthase gene under elevated CO₂ in transgenic rice[J]. *Plant Prod Sci*, 2003, 6: 281-286.
- [52] Huber S C, Nielsen T H, Huber J L, et al. Variation among species in light activation of sucrose-phosphate synthase[J]. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30: 277-285.
- [53] Toroser D R, McMichael R W Jr, Krause K P, et al. Site-directed mutagenesis of serine 158 demonstrates its role in spinach leaf sucrose-phosphate synthase modulation[J]. *Plant J*, 1999, 17: 407-413.
- [54] Huber S C, McMichael R W Jr, Huber J L, et al. Carbon partitioning and source-sink interaction in plants[M]//Madore M A, Lucas W J. The American Society of Plant Physiologists. MD: Rockville, 1995: 35.
- [55] Foyer C H, Valadier M H, Migge A, et al. Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves[J]. *Plant Physiol*, 1998, 117: 283-292.
- [56] Zrenner R, Stitt M. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate-metabolism in spinach leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 1991, 14: 939-946.
- [57] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Abscisic acid and cytokinins in the root exudates and leaves and their relationship to senescence and remobilization of carbon reserves in rice subjected to water stress during grain filling[J]. *Planta*, 2002, 215: 645-652.
- [58] Niedzwiedz-Siegen I, Bogatek-Leszczynska R, Come D, et al. Effects of drying rate on dehydration sensitivity of excised wheat seedling shoots as related to sucrose metabolism and antioxidant enzyme activities[J]. *Plant Sci*, 2004, 167: 879-888.
- [59] Fresneau C, Ghashghaie J, Cornic G. Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L): role of leaf internal CO₂[J]. *J Exp Bot*, 2007, 2983-2992.
- [60] Geigenberger P, Reimholz R, Deiting U, et al. Decreased expression of sucrose phosphate synthase strongly inhibits the water stress-induced synthesis of sucrose in growing potato tubers[J]. *Plant J*, 1999, 19: 119-129.
- [61] Ishimaru K, Hirotsu N, Kashiwagi T, et al. Overexpression of a maize SPS gene improves yield characters of potato under field conditions [J]. *Plant Prod Sci*, 2008, 11(1): 104-107.
- [62] Hirotsu N, Kashiwagi T, Madoka Y, et al. Strategies to improve plant height for the production of biomass energy in rice[J]. *Jpn J Crop Sci*, 2007, 76(4): 501-507.
- [63] 大杉立, 根本圭介. 遺伝子組換え作物の現状、問題点および展望[J]. 日本作物学会記事, 2007, 76(2): 317-328.
- [64] Echeverria E d, Salvucci M E, Gonzalez P, et al. Physical and kinetic evidence for an association between sucrose-phosphate synthase and sucrose-phosphate phosphatase [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 223-227.
- [65] Chen S, Hajirezaei M, Peisker M, et al. Decreased sucrose-6-phosphate phosphatase level in transgenic tobacco inhibits photosynthesis, alters carbohydrate partitioning, and reduces growth[J]. *Planta*, 2005, 221(4): 479-492.
- [66] Lund J E, Ashton A R, Hatch M D, et al. Purification, molecular cloning, and sequence analysis of sucrose-6^P-phosphate phosphohydrolase from plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 12914-12919.

(责任编辑: 韦廷宗)