

文章编号: 1004-0374(2012)01-0081-08

蔗糖合酶在植物生长发育中的作用研究

柴 静, 张 会, 姚丽丽, 俞嘉宁*

(陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘 要: 蔗糖合酶 (SuSy) 是植物蔗糖代谢的关键酶之一, 在植物各组织中普遍存在。SuSy 参与了植物体中许多代谢过程, 包括淀粉及纤维素的合成, 以及碳源的分配等。该酶还可影响植物的抗逆性、种子发育和生物固氮能力, 因此, 利用 *SUS* 基因改良作物品质具有良好的应用前景。对 SuSy 的性质、基因表达模式及其在植物生长发育中的作用进行综述。

关键词: 蔗糖合酶; 淀粉合成; 纤维素合成; 胁迫应答; 生物固氮

中图分类号: Q946.5; Q591.4

文献标志码: A

The function of sucrose synthase in plant growth and development

CHAI Jing, ZHANG Hui, YAO Li-Li, YU Jia-Ning*

(College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: Sucrose synthase, which is a key enzyme in sucrose metabolism, is ubiquitous in plant. In recent years, SuSy has been studied in biochemical properties, gene expression and regulation. It has been implied by many results that SuSy takes part in many plant metabolisms, such as starch synthesis, cellulose synthesis and carbon partitioning. Further roles of SuSy were proposed in stress response, biological nitrogen fixation and seed development. It seems that it has significant potential application value using *SUS* gene to improve crop quality. In this paper, the properties, gene expression profile and function of SuSy are summarized.

Key words: sucrose synthase; starch synthesis; cellulose synthesis; stress response; biological nitrogen fixation

蔗糖合酶 (sucrose synthase, EC2.4.1.13, SuSy) 是蔗糖代谢关键酶之一, 在植物中可形成同源四聚体, 每个亚基的相对分子质量 (M_r) 约为 9×10^4 。该酶可催化: 蔗糖 + UDP \leftrightarrow 果糖 + UDPG。此反应可逆, 但目前研究认为该酶偏向于蔗糖裂解反应^[2-4]。SuSy 的活性可被己糖抑制并造成裂解反应的中止^[5]。SuSy 的磷酸化可造成分子表面疏水性的改变及氨基酸末端结构的改变, 增加该酶对蔗糖和 UDP 的亲和力, 从而促进该酶的活性及影响膜连形式, 以此来选择性激活裂解反应, 改变其亚细胞定位^[6-7]。SuSy 在植物的各组织中普遍存在, 但其活性在库组织中尤其高^[8]。以往的研究认为: SuSy 主要参与淀粉及纤维素的合成, 但近些年的研究表明蔗糖合酶在逆境胁迫、种子发育及生物固氮等方面也起着重要作用。

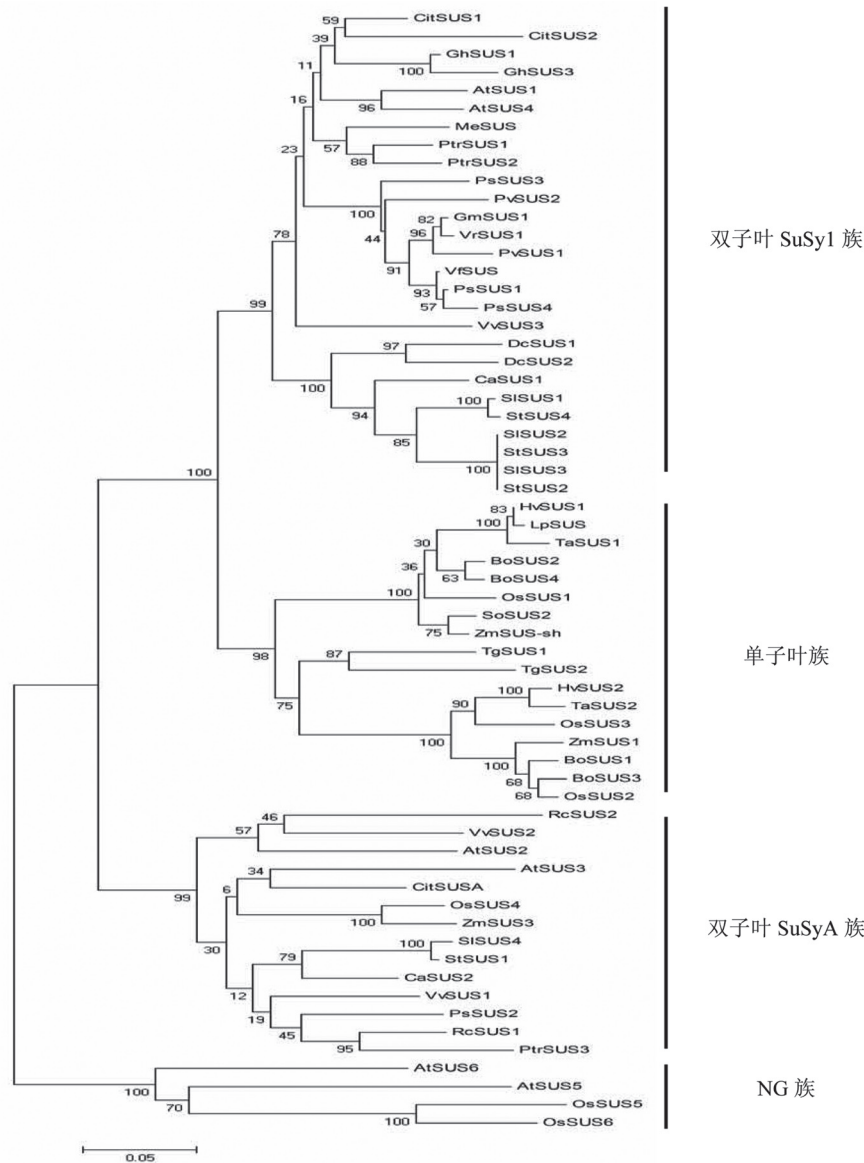
1 蔗糖合酶基因家族

SuSy 由 Cardini 等^[9]1955 年在小麦 (*Triticum aestivum* L.) 胚芽中首次发现, 至今已在 45 种植物中发现超过 80 个 *SUS* 基因。根据系统进化分析, 如图 1 所示, SuSy 可分为四个族: 单子叶族、双子叶 SuSy1 族、双子叶 SuSyA 族, 以及最新发现的 NG (new group) 族^[10]。单子叶族以玉米中的 *SHI* 及 *SUS1* 为代表, 它们编码的氨基酸序列与双子叶

收稿日期: 2011-09-04; 修回日期: 2011-09-19

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金 (GK200902028); 陕西师范大学2011年勤助科研创新基金项目(QZYB11029)

*通信作者: E-mail: jnyu@snnu.edu.cn



柑橘(*Citrus reticulata*): CitSUSA(BAA88904.1), CitSUS1(BAA88905.1), CitSUS2(BAA88902.1); 棉花(*Gossypium hirsutum*): GhSUS1(ACV72640.1), GhSUS3(AAD28641.1); 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*): AtSUS1(NP_197583.1), AtSUS2(NP_199730.1), AtSUS3(NP_192137.1), AtSUS4(NP_566865.2), AtSUS5(NP_198534.2), AtSUS6(NP_177480.1); 木薯(*Manihot esculenta*): MeSUS(ABD96570.1); 杨树(*Populus*): PtrSUS1(XP_002324136.1), PtrSUS2(XP_002326309.1), PtrSUS3(XP_002302727.1); 豌豆(*Pisum sativum*): PsSUS1(CAA09910.1), PsSUS2(CAA04512.1), PsSUS3(CAC32462.1), PsSUS4(AAC28107.1); 菜豆(*Phaseolus vulgaris*): PvSUS1(AAN76498.1), PvSUS2(ACP17902.1); 大豆(*Glycine max*): GmSUS1(AAC39323.1); 绿豆(*Vigna radiata*): VrSUS1(BAA01108.1); 蚕豆(*Vicia faba*): VfSUS(CAA49428.1); 葡萄(*Vitis vinifera*): VvSUS1(XP_002271896.1), VvSUS2(XP_002271530.1), VvSUS3(XP_002275155.1); 胡萝卜(*Daucus carota*): DcSUS1(CAA53081.1), DcSUS2(CAA76057.1); 咖啡(*Coffea arabica*): CaSUS1(CAJ32596.1), CaSUS2(CAJ32597.1); 番茄(*Solanum lycopersicum*): SISUS1(AAA34196.1), SISUS2(CAA09593.1), SISUS3(ADM47608.1), SISUS4(ADM47609.1); 马铃薯(*Solanum tuberosum*): StSUS1(AAO67719.1), StSUS2(AAO34668.1), StSUS3(AAA97572.1), StSUS4(CAD61188.1); 大麦(*Hordeum vulgare*): HvSUS1(CAA46701.1), HvSUS2(CAA49551.1); 黑麦草(*Lolium perenne*): LpSUS(BAE79815.1); 小麦(*Triticum aestivum*): TaSUS1(CAA04543.1), TaSUS2(CAA03935.1); 竹子(*Bambusa oldhamii*): BoSUS1(AAV64256.2), BoSUS2(AAL50571.1), BoSUS3(AAL50570.1), BoSUS4(AAL50572.2); 水稻(*Oryza sativa*): OsSUS1(CAA46017.1), OsSUS2(CAA41774.1), OsSUS3(AAC41682.1), OsSUS4(BAG95417.1), OsSUS5(CAE03896.2), OsSUS6(BAD23005.1); 甘蔗(*Saccharum officinarum*): SoSUS2(AAF85966.1); 玉米(*Zea mays*): ZmSUS-sh(CAA26247.1), ZmSUS1(AAA33514.1), ZmSUS3(AAM89473.1); 郁金香(*Tulipa gesneriana*): TgSUS1(CAA65639.1), TgSUS2(CAA65640.1); 蓖麻(*Ricinus communis*): RcSUS1(XP_002523115.1), RcSUS2(XP_002516963.1).

图1 SuSy家族进化树分析

植物 SuSy 族不同, 表明两者有不同的进化祖先。双子叶植物 SuSy 又可分成 SuSy1 族和 SuSyA 族。两个族相比, 两者的外显子与内含子结构不同, 且有不一样的进化分支, SuSy1 族与单子叶族的亲缘关系更近。马铃薯、胡萝卜和番茄的 SuSy 同源性大于 90%, 属于双子叶 SuSy1 族, 柑橘 CitSUSA 与豌豆 PsSUS2 同源性大于 85%, 属于双子叶 SuSyA 族。NG 族主要包括拟南芥中的 AtSUS5、AtSUS6 和水稻中的 OsSUS5、OsSUS6, 目前对这几个基因的研究较少, 其结构特点和作用尚不是很清楚。近年来, 一些分析表明, SuSy 在不同的物种中具有功能的保守性^[11]。

SuSy 由多基因家族编码, 该家族至少由两个基因组成, 在一些物种中发现了更多的 *SUS* 基因亚型, 它们的表达往往具有时间和组织特异性, 如玉米 (*Zea mays* L.) 中有 3 个 *SUS* 基因: *SH1*、*SUS1*、*SUS3*^[12]。其中 *SH1* 在胚乳中特异性高表达; *SUS1* 在胚, 以及根、茎和叶中都有表达^[13-14]; *SUS3* 在胚乳、胚珠、根和幼芽中表达^[12]。水稻 (*Oryza sativa*) 中发现 6 个 *SUS* 基因, 参与了不同的生长过程, *SUS1* 在根、幼叶、节间表达, *SUS3* 和 *SUS4* 主要在颖果中表达, *SUS2* 在所有组织中都表达, 最近发现的 *SUS5* 和 *SUS6* 的作用尚不清楚^[15]。马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 中有 4 个 *SUS* 基因, 其中 *SUS3* 在茎和根的维管组织中高表达, 在叶中低表达且不被蔗糖诱导; 而 *SUS4* 在块茎的贮藏组织中高表达, 正常情况下在叶中不表达但可被蔗糖诱导。两者在根尖的表达位置也不相同, *SUS3* 在分生区高表达, *SUS4* 在根冠细胞分裂区高表达^[16]。番茄 (*S. lycopersicum* L.) 中也有 4 个 *SUS* 基因, 其中 *SUS1* 在未成熟果实中高表达, *SUS3* 在根及成熟果实中高表达, *SUS1* 在成熟茎中表达量高, 而 *SUS4* 在新生茎中表达量高^[10]。胡萝卜 (*Daucus carota* L.) 中目前发现有 2 个 *SUS* 基因, 其中一个在花中特异性表达, 另一个在茎、根、花以及成熟的种子中都有表达^[17]。甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 中的 2 个 *SUS* 基因在根中都大量表达, 而在叶中表达量低。其中 *SUS1* 的表达贯穿整个根部发育时期, 而 *SUS2* 在幼嫩的组织部位及根部发育的早期和中期表达量较高, 同时也在花中也有表达^[18]。甘蔗 (*Saccharum officinarum* L.) 中, 目前有 2 个 *SUS* 基因被确定, 它们的表达水平在节间的不同部位及不同的发育时期有着显著不同^[19]。在菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 中, Silvente 等^[20] 认为至少存在 2 个 *SUS*

基因, 其中一个特异性在根瘤中表达; 另一个的表达不具有组织特异性 (表 1)。

2 蔗糖合酶在植物生长发育中的作用

2.1 影响库强及参与淀粉合成

器官的库强, 即为吸收光合同化物的能力。它依赖于营养物质从运输组织向库器官的转运, 受蔗糖代谢或者淀粉合成情况的限制。库强可用以下指标来衡量: 营养物质摄取率、干重以及总产量^[21]。SuSy 的产物 UDPG 可为淀粉合成提供前体^[3,22]。Zrenner 等^[23] 报道, 在表达 SuSy 反义 RNA 的转基因马铃薯块茎中, 蔗糖含量没有变化, 但是淀粉积累受到抑制, 同时该转基因植株还表现出块茎的总干重下降, 可溶性蛋白质减少, 进而导致产量下降。而在马铃薯中过表达 *SUS4* 基因, SuSy 酶活性显著提高, 可引起 ADPG 和 UDPG 的含量增加, 淀粉产量增加了近一倍, 同时马铃薯干重较之野生型也有所增加^[24]。以上结果说明 SuSy 是马铃薯块茎库强的主要决定因素。D'Aoust 等^[25]

表1 *SUS*基因在各物种中的表达部位

物种名称	基因名称	表达部位
拟南芥	<i>SUS1</i>	叶、叶脉、角果
	<i>SUS2</i>	种子
	<i>SUS3</i>	种子发育中期
	<i>SUS4</i>	茎、根、发芽的种子
	<i>SUS5</i>	叶、叶脉、花、根
	<i>SUS6</i>	叶、叶脉、花、根
水稻	<i>SUS1</i>	根、幼叶、节间
	<i>SUS2</i>	无组织特异性
	<i>SUS3</i>	颖果
菜豆	<i>SUS4</i>	颖果
	<i>SUS1</i>	根瘤
梨	<i>SUS2</i>	无组织特异性
	<i>SUS1</i>	幼果
胡萝卜	<i>SUS2</i>	成熟果实
	<i>SUS1</i>	茎、根、花、成熟种子
玉米	<i>SUS2</i>	花
	<i>SH1</i>	幼苗、胚乳
	<i>SUS1</i>	幼苗、胚、根、茎叶
马铃薯	<i>SUS3</i>	胚乳、胚珠、根、幼芽
	<i>SUS3</i>	茎和根的维管组织、叶
番茄	<i>SUS4</i>	块茎贮藏组织
	<i>SUS3</i>	根、成熟果实
甜菜	<i>SUS4</i>	新生茎
	<i>SUS1</i>	根、叶
	<i>SUS2</i>	根、叶、花

研究反义抑制 SuSy 的番茄发现, 蔗糖卸载能力随着 SuSy 活性的降低而显著下降, 另外植株生长率减慢, 座果数减少, 成熟时每株结果数明显下降。表明 SuSy 参与控制幼果蔗糖输入, 影响果实座果及发育。Tang 和 Sturm^[26] 在反义抑制的 SuSy 胡萝卜中也发现, 转基因株系的 SuSy 活性在根尖中下降, 但在叶中没变化, 库器官中蔗糖利用率显著下降, 蔗糖含量增加, 而葡萄糖、果糖、淀粉和纤维素的含量减少, 叶片和根明显变小, 同时整体植株变小。玉米 *sh1* 突变体种子胚乳中, SuSy 酶活性只有野生型的 2%~6%, 导致淀粉含量下降, 种粒出现皱缩表型^[27-28]。在豌豆 (*Pisum sativum* L.) 的种皮及胚中, SuSy 的活性与淀粉合成速率呈线性正相关^[29]。在番茄、小麦和水稻中, SuSy 在幼果中的活性可决定果实最终的大小及产量^[30-32]。上述结果均说明 SuSy 是影响库强的重要酶, 可作为衡量库强的标识。

2.2 参与纤维素合成及细胞壁构建

细胞中 SuSy 有两种存在形式, 一种是与质膜相连的不可溶形式 (P-SuSy); 一种是存在于细胞质中的可溶形式 (S-SuSy)^[33]。还有研究发现玉米中两种 SuSy 可定位于线粒体, 它们的作用不是裂解蔗糖, 而是与线粒体内的信号转导有关^[34]。该酶的主要形式是 P-SuSy, 它可为细胞壁纤维素的合成提供底物 UDPG, 在植物初级和次级细胞壁形成中起着重要作用。两种形式的 SuSy 都可以调节细胞内的碳分配, 其中 P-SuSy 对碳源向各种复合物 (如纤维素) 的分配更为关键, 而 S-SuSy 通常在分配碳源参与细胞呼吸、贮藏物沉积等方面起作用^[11]。Fujii 等^[35] 研究发现, 从赤豆上胚轴分离出的 SuSy 可作为催化成分与纤维素合酶相结合, 共同组成纤维素合成体系, 促进纤维素合成。

在木本植物维管组织中, SuSy 与次级木质部的发育和沉积有关^[36-37], Konishi 等^[38] 在转绿豆 *SUS* 基因的杨树 (*Populus*) 中发现植株的高度增加, 在烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中过表达棉花 (*Gossypium hirsutum*) *SUS* 基因也有类似现象发生^[39]。在杨树中还发现 SuSy 与应拉木部位纤维素的沉积增加有关^[37,40]。Nilsson 等^[41] 发现杨树中 SuSy 在木质部细胞膜上含量丰富, 该基因的表达水平与次级木质部的增厚及木材强度有关。Coleman 等^[42] 在杨树中过表达棉花 *SUS* 基因, 发现所有转基因株系的木质部 SuSy 酶活性显著增加, 并且次级细胞壁的纤维素含量较之野生型有所提高, 造成木质部次级细

胞壁的增厚及木材密度增加, 对于提高林木的经济价值有重要意义。

氮元素是影响棉纤维质量和产量的重要因素之一, 氮过量或缺乏都可造成纤维强度的下降, 影响棉纤维发育^[43]。近年来的研究表明, 环境中氮元素含量可影响 SuSy 的活性^[44], 而 SuSy 的活性与纤维素的合成及沉积速率有关^[45], 持续且稳定的纤维素沉积会引起纤维强度增加^[46]。Wang 等^[47] 研究棉花发现, 土壤中氮元素含量的差异可造成 *SUS* 基因表达及该酶活性的变化。在纤维素大量合成时期, 当氮含量为 240 kgN/hm 时, 与氮含量过低或过高相比较, *SUS* 基因表达更持久; 相应的 SuSy 酶活性也显著升高, 使 UDPG 供应更高、更稳定, 最终造成纤维强度的增加。Brill 等^[48] 在棉花中新发现一种 *SUS* 基因, 称为 *SUSC*, 该基因在纤维次级细胞壁合成时期大量表达, 且定位于细胞壁附近。抑制棉花胚珠中 *SUS* 的表达, 可导致纤维细胞分化数目减少, 伸长速率下降以及次生壁加厚受阻, 并产生无纤维表型。推测原因: 纤维的发生和伸长依赖于细胞膨压, 而已糖是维持细胞膨压的主要溶解物, 抑制 *SUS* 基因的表达造成细胞中己糖含量的降低, 从而造成细胞膨压的改变, 影响了纤维的发育; 同时, 由于纤维素合成底物 UDPG 供应减少, 因此阻碍了纤维细胞壁的形成^[49]。在马铃薯的叶片保卫细胞中, 也发现 SuSy 与细胞渗透压的维持与调节有关^[50]。棉花无纤维突变体种子的胚珠中, 在 mRNA 及蛋白质水平都检测不到 *SUS* 的表达; 而普通突变体中, *SUS* 在胚珠纤维细胞中大量而持续地表达, 均说明 SuSy 对纤维细胞的发生起着关键作用^[51]。

此外, 高等植物花粉管顶端的快速生长需要足够的能量及糖类供应。胶质、纤维素和胼胝质作为花粉管细胞壁的组成物质, 连续不断地被合成, 这些组成物质的不均匀性可造成花粉管发育方向的改变^[52]。Persia 等^[53] 研究发现 SuSy 参与烟草花粉管细胞壁的构建, 影响花粉管的形态发生。

2.3 参与逆境胁迫响应

逆境是对植物生长不利的各种环境因素的总称, 也称为环境胁迫, 如高温、低温、缺氧、干旱、盐渍等, 逆境往往对植物的生长发育造成显著的不利影响, 甚至导致植物死亡^[54]。在逆境适应过程中, 植物体内在生理生化水平与分子细胞水平发生了复杂的变化^[55]。*SUS* 的表达可被低氧、低温以及碳源限制等条件诱导, 表明 SuSy 在植物胁迫条件下也起着重要作用。

在组织内部氧分压降低时, 植物会采取抵御行为, 如减少生物合成, 降低 ATP 的消耗; 而转化代谢途径, 优先选择 ATP 消耗少的反应, 节约 ATP 的使用是植物适应低氧环境的重要对策之一, 通过此对策可以减少组织内部氧的耗费, 避免其陷入缺氧的困境^[56]。转化酶 (invertase, EC3.2.1.26, INV) 催化蔗糖裂解反应, 需要两分子 ATP, 而 SuSy 仅需要一分子。因此, 植物表现出在低氧环境中, SuSy 的活性增加而 INV 的活性被抑制, 以节省能量。如在马铃薯块茎和菜豆中, INV 先表达, 随着组织的增大, SUS 后表达^[57-58]。Bologna 等^[59]对马铃薯块茎进行低氧胁迫时, S-SuSy 活性增加而 P-SuSy 活性降低, P-SuSy 可参与细胞壁纤维素的合成, 降低此种亚型的酶活性, 可以减少生物合成所造成的 ATP 消耗, 从而使植物适应低氧环境。在小麦及水稻中, SUS 也可被低氧环境诱导表达^[15,60]。在玉米 SUS 双基因 (*sus1/sh1*) 突变体中, 经过 24 h 缺氧处理, 由于失去 SuSy 活性, 蔗糖利用受到阻碍, 其根尖致死, 恢复供氧时不能恢复正常分裂; 而在野生型根尖中, 恢复供氧后根尖可继续生长, 表明 SuSy 在玉米根尖的缺氧耐受中起着促进作用^[61]。Biemelt 等^[62]对 SUS 突变体马铃薯的研究也发现, 经过低氧胁迫又恢复供氧后, 较之野生型, 突变体植株恢复生长的能力减弱, 也说明 SuSy 在低氧胁迫中起着关键作用。在番茄的根中, 经过低氧胁迫, INV/SuSy 活性比率降低, 但植株总蔗糖裂解能力没有变化, 表明在低氧胁迫时, 番茄也是采取 SuSy 途径来提高能量利用率, 节省 ATP。因此, 低氧造成的能量供应不足可在一定程度上被 SuSy 途径补偿^[63]。

除氧胁迫外, SUS 还可被低温诱导表达。在洋白菜 (*Brassica oleracea* L.) 幼苗中, 淀粉、己糖和蔗糖含量, 以及 SuSy 活性在低温环境下都有所增加^[64], 说明 SuSy 在寒冷耐受及糖分积累中也起重要作用。低温处理也可引起小麦中 SuSy 活性增加, 尤其是在根中 SUS1 的表达量上升^[65]。大麦 (*Hordeum vulgare*) 中的 SUS 基因, 在经历各种非生物胁迫时反应各不相同, SUS1 和 SUS3 可被低温环境诱导表达, SUS1 对缺氧胁迫也有响应, SUS3 可被干旱胁迫诱导表达, 而 SUS2 对各种胁迫条件都没有响应^[66]。

2.4 影响种子发育

高等植物的种子发育过程需要胚和胚乳的协调合作, SuSy 的产物可以维持胚中细胞分裂及延伸所需的碳源水平。同时, 通过调节胚乳的形成来

控制植物细胞及种子的早期发育。在转基因棉花中, 抑制胚珠表皮的 SuSy 活性可阻止纤维的发育, 但不影响胚的发育及种子大小。另外, 抑制胚和胚乳中 SuSy 活性可导致两者发育受阻, 并且阻碍了毗邻的种皮转运细胞的形成, 造成整个种子的发育停滞^[47]。利用 RNAi 技术抑制棉花种子胚乳中 SUS 的表达, 可导致胚乳变形, 其细胞壁多糖纤维素和胼胝质的含量下降, 造成种子早期发育受阻^[67]。菜豆的 SUS 基因的表达受抑制可推迟胚发育, 胚和胚柄出现异常形态, 最终导致种子不能正常发育^[68]。

此外, SuSy 可以通过调节碳源的分配来控制种子发育的节奏。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) SUS 基因突变体种子中, SuSy 活性显著下降。尽管成熟的种子大小、成分组成及萌发率没有改变, 但种子发育的动态过程中, 次级代谢物、可溶性糖、淀粉含量及种子干重与野生型相比都有所改变, 只是这种差异可随着种子的发育逐渐减小直至一致^[69]。

2.5 参与固氮

豆科植物的根瘤主要依赖蔗糖代谢提供的能量和碳骨架来进行固氮、氨的同化及固氮产物的输出, 而调控 SuSy 的表达可以影响固氮作用^[70]。豌豆 *rug4* 突变体中 SuSy 活性仅为野型的 10%, 虽然根瘤可正常形成, 但在低氮含量土壤中种植时, 突变体显现出氮缺乏症状, 同时造成种子内淀粉含量降低并产生皱缩表型^[71]。

另外, 固氮作用相关蛋白的活性也依赖于 SuSy 的活性。豌豆 *rug4* 突变体中豆血红蛋白含量只有野生型的 20%, 突变体根瘤中固氮酶的含量没有变化但活性下降^[70]。以上研究表明, SuSy 活性降低, 会直接或间接引发一系列效应影响植物的固氮作用。

2.6 影响植物表型

在棉花、玉米、马铃薯、番茄等农作物中, SuSy 活性的抑制可以导致种子无纤维、谷粒皱缩、块茎干重降低、植株矮小等无益表型; 但是在拟南芥各种 SUS 突变体中, 植株表型都没有发生明显变化。对此有研究认为, 农作物的种子或果实体积较大且内部组织密集, 这就造成内部氧分压的下降, 导致 ATP 供给不足, 植株为保存能量会选择能耗少的 SuSy 蔗糖裂解途径, 此时若是 SuSy 活性下降, 会带来明显的不利效应。而拟南芥植株及角果体积较小, 可能对氧缺乏不敏感, 因而导致表型变化不明显^[72]。*Atsus1/Atsus4* 双突变拟南芥在通风良好的条件下可正常生长, 而在氧胁迫条件下生长被抑制,

这也支持了上述观点^[73]。

3 展望

SuSy 参与了植物体中许多代谢过程, 包括能量代谢、碳源的分配等, 这对于植物的代谢、细胞结构形成, 以及贮藏功能都有着极其重大的意义。因此, 许多工作致力于研究其生化特性、细胞定位、基因表达及调控等; 但是关于该酶的一些问题尚未完全解决, 如 SuSy 对非生物胁迫的响应机制, SuSy 与 INV 之间的关系等。因此, 深入研究 SuSy 对揭示植物生长发育的分子机制有重要意义, 而利用 *SUS* 基因改良作物品质也是今后需要关注的方面。

[参 考 文 献]

- [1] Koch KE, Nolte KD, Duke ER, et al. Sugar levels modulate differential expression of maize sucrose synthase genes. *Plant Cell*, 1992, 4: 59-69
- [2] Chourey PS, Nelson OE. Interallelic complementation at the *sh* locus of maize at the enzyme level. *Genetics*, 1979, 91: 317-25
- [3] Geigenberger P, Stitt M. Sucrose synthase catalyses a readily reversible reaction *in vivo* in developing potato tubers and other plant tissue. *Planta*, 1993, 189(3): 329-39
- [4] Heim U, Weber H, Baumlein H, et al. A sucrose synthase gene of *Vicia faba* L.: expression pattern in developing seeds in relation to starch synthesis and metabolic regulation. *Planta*, 1993, 191(3): 394-401
- [5] Doehlert DC. Substrate inhibition of maize endosperm sucrose synthase by fructose and its interaction with glucose inhibition. *Plant Sci*, 1987, 52: 153-7
- [6] Huber SC, Huber JL, Liao PC, et al. Phosphorylation of serine-15 of maize leaf sucrose synthase. Occurrence *in vivo* and possible regulatory significance. *Plant Physiol*, 1996, 112: 793-802
- [7] Hardin SC, Winter H, Huber SC. Phosphorylation of the amino terminus of maize sucrose synthase in relation to membrane association and enzyme activity. *Plant Physiol*, 2004, 134: 1427-38
- [8] Sung SJ, Xu DP, Black CC. Identification of actively filling sucrose sinks. *Plant Physiol*, 1989, 89: 1117-21
- [9] Cardini CE, Leloir LF, Chiriboga J. The biosynthesis of sucrose. *J Biol Chem*, 1955, 214: 149-55
- [10] Goren S, Huber SC, Granot D. Comparison of a novel tomato sucrose synthase, SISUS4, with previously described SISUS isoforms reveals distinct sequence features and differential expression patterns in association with stem maturation. *Planta*, 2011, 233(5): 1011-23
- [11] Abid G, Silue S, Muhovski Y, et al. Role of *myo*-inositol phosphate synthase and sucrose synthase genes in plant seed development. *Gene*, 2009, 439: 1-10
- [12] Carlson S, Chourey PS, Helentjaris T, et al. Gene expression studies on developing kernels of maize sucrose synthase (SuSy) mutants show evidence for a third SuSy gene. *Plant Mol Biol*, 2002, 49(1): 15-29
- [13] Chourey PS, Latham M, Still P. Expression of two sucrose synthetase genes in endosperm and seedling cells of maize: evidence of tissue specific polymerization of protomers. *Mol Gen Genet*, 1986, 203: 251-5
- [14] Nguyen-Quoc B, Krivitzky M, Huber SC, et al. Sucrose synthase in developing maize leaves: regulation of activity by protein level during the import to export transition. *Plant Physiol*, 1990, 94: 516-23
- [15] Hirose T, Scofield GN, Terao T. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice. *Plant Sic*, 2008, 174: 534-43
- [16] Fu H, Park WD. Sink- and vascular-associated sucrose synthase functions are encoded by different gene classes in potato. *Plant Cell*, 1995, 7:1369-85
- [17] Sturm A, Lienhard S, Schatt S, et al. Tissue-specific expression of two genes for sucrose synthase in carrot (*Daucus carota* L.). *Plant Mol Biol*, 1999, 39: 349-60
- [18] Haagensohn DM, Klotz KL, McGrath JM. Sugarbeet sucrose synthase genes differ in organ-specific and developmental expression. *J Plant Physiol*, 2006, 163: 102-6
- [19] Schafer WE, Rohwer JM, Bothaf F. Protein-level expression and localization of sucrose synthase in the *Sugarcane culum*. *Physiol Plantarum*, 2004, 121(2): 187-95
- [20] Silvente S, Camas A, Lara M. Heterogeneity of sucrose synthase in bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for a nodule-enhanced sucrose synthase gene. *J Exp Bot*, 2003, 54:749-55
- [21] Ho LC. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1988, 39: 355-78
- [22] McCollum TG, Huber DJ, Cantliffe DJ. Soluble sugar accumulation and activity of related enzymes during muskmelon fruit development. *J Am Soc Hort Sci*, 1988, 113: 399-403
- [23] 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.). *Plant J*, 1995, 7: 97-107
- [24] Baroja-Fernández E, Muñoz FJ, Montero M, et al. Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADPglucose and UDPglucose and total yield. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(9): 1651-62
- [25] D'Aoust MA, Yelle S, Quoc BN. Antisense inhibition of tomato fruit sucrose synthase decreases fruit setting and the sucrose unloading capacity of young fruit. *Plant Cell*, 1999, 11: 2407-18
- [26] Tang GQ, Sturm A. Antisense repression of sucrose synthase in carrot (*Daucus carota* L.) affects growth rather than sucrose partitioning. *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 465-79
- [27] Chourey PS, Nelson OE. The enzymatic deficiency conditioned by the *shrunk-1* mutation in maize.

- Biochem Genet, 1976, 14: 1041-55
- [28] Chourey PS. Genetic control of sucrose synthetase in maize endosperm. Mol Gen Genet, 1981, 184: 372-6
- [29] Déjardin A, Rochat C, Wuilleme S, et al. Contribution of sucrose synthase, ADP-glucose pyrophosphorylase and starch synthase to starch synthesis in developing pea seeds. Plant Cell Environ, 1997, 20: 1421-30
- [30] Sun J, Loboda T, Sung SJS, et al. Sucrose synthase in wild tomato *Lycopersicon chmielewskii*, and tomato fruit sink strength. Plant Physiol, 1992, 98: 1163-9
- [31] Dale EMD, Housley TL. Sucrose synthase activity in developing wheat endosperms differing in maximum weight. Plant Physiol, 1986, 82: 7-10
- [32] Kato T. Changes of sucrose synthase activity in developing endosperm of rice cultivars. Crop Sci, 1995, 35: 827-31
- [33] Amor Y, Haigler CH, Johnson S, et al. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants. Proc Natl Acad Sci USA, 1995, 92: 9353-7
- [34] Subbaiah CC, Palaniappan A, Duncan K, et al. Mitochondrial localization and putative signaling function of sucrose synthase in maize. J Biol Chem, 2006, 281(23): 15625-35
- [35] Fujii S, Hayashi T, Mizuno K. Sucrose synthase is an integral component of the cellulose synthesis machinery. Plant Cell Physiol, 2010, 51(2): 294-301
- [36] Hauch S, Magel E. Extractable activities and protein content of sucrose-phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production and heartwood formation. Planta, 1998, 207: 266-74
- [37] Hertzberg M, Aspeborg H, Schrader J, et al. A transcriptional roadmap to wood formation. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 14732-37
- [38] Konishi T, Ohmiya Y, Hayashi T. Evidence that sucrose loaded into the phloem of a poplar leaf is used directly by sucrose synthase associated with various β -glucan synthase in the stem. Plant Physiol, 2004, 134(3): 1146-52
- [39] Coleman HD, Ellis DD, Gilbert M, et al. Up-regulation of sucrose synthase and UDP-glucose pyrophosphorylase impacts plant growth and metabolism. Plant Biotechnol J, 2006, 4: 87-101
- [40] Andersson-Gunneras S, Mellerowicz EJ, Love J, et al. Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: Global analysis of transcript and metabolites identifies biochemical and developmental regulation in secondary wall biosynthesis. Plant J, 2006, 45(2): 144-65
- [41] Nilsson R, Bernfur K, Gustavsson N, et al. Proteomics of plasma membranes from poplar trees reveals tissue distribution of transporters, receptors and proteins in cell wall formation. Mol Cell Proteomics, 2010, 9: 368-87
- [42] Coleman HD, Yan J, Mansfield SD. Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106(31): 13118-23
- [43] Read JJ, Reddy KR, Jenkins JN. Yield and fiber quality of upland cotton as influenced by nitrogen and potassium nutrition. Eur J Agron, 2006, 24: 282-90
- [44] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Activities of enzymes involved in sucrose-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling. Field Crop Res, 2003, 81: 69-81
- [45] Salnikov VV, Grimson MJ, Seagull RW, et al. Localization of sucrose synthase and callose in freeze-substituted secondary secondary-wall- stage cotton fiber. Protoplasma, 2003, 221: 175-84
- [46] Haigler CH, Ivanova-Datcheva M, Hogan PS, et al. Carbon partitioning to cellulose synthesis. Plant Mol Biol, 2001, 47: 29-51
- [47] Wang YH, Feng Y, Xu NY, et al. Response of the enzymes to nitrogen applications in cotton fiber (*Gossypium hirsutum* L.) and their relationships with fiber strength. Sci Chn Ser C: Life Sci, 2009, 52(11): 1065-72
- [48] Brill E, Thournout MV, White RG, et al. A novel isoform of sucrose synthase is targeted to the cell wall during secondary cell wall synthesis in cotton fibre. Plant Physiol, 2011, 157: 40-54
- [49] Ruan YL, Llewellyn DJ, Furbank RT. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development. Plant Cell, 2003, 15: 952-64
- [50] Kopka J, Provart NJ, Müller-Röber B. Potato guard cells respond to drying soil by a complex change in the expression of genes related to carbon metabolism and turgor regulation. Plant J, 1997, 11(4): 871-82
- [51] Ruan YL, Chourey PS. A fiberless seed mutation in cotton is associated with lack of fiber cell initiation in ovule epidermis and alterations in sucrose synthase expression and carbon partitioning in developing seeds. Plant Physiol, 1998, 118: 399-406
- [52] Pacini E, Guarnieri, Nepi M. Pollen carbohydrates and water content during development, presentation, and dispersal: a short review. Protoplasma, 2006, 228: 73-7
- [53] Persia D, Cai G, Casino CD, et al. Sucrose synthase is associated with the cell wall of tobacco pollen tubes. Plant Physiol, 2008, 147: 1603-18
- [54] 薛建芳, 沈雪林. 逆境胁迫对蔬菜生产的影响及解决办法. 上海蔬菜, 2010, 5: 59-61
- [55] 范海延, 崔娜, 邵美妮, 等. 植物应答逆境胁迫的蛋白组学研究进展. 生物技术通报, 2009, 10: 15-9
- [56] Geigenberger P, Stitt M. Diurnal changes in sucrose, nucleotides, starch synthesis and *AGPS* transcript in growing potato tubers that are suppressed by decreased expression of sucrose phosphate synthase. Plant J, 2000, 23(6): 795-806
- [57] Appeldoorn NJG, de Bruijn SM, Koot-Gronsveld EAM, et al. Developmental changes of enzymes involved in conversion of sucrose to hexose phosphate during early tuberisation of potato. Planta, 1997, 202: 220-6
- [58] Weber H, Borisjuk L, Wobus U. Sugar import and metabolism during seed development. Trends Plant Sci, 1997, 2: 169-74
- [59] Bologa KL, Fernie AR, Leisse A, et al. A bypass of sucrose synthase leads to low internal oxygen and

- impaired metabolic performance in growing potato tubers. *Plant Physiol*, 2003, 132: 2058-72
- [60] Albrecht G, Mustroph A. Localization of sucrose synthase in wheat roots: increased *in situ* activity of sucrose synthase correlates with cell wall thickening by cellulose deposition under hypoxia. *Planta*, 2003, 217: 252-60
- [61] Ricard B, Van Toai T, Chourey P, et al. Evidence for the critical role of sucrose synthase for anoxic tolerance of maize roots using a double mutant. *Plant Physiol*, 1998, 116: 1323-31
- [62] Biemelt S, Hajirezaei MR, Melzer M, et al. Sucrose synthase activity does not restrict glycolysis in roots of transgenic potato plants under hypoxic conditions. *Planta*, 1999, 210: 41-9
- [63] Shi K, Fu LJ, Dong DK, et al. Decreased energy synthesis is partially compensated by a switch to sucrose synthase pathway of sucrose degradation in restricted root of tomato plants. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46: 1040-4
- [64] Sasaki H, Ichimura K, Imada S, et al. Sucrose synthase and sucrose phosphate synthase, but not acid invertase, are regulated by cold acclimation and deacclimation in cabbage seedling. *J Plant Physiol*, 2001, 158: 847-52
- [65] Marana C, Garcia-Olmedo F, Carbonero P. Differential expression of two types of sucrose synthase-encoding genes in wheat in response to anaerobiosis, cold shock and light. *Gene*, 1990, 88: 167-72
- [66] Barrero-Sicilia C, Hernando-Amado S, González-Melendi P, et al. Structure, expression profile and subcellular localisation of four different sucrose synthase genes from barley. *Planta*, 2011, 234(2): 391-403
- [67] Ruan YL, Llewellyn DJ, Liu Q, et al. Expression of sucrose synthase in the developing endosperm is essential for early seed development in cotton. *Funct Plant Biol*, 2008, 35: 382-93
- [68] Abid G, Muhovski Y, Jacquemin JM, et al. Characterization and expression profile analysis of a sucrose synthase gene from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during seed development. *Mol Biol Rep*, 2012, 139(2): 1133-43
- [69] Angeles-Núñez JG, Tiessen A. *Arabidopsis* sucrose synthase 2 and 3 modulate metabolic homeostasis and direct carbon towards starch synthesis in developing seeds. *Planta*, 2010, 232: 701-18
- [70] Gordon AJ, Minchin FR, James CL, et al. Sucrose synthase in legume nodules is essential for nitrogen fixation. *Plant Physiol*, 1999, 120: 867-77
- [71] Craig J, Barratt P, Tatge H, et al. Mutations at the *rug4* locus alter the carbon and nitrogen metabolism of pea plants through an effect on sucrose synthase. *Plant J*, 1999, 17(4): 353-62
- [72] Barratt DHP, Derbyshire P, Findlay K, et al. Normal growth of *Arabidopsis* requires cytosolic invertase but not sucrose synthase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 13124-9
- [73] Bieniawska Z, Barratt DHP, Garlick AP, et al. Analysis of the sucrose synthase gene family in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2007, 49: 810-28

• 简讯 •

梅特勒-托利多首次协办2011年“药品质量源于设计(QbD)”专题研讨会

作为第13届中国科学技术协会年会第一分会的“绿色化学科学与工程国际高端研讨会”于2011年9月21日至23日在天津隆重召开。天津市副市长张俊芳，中国化工学会理事长、中国工程院院士曹湘洪出席会议并在开幕式上致辞。

本次会议由中国科学技术协会、天津市政府、中国工程院和国家外国专家局联合主办。会议特别邀请了三位诺贝尔化学奖获得者：美国加州大学圣巴巴拉分校的 Alan J. Heeger 教授、美国斯科利普研究所的 K. Barry Sharpless 教授和德国马普学会生物物理学研究所的 Harmut Michel 教授。数十位来自美国、德国、日本、加拿大、中国等国家科学院、工程院的院士以及相关领域著名专家学者参加了会议。

与会专家学者围绕绿色化学科学与工程国际发展动态与展望——前沿理论、技术与产业化应用等专题进行研讨和交流。本次会议还举办了优秀论文征集和评选活动，共有79篇论文参与评选，经中国工程院院士等专家精心遴选，其中30篇获得了中国工程院“梅特勒-托利多杯”优秀论文奖。梅特勒-托利多中华区总裁林桂兴先生出席会议，并为优秀论文获奖者颁奖。