

蔗糖转化酶在高等植物生长发育及胁迫响应中的功能研究进展

赵杰堂

(华南农业大学园艺学院, 广州 510642)

摘要: 随着分子生物学和测序技术的发展, 植物蔗糖转化酶基因的克隆、表达调控及其功能方面的研究取得了长足的进展。综述了近年来蔗糖转化酶在植物生长发育、以及转化酶介导的植物对生物与非生物胁迫等过程中的重要作用, 并对该领域今后的研究前景进行了展望。

关键词: 转化酶; 蔗糖; 生长发育; 胁迫响应

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.03.015

Advances in Research on Invertase in Plant Development and Response to Abiotic and Biotic Stresses

ZHAO Jie-tang

(College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: In recent years, some exciting advances on invertase in plant have been made with the development of molecular biology and sequencing technology. Here, the recent progress on the roles of INV in plant development and INV-mediated responses to abiotic and biotic stresses was reviewed. Finally, the future directions for unraveling the mechanisms underlying INV-mediated signal transduction were proposed.

Key words: Invertase; Sucrose; Development; Stress response

蔗糖是大多数高等植物光合产物同化碳长距离运输的主要形式, 蔗糖在具有光合作用的“源”(Source)组织(主要是叶)中合成, 然后通过韧皮部运输到“库”(Sink)组织(如花、果实、种子和根等), 以满足这些组织的需求^[1]。蔗糖通过韧皮部卸载到库组织后, 只有被转化为己糖才能作为碳源和能量为植物利用, 这一过程主要受蔗糖合成酶(Sucrose synthase, Sus, EC 2.4.1.13)和转化酶(Invertase, INV, EC 3.2.1.26)的催化。在尿苷二磷酸(UDP)存在下, Sus可逆地催化蔗糖裂解为尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖, 而 INV 不可逆地催化蔗糖裂解为葡萄糖和

果糖^[2]。目前的研究表明, Sus 可以作为库强(Sink strength)的生化标记, 而 INV 在植物糖代谢与调控、生长发育、生物与非生物胁迫响应等多个过程中均起重要作用^[2-7]。

INV 广泛存在于微生物、动物和植物中, 根据最适 pH 值、溶解性和亚细胞定位, INV 可分为 3 种类型: 细胞壁转化酶(Cell wall invertase, CWIN)、液泡转化酶(Vacuolar invertase, VIN)和细胞质转化酶(Cytoplasmic invertase, CIN)(图 1)。CWIN 和 VIN 属于酸性转化酶, 具有相似的酶学特性, 最适 pH 为 4.5~5.5, 可以水解蔗糖和其它 β -果糖类寡糖, 因

收稿日期: 2015-12-15 接受日期: 2016-01-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31501734); 教育部第 48 批留学回国人员科研启动基金项目资助

This work was supported by the National Nature Science Foundation of China (Grant No. 31501734), and the Scientific Research Foundation for the Returned Overseas Chinese Scholars, State Education Ministry.

作者简介: 赵杰堂(1982~), 男, 博士, 主要从事园艺植物生物技术研究。E-mail: zhaojietang@gmail.com

此又被称为 β -呋喃果糖苷酶(β -Fructofuranosidase); CIN 属于中性或碱性转化酶,其最适 pH 为 7.0~7.8, 位于细胞质中^[8]。近年来,随着植物转化酶研究的不断深入,表明 INV 是由一个多基因家族编码的蛋白质,上述 3 种类型的转化酶分别由不同的小基因家族编码,同一植物中不同类型的转化酶的氨基酸序列差异很大,而不同植物同种类型的转化酶的氨基酸序列具有高度的保守性^[7]。不同转化酶基因的表达具有组织器官和发育时期的特异性,同时还受糖、激素、生物和非生物胁迫的调节^[9-10]。此外,酸性转化酶活性还受内源蛋白抑制因子(Proteinaceous inhibitors, INHs)在翻译后的调节,INHs 和果胶甲酯酶抑制子(Pectin methylsterase inhibitors, PMEIs)都属于果胶甲酯酶抑制子相关蛋白(Pectin methylsterase inhibitor related protein, PMEIRP)家族(Pfam 04043)^[11]。本文主要介绍近年来 INV 在植物生长发育过程中的重要作用,以及 INV 介导的植物对生物与非生物胁迫的应答反应,并对该领域今后的研究前景进行了展望。

1 INV 在植物生长发育中的重要作用

1.1 CWIN 在蔗糖卸载和生长发育中起着重要作用

CWIN 是不溶性蛋白,以离子键形式结合于细胞

壁上,能够不可逆地催化质外体途径中的蔗糖裂解,以保证韧皮部到质外体的蔗糖浓度梯度(图 1)。韧皮部卸载的蔗糖(Suc)通过质外体途径或胞间连丝(PD)进入库细胞。以质外体途径进入的蔗糖被细胞壁转化酶(CWIN)水解成葡萄糖(Glc)和果糖(Fru),然后通过己糖转运蛋白进入细胞质;以胞间连丝进入的蔗糖被细胞质转化酶(CIN)或蔗糖合成酶(Sus)水解;进入液泡的蔗糖则被液泡转化酶(VIN)水解。CWIN 和 VIN 活性受内源蛋白抑制因子(INHs)在翻译后的调节。因此,CWIN 基因通常在蔗糖韧皮部卸载部位或有共质体隔离特性的组织中高水平表达,如在蚕豆(*Vicia faba*)种皮和玉米(*Zea mays*)胚乳基部传递细胞都有较强的 CWIN 活性^[12-13]。在库组织中 CWIN 将蔗糖水解为己糖,胞外己糖的进入不仅仅是糖分运输,更重要的是作为信号分子调控细胞的分裂和分化^[7]。

分子遗传学研究表明,CWIN 通过控制胚和胚乳中糖分组成(蔗糖/己糖的比例)影响其生长(细胞分裂),CWIN 决定了种子(籽粒)碳水化合物组成和发育的命运^[5]。Weber 等^[13]的研究表明,相对于小种子基因型,蚕豆 *VjCWIN1* 基因在大种子基因型种皮薄壁细胞中的表达水平高、持续时间长。Yang 等^[14]报道荔枝(*Lichi chinensis*)大核或焦核与种柄中 CWIN 活性密切相关,而种柄正是蔗糖卸载通过质外体途径进入种子的关键部位。玉米 *ZmCWIN2* 基

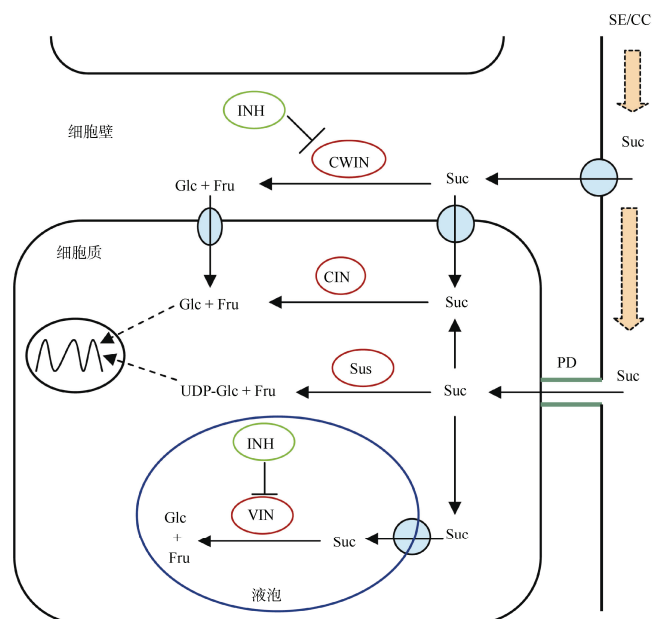


图 1 转化酶介导的库组织中蔗糖降解和转运示意图(根据 Ruan 等^[5]修改)。SE/CC: 筛管/伴胞复合体。

Fig. 1 Schematic diagram of invertase-mediated sucrose degradation and transportation in sinks (Modified from Ruan et al^[5]). SE/CC: Sieve element/companion cell complex.

基因的天然突变体 *Incw2*, 其籽粒干瘪, 大小只有正常的 1/5^[12]。通过基因工程增强或抑制 *CWIN* 的表达, 可以分别增加或降低水稻(*Oryza sativa*)种子的大小^[15]。番茄(*Lycopersicon esculentum*)中 *Lin5* 基因编码 *CWIN*, *Lin5* 沉默抑制了种子和果实的发育^[16]。*ZmCWIN2* 在玉米胚乳中特异表达, *Incw2* 突变体胚乳中有丝分裂活性降低、细胞变小, 表明 *CWIN* 介导的己糖信号对于调控胚乳细胞的有丝分裂活性和分化具有重要作用^[12]。最近, Wang 等^[17]通过对棉花(*Gossypium hirsutum*) *GhCWIN1* 基因在种子发育早期的时空表达模式进行研究, 认为 *GhCWIN1* 在胚乳细胞的早期发育阶段(游离核时期)起重要作用。

除在蔗糖韧皮部卸载部位和库器官中特异性表达之外, 有些 *CWIN* 基因也在营养器官中高水平表达, 例如番茄 *CWIN* 基因 *Lin5* 和 *Lin7* 在库器官中表达, 而 *Lin6* 和 *Lin8* 主要在营养器官中表达^[7]。通过基因沉默技术抑制胡萝卜(*Daucus carota*)和番茄中 *CWIN* 基因, 胡萝卜转基因植株的叶片数比野生型多, 而番茄转基因植株具有更多的花瓣和萼片^[18-19]。此外, 玉米 *ZmCWIN2* 基因的启动子在玉米幼苗的茎尖分生组织和根尖分生组织具有较强的活性, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的茎尖分生组织中特异性过表达 *CWIN* 基因, 可以使转基因植株提早开花, 花序分枝增多, 产生更多的角果^[20]。

1.2 VIN 参与细胞的渗透调节和贮藏器官中糖分积累

己糖不仅为细胞生长提供所需要的能源和碳源, 而且是细胞伸长的驱动力, 在液泡中, 由于 1 分子蔗糖水解产生 2 分子己糖, *VIN* 被认为可能通过渗透压调节来控制细胞的扩张(Expansion)。因此, 在植物快速扩张的组织中通常有较高的 *VIN* 基因表达水平或 *VIN* 活性, 如生长中的马铃薯(*Solanum tuberosum*)块茎、胡萝卜肉质根和玉米子房等^[5]。Wang 等^[21]报道 *VIN* 活性与棉花纤维细胞的伸长过程密切相关, *VIN* 活性越高, 细胞伸长速度越快。但是 *VIN* 介导的细胞扩张依赖于细胞中积累高浓度的可溶性糖。在拟南芥根中, 可溶性糖仅贡献不到 2%的渗透压, *VIN* 活性变化引起的渗透效应可以忽略不计, 因此拟南芥 *AtVIN2* 可能通过非渗透压依赖模式来调节细胞扩张^[21], 但也不排除 *AtVIN2* 基因仅在拟南芥根中特定的细胞中表达, 而这些细胞含有较高的糖浓度, 在这些细胞中 *AtVIN2* 通过渗透压调节来控制细胞的扩张。

越来越多的研究表明, *VIN* 与植物的果实、块茎、肉质根等贮藏器官中己糖的积累密切相关。Yang 等^[14]发现不同荔枝品种果实中蔗糖/己糖与 *VIN* 活性密切相关, 在低蔗糖含量的荔枝品种中, *VIN* 活性高于高蔗糖含量的品种。野生番茄果实的 *VIN* 活性极低, 其己糖含量极低, 蔗糖含量较高; 而在栽培番茄的果实发育过程中, 随着果实成熟, *VIN* 活性逐渐上升, 己糖含量也随之上升^[22]。采用反义 RNA 技术抑制番茄 *VIN* 基因的表达, 可改变番茄果实中的可溶性糖的比例, 将己糖含量较高的番茄转变成蔗糖含量较高的番茄, 并且导致果实变小^[22]。低温可以诱导马铃薯 *StvacINV1* 基因的强烈表达, *VIN* 水解蔗糖为葡萄糖和果糖(低温糖化, Cold sweetening); 通过转基因技术抑制马铃薯块茎中的 *VIN* 活性, 可改变低温贮藏的块茎中可溶性糖分的组成, 使己糖含量降低, 改善加工品质^[23]。这证实 *VIN* 在决定贮藏器官糖分组成中起关键作用。

1.3 CIN 在植物根和生殖发育中的作用

由于 *CIN* 极不稳定且活性低, 与酸性转化酶相比, 关于 *CIN* 功能方面的研究比较少。最近研究表明, *CIN* 在植物根和生殖发育过程中起作用。拟南芥基因组中含有 9 个 *CIN* 基因, 其中两个基因的双突变体(*cin1/cin2*)的 *CIN* 活性降低 40%, 导致根系生长受到抑制^[24]。同样的, 通过基因突变降低百脉根(*Lotus japonicas*)和水稻中 *CIN* 活性, 也导致根系生长受到抑制, 且花粉发育和开花异常^[25-26]。总的来说, *CIN* 可能在植物发育过程中起作用, 但它是通过控制碳水化合物代谢还是通过糖信号发挥作用还需要进一步研究。

2 INV 在植物生殖器官应对非生物胁迫中的作用

植物不同组织或不同发育时期对非生物胁迫呈现不同的反应, 与营养生长相比, 生殖发育对非生物胁迫更为敏感, 尤其是在双受精之后的坐果期^[7]。非生物胁迫往往导致花或幼果的脱落(Abortion), 造成不可逆的产量损失。最近的研究表明, 植物生殖发育对非生物胁迫的高敏感性可能与蔗糖代谢的中断有关, 己糖的减少触发下游应答响应。

玉米在授粉前后受干旱胁迫, 光合作用受到抑

制, 蔗糖转运到花器官中的量减少, 花器官主要依靠自身的贮藏物质(主要是淀粉)存活, 当这些贮藏物质消耗殆尽, 最终导致子房脱落; 当给干旱胁迫的玉米茎中补充蔗糖(Sucrose feeding)可以降低子房脱落, 使坐果率恢复到 70%^[27]。McLaughlin 等^[28]报道玉米受干旱胁迫时子房中蔗糖代谢相关酶基因的表达水平下降, 包括 *CWIN*、*VIN* 和 *Sus*; 蔗糖补充试验可以恢复部分基因的表达水平, 如 *ZmCWIN2* (*ZmIncw2*)和 *ZmVIN2* (*ZmIvr2*), 但蔗糖补充试验对 *ZmCWIN1*、*ZmVIN1* 和 *ZmSus2* 等基因的表达没有影响, 虽然这些基因也受干旱胁迫下调表达^[28]。进一步研究表明, 相对于蔗糖, 己糖(葡萄糖)对子房的发育更为重要, 葡萄糖可能作为信号分子调控细胞分裂、维持活性氧平衡、抑制细胞凋亡相关基因(如 *RIP* 和 *PLD*)的表达, 促进果实发育^[5]。玉米受干旱胁迫后补充蔗糖可以恢复子房内蔗糖的水平, 但不能完全恢复葡萄糖的水平, 因此干旱胁迫时蔗糖不能充分水解成葡萄糖是决定子房发育的限制因子, 而在这一过程中 *CWINs* 和 *VINs* 起重要作用^[7]。

除了干旱胁迫, 高等植物在生殖发育期对温度(高温或低温)也非常敏感。高温导致番茄花粉活力降低、花粉管伸长缓慢、落果或果实发育不良。进一步分析表明高温可以诱导 *INH* 基因的表达, 进而降低 *CWIN* 活性, *CWIN* 活性的降低导致花粉粒中淀粉含量和花药壁中可溶性糖含量降低, 这可能是造成高温下花粉不育的主要因素^[29-30]。同样, 高温降低了玉米籽粒的 *VIN* 活性, 阻碍了蔗糖的水解, 减少了胚乳中的淀粉合成, 导致减产^[31]。Ruan 等^[5]的研究表明番茄耐热品系幼果中的 *CWIN* 活性明显高于热敏感品系, 而两者叶片的光合能力没有差异, 为培育番茄耐热品种提供了新思路。有研究表明, 植物防御反应需要高 *CWIN* 活性产生活性氧(H_2O_2), H_2O_2 作为信号分子参与细胞凋亡等植物应答反应。关于番茄耐热品系在高温胁迫条件下的高 *CWIN* 活性是否参与细胞凋亡还有待进一步研究。

非生物胁迫条件下抑制 *INV* 基因表达及 *INV* 活性的生化基础值得深入研究。在极端胁迫情况下, 植物光合作用完全关闭, 蔗糖运输到库组织中的量减少, 从而抑制部分 *INV* 基因的表达^[5]。然而, 在轻度胁迫情况下, 植物光合作用虽然不受影响, 但 *INV* 仍被抑制, 影响库器官的生长发育^[32]。因此, 非生物胁迫条件下 *INV* 活性被抑制有两种可能: 一

种可能是非生物胁迫信号直接抑制 *INV* 活性(不依赖蔗糖); 另一种可能是由于蔗糖运输受阻导致库组织中蔗糖含量降低^[7]。

3 *INV* 在植物与病原菌互作过程中的作用

病原侵染植物是通过抑制宿主的免疫反应获得营养物质(主要是糖)用于自身生长, 而植物则通过限制营养物质供应和启动防御反应来应对病原侵染, 这两个过程都与糖分运输、代谢和糖信号密切相关^[7]。

3.1 *CWIN* 在病原菌劫持(Hijack)宿主糖分过程中的作用

假单胞菌(*Pseudomonas*)和黄单胞菌(*Xanthomonas*)等植物病原菌可以生活在植物细胞壁基质(Cell wall matrix)中, 从植物中获取碳水化合物, 但长期以来, 糖分如何从被感染的宿主细胞中转移到病原菌一直不清楚^[33]。最近, Chen 等^[33]从拟南芥中鉴定到 2 个蔗糖运输蛋白: *AtSWEET11* 和 *AtSWEET12*, 它们定位在成熟叶片韧皮部薄壁细胞的细胞膜上, 能够把这些细胞中的蔗糖输出到质外体(Apoplast), 从而进入韧皮部实现长距离运输。病原菌通过分泌效应蛋白(Effectors)可以结合和激活 *SWEET* 蔗糖运输蛋白的启动子, 从而劫持宿主细胞把蔗糖输出到感染部位的质外体^[34]。大量研究表明, 植物受病原菌侵染后引起 *CWIN* 活性的增加^[6-7], 使蔗糖水解成葡萄糖和果糖, 葡萄糖和果糖可以被病原菌吸收利用(图 2)。因此, *CWIN* 在病原菌侵染植物后劫持宿主细胞糖分过程中具有转送作用(Relay stations)。

植物受病原菌侵染后引起 *CWIN* 活性的增加, 不仅是“帮助”病原菌获得生长所需要的能量, 更重要的是 *CWIN* 水解产生的葡萄糖作为信号分子引发植物产生防御反应, 包括诱导病程相关(Pathogenesis-related, PR)蛋白基因的表达、细胞壁加厚(Cell wall reinforcement)、降低光合作用、细胞凋亡等^[6]。PR 蛋白参与植物的诱导抗病, 在烟草(*Nicotiana tabacum*)和水稻中过表达 *CWIN*, 转基因植株 PR 基因的表达水平都比野生型高, 抗病性增强^[35-36]。相反, *CWIN* 基因沉默则使转基因植株对病原菌敏感, 不能诱导 PR 基因的表达^[37]。此外, *CWIN* 基因过表达可使转基因烟草和水稻受病原菌侵染后胼胝质沉淀(Callose deposition)增加^[36], 胼胝质是 β -1,3-葡聚糖的细胞壁聚合物, 胼胝质沉淀是植物通过调节胞间

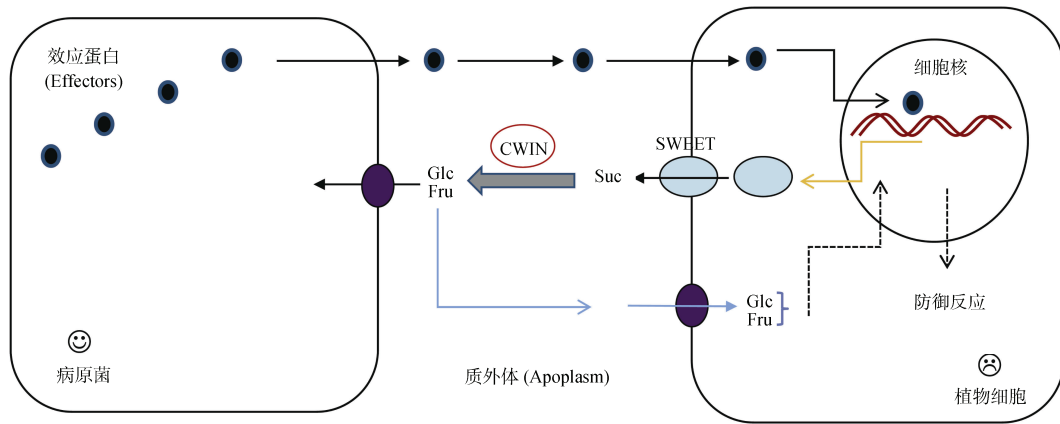


图 2 CWIN 和 SWEET 介导的植物与病原菌相互作用过程中糖分的代谢与转运(根据 Ruan 等^[7]修改)

Fig. 2 CWIN- and SWEET-mediated sucrose (Suc) metabolism, sugar transport, and signaling during plant-pathogenic bacteria interaction (Modified from Ruan et al^[7])

连丝和筛孔透性抵御病原菌入侵的防御反应。因此，CWIN 水解产生的葡萄糖信号可能参与植物细胞壁加厚产生抵御病原菌入侵的物理屏障。

植物受病原菌侵染后 CWIN 水解产生的己糖除作为信号分子外，己糖也为抗氧化物(如谷胱甘肽、抗坏血酸和果聚糖)和内源抗病信号分子(如水杨酸)的合成提供能量。Fotopoulos 等^[38]报道拟南芥受真菌侵染后，CWIN 基因 *Atβfruct1* 和单糖转运蛋白编码基因 *AtSTP4* 都受诱导表达。单糖转运蛋白可以把质外体中的己糖取回(Retrieve)到宿主细胞内，同时己糖作为信号分子激活防御反应^[33](图 2)。

综上所述，CWIN 可能在植物与病原菌相互作用过程中具有双重作用：一方面为病原菌提供己糖，另一方面激活宿主的防御反应，通过控制蔗糖输出和己糖取回来达到对病原菌的抗性，但植物如何实现两者的平衡仍然是未知的。

3.2 VIN 和 CIN 在植物抗病反应过程中的功能

VIN 在植物受病原菌侵染过程中的功能还不清楚，甚至有相互矛盾的结果^[6]。Hayes 等^[39]报道葡萄 (*Vitis vinifera*) 受白粉菌 (*Erysiphe necator*) 和霜霉菌 (*Plasmopora viticola*) 感染后，由于储藏器官中的蔗糖减少，VIN 基因的表达降低；相反，蓖麻 (*Ricinus communis*) 受根瘤农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 侵染的初期 VIN 活性较高^[40]；此外，番茄编码 VIN 的基因 *TIV-1* 不受灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 侵染的影响^[41]。Essmann 等^[37]对 CWIN 基因沉默转基因烟草和野生型烟草接种疫霉菌 (*Phytophthora nicotianae*)，

结果两者的 VIN 活性无明显变化，表明 VIN 不参与植物的防御反应。因此，关于 VIN 在植物防御反应中的确切作用还有待深入研究。

近年来，越来越多的研究表明植物受病原菌侵染后引起 CIN 活性的增加^[6]。有趣的是，CWIN 基因沉默转基因烟草与病原菌相互作用过程中 CIN 活性保持不变，推测在植物防御反应中 CWIN 活性的增加引起碳水化合物的变化，进而触发 CIN 活性，CIN 可能参与植物受病原菌侵染后的能量提供^[37]。

4 展望

INV 是蔗糖代谢的关键酶，能够不可逆地催化蔗糖裂解为葡萄糖和果糖，在植物体内有多种生理功能。近年来，随着分子生物学和测序技术的发展，植物 INV 基因的克隆、表达调控及其功能方面的研究取得了长足的进展，但 INV 介导的蔗糖代谢或转运对植物影响的机制还不清楚，如何利用 INV 培育优质高产或抗逆性强的植物新品种也是值得关注的问题。笔者提出以下一些值得关注的问题，为今后的研究提供借鉴：(1) CWIN 和 VIN 对植物坐果(种子)及其随后的发育至关重要，但它们在过程中的作用机制是什么？(2) INV 的活性可以被 INH 抑制，它们共同表达和相互作用的分子基础是什么？它们在植物发育过程中是否受共同信号的诱导和抑制？(3) 非生物胁迫通常会抑制 INV 的活性、激素的变化、活性氧失衡和细胞凋亡，这些过程的信号转导通路是什么？(4) CWIN 是如何扮演为病

原菌提供能量和激活宿主防御反应双重角色的? 以上问题的解决不仅推动我们对基础生物学的理解, 更为生物技术培育优质高产作物奠定理论基础。

参考文献

- [1] ZHANG Y, ZHANG D B, LIU M. The molecular mechanism of long-distance sugar transport in plants [J]. *Chin Bull Bot*, 2015, 50(1): 107–121. doi: 10.3724/SP.J.1259.2015.00107.
张懿, 张大兵, 刘曼. 植物体内糖分子的长距离运输及其分子机制 [J]. *植物学报*, 2015, 50(1): 107–121. doi: 10.3724/SP.J.1259.2015.00107.
- [2] PAN Q H, ZHANG D P. Isoforms, characteristics and roles of plant invertases [J]. *Plant Physiol Commun*, 2004, 40(3): 275–280.
潘秋红, 张大鹏. 植物转化酶的种类、特性与功能 [J]. *植物生理学通讯*, 2004, 40(3): 275–280.
- [3] LIU H Y, ZHU Z J. Advances on the studies of invertase on sucrose metabolism in higher plant [J]. *Chin Bull Bot*, 2002, 19(6): 666–674. doi: 10.3969/j.issn.1674–3466.2002.06.004.
刘慧英, 朱祝军. 转化酶在高等植物蔗糖代谢中的作用研究进展 [J]. *植物学通报*, 2002, 19(6): 666–674. doi: 10.3969/j.issn.1674–3466.2002.06.004.
- [4] LAN J X, TANG C R. Advances on the studies of physiological and biochemical characteristics of invertase in higher plants [J]. *Chin J Trop Crops*, 2012, 33(9): 1702–1707. doi: 10.3969/j.issn.1000–2561.2012.09.033.
蓝基贤, 唐朝荣. 高等植物中转化酶生理生化特性的研究进展 [J]. *热带作物学报*, 2012, 33(9): 1702–1707. doi: 10.3969/j.issn.1000–2561.2012.09.033.
- [5] RUAN Y L, JIN Y, YANG Y J, et al. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: Roles in development, yield potential, and response to drought and heat [J]. *Mol Plant*, 2010, 3(6): 942–955. doi: 10.1093/mp/ssp044.
- [6] TAUZIN A S, GIARDINA T. Sucrose and invertases, a part of the plant defense response to the biotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5(5): 293. doi: 10.3389/fpls.2014.00293.
- [7] RUAN Y L. Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65(1): 33–67. doi: 10.1146/annurev-arplant-050213-040251.
- [8] STURM A. Invertases: Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning [J]. *Plant Physiol*, 1999, 121(1): 1–8. doi: 10.1104/pp.121.1.1.
- [9] PAN Q H, ZHANG D P. Plant acid invertase gene and regulation of its expression [J]. *Chin Bull Bot*, 2005, 22(2): 129–137. doi: 10.3969/j.issn.1674–3466.2005.02.001.
潘秋红, 张大鹏. 植物酸性转化酶基因及其表达调控 [J]. *植物学通报*, 2005, 22(2): 129–137. doi: 10.3969/j.issn.1674–3466.2005.02.001.
- [10] LI X Q, WANG J S, ZHANG G F. Advanced in plant invertase and regulation of gene expression [J]. *Acta Hort Sin*, 2008, 35(9): 1384–1392. doi: 10.3321/j.issn:0513–353X.2008.09.022.
李肖冀, 王建设, 张根发. 植物蔗糖转化酶及其基因表达调控研究进展 [J]. *园艺学报*, 2008, 35(9): 1384–1392. doi: 10.3321/j.issn:0513–353X.2008.09.022.
- [11] HOTHORN M, WOLF S, ALOY P, et al. Structural insights into the target specificity of plant invertase and pectin methylesterase inhibitory proteins [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(12): 3437–3447. doi: 10.1105/tpc.104.025684.
- [12] CHENG W H, TALLERCIO E W, CHOUREY P S. The *Miniature1* seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedicel [J]. *Plant Cell*, 1996, 8(6): 971–983. doi: 10.1105/tpc.8.6.971.
- [13] WEBER H, BORISJUK L, WOBUS U. Controlling seed development and seed size in *Vicia faba*: A role for seed coat-associated invertases and carbohydrate state [J]. *Plant J*, 1996, 10(5): 823–834. doi: 10.1046/j.1365-313X.1996.10050823.x.
- [14] YANG Z Y, WANG T D, WANG H C, et al. Patterns of enzyme activities and gene expressions in sucrose metabolism in relation to sugar accumulation and composition in the aril of *Lichi chinensis* Sonn. [J]. *J Plant Physiol*, 2013, 170(8): 731–740. doi: 10.1016/j.jplph.2012.12.021.
- [15] WANG E T, WANG J J, ZHU X D, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1370–1374. doi: 10.1038/ng.220.
- [16] JIN Y, NI D A, RUAN Y L. Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(7): 2072–2089. doi: 10.1105/tpc.108.063719.
- [17] WANG L, RUAN Y L. New insights into roles of cell wall invertase in early seed development revealed by comprehensive spatial and temporal expression patterns of *GhCWIN1* in cotton [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160(2): 777–787. doi: 10.1104/pp.112.203893.
- [18] TANG G Q, LÜSCHER M, STURM A. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and sucrose partitioning [J]. *Plant Cell*, 1999, 11(2): 177–189. doi: 10.1105/tpc.11.2.177.
- [19] ZANOR M I, OSORIO S, NUNES-NESI A, et al. RNA interference of *LIN5* in tomato confirms its role in controlling Brix content, uncovers the influence of sugars on the levels of fruit hormones and demonstrates the importance of sucrose cleavage for normal fruit

- development and fertility [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(3): 1204–1218. doi: 10.1104/pp.109.136598.
- [20] HAYES M A, FEECHAN A, DRY I B. Involvement of abscisic acid in the coordinated regulation of a stress-inducible hexose transporter (VvHT5) and a cell wall invertase in grapevine in response to biotrophic fungal infection [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(1): 211–221. doi: 10.1104/pp.110.154765.
- [21] WANG L, LI X R, LIAN H, et al. Evidence that high activity of vacuolar invertase is required for cotton fiber and *Arabidopsis* root elongation through osmotic dependent and independent pathways, respectively [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(2): 744–756. doi: 10.1104/pp.110.162487.
- [22] KLANN E M, HALL B, BENNETT A B. Antisense acid invertase (TIV1) gene alters soluble sugar composition and size in transgenic tomato fruit [J]. *Plant Physiol*, 1996, 112(3): 1321–1330. doi: 10.1104/pp.112.3.1321.
- [23] ZHANG H L, LIU J, HOU J, et al. The potato amylase inhibitor gene *SbAI* regulates cold-induced sweetening in potato tubers by modulating amylase activity [J]. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(7): 984–993. doi: 10.1111/pbi.12221.
- [24] BARRATT D H P, DERBYSHIRE P, FINDLAY K, et al. Normal growth of *Arabidopsis* requires cytosolic invertase but not sucrose synthase [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(31): 13124–13129. doi: 10.1073/pnas.0900689106.
- [25] JIA L Q, ZHANG B T, MAO C Z, et al. OsCYT-INV1 for alkaline/neutral invertase is involved in root cell development and reproductivity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Planta*, 2008, 228(1): 51–59. doi: 10.1007/s00425-008-0718-0.
- [26] WELHAM T, PIKE J, HORST I, et al. A cytosolic invertase is required for normal growth and cell development in the model legume, *Lotus japonicas* [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(12): 3353–3365. doi: 10.1093/jxb/erp169.
- [27] ZINSELMEIER C, JEONG B R, BOYER J S. Starch and the control of kernel number in maize at low water potentials [J]. *Plant Physiol*, 1999, 121(1): 25–36. doi: 10.1104/pp.121.1.25.
- [28] MCLAUGHLIN J E, BOYER J S. Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials [J]. *Ann Bot*, 2004, 94(5): 675–689. doi: 10.1093/aob/mch193.
- [29] PRESSMAN E, HAREL D, ZAMSKI E, et al. The effect of high temperatures on the expression and activity of sucrose-cleaving enzymes during tomato (*Lycopersicon esculentum*) anther development [J]. *J Hort Sci Biotechn*, 2006, 81(3): 341–348.
- [30] FRANK G, PRESSMAN E, OPHIR R, et al. Transcriptional profiling of maturing tomato (*Solanum lycopersicum* L.) microspores reveals the involvement of heat shock proteins, ROS scavengers, hormones, and sugars in the heat stress response [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(13): 3891–3908. doi: 10.1093/jxb/erp234.
- [31] CHEIKH N, JONES R J. Heat stress effects on sink activity of developing maize kernels grown *in vitro* [J]. *Physiol Plant*, 2006, 95(1): 59–66. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00808.x.
- [32] MULLER B, PANTIN F, GÉNARD M, et al. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(6): 1715–1729. doi: 10.1093/jxb/erq438.
- [33] CHEN L Q, QU X Q, HOU B H, et al. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport [J]. *Science*, 2012, 335(6065): 207–211. doi: 10.1126/science.1213351.
- [34] CHU Z H, YUAN M, YAO J L, et al. Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice [J]. *Genes Dev*, 2006, 20(10): 1250–1255. doi: 10.1101/gad.1416306.
- [35] HERBERS K, MEUWLY P, FROMMER W B, et al. Systemic acquired resistance mediated by the ectopic expression of invertase: Possible hexose sensing in the secretory pathway [J]. *Plant Cell*, 1996, 8(5): 793–803. doi: 10.1105/tpc.8.5.793.
- [36] SUN L, YANG D L, KONG Y, et al. Sugar homeostasis mediated by cell wall invertase GRAIN INCOMPLETE FILLING 1 (GIF1) plays a role in pre-existing and induced defence in rice [J]. *Mol Plant Pathol*, 2014, 15(2): 161–173. doi: 10.1111/mpp.12078.
- [37] ESSMANN J, SCHMITZ-THOM I, SCHÖN H, et al. RNA interference-mediated repression of cell wall invertase impairs defense in source leaves of tobacco [J]. *Plant Physiol*, 2008, 147(3): 1288–1299. doi: 10.1104/pp.108.121418.
- [38] FOTOPOULOS V, GILBERT M J, PITTMAN J K, et al. The monosaccharide transporter gene, *AtSTP4*, and the cell-wall invertase, *Atβfruct1*, are induced in *Arabidopsis* during infection with the fungal biotroph *Erysiphe cichoracearum* [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(2): 821–829. doi: 10.1104/pp.103.021428.
- [39] HEYER A G, RAAP M, SCHROEER B, et al. Cell wall invertase expression at the apical meristem alters floral, architectural, and reproductive traits in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2004, 39(2): 161–169. doi: 10.1111/j.1365-313X.2004.02124.x.
- [40] WÄCHTER R, LANGHANS M, ALONI R, et al. Vascularization, high-volume solution flow, and localized roles for enzymes of sucrose metabolism during tumorigenesis by *Agrobacterium tumefaciens* [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(3): 1024–1037. doi: 10.1104/pp.103.028142.
- [41] HYUN T K, EOM S H, RIM Y, et al. Alteration of the expression and activation of tomato invertases during Botrytis infection [J]. *Plant Omics*, 2011, 4(7): 413–417.