

## 高等植物蔗糖磷酸合成酶(SPS)的研究进展

曾德雯<sup>1,2</sup>, 朱龙英<sup>1</sup>, 冯岩<sup>1</sup>, 朱为民<sup>1,2</sup>, 张迎迎<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>上海市农业科学院设施园艺研究所, 上海201403

<sup>2</sup>上海海洋大学水产与生命学院, 上海201306

**摘要:** 蔗糖是植物光合作用的主要产物, 直接或间接地参与植物的多种生理生化反应。蔗糖磷酸合成酶是调控植物蔗糖合成的一种关键限速酶, 对光合产物的转运和积累有着重要的作用, 其活性直接反映了植物体内蔗糖合成的能力。研究发现蔗糖磷酸合成酶具有功能多样性, 它不仅影响植物的生长发育, 在植物抗逆过程中也起到了一定的作用。本文对近些年来高等植物蔗糖磷酸合成酶的相关研究, 包括蔗糖磷酸合成酶家族多样性、基因的克隆与表达及其功能多样性进行系统概括, 拟为选择合适的作物育种策略提供一定的参考依据。

**关键词:** 蔗糖合成; 蔗糖磷酸合成酶; 特性; 功能多样性

蔗糖是植物光合作用的主要产物, 不仅是碳运输的主要形式, 也是库代谢的主要基质。蔗糖作为能量和碳的来源被输送到植物的异养器官, 并且在植物生长发育中参与合成与代谢过程。另外, 蔗糖代谢通过参与植物渗透调节作用调控植物对非生物胁迫的反应, 诸如对干旱、高温等胁迫的耐受性(Ruan等2010)。因此, 蔗糖在植物的生理代谢、生长和发育过程中具有重要作用。高等植物中与蔗糖代谢相关的酶有三种: 蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SuSy)、蔗糖转化酶(invertase, INV), 其中SPS是蔗糖进入各种代谢途径所必需的关键酶之一, 它的活性直接反映了植物体内蔗糖合成的能力(Harbron等1981; Huber等1996)。因此开展SPS基因的表达调控机理及功能分析研究, 对进一步了解植物体内蔗糖代谢与积累具有重要意义。本文将对SPS基因家族多样性、基因克隆与表达及其功能多样性进行概述, 为进一步研究SPS基因的表达调控机理奠定基础, 从而为提高作物产量和改良作物品质提供理论依据。

### 1 SPS的概述

1955年SPS首次在小麦(*Triticum aestivum*)胚芽中检测到, 在玉米(*Zea mays*)和蚕豆(*Vicia faba*)里也相继发现了SPS的存在(Hawker等1971)。随后在菠菜(*Spinacia oleracea*)和玉米中纯化到了分子质量为117~138 kDa亚基组成的SPS蛋白, 为二

聚体或四聚体, 该酶是存在于细胞质中的一种低丰度蛋白, 是一种可溶性的限速酶(Bruneau等1991; Klein等1993)。随着研究的不断深入, 发现SPS广泛存在于植物的光合组织(如叶片)和非光合组织中(如果实和块茎)。在蔗糖合成的过程中, SPS的生化功能是催化果糖-6-磷酸和UDP葡萄糖转化为蔗糖-6-磷酸, 再由蔗糖磷酸化酶(sucrose phosphate phosphatase, SPP)水解脱去磷酸基团后形成蔗糖。此外SPS和SPP在植物体内以复合体的形式存在, 因此系统催化蔗糖合成的反应是不可逆反应(Huber等1996)。研究发现SPS在植物体中会受到环境和自身发育的调节, 同时实验证明SPS是蔗糖合成途径中的一个重要控制点, SPS活性的适度降低会导致同化物向蔗糖的分配减少, 植物SPS的活性直接反映了植物体内蔗糖合成的能力(Lunn等2003)。

### 2 SPS基因家族多样性及其基因克隆与表达

#### 2.1 SPS基因家族多样性

研究发现不同植物中存在多个SPS同工酶, 其亚基数量和分子质量均不相同。通过对SPS蛋白全长和高度保守区域进行分析, 发现在高等植物中通常存在三个SPS基因家族, 分别命名为A、B和C, 并且每一个家族都存在着复制与分化(Langenkämper等2002)。Linda等(2007)利用生物信息学对

收稿 2019-11-27 修定 2020-03-03

资助 上海市农委基础项目(沪农科攻字2015第6-2-3号)。

\* 通讯作者(renlife@163.com)。

A、B和C家族进一步分析,通过对SPS保守糖基转移酶结构域比对,构建了SPS系统发育树。对不同物种SPS之间的系统发育分析中发现,单子叶和双子叶植物中均存在A、B和C基因家族,并且单子叶和双子叶植物的SPS序列在进化上存在差异,推测SPS基因家族的重组可能在单子叶植物与双子叶植物分化的前后阶段都出现过。另外,通过对不同细菌和高等植物的SPS重要结构域:UDP-葡萄糖结合位点、F6P结合位点、14-3-3结合位点和2个调节性的磷酸化位点(光/暗磷酸化位点和渗透调节位点)进行比对分析,发现光/暗磷酸化位点是高等植物SPS序列中所特有的位点(Linda等2007)。随后,对高等植物中存在的SPS蛋白进行系统发育分析,将其划分为四大家族即A、B、C和D家族(Castleden等2004)。其中D家族到目前为止只在禾本科单子叶植物中发现,包括小麦、大麦(*Hordeum vulgare*)、玉米和水稻(*Oryza sativa*)等,它们中都有5个SPS基因,其中2个属于D家族,推测D家族是在单子叶和双子叶植物分化之后出现的。D型SPS蛋白中缺少与14-3-3蛋白结合和渗透胁迫相关的磷酸化位点,并且N端催化葡萄糖基转移酶结构域和C端磷酸酶结构域之间的连接区域比A、B或C家族短80~90个氨基酸残基。不同SPS家族在植物不同的组织器官中相对含量及分布均有所不同:A家族存在于植物的各个组织中,B家族主要存在于植物的生殖器官中,C家族主要存在于植物的成熟组织中,这也暗示着不同的SPS家族在植物发育中行使的功能有所不同(Castleden等2004)。

## 2.2 SPS基因克隆

随着分子实验技术的进步和生物信息学的发展,高等植物中的SPS基因被相继克隆出来并进行研究。SPS基因首先在单子叶植物玉米中被克隆出来,随后在双子叶植物菠菜中也克隆到(Klein等1993)。SPS基因在很多植物,如甜菜(*Beta vulgaris*)、甜瓜(*Cucumis melo*)、木薯(*Manihot esculenta*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)、欧李(*Cerasus humilis*)等中被相继克隆出来(表1),通过一系列的SPS基因克隆及转基因实验,人们对SPS基因得以进一步了解。

表1 SPS基因的克隆

Table 1 Cloning of SPS genes

植物种类	基因名	登录号	mRNA 长度/bp	参考文献
甜菜	<i>BvSPS1</i>	X81975	3 635	Hao 2012
甜瓜	<i>CmSPS</i>	DQ364058	3 623	Hou等2008
木薯	<i>MeSPS</i>	KX822780	3 857	Huan等2016
铁皮石斛	<i>DoSPS</i>	JF423929	3 502	Meng等2013
欧李	<i>ChSPS1</i>	ABV32551	3 174	Wang等2017

## 2.3 SPS基因的表达

研究表明,不同类型的SPS在不同植物体内的分布和相对含量都具有很大的差异性,同一植物中不同家族SPS基因的表达模式和表达量也存在差异性,暗示着不同SPS基因在功能上存在着分化。已知的SPS基因在不同植物中的表达情况相关统计见表2。

对水稻中的SPS基因进行转录水平研究,结果发现水稻中的5个SPS基因具有不同的时空表达特异性,其中*OsSPS1*是源组织中特异性表达的基因,*OsSPS2*、*OsSPS6*和*OsSPS8*在源和库组织中均表达,*OsSPS11*基因只在黑暗中高表达,暗示着*OsSPS11*可能在黑暗时期起作用。检测发现*OsSPS1*和*OsSPS6*在mRNA水平与蔗糖含量呈负相关,但蛋白水平的含量与表达还没有相关研究。此外,*OsSPS2*和*OsSPS6*蛋白在结构上与其他SPS亚型相比,缺乏14-3-3结合位点和渗透胁迫调节位点。以上研究表明水稻中不同SPS基因在水稻植株发育过程中的功能不同,其复杂的调控机制还有待于进一步的研究(Okamura等2011)。利用拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 4个SPS基因的启动子融合GFP报告基因和GUS报告基因,进行拟南芥不同SPS基因的时空表达特异性分析,结果发现这4个基因在不同组织部位表达,其中*AtSPS4F/AtSPSC*在胚胎中表达,表明*AtSPS4F/AtSPSC*参与了拟南芥胚胎的发育过程。还发现拟南芥这4个SPS基因在器官和组织中具有功能冗余的现象,仅1个SPS基因失活,并不会影响拟南芥的生长。同时还发现在拟南芥中蔗糖的合成发生在细胞的中柱区域,使得碳水化合物可被分配到局部细胞并将蔗糖运输到皮层细胞(Solis-Guzmán等2017)。荔枝(*Litchi*

表2 不同植物中SPS基因表达情况

Table 2 Expression of SPS genes in different plants

植物	基因名	表达部位	参考文献
水稻	<i>OsSPS1</i>	源组织	Okamur等2011
	<i>OsSPS2</i> 、 <i>OsSPS6</i> 、 <i>OsSPS8</i>	源和库组织	
	<i>OsSPS11</i>	黑暗时期的源和库组织	
拟南芥	<i>AtSPS1F/AtSPSA1</i>	子叶、成熟叶、茎、根中柱、根冠、萼片、花瓣	Solís-Guzmán等2017
	<i>AtSPS2F/AtSPSA2</i>	子叶、成熟叶、根中柱、根冠、萼片、花瓣	
	<i>AtSPS3F/AtSPSB</i>	根中柱、根冠、萼片、花瓣	
	<i>AtSPS4F/AtSPSC</i>	顶端茎、萼片、花瓣、胚胎	
荔枝	<i>LcSPS1</i> 、 <i>LcSPS4</i>	花	Wang等2018
	<i>LcSPS2</i>	种子	
	<i>LcSPS3</i>	成熟叶片	
甜瓜	<i>CmSPS1</i>	叶片、茎、果实	Yu等2007

*chinensis*)中的4个SPS基因组织表达差异性明显,其中*LcSPS1*和*LcSPS4*在花中强表达, *LcSPS2*在种子中表达最多, *LcSPS3*在成熟叶片中表达最多。*LcSPS1*和*LcSPS2*属于家族A, *LcSPS3*属于家族B, *LcSPS4*属于家族C, 其中*LcSPS4*缺失14-3-3蛋白结合位点, *LcSPS3*中缺失渗透胁迫激活位点, 其表达模式存在差异性, 相应的功能也存在分化。在荔枝假种皮发育过程中, 只有*LcSPS4*随着蔗糖含量的增加基因表达量显著提高, 其他3个基因表达量都比较低(Wang等2018)。甜瓜中的*CmSPS1*基因在叶片、茎、果实中表达, 在花和根中不表达, 暗示着*CmSPS1*可能在甜瓜的叶片、茎、果实发育过程中发挥一定的作用。在甜瓜未成熟期间, 蔗糖含量极低, *CmSPS1*基因表达量也一直维持着较低的水平, 随着果实的发育*CmSPS1*表达量迅速提高, 至果实成熟时表达量达到最大值, 这表明甜瓜果实中的蔗糖积累可能与*CmSPS1*转录过程有关, 并且SPS在甜瓜蔗糖代谢中具有重要的作用。因此在实际生产中提高SPS的活性对甜瓜果实成熟过程中甜味的形成具有重要意义(Yu等2007)。以上研究表明, 不同SPS基因家族在植物体内的表达具有明显的组织特异性, 其调控机制比较复杂, 这也暗示着不同SPS基因可能在调控植物生长发育过程中发挥不同的功能。

### 3 SPS功能多样性

越来越多的研究表明SPS是一种多功能蛋白,

不仅是植物蔗糖代谢中的关键酶, 还在植物生长发育过程中发挥着多方面的生物学功能。

#### 3.1 SPS参与调节碳分配

在高等植物的叶肉细胞中, 光合作用固定的碳转变为蔗糖和淀粉。其中, 蔗糖不仅是碳贮藏和累积的主要形式, 也是碳在植物体内运输的主要形式。淀粉在叶绿体内的积累是碳水化合物的暂时贮存形式。最初研究发现, 植物提取液中SPS活性与叶片中蔗糖的积累呈正相关, 与淀粉的积累呈负相关, SPS活力的高低直接影响光合产物在淀粉和蔗糖之间的分配(Huber等1983)。进一步研究表明SPS活性在调控光合产物淀粉与蔗糖之间的分配中起到关键作用(Huber等1996)。随后有研究表明SPS的活性直接反映了植物体内蔗糖合成的能力, SPS可作为高糖积累的生化指标(Jiang等2015)。欧李*ChSPS1*基因虽然在所有组织中均表达, 但在成熟果实中的转录水平表达最高, 并且研究证明*ChSPS1*的表达与蔗糖含量呈显著正相关, 在烟草(*Nicotiana tabacum*)中过表达*ChSPS1*导致转基因植株SPS活性提高和蔗糖含量的增加(Wang等2017)。对不同品种的甘蔗(*Saccharum officinarum*)进行SPS转录水平和活性检测, 结果发现甘蔗成熟节间中SPS的活性和转录表达均高于未成熟节间, 同时发现SPS在高糖品种中比低糖品种在各发育阶段均表现出更高的表达量和活性, 进一步证明SPS活性与蔗糖呈正相关(Verma等2011)。对水稻*OsSPS1*和*OsSPS11*基因进行编辑敲除, 获得

双基因敲除突变体*sps1/sps11*, 导致水稻叶片中SPS活性显著降低, 叶片的淀粉积累量高于野生型叶片, 从而影响叶片中蔗糖和淀粉的比例(Hashida等2016)。因此, 在高等植物中, SPS的活性与蔗糖和淀粉之间的分配作用、蔗糖的积累具有一定的关联性。

### 3.2 SPS对植物生长发育的影响

有研究证明, SPS在植物生长的整个过程中都着有一定的作用。Bahaji等(2015)将拟南芥4个SPS基因进行多基因敲除, 分别构建了双突变、三突变和四突变体材料。结果显示除了*atspsa1/atspsc*突变体外, 其他双突变体表型同野生型拟南芥一样, 揭示了拟南芥SPS不同亚型在植物发育中的冗余功能。*atspsa1/atspsc*和*atspsa1/atspsa2/atspsc*突变体的株型变小、花变小和果荚变短, *atspsa1/atspsb/atspsc*三突变体和四突变体导致种子不萌发, 产生败育植株。另外检测到*atspsa1/atspsc*叶片中糖酵解和三羧酸循环途径中的代谢中间产物及酶活性较高, 并积累了较高含量的淀粉-蔗糖转化过程中的代谢中间产物。以上研究说明SPS是植物生长发育和碳水化合物代谢过程中重要的因素。此外, SPS基因可能参与细胞分化与纤维细胞壁合成的过程。将菠菜的SPS基因导入棉花中, 发现大量表达的SPS促进了棉花叶片中蔗糖的合成, 提高了纤维次级细胞壁的沉积量, 从而改变了棉花纤维细胞中的纤维特性(Haigler等2007)。SPS在花粉萌发过程中也具有重要的作用, 水稻中的*OsSPSI*基因在发育的花粉中高表达, 利用启动子加GUS报告基因进行组织表达特异性分析发现, *OsSPSI*基因在花粉粒中特异性地表达。利用逆转录转座子插入获得*OsSPSI*基因敲除的突变体, 发现*OsSPSI*基因的突变导致水稻花粉不育, 说明*OsSPSI*是水稻花粉萌发所必需的, 推测蔗糖可能是在花粉发育中合成花粉管细胞壁的必要条件, 也可能是蔗糖代谢作为信号功能来影响花粉的萌发(Hirose等2014)。SPS在花粉发育中究竟起到怎样的功能还需要对花粉中的糖代谢进行更广泛的研究。有研究发现SPS还参与调控果实的成熟、衰老、糖积累及果实软化过程, 通过对香蕉进行不同成熟过程的处理(自然成熟、抑制成熟和促进成

熟)后, 发现在抑制成熟处理后, SPS的活性受到抑制, 在促进成熟的处理后, SPS的活性同样会受到影响, 其酶活性高峰比正常成熟的酶活性高峰提早出现。由此推测SPS的活性可能在果实呼吸作用中具有一定的调控作用(李雯等2006)。除此之外, SPS的活性同样会影响果实的硬度及蔗糖积累, 表明SPS在果实发育中参与调控果实糖代谢及果实成熟衰老过程。由此可见, 在植物的生长发育过程中, SPS可能参与种子和花粉的萌发、细胞分化及纤维细胞壁合成的过程, 甚至会影响果实的糖积累和成熟等。

### 3.3 SPS响应逆境胁迫

外界环境的变化会影响植物蔗糖的合成、转运和降解, 同时也会影响植物不同组织中蔗糖含量的波动。已有大量研究表明, 外源刺激对糖代谢的调节主要是通过对SPS活性的影响来实现的, 非生物逆境胁迫包括渗透胁迫、低温胁迫、盐胁迫和干旱胁迫等可以调控SPS的活性, 从而影响蔗糖的合成及其他生物学功能(表3)。

对拟南芥进行甘露醇渗透胁迫处理后, 拟南芥中*AtSPS2F*和*AtSPS4F*基因的转录受到渗透胁迫的影响, 基因表达量上调, 而*AtSPS1F*和*AtSPS3F*的表达并没有变化(Solís-Guzmán等2017)。在水分胁迫下野生型马铃薯(*Solanum tuberosum*)块茎中蔗糖含量增加的同时淀粉含量降低。利用反义抑制和共抑制技术降低马铃薯SPS的表达量, 发现转基因马铃薯SPS的活性降低了70%~80%, 在水分胁迫下未检测到蔗糖和淀粉的变化, 由此推测SPS在响应水分胁迫时会影响蔗糖的合成, 淀粉含量的降低是由蔗糖合成速率升高造成的。由此可知, SPS可能起到协调马铃薯块茎代谢和整个植物适应水胁迫的功能, 因此SPS是植物适应水分胁迫的一个关键因子(Geigenberger等1999)。有研究发现正常生长状态下的耐旱小麦品种幼苗中的SPS活性显著高于非耐旱品种。在干旱胁迫处理后, 耐旱小麦品种中的SPS活性显著升高, 推测在干旱胁迫下SPS参与调控蔗糖的积累比在非耐旱品种中更为显著。在干旱胁迫下, 由SPS活性引起的碳分配的改变有利于蔗糖的合成, 导致蔗糖大量积累, 从而适应干旱胁迫(Nemati等2018)。在低温逆境下, 孕

表3 不同植物中SPS对非生物逆境胁迫的响应

Table 3 Response of SPS to abiotic stress in different plants

植物	参与逆境胁迫	基因调控/SPS活性	参考文献
拟南芥	渗透胁迫(甘露醇)	基因表达量上调	Solis-Guzmán等2017
马铃薯	水分胁迫	SPS活性增加	Geigenberger等1999
小麦	干旱	SPS活性增加	Nemati等2018
小麦	低温	SPS活性增加	Zhang等2019
菠菜	低温	SPS活性增加	Guy等1992

穗期小麦幼穗的发育受到抑制, 花期延迟, 并且穗粒数和千粒重也呈下降趋势。通过测定发现低温影响幼穗中植物生长调节因子含量的变化, 同时提高了SPS的活性, 导致幼穗中蔗糖的积累, 从而影响小麦的正常产量(Zhang等2019)。对低温处理生长中的菠菜进行研究发现, SPS活性显著提高, 但是SuSy活性和INV活性并没有升高, 其叶片的蔗糖、葡萄糖和果糖都积累到较高的水平。同时SPS亚基蛋白含量更高, 这与SPS活性增加具有一致性。说明在低温下SPS活性增加可能与SPS亚基蛋白含量增加有关。由此表明SPS活性受到低温环境的调节, 引起蔗糖的积累, 从而增加植物对低温的耐受性(Guy等1992)。综上, 在植物受到非生物逆境胁迫时, 植物体内SPS活性的改变会影响蔗糖的合成、碳分配等其他生物学过程, 从而实现非生物逆境胁迫的响应。

#### 4 SPS的研究现状与远景

综上所述, SPS在植物的生长发育、碳水化合物分配和积累、果实成熟等多方面都有着重要的作用, 另外SPS在非生物逆境胁迫的响应过程中也具有一定的作用。但是, 目前大部分对SPS的功能研究还停留在其酶活性的变化等生理指标的测定上, 在生化和分子水平研究的还比较少, 对于SPS具体的基因功能和分子遗传机理尚未明确。

植物体内的SPS可分为不同的家族, 不同家族成员的表达差异性和功能差异性还有待研究和探索。烟草中的3个SPS基因具有不同的表达模式, *NtSPSA*在所有组织中均有表达, 其中在花瓣和茎中高表达, *NtSPSB*的表达可能与生殖器官如花药和子房有关, *NtSPSC*只存在于成熟的叶片中。利

用RNA干扰技术对其中的*NtSPSA*和*NtSPSC*进行研究, 结果发现*NtSPSA*和*NtSPSC*活性降低会导致叶片淀粉含量显著增加, *NtSPSC*基因沉默引起的淀粉积累, 不是碳向淀粉分配的增加, 而是淀粉的动力学受损所导致。另外*NtSPSC*的mRNA水平在黑暗期明显升高, 而其余几个基因的转录水平则没有明显的昼夜变化, 以上研究说明烟草中SPS不同家族成员在植物体内行使的生物学功能不同(Chen等2005)。因此, 今后研究需要阐明同一植物中不同的SPS家族的功能分化及不同SPS亚型的动力学特性。水稻中有5个SPS基因, 这5个基因的相对表达量和SPS活性均与叶片非结构性碳水化合物浓度呈现显著正相关, 其中*OsSPS1*表达和SPS活性状态与每穗颖花数和籽粒产量显著正相关, 另外的*OsSPS2*、*OsSPS6*和*OsSPS8*表达均与结实率和千粒重显著正相关。叶片SPS活性还可以代表源同化物生产和输出能力, 通过提高抽穗前叶片SPS的活性, 可以增加叶片光合同化物供应能力进而促进产量性状形成(李国辉等2018)。因此通过遗传手段或栽培管理技术提高叶片SPS活性, 在水稻高产实践中具有重要意义。在金柑(*Fortunella crassifolia*)果肉中SPS基因的表达存在不同的表达调控机制, SPS活性不完全影响蔗糖的积累。同时发现*CsSPS4*是影响金柑果实蔗糖积累的主要基因。此外*CsSPS4*在果皮和果肉中的表达量会随着果实的发育而升高, 推测其在金柑果实蔗糖的合成和积累中起关键作用(魏清江等2020)。在蔗糖合成代谢过程中, 不同SPS家族成员如何行使其协同合作的功能、SPS与其他调节酶之间存在何种互作关系, 以及它们之间的信号是如何传递等研究方向, 可能成为今后的研究热点。

在不同植物或者同一植物发育的不同阶段, SPS的活性都存在明显的差异性, 调控SPS活性的机制也较复杂。不同SPS家族成员中其重要的结构域也不同, 其中几个重要的磷酸化位点也不同, 只有光/暗磷酸化调控位点普遍存在于植物中, 因此不同SPS家族受到的调控机制也不同。SPS蛋白质的磷酸化-去磷酸化共价调节可以改变SPS的活性, 这种共价调节受到光、14-3-3蛋白以及渗透胁迫等因子调控, 其中SPS在黑暗中被激酶磷酸化而失活, 并通过蛋白磷酸酶的作用在光照下通过去磷酸化而被激活(Wu等2014)。受低温胁迫的水稻中, SPS磷酸化过程发生变化, 导致SPS活性发生改变, 进而影响植物体内的糖代谢, 由此参与对非生物逆境胁迫的响应(Almadanim等2017)。SPS的活性受自身生长发育的调节以及环境因子的影响, 包括光照、温度、CO<sub>2</sub>浓度以及营养状态等。但是, 目前尚不清楚引起这些SPS活性变化的具体分子机制, 调节SPS活性的机理也有待于进一步探索与研究。

SPS作为高等植物的一个关键限速酶, 它的调控是一个复杂的过程。目前对于SPS转录调控过程并不清晰, SPS参与的各种生物学功能的分子机制和信号网络系统通路还不清楚。随着科学技术的发展与进步, 借助于生物信息学和分子生物学等不同技术和手段, 进一步对SPS在蔗糖代谢以及植物生长发育中的功能以及具体的调控机理进行解析, 有助于为提高作物产量和改良作物品质提供理论依据。

#### 参考文献(References)

- Almadanim MC, Alexandre BM, Rosa MTG, et al (2017). Rice calcium-dependent protein kinase OsCPK17 targets plasma membrane intrinsic protein and sucrose phosphate synthase and is required for a proper cold stress response. *Plant Cell Environ*, 40 (7): 1197–1213
- Bahaji A, Baroja-Fernandez E, Ricarte-Bermejo A, et al (2015). Characterization of multiple *SPS* knockout mutants reveals redundant functions of the four *Arabidopsis* sucrose phosphate synthase isoforms in plant viability, and strongly indicates that enhanced respiration and accelerated starch turnover can alleviate the blockage of sucrose biosynthesis. *Plant Sci*, 238 (9): 135–147
- Bruneau JM, Worrell AC, Cambou B, et al (1991). Sucrose phosphate synthase, a key enzyme for sucrose biosynthesis in plants: protein purification from corn leaves and immunological detection. *Plant Physiol*, 96 (2): 473–478
- Castleden CK, Aoki N, Gillespie VJ, et al (2004). Evolution and function of the sucrose-phosphate synthase gene families in wheat and other grasses. *Plant Physiol*, 135 (3): 1753–1764
- Chen S (2005). Differential expression of sucrose-phosphate synthase isoenzymes in tobacco reflects their functional specialization during dark-governed starch mobilization in source leave. *Plant Physiol*, 3 (139): 1163–1174
- Geigenberger P, Reimholz R, Deiting U, et al (1999). Decreased expression of sucrose phosphate synthase strongly inhibits the water stress-induced synthesis of sucrose in growing potato tubers. *Plant J*, 19 (2): 119–129
- Guy CL, Huber JLA, Huber SC (1992). Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant Physiol*, 100 (1): 502–508
- Haigler CH, Singh B, Zhang D, et al (2007). Transgenic cotton over-producing spinach sucrose phosphate synthase showed enhanced leaf sucrose synthesis and improved fiber quality under controlled environmental conditions. *Plant Mol Biol*, 63 (6): 815–832
- Hao H (2012). Cloning and genetic transformation of sugar beet sucrose phosphate synthetase (SPS) gene (dissertation). Harbin: Heilongjiang University (in Chinese with English abstract) [郝慧(2012). 甜菜蔗糖磷酸合成酶 (SPS)基因的克隆及其遗传转化(学位论文). 哈尔滨: 黑龙江大学]
- Harbron S, Foyer C, Walker D (1981). The purification and properties of sucrose-phosphate synthetase from spinach leaves: the involvement of this enzyme and fructose bio-phosphatase in the regulation of sucrose biosynthesis. *Arch Biochem Biophys*, 212 (1): 237–246
- Hashida Y, Hirose T, Okamura M, et al (2016). A reduction of sucrose phosphate synthase (SPS) activity affects sucrose/starch ratio in leaves but does not inhibit normal plant growth in rice. *Plant Sci*, 25 (3): 40–49
- Hawker JS (1971). Enzymes concerned with sucrose synthesis and transformations in seeds of maize broad bean and castor bean. *Phytochemistry*, 10 (10): 2313–2322
- Hirose T, Hashida Y, Aoki N, et al (2014). Analysis of gene-disruption mutants of a sucrose phosphate synthase gene in rice, *OsSPS1*, shows the importance of sucrose synthesis in pollen germination. *Plant Sci*, 225 (8): 102–106
- Hou LX, He QW, Zhao SG, et al (2008). Gene cloning of melon sucrose phosphate synthase and construction of plant engineering vector. *J Fruit Trees*, 25 (4): 548–551 (in

- Chinese with English abstract) [侯丽霞, 何启伟, 赵双宜等(2008). 甜瓜蔗糖磷酸合成酶基因全克隆及工程载体的构建. 果树学报, 25 (4): 548–551]
- Huang TW, Luo XL, Shan ZY, et al (2016). Cloning and tissue expressions of sucrose phosphate synthase gene in cassava. *Fujian Agr J*, 31 (12): 1273–1279 (in Chinese with English abstract) [黄堂伟, 罗兴录, 单忠英等(2016). 木薯蔗糖磷酸合成酶基因克隆及组织表达分析. 福建农业学报, 31 (12): 1273–1279]
- Huber (1983). Role of sucrose-phosphate synthase in partitioning of carbon in leaves. *Plant Physiol*, 71 (4): 818–821
- Huber SC, Huber JL (1996). Role and regulation of sucrose phosphate synthase in higher plants. *Plant Physiol*, 47 (1): 431–444
- Jiang SY, Chi YH, Wang JZ, et al (2015). Sucrose metabolism gene families and their biological functions. *Sci Rep*, 30 (5): 1758
- Klein RR, Crafrs-Brander SJ, Salvucci ME (1993). Cloning and developmental expression of the sucrose-phosphate-synthase gene from spinach. *Planta*, 190 (4): 498–510
- Langenkämper G, Fung RWM, Newcomb RD, et al (2002). Sucrose phosphate synthase genes in plants belong to three different families. *Mol Evol*, 54 (3): 322–332
- Li GH, Cui KH (2018). Effects of nitrogen on sucrose phosphate synthase in rice leaves and its relationship with the accumulation and yield of compounds. *Acta Physiol Sin*, 54 (7): 1195–1204 (in Chinese with English abstract) [李国辉, 崔克辉(2018). 氮对水稻叶蔗糖磷酸合成酶的影响及其与同化物积累和产量的关系. 植物生理学报, 54 (7): 1195–1204]
- Li W, Shao YZ, Zhuang JP, et al (2006). Relationship between sucrose phosphate synthase and ripening, senescence of banana fruit. *Acta Horti Sin*, 33 (5): 1087–1089 (in Chinese with English abstract) [李雯, 邵远志, 庄军平等(2006). 蔗糖磷酸合成酶与香蕉果实成熟、衰老的关系. 园艺学报, 33 (5): 1087–1089]
- Lunn JE, McRae E (2003). New complexities in the synthesis of sucrose. *Curr Opin Plant Biol*, 6 (3): 208–214
- Linda L, Xu NF, Robert L, et al (2007). Phylogenetic and expression analysis of sucrose phosphate synthase isozymes in plants. *Plant Physiol*, 164: 923–933
- Meng HL, Yang SC, Zha YH, et al (2013). Cloning and prokaryotic expression of sucrose phosphate synthetase gene from *Dendrobium candidum*. *Acta Bot Sin*, 33 (4): 692–696 (in Chinese with English abstract) [孟衡玲, 杨生超, 查应洪等(2013). 铁皮石斛蔗糖磷酸合成酶基因的克隆与原核表达. 西北植物学报, 33 (4): 692–696]
- Nemati F, Ghanati F, Gavlighi HA, et al (2018). Comparison of sucrose metabolism in wheat seedlings during drought stress and subsequent recovery. *Biol Plant*, 62 (3): 595–599
- Okamura M, Aoki N, Hirose T, et al (2011). Tissue specificity and diurnal change in gene expression of the sucrose phosphate synthase gene family in rice. *Plant Sci*, 181 (2): 159–166
- Ruan YL, Jin Y, Yang YJ, et al (2010). Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat. *Mol Plant*, 3 (6): 942–955
- Solis-Guzmán MG, Argüello-Astorga G, López-Bucio J, et al (2017). *Arabidopsis thaliana* sucrose phosphate synthase (SPS) genes are expressed differentially in organs and tissues, and their transcription is regulated by osmotic stress. *Gene Expr Patterns*, 25 (26): 92–101
- Verma AK, Upadhyay SK, Verma PC, et al (2011). Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (*Saccharum*) cultivars. *Plant Biol*, 13 (2): 325–332
- Wang D, Zhao J, Hu B, et al (2018). Identification and expression profile analysis of the sucrose phosphate synthase gene family in *Litchi chinensis* Sonn. *Peer J*, 6 (3): e4379
- Wang J, Du J, Mu X, et al (2017). Cloning and characterization of the *Cerasus humilis* sucrose phosphate synthase gene (*ChSPS1*). *PLOS One*, 12 (10): e0186650
- Wei QJ, Ma ZZ, Le S, et al (2020). Identification and expression of *CsSPS* in citrus phosphoric sucrose synthase gene. *Acta Horti Sin*, 47 (1): 1–11 (in Chinese with English abstract) [魏清江, 马张正, 勒思等(2020). 柑橘磷酸蔗糖合成酶基因*CsSPS*的鉴定和表达. 园艺学报, 47 (1): 1–11]
- Wu X, Sklodowski K, Encke B, et al (2014). A kinase-phosphatase signaling module with BSK8 and BSL2 involved in regulation of sucrose-phosphate synthase. *J Proteome Res*, 13 (7): 3397–3409
- Yu X, Wang X, Fan J, et al (2007). Cloning and characterization of a sucrose phosphate synthase-encoding gene from muskmelon. *Am Soc Hort Sci*, 132 (4): 557–562
- Zhang W, Wang J, Huang Z, et al (2019). Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet. *Front Plant Sci*, 10 (4): 498

## Research advance of sucrose phosphate synthase (SPS) in higher plant

ZENG Dewen<sup>1,2</sup>, ZHU Longying<sup>1</sup>, FENG Yan<sup>1</sup>, ZHU Weimin<sup>1,2</sup>, ZHANG Yingying<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>*Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai Key laboratory of Protected Horticulture Technology, Shanghai 201403, China*

<sup>2</sup>*College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*

**Abstract:** Sucrose is the major product of photosynthesis, which directly or indirectly participates in various physiological and biochemical reactions of plants. Sucrose phosphate synthase is a key rate-limiting enzyme in regulating sucrose biosynthesis, and meanwhile modulates the transportation and accumulation of photosynthetic products in plants. Its enzyme activity directly reflects the ability of sucrose synthesis in plants. Sucrose phosphate synthase has a variety of functions, not only in regulation of the growth and development in plants, but also in response to multiple abiotic stresses. In this paper, we discussed the research advance of sucrose phosphate synthase in higher plants, including the diversity of sucrose phosphate synthase family, cloning, expression and functional diversity. This review provides some foundation for rational approaches to crop breeding.

**Key words:** sucrose synthesis; sucrose phosphate synthase; features; functional diversity

---

Received 2019-11-27 Accepted 2020-03-03

This work was supported by the Shanghai Municipal Agricultural Commission (Hu Nong Ke Gong Zi 2015No.6-2-3).

\*Corresponding author (renlife@163.com).