

引文格式: 李晨晓, 艾菊, 杨梅宏, 等. 马铃薯块茎淀粉合成相关基因在脱落酸和蔗糖诱导下的表达分析[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023, 38(3): 361–367. DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202207034

马铃薯块茎淀粉合成相关基因在脱落酸和蔗糖诱导下的表达分析*

李晨晓, 艾菊, 杨梅宏, 高冬丽**

(云南师范大学, 云南省生物质能与环境生物技术重点实验室, 云南昆明 650500)

摘要:【目的】在马铃薯块茎中确定能够促进淀粉合成基因表达的脱落酸(abscisic acid, ABA)和蔗糖处理体系。【方法】利用不同的溶液和条件,对马铃薯幼嫩块茎进行ABA、蔗糖和ABA+蔗糖处理;采用实时荧光定量PCR检测处理块茎中直链淀粉合成关键酶(granule-bound starch synthase I, *GBSSI*)基因、支链淀粉合成关键酶(starch branching enzyme III, *SBE3*)基因和淀粉合成限速酶大亚基(ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit 3, *APL3*)基因的表达,确定处理体系能否诱导基因表达;确定处理体系后,进一步检测其他9个淀粉合成基因的表达。【结果】实时荧光定量PCR检测表明:当处理溶液中包含氯化钙、琥珀酸钠和氯霉素等试剂,且马铃薯块茎置于处理溶液中28℃黑暗处理36h时,与对照相比,ABA或蔗糖处理可明显升高*GBSSI*和*APL3*的表达。对其他9个淀粉合成相关基因表达的检测结果显示:大部分合成基因正向响应ABA或蔗糖处理。【结论】本研究利用马铃薯块茎确定了能够促进淀粉合成基因表达的ABA和蔗糖处理体系,研究结果为进一步解析淀粉合成基因的转录调控机制奠定了基础。

关键词: 马铃薯; 淀粉合成基因; 脱落酸; 蔗糖; 表达

中图分类号: S532.01

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X(2023)03-0361-07

Expression Analysis of Starch Synthesis-related Genes Induced by Abscisic Acid and Sucrose in Potato Tubers

LI Chenxiao, AI Ju, YANG Meihong, GAO Dongli

(Key Laboratory of Yunnan Province for Biomass Energy and Environmental Biotechnology,
Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

Abstract: [Purpose] To define the effective abscisic acid (ABA) and sucrose treatments that could induce the expression of starch synthesis-related genes in potato tubers. [Methods] Young tubers were subjected to ABA, sucrose, and ABA+sucrose treatments using different solutions and conditions, and the expression levels of three genes including granule-bound starch synthase I (*GBSSI*), starch branching enzyme III (*SBE3*) and ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit 3 (*APL3*) were examined by quantitative reverse transcription PCR (RT-qPCR). After defining the effective treatment, the expression levels of other nine starch synthesis-related genes were examined. [Results] RT-qPCR result showed that when the treatment solutions contained CaCl_2 , sodium suc-

收稿日期: 2022-07-22

修回日期: 2023-03-23

网络首发日期: 2023-04-28

*基金项目: 国家自然科学基金地区基金项目(32060684); 云南省院士工作站(202105AF150028)。

作者简介: 李晨晓(1996—), 男, 山东泰安人, 在读硕士研究生, 主要从事马铃薯淀粉研究。

E-mail: 852435581@qq.com

**通信作者 Corresponding author: 高冬丽(1983—), 女, 山西忻州人, 博士, 副研究员, 主要从事马铃薯淀粉调控研究。E-mail: gdongli@126.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20230428.1018.001.html>



ciate, chloramphenicol and other agents, and young tubers were inoculated at 28 °C in the dark for 36 hours, the expression levels of *GBSSI* and *APL3* were obviously induced under ABA or sucrose treatments compared with their expression for the control. Further examination of the expression of nine starch synthesis-related genes found that most of them were positively responsive to the treatments. [**Conclusion**] Effective ABA and sucrose treatments that induce the expression of starch synthesis-related genes are defined. The results can lay a foundation for exploring the transcriptional regulation mechanism of starch synthesis in potato tuber.

Keywords: potato; starch synthesis-related genes; abscisic acid; sucrose; expression

马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 具有广泛的种植面积和丰富的淀粉资源。淀粉由 D-葡萄糖同聚物构成, 基于葡聚糖链中是否存在分支结构可将淀粉分为直链淀粉和支链淀粉。块茎是马铃薯淀粉积累的主要器官, 叶片合成的蔗糖运输到马铃薯块茎内, 在蔗糖合酶 (sucrose synthase, SuSy) 等多种酶的作用下生成葡萄糖-6-磷酸 (glucose 6-phosphate, G6P), 葡萄糖-6-磷酸/磷酸转运蛋白 (glucose-6-phosphate translocator, GPT) 转运 G6P 进入块茎淀粉体合成淀粉^[1]。淀粉前体物质腺苷二磷酸葡萄糖 (ADPG-glucose, ADPG) 的形成是淀粉合成的关键步骤, ADPG 主要由腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase) 催化葡萄糖-1-磷酸 (glucose 1-phosphate, G1P) 形成。ADPG 经过颗粒结合性淀粉合酶 (granule-bound starch synthase I, GBSSI) 的催化形成直链淀粉, 通过可溶性淀粉合酶 (soluble starch synthase, SS)、淀粉分支酶 (starch branching enzyme, SBE) 和淀粉去分支酶 (debranching enzyme, DBE) 等酶的相互协同作用催化形成支链淀粉^[2]。ATP/ADP 转运蛋白 (ATP-ADP translocator, NTT) 也发挥着重要的作用, NTT 将 ATP 从细胞质转运到质体, 为淀粉合成提供 ATP^[3]。

淀粉的积累与淀粉合成酶直接相关, 而淀粉合成酶基因的表达也与蔗糖和植物激素等因素密切相关。在小麦籽粒中, 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 含量与淀粉含量正相关^[4]。ABA 也可以影响籽粒中淀粉合成基因的表述, 进而影响淀粉的生物合成。ZHU 等^[5]研究表明: 水稻上位小穗中的 ABA 含量高于下位小穗, 且上位小穗中淀粉代谢有关基因的表达高于下位小穗。小麦灌浆过程中 ABA 调控 *SuSy2*、*AGPL1*、*AGPS1a*、*GBSSI*

和 *SBE* 等关键基因的表达, 进而影响直链淀粉和支链淀粉的合成^[6]。蔗糖是植物生长的能量来源, 同时也是信号分子。蔗糖为淀粉合成提供了碳源, 在红薯中外施蔗糖可提高淀粉合成基因的表达, 增加淀粉含量^[7]。GEIGER 等^[8]采用碳 14 示踪技术研究添加碳 14-蔗糖或碳 14-葡萄糖对马铃薯离体块茎代谢的影响, 发现蔗糖可促进离体幼嫩块茎淀粉含量的增加, 而葡萄糖可促进呼吸作用。蔗糖和 ABA 协同作用对籽粒灌浆和淀粉合成具有重要影响。外施蔗糖和 ABA, 可提高水稻籽粒的淀粉含量、淀粉合成相关酶活性及其基因表达, 同时能够促进籽粒灌浆, 增加产量^[9]; LI 等^[10]研究发现: ABA 或蔗糖单独处理离体玉米胚乳, 对其淀粉含量、AGPase 酶活性及基因表达均有促进作用, 但其促进程度远低于 ABA 和蔗糖共同处理。

淀粉的合成不仅需要多种酶参与, 而且也受转录因子的调控。在小麦、玉米和水稻等作物中已经报道了多种转录因子调控淀粉的合成^[11]。在马铃薯中, 淀粉合成基因的功能已被广泛研究, 然而淀粉合成基因的转录调控机制尚不清楚。以马铃薯块茎为材料, 确定能够促进淀粉合成基因表达的 ABA 和蔗糖体系, 进而通过转录组测序挖掘差异表达的转录因子, 可为解析马铃薯淀粉合成的转录调控机制提供参考。VISSER 等^[12]将马铃薯 *GBSSI* 的启动子连接到 β -葡萄糖苷酸酶基因 (β -glucuronidase, *GUS*), 遗传转化后获得了转基因植株, 将阳性植株的离体叶片置于高浓度蔗糖溶液中发现 *GUS* 活性明显增强, 说明 *GBSSI* 的表达受蔗糖诱导。以上试验检测的是蔗糖处理下叶片中淀粉合成基因的表达, 但适合于马铃薯块茎的 ABA 和蔗糖处理体系鲜有报道, 淀粉合成基因如何响应 ABA 和蔗糖处理也知之甚少。

本研究以马铃薯块茎为材料,利用文献报道的3种体系进行ABA和蔗糖处理,最终确定能够诱导淀粉合成相关基因表达的处理体系,研究结果可为进一步探索由转录因子介导的ABA或蔗糖调控马铃薯淀粉合成机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

将苗龄1个月的二倍体马铃薯材料CIP151组培苗种植于云南师范大学校园温室内。植株生长约3个月时,收获直径约0.5 cm的幼嫩块茎,将其横切为4~5片备用。

1.2 试验方法

1.2.1 淀粉合成基因的筛选

VAN HARSSELAAR等^[13]对马铃薯淀粉合成基因进行了全基因组分析,并提供了淀粉合成基因的编号。从Spud DB Potato Genomics Resource (<http://spuddb.uga.edu/>)下载DM转录组数据,并找到VAN HARSSELAAR等^[13]报道的淀粉合成基因在各组织每千个碱基转录每百万映射读取的碎片值(fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments, FPKM)。根据FPKM值,筛选出在块茎中高表达的基因,用于后续RT-qPCR分析。

1.2.2 ABA和蔗糖处理

按照文献报道,对马铃薯块茎薄片依次进行不同方式的处理,以便最终筛选出能够促进淀粉合成基因表达的体系。

第1次处理是按照HUANG等^[14]的报道,略有改动。首先将块茎薄片用10 mmol/L吗啉乙磺酸溶液(pH 6.5)预处理10~20 min,同时准备以下处理溶液:(1)对照处理:1/2 MS溶液+200 mmol/L甘露醇(作为渗透压的对照);(2)蔗糖处理:1/2 MS溶液+200 mmol/L蔗糖;(3)ABA处理:1/2 MS溶液+200 mmol/L甘露醇+100 μ mol/L ABA;(4)蔗糖+ABA处理:1/2 MS溶液+200 mmol/L蔗糖+100 μ mol/L ABA。将处理溶液各取5 mL放置于100 mL三角瓶中,每瓶加入预处理后的块茎薄片6~9片,将三角瓶置于摇床(28 $^{\circ}$ C, 60 r/min)黑暗处理24 h。每个处理设置3个重复。

第2次是根据GEIGER等^[8]的报道。首先将块茎薄片在10 mmol/L吗啉乙磺酸溶液(pH 6.5)中预处理10~20 min,同时准备以下处理溶液:

(1)对照处理:吗啉乙磺酸溶液+200 mmol/L甘露醇;(2)蔗糖处理:10 mmol/L吗啉乙磺酸溶液+200 mmol/L蔗糖;(3)ABA处理:吗啉乙磺酸溶液+200 mmol/L甘露醇+100 μ mol/L ABA;(4)蔗糖+ABA处理:10 mmol/L吗啉乙磺酸溶液+200 mmol/L蔗糖+100 μ mol/L ABA。将处理溶液各取5 mL放置于100 mL三角瓶中,每瓶加入预处理后的块茎薄片6~9片,将三角瓶置于摇床(22 $^{\circ}$ C, 90 r/min)黑暗处理30 min。每个处理设置3个重复。

第3次处理是按照HU等^[15]的报道。准备以下处理溶液:(1)对照:基础溶液(20 mmol/L氯化钙+20 mmol/L琥珀酸钠+10 μ mol/L氯霉素, pH 5.0)+200 mmol/L甘露醇+5 mmol/L葡萄糖;(2)蔗糖处理:基础溶液+200 mmol/L蔗糖;(3)ABA处理:基础溶液+200 mmol/L甘露醇+5 mmol/L葡萄糖+100 μ mol/L ABA;(4)基础溶液+200 mmol/L蔗糖+100 μ mol/L ABA。将处理溶液各取5 mL放置于100 mL三角瓶中,每瓶加入预处理后的块茎薄片6~9片,将三角瓶置于摇床(28 $^{\circ}$ C)黑暗静置36 h。每个处理设置3个重复。

1.2.3 RT-qPCR

为了便于分析ABA和蔗糖处理的效果,采用RT-qPCR技术检测基因的表达量。将处理完的块茎薄片用滤纸轻轻拭干水分,提取总RNA,反转录为cDNA;以Actin为内参基因,对12个基因进行qRT-PCR,各基因的引物序列见表1。qRT-PCR反应体系为2 $\times$ TB Green Premix Ex TaqTM II 10.0 μ L,稀释到1000 μ mol/L的特异PCR上、下游引物各0.8 μ L, 50 $\times$ ROX Reference Dye II 0.4 μ L,稀释5倍的cDNA 2.0 μ L,加RNase ddH₂O至总体积为20.0 μ L。反应程序为:95 $^{\circ}$ C 30 s, 40个循环;95 $^{\circ}$ C 5 s, 60 $^{\circ}$ C 30 s。为建立PCR产物的溶解曲线,待扩增反应结束后,按95 $^{\circ}$ C 15 s; 60 $^{\circ}$ C 60 s; 95 $^{\circ}$ C 15 s;并从60 $^{\circ}$ C缓慢升温到95 $^{\circ}$ C。每个反应3次生物学重复,3次技术重复,采用2^{- Δ ACT}法计算相对表达量^[16]。

2 结果与分析

2.1 筛选的块茎淀粉合成基因

根据淀粉合成基因的FPKM值,筛选出12个在块茎中高表达的基因(表2)。这些基因的表达丰度有所差异,如SuSy4、GPT2.1、NTT2、APL3、

表 1 RT-qPCR 所用引物
Tab. 1 Primers used for RT-qPCR

基因名称 gene name	引物序列 (5'→ 3') primer sequence
<i>SuSy4</i>	TGAGTGGTACGCCAAAAATCCAC/CTCACCATTCTCTACTCGGT
<i>GPT2.1</i>	CAATTGGTCATGTGGCTGCA/TGAAGTTGAGTTCAGTAATAGCAGCA
<i>NTT2</i>	TTTGACCCCTGCAAAGAAATGG/CTCCCAACCATGCAAGAACAA
<i>APL3</i>	CCCACCTCTAATGATTTTGGCTCTG/TCCACAGAACAACTCTCGCAAG
<i>AGPSI.1</i>	CTCACTTTTGATGGGGGCAGAT/ATCCATCTGTTTCCCTAGCCG
<i>GBSSI</i>	GCAGACTTGAGGAGCAGAAAGG/GATCATGTGAGCCAAAGGGAC
<i>SBE3</i>	CGAACATGTGTGGCTTATTACAGAGT/ACATGCGTTTCATCAACTCTGTAAT
<i>SS2</i>	GGCAATTTGAGTGTCAACACAATG/TGAGTCCTCTACTGCATGAAC
<i>SS3</i>	ATGGACTCACTTACAGTTCTGCG/CTATTCTAACTTTCTAGCAGCATGG
<i>SS5</i>	CCCGGATGTGCTTCATATACACA/GATTTGTTGTATCTTGCAGACGGT
<i>ISA1.1</i>	AGTATATATTGCCTTTAACGCCAGC/TGGATGAATAACTGAGCATCGGAT
<i>ISA2</i>	ATATCGTAGGTGACCTGTTTGTTG/AGTCTCTGAGCTTCAAACAGCA
<i>Actin</i>	GGGATGGAGAAGTTTGGTGGTGG/CTTCGACCAAGGGATGGTGTAGC

表 2 淀粉合成基因的 FPKM 值
Tab. 2 FPKM value of starch synthesis-related genes

基因 gene	编号 ID	块茎1 tuber 1	块茎2 tuber 2	匍匐茎 stolon	花 flower	萼片 sepal	雄蕊 stamen	花瓣 petal	心皮 carpel	叶片 leaf	叶柄 petiole
<i>SuSy4</i>	PGSC0003DMT400007506	812	1522	15	259	68	126	294	84	1	2
<i>GPT2.1</i>	PGSC0003DMT400013500	317	426	4	0	0	0	0	1	0	0
<i>NTT2</i>	PGSC0003DMT400073724	1292	974	139	129	123	62	67	124	217	73
<i>APL3</i>	PGSC0003DMT400001935	359	182	13	26	24	7	19	47	15	52
<i>AGPSI.1</i>	PGSC0003DMT400079823	447	193	13	83	66	4	27	37	301	184
<i>GBSSI</i>	PGSC0003DMT400031568	498	703	131	44	63	4	7	84	238	60
<i>SBE3</i>	PGSC0003DMT400025846	173	247	18	17	21	14	29	18	14	14
<i>SS2</i>	PGSC0003DMT400003356	53	55	24	19	39	9	25	18	28	26
<i>SS3</i>	PGSC0003DMT400042496	24	24	6	13	7	10	10	6	17	6
<i>SS5</i>	PGSC0003DMT400078688	14	17	1	2	1	1	1	3	0	1
<i>ISA1.1</i>	PGSC0003DMT400053345	63	27	16	16	14	9	6	29	46	25
<i>ISA2</i>	PGSC0003DMT400002502	23	19	6	27	13	10	16	9	23	14

AGPSI.1 和 *GBSSI* 的表达丰度总体上高于 *SBE3*、*SS2*、*SS3*、*SS5*、*ISA1.1* 和 *ISA2*，且这些基因在块茎的表达量均高于在其他组织的表达量。

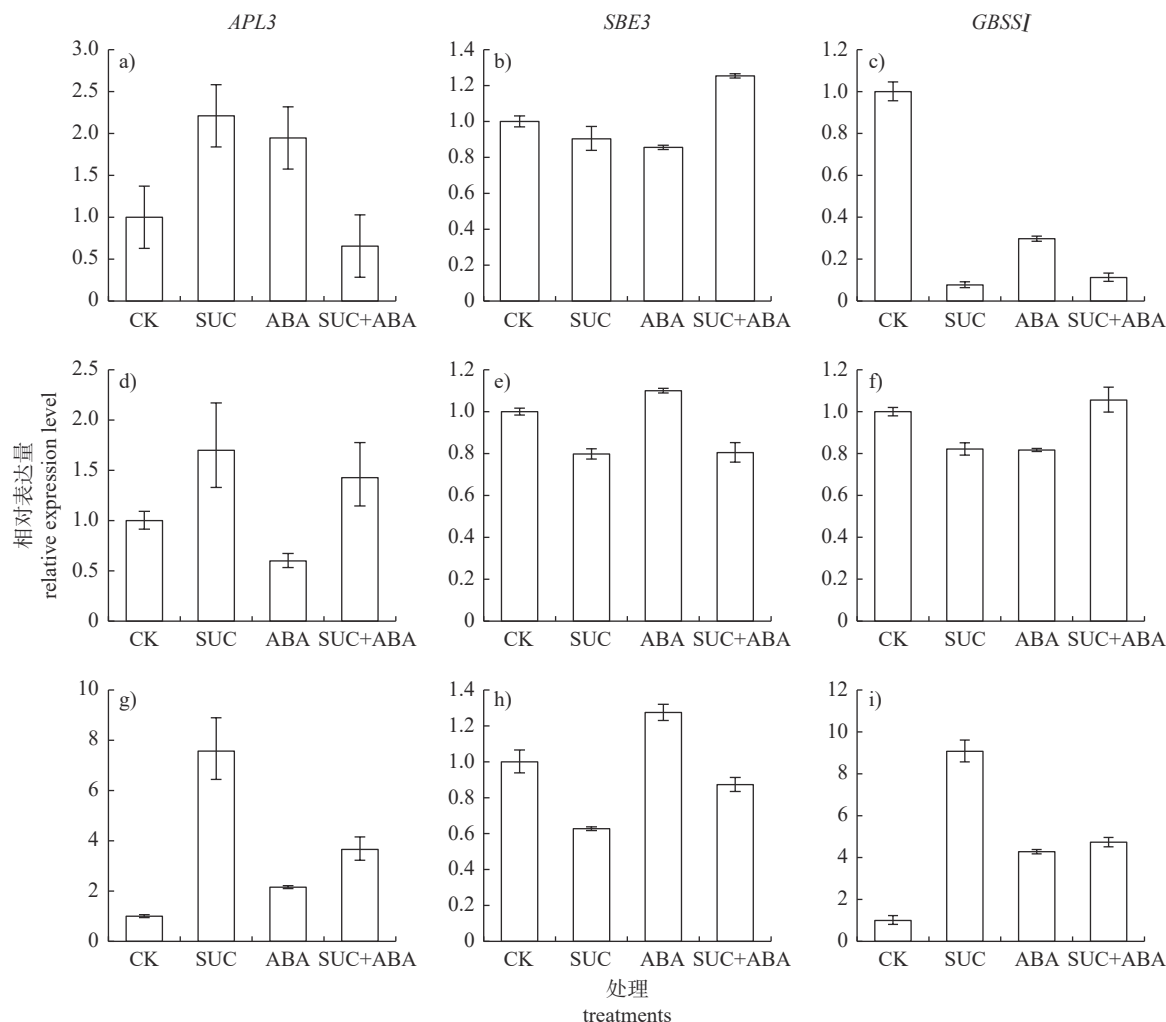
2.2 ABA 和蔗糖处理体系比较

第 1 次处理的基因表达检测结果 (图 1a~c) 表明：*APL3* 的表达受 ABA 和蔗糖诱导，但 *GBSSI* 的表达受 ABA 和蔗糖的抑制，鉴于该结果与文献报道^[12]相矛盾，故对块茎切片进行了第 2 次处理。qRT-PCR 结果 (图 1d~f) 表明：第 2 次处理对 *SBE3* 和 *GBSSI* 的表达影响较小。第 1、2 次处理都未能有效地促进合成基因表达，故对块茎切片进行了第 3 次处理。qRT-PCR 结果 (图 1g~i)

表明：第 3 次处理对 *SBE3* 的表达影响不大，即处理造成的表达不高于对照的 2 倍，但提高了 *GBSSI* 和 *APL3* 的表达，尤其是与对照相比，蔗糖处理使 *APL3* 的表达提高了约 8 倍、使 *GBSSI* 的表达提高了约 9 倍，说明此次处理能够提高淀粉合成基因的表达。

2.3 ABA 和蔗糖处理下淀粉合成基因的表达

确定第 3 次处理为可行的处理体系后，进一步检测了 *SuSy4*、*GPT2.1*、*NTT2*、*AGPSI.1*、*SS2*、*SS3*、*SS5*、*ISA1.1* 和 *ISA2* 基因在第 3 次处理下的表达情况。结果 (图 2) 表明：与对照相比，ABA 处理可诱导 *SS5*、*ISA1.1*、*AGPSI.1*、*GPT2.1* 和



注: CK. 对照, SUC. 蔗糖, ABA. 脱落酸; 下同。

Note: CK. control, SUC. sucrose, ABA. abscisic acid; the same as below.

图1 第1次(a~c)、第2次(d~f)和第3次(g~i)处理的 *GBSSI*、*SBE3* 和 *APL3* 基因表达量

Fig. 1 Expression levels of *GBSSI*, *SBE3* and *APL3* under the 1st (a-c), the 2nd (d-f), and the 3rd (g-i) treatment

NTT2 基因表达量升高, 其中 *SS5* 基因的诱导表达量较高, 为对照的 3.5 倍; 蔗糖处理可诱导 *SS3*、*SuSy4*、*ISA1.1*、*AGPS1.1*、*GPT2.1* 和 *NTT2* 基因表达量升高, 其中 *GPT2.1* 基因诱导表达量最高, 为对照的 38 倍。以上结果说明大部分淀粉合成基因的表达都受 ABA 和蔗糖诱导, 但诱导表达程度有较大差异。

3 讨论

本研究发现: 第 3 次处理使用的溶液和条件能够诱导 *GBSSI* 和 *APL3* 表达; 进一步检测 *SuSy4* 等 9 个基因的表达发现: 大部分合成基因都正向响应蔗糖或 ABA 处理, 这与文献报道^[17]一致。CHEN 等^[17]研究发现: 虽然蔗糖单独处理能诱导

玉米胚乳淀粉合成基因的表达, 但蔗糖和 ABA 共同处理能更有效地诱导基因表达。从本研究检测的淀粉合成基因来看, ABA 和蔗糖共同处理诱导了大部分淀粉合成基因的表达, 但除 *SuSy4* 外, 两者共同处理的诱导效果并不优于 ABA 或蔗糖单独处理。转录水平的差异性可能是试验所用组织和处理条件不同所致。

马铃薯中报道的可溶性淀粉合成酶包括 *SSI*、*SSII* 和 *SSIII*。*SSI* 主要在叶片中表达, 负责叶片中瞬时淀粉的合成^[18]。*SSIII* 是块茎中主要的可溶性淀粉合成酶, 在块茎中沉默 *SSIII* 导致其丧失了 80% 的活性, 从而降低了支链淀粉的合成, 并改变了淀粉颗粒的形状^[19]。同时沉默 *SSII* 和 *SSIII*, 其淀粉颗粒形状的缺陷更加明显^[19-20],

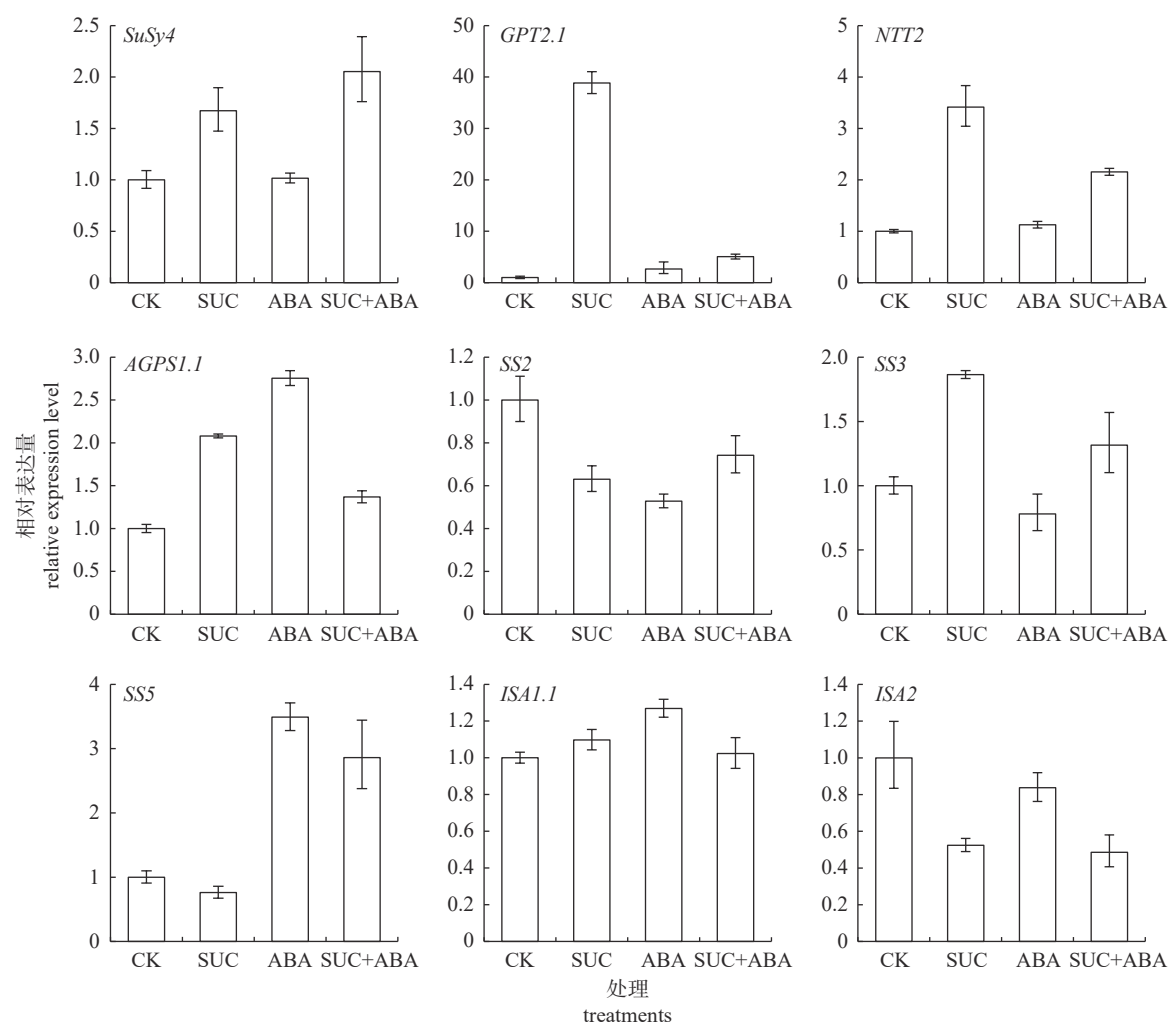


图 2 不同处理下淀粉合成途径相关基因的表达量

Fig. 2 Expression levels of starch synthesis-related genes under different treatments

说明 *SSII* 和 *SSIII* 在功能上具有冗余性。VAN HARSSELAAR 等^[13]对马铃薯淀粉合成基因进行了全基因组分析, 找到 1 个在块茎中特异表达的 *SS5*, 其表达受 ABA 和 ABA+蔗糖处理的诱导。马铃薯 *SS5* 的表达特异性及诱导表达的特点暗示 *SS5* 可能参与淀粉合成, 其功能值得深入研究。

淀粉生物合成受到一系列酶的协同调控, 淀粉合成相关酶的磷酸化以及复合体的形成等都对淀粉合成具有重要作用^[21]。同时, 越来越多的证据表明转录调控对淀粉生物合成具有重要作用^[11]。HUANG 等^[14]对玉米胚乳进行了 ABA、蔗糖和 ABA+蔗糖处理, 对处理后的样品进行转录组测序发现: 有 57 个转录因子在 3 种处理后共同上调或下调, 其中的 47 个在胚乳中表达较高; 对其中的 1 个 AP2/ERF 家族转录因子 *ZmEREB156* 分析发现该蛋白可以结合合成基因的启动子。HU 等^[15]对玉米籽粒进行葡萄糖、蔗糖、赤霉素

和脱落酸处理, 发现只有脱落酸处理能够诱导 *SSI* 表达; 进一步研究发现 *SSI* 启动子中的 CACCG 是响应 ABA 诱导的核心结构域, AP2/ERF 家族转录因子 *ABI4* 能够结合 CACCG, 从而调控淀粉合成。大麦淀粉去分支酶基因 *ISA1* 的启动子含有糖响应元件 SURE, 且 *ISA1* 的表达受蔗糖诱导^[22], 以甘薯中结合 SURE 元件的转录因子同源序列为探针, 在大麦胚乳 cDNA 文库中筛选出 1 个 WRKY 家族蛋白 *SUSIBA2*, 它能够结合 *ISA1* 启动子的 SURE 元件, 从而调控大麦籽粒淀粉合成。以上研究为阐明 ABA 和蔗糖促进淀粉合成提供了理论依据。目前, 马铃薯块茎淀粉合成转录因子尚无报道, 确定有效的脱落酸和蔗糖诱导体系有利于通过转录组测序挖掘差异表达的转录因子, 从而为解析马铃薯淀粉合成的转录调控机制提供参考。

4 结论

本研究确定了第3次处理使用的溶液(含有氯化钙、琥珀酸钠和氯霉素等试剂)和条件(28℃黑暗处理36h)适用于马铃薯块茎ABA和蔗糖处理。在该处理体系下,大部分淀粉合成基因的表达都受到ABA和蔗糖诱导。诱导体系的建立为进一步解析ABA和蔗糖介导的马铃薯淀粉合成转录调控机制奠定了基础。

[参考文献]

- [1] KAMMERER B, FISCHER K, HILPERT B, et al. Molecular characterization of a carbon transporter in plastids from heterotrophic tissues: the glucose 6-phosphate/phosphate antiporter[J]. The Plant Cell, 1998, 10(1): 105. DOI: [10.2307/3870632](https://doi.org/10.2307/3870632).
- [2] BLENNOW A, JENSEN S L, SHAIK S S, et al. Future cereal starch bioengineering: cereal ancestors encounter gene technology and designer enzymes[J]. Cereal Chemistry, 2013, 90(4): 274. DOI: [10.1094/CCHEM-01-13-0010-FI](https://doi.org/10.1094/CCHEM-01-13-0010-FI).
- [3] TJADEN J, MÖHLMANN T, KAMPFENKEL K, et al. Altered plastidic ATP/ADP-transporter activity influences potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber morphology, yield and composition of tuber starch[J]. The Plant Journal, 1998, 16(5): 531. DOI: [10.1046/j.1365-313x.1998.00317.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1998.00317.x).
- [4] 柏新付, 蔡永萍, 聂凡. 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系[J]. 植物生理学通讯, 1989, 25(3): 40. DOI: [10.13592/j.cnki.ppj.1989.03.013](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.1989.03.013).
- [5] ZHU G H, YE N H, YANG J C, et al. Regulation of expression of starch synthesis genes by ethylene and ABA in relation to the development of rice inferior and superior spikelets[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(11): 3907. DOI: [10.1093/jxb/err088](https://doi.org/10.1093/jxb/err088).
- [6] MUKHERJEE S, LIU A H, DEOL K K, et al. Transcriptional coordination and abscisic acid mediated regulation of sucrose transport and sucrose-to-starch metabolism related genes during grain filling in wheat[J]. Plant Science, 2015, 240(5): 143. DOI: [10.1016/j.plantsci.2015.09.010](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.09.010).
- [7] AHN Y O, KIM S H, KIM C Y, et al. Exogenous sucrose utilization and starch biosynthesis among sweet potato cultivars[J]. Carbohydrate Research, 2010, 345(1): 55. DOI: [10.1016/j.carres.2009.08.025](https://doi.org/10.1016/j.carres.2009.08.025).
- [8] GEIGER M, STITT M, GEIGENBERGER P, et al. Metabolism in slices from growing potato tubers responds differently to addition of sucrose and glucose[J]. Planta, 1998, 206: 234. DOI: [10.1007/s004250050395](https://doi.org/10.1007/s004250050395).
- [9] CHEN T T, LI G Y, ISLAM M R, et al. Absciscic acid synergizes with sucrose to enhance grain yield and quality of rice by improving the source-sink relationship[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 525. DOI: [10.1186/s12870-019-2126-y](https://doi.org/10.1186/s12870-019-2126-y).
- [10] LI Y P, YU G W, LYU Y N, et al. Combinatorial interaction of two adjacent *cis*-active promoter regions mediates the synergistic induction of *Bt2* gene by sucrose and ABA in maize endosperm[J]. Plant Science, 2018, 274: 332. DOI: [10.1016/j.plantsci.2018.06.003](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.06.003).
- [11] LOPEZ-GONZALEZ C, JUAREZ-COLUNGA S, MORALES-ELIAS N C, et al. Exploring regulatory networks in plants: transcription factors of starch metabolism[J]. Peer Journal, 2019, 7: e6841. DOI: [10.7717/peerj.6841](https://doi.org/10.7717/peerj.6841).
- [12] VISSER R G, STOLTE A, JACOBSEN E. Expression of a chimaeric granule-bound starch synthase-*GUS* gene in transgenic potato plants[J]. Plant Molecular Biology, 1991, 17(4): 691. DOI: [10.1007/BF00037054](https://doi.org/10.1007/BF00037054).
- [13] VAN HARSELAAAR J K, LORENZ J, SENNING M, et al. Genome-wide analysis of starch metabolism genes in potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. BMC Genomics, 2017, 18: 37. DOI: [10.1186/s12864-016-3381-z](https://doi.org/10.1186/s12864-016-3381-z).
- [14] HUANG H H, XIE S D, XIAO Q L, et al. Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, *ZmEREB156*[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 27590. DOI: [10.1038/srep27590](https://doi.org/10.1038/srep27590).
- [15] HU Y F, LI Y P, ZHANG J J, et al. Binding of ABI4 to a CACCG motif mediates the ABA-induced expression of the *ZmSSI* gene in maize (*Zea mays* L.) endosperm[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(16): 5979. DOI: [10.1093/jxb/ers246](https://doi.org/10.1093/jxb/ers246).
- [16] SCHMITTGEN T D, LIVAK K J. Analyzing real-time PCR data by the comparative C_T method[J]. Nature Protocols, 2008, 3(6): 1101. DOI: [10.1038/nprot.2008.73](https://doi.org/10.1038/nprot.2008.73).
- [17] CHEN J, HUANG B Q, LI Y P, et al. Synergistic influence of sucrose and abscisic acid on the genes involved in starch synthesis in maize endosperm[J]. Carbohydrate Research, 2011, 346(13): 1684. DOI: [10.1016/j.carres.2011.05.003](https://doi.org/10.1016/j.carres.2011.05.003).
- [18] KOSSMANN J, ABEL G J, SPRINGER F, et al. Cloning and functional analysis of a cDNA encoding a starch synthase from potato (*Solanum tuberosum* L.) that is predominantly expressed in leaf tissue[J]. Planta, 1999, 208(4): 503. DOI: [10.1007/s004250050587](https://doi.org/10.1007/s004250050587).
- [19] EDWARDS A, FULTON D C, HYLTON C M, et al. A combined reduction in activity of starch synthases II and III of potato has novel effects on the starch of tubers[J]. Plant Journal, 1999, 17(3): 251. DOI: [10.1046/j.1365-313X.1999.00371.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00371.x).
- [20] LLOYD J R, LANDSCHUTZE V, KOSSMANN J. Simultaneous antisense inhibition of two starch-synthase isoforms in potato tubers leads to accumulation of grossly modified amylopectin[J]. Biochemistry Journal, 1999, 338(2): 515. DOI: [10.1042/0264-6021:3380515](https://doi.org/10.1042/0264-6021:3380515).
- [21] TETLOW I J, WAIT R, LU Z X, et al. Protein phosphorylation in amyloplasts regulates starch branching enzyme activity and protein-protein interactions[J]. The Plant Cell, 2004, 16(3): 694. DOI: [10.1105/tpc.017400](https://doi.org/10.1105/tpc.017400).
- [22] SUN C, PALMQVIST S, OLSSON H, et al. A novel WRKY transcription factor, *SUSIBA2*, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the *iso1* promoter[J]. The Plant Cell, 2003, 15(9): 2076. DOI: [10.1105/tpc.014597](https://doi.org/10.1105/tpc.014597).

责任编辑: 何馨成