

植物转化酶的种类、特性与功能

潘秋红¹ 张大鹏^{2,*}

中国农业大学¹ 食品科学与营养工程学院, ² 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100094

Isoforms, Characteristics and Roles of Plant Invertases

PAN Qiu-Hong¹, ZHANG Da-Peng^{2,*}

¹College of Food Science and Nutritional Engineering, ²State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, China Agricultural University, Beijing 100094

提要 介绍了植物转化酶的种类、生化特性以及生理功能的研究现状, 着重讨论酸性转化酶在参与光合作用调节、韧皮部卸载、贮藏器官糖的组成、细胞渗透调节以及细胞对胁迫的响应中的作用, 同时对今后这一领域的研究前景提出了一些看法。

关键词 植物转化酶; 种类; 特性; 生理功能

在大多数高等植物中, 蔗糖是同化物运输的主要形式, 蔗糖从源向库运输的主要驱动力是蔗糖浓度梯度所引起的膨压, 而这种蔗糖浓度梯度受库器官中蔗糖的利用率和依赖于ATP的蔗糖跨膜运输的调节。在不同亚细胞区域, 蔗糖的利用途径不同, 如糖酵解和三羧酸循环途径, 产生ATP和NADPH; 也可合成初级产物, 促进植物生长、发育; 或转变为多聚物如淀粉、三酰甘油酯或多肽等, 以便长期贮藏; 或转变为次级产物, 供植物能应付昆虫和其它不良环境的伤害。蔗糖还可作为碳源和能源为植物利用, 首先依赖其裂解形成己糖, 这一过程至少受两类不同酶的催化^[1]。一类为蔗糖合酶(sucrose synthase, EC. 2.4.1.13), 其在尿苷二磷酸(UDP)存在下, 可催化蔗糖裂解为尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖, 这一反应是可逆的。蔗糖合酶主要存在于细胞质中。另一类为转化酶(invertase, EC. 3.2.1.26), 催化蔗糖裂解形成葡萄糖和果糖, 这一反应是不可逆的。

转化酶广泛存在于微生物、动物和植物中, 关于它的研究也有将近90年的历史。在过去的几十年中, 人们已从许多植物和组织中分离纯化了转化酶, 并对其生化特性和功能进行了广泛的研究。尤其是近年来, 随着分子生物学手段的运用, 有关植物转化酶的生理功能的研究取得了令人瞩目的成就。本文就上述几方面作些介绍, 并对今后这一领域的研究前景作了展望。

1 植物转化酶的种类

高等植物转化酶依据其溶解性、亚细胞定位

和最适pH不同, 分为3种类型^[2]。(1)可溶性酸性转化酶(soluble acid invertase, SAI), 主要存在于液泡中, 其活性最适pH为酸性(4.5~5.0), 等电点(pI)较低, 约为5.0左右。(2)可溶性中性或碱性转化酶(neutral or alkaline invertase), 存在于细胞质中, 其活性的最适pH为中性或弱碱性(pH 7.0~8.0), pI约为4.5~5.0, 在植物组织中, 活性通常较低。(3)细胞壁结合的酸性转化酶(cell wall-bound invertase, CWI), 其活性最适pH为酸性(4.5~5.5), 但有较高的pI(9~10)。由于胞外环境pH低于pI值, 这类转化酶带正电荷, 以离子键形式结合于带负电的细胞壁上, 因此, 需要较高浓度的盐溶液(0.5~1.0 mol·L⁻¹ NaCl)才能将它浸提出来。另外, 还有一类细胞壁转化酶是以共价键结合在细胞壁上, 它们即使在高盐溶液中也不能溶解下来, 必须通过纤维素-0nozuka酶解得到^[3]。

2 植物转化酶的生化特性

SAI和CWI具有相似的酶学特性, 均为 β -呋喃果糖苷酶(β -fructofuranosidase), 可以水解由葡萄糖和果糖所形成的 β -1,2糖苷键, 如蔗糖、棉子糖和水苏糖, 但对蔗糖的亲合力最大(即 K_m 最

收稿 2003-08-19 修定 2003-12-24

资助 国家自然科学基金(30070532和30270919)。

* 通讯作者(E-mail: zhangdp@95777.com, Tel: 010-62892784)。

小);不能水解松二糖、松三糖、麦芽糖和海藻糖等^[3~5],因前二者的裂解产物虽是葡萄糖和果糖,但它们不是以 β -1,2糖苷键联结,而后二者的水解产物为2个分子的葡萄糖。因此可用底物特异性来分析纯化的蛋白是否为 β -呋喃果糖苷酶。

重金属离子如 Co^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Hg^{2+} 、 Ag^+ 等对这两类酸性转化酶都有不同程度的抑制作用,大多数植物的酸性转化酶对 Hg^{2+} 极其敏感,而巯基试剂如二巯苏糖醇(DTT)、巯基乙醇等却提高酶的活性,表明-SH是转化酶活性中心的必需基团^[4,6,7]。磷酸吡哆醛、磷酸吡哆醇和磷酸吡哆胺都可抑制酸性转化酶活性,且其抑制作用是不可逆的。这显示-COOH在酶催化功能中的重要性。酶活性中心的必需基团除了-SH和-COOH外,还有咪唑基。

已经证实,SAI和CWI均为糖蛋白,它们可与ConA(伴刀豆球蛋白)结合,也能被酸性Schiff试剂染色,转化酶中的寡糖链通过N-乙酰葡萄糖苷与多肽链中的天冬酰胺相结合,为N-联结^[8]。不同来源的转化酶,其糖的含量有所差别,如马铃薯块茎转化酶含10.9%,枣椰子含8.2%。Faye等^[8]发现胡萝卜CWI的寡糖链比SAI略大一些;如果将种子置于经衣霉素(抑制糖基化作用)溶液($30\ \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$)润湿的滤纸中萌发,仍可在远红光下积累无糖基化形式的CWI,因此认为糖基化对酶活化、定向运输和正确定位于细胞壁都是不必要的。但是Is1a等^[3]认为高度糖基化可保护酸性转化酶免遭蛋白酶的降解。某些N-联结的糖蛋白中的寡糖可构成抗原的决定子,因此酸性转化酶的抗体中可能含有只与糖蛋白中的糖基部分相识别的IgG,造成非特异性的免疫识别。

不同植物酸性转化酶的分子量和亚基组成差异很大,从小胡萝卜(radish)幼苗的48.5 kD^[9]到百合花粉的450 kD^[10],存在形式有单体^[1,9]、二聚体^[5,11]和多聚体^[12,13]。一般说来,同一植物的SAI和CWI的分子量是相近的。此外,在许多植物中,无论是SAI还是CWI都证实有多种形式的同工酶存在,它们的分子量有相同的^[9,13],也有不同的^[14,15]。我们用苹果果实酸性转化酶抗体从苹果果实中分别检测到了3种CWI和SAI的同工酶,其亚基的表观分子量约为68、50和30 kD(待发

表)。这些转化酶可能是同一基因产物不同翻译后加工的结果,或者是一个小的多基因家族编码的产物^[9,13,15~17]。

中性或碱性转化酶的生化特性与酸性转化酶有很大不同。此类转化酶极不稳定,酶活性在组织匀浆后迅速丧失,因此纯化十分困难,目前仅从几种植物中纯化得到电泳纯多肽。除了胡萝卜的中性转化酶为八聚体之外,其它的中/碱性转化酶均为四聚体,其亚基分子量均为54~65 kD。中/碱性转化酶的底物特异性很高,蔗糖似乎是其唯一的底物,它不是 β -呋喃果糖苷酶^[2]。但也有一些例外,如胡萝卜碱性转化酶只能水解蔗糖,但其中性转化酶可以水解水苏糖和棉子糖;黄化水稻幼苗碱性转化酶也可催化棉子糖,它也是 β -呋喃果糖苷酶^[18]。中/碱性转化酶活性不受重金属离子的抑制,因此认为中/碱性转化酶和酸性转化酶之间催化位点有明显不同。中/碱性转化酶和酸性转化酶之间没有抗原相似性。Chen和Black^[19]在大豆子叶中发现抗中/碱性转化酶的抗体不与酸性转化酶发生免疫识别反应,抗酸性转化酶抗体也不与中/碱性转化酶发生识别反应,但抗大豆子叶的中/碱性转化酶抗体可与其它植物来源(如大豆苗芽、大豆豆荚、毛豆、黄瓜果实、玉米根、胡萝卜根)的中/碱性转化酶发生免疫识别。根据中/碱性转化酶和酸性转化酶在免疫学特性上的不同以及最适pH和糖基化特性的不同,认为这两种酶是由不同的核基因编码的。

3 植物转化酶的生理功能

在植物生长发育和代谢过程中,转化酶的作用是复杂的,主要依赖于其亚细胞的定位。酸性转化酶常构成植物细胞中转化酶的主要部分,相应地对其功能的研究也较为广泛和深入。以下讨论酸性转化酶的生理功能。

3.1 参与叶片光合作用的调节 叶片(源)的SAI和CWI都参与光合作用的调节。SAI调节着光合同化产物在淀粉和蔗糖的分配。SAI活性较高,蔗糖消耗速率增大,光合产物主要以蔗糖为主^[20]。而CWI调节蔗糖从叶中运出的速率^[21]。在质外空间表达酵母转化酶的转基因植物叶片中,碳水化合物大量积累,光合作用受到抑制,同化物运出减少,生长延缓^[22]。Bussis等^[22]发现所有超表达

转化酶的转基因植物的叶片光合速率都降低,但降低的原因不同:有些是由于己糖积累,卡尔文循环酶活性水平降低,而与糖酵解有关的酶活性升高;有些是由于叶片细胞渗透压升高所致。

成熟健康的叶片主要的功能是蔗糖的合成与输出,令人费解的是,这些器官中转化酶的活性往往很高^[23]。对此,Kingston-Smith等^[24]有3种解释。(1)叶片转化酶活性具有组织和细胞区域化分布。如表皮、毛状体和维管组织内细胞对蔗糖分解代谢有特别的需要,因而其转化酶活性非常高。(2)在光合细胞中,转化酶可能作为蔗糖感知途径中一个重要要素参与碳代谢的调节,蔗糖感知途径最终通过粗调和细调反馈,改变叶绿体中同化物分配和自身的净同化速率。(3)有些转化酶可能充当替代合成的角色,参与体内大量的寡糖或多糖的合成(如果聚糖)。

3.2 参与韧皮部的卸载和库的建立 有关研究表明,蔗糖从源到库器官的运输取决于库强,即库器官吸引蔗糖的能力。而CWI催化蔗糖的分解是韧皮部卸载关键的一步,尤其是像甘蔗的胚胎和气孔、苹果果实^[25,26]中等有共质体隔离特性的组织,它们进行着质外体的卸载,CWI催化质外空间中蔗糖的分解,降低韧皮部筛分子卸出到质外空间中的蔗糖浓度,形成蔗糖源源不断地向库细胞卸出的重要动力^[27,28]。玉米天然的*Miniature-1*(*Mn1*)基因缺失的突变体,其籽粒大小只有正常的1/5。*Mn1*编码胚胎特异表达的CWI同工酶,说明CWI活性与库强大小密切相关。在水稻颖果发育过程中,CWI基因表达增强,促进胞外蔗糖水解,从而利于籽粒灌浆。

CWI还参与源向库转变的过程,库代谢一个重要的特点就是在碳水化合物含量高的环境中CWI活性依然很高。以下的研究反映了它在建立和维持库代谢中的作用。在红叶藜(*Chenopodium rubrum*)光自养型悬浮培养的细胞中,CWI基因表达受糖的正调节。Roitsch等^[29]认为CWI促进了细胞从源代谢向库代谢的转变。在番茄(*Lycopersicon esculentum*)中克隆到的编码转化酶的*Lin6*基因要求在高糖供应下表达,其mRNA量受异养代谢的促进并表现出库组织特异性分布。在农杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)诱导的瘤周围存在CWI

梯度^[30]。在转基因的烟草、拟南芥和番茄中酵母转化酶的过量表达导致己糖含量升高^[30],从而也导致源叶中诱导了库代谢^[30]。Zhu等^[31]认为,在以质外体卸载为主的贮藏器官中,库强主要决定于CWI;而在以共质体卸载为主的贮藏器官中,库强主要决定于细胞质转化酶。Hajirezaei^[32]采用转基因的手段,分别特异性地在马铃薯块茎表达胞质转化酶和胞外转化酶,结果是胞质转化酶活性升高,块茎产量下降,而胞外转化酶活性升高,促进库的建立,刺激韧皮部的卸载,块茎增大,但块茎数量减少。

3.3 参与贮藏器官中碳水化合物组成的调节 植物的果实、块茎、肉质根等贮藏器官中的碳水化合物组成受转化酶的调节,SAI与己糖的积累密切相关。Zhu等^[31]发现,在低蔗糖含量的甘蔗品种中,SAI活性总是高于高蔗糖含量的品种,并认为这是转化酶基因在发育过程中表达水平不同所致。在野生型的贮藏蔗糖的番茄(*Lycopersicon pimpinellifolium*)果实中,SAI基因在转录水平上是沉默的,在发育的果实中其mRNA的量极少,SAI活性非常低;而在经驯化的贮藏己糖的栽培种番茄(*Lycopersicon esculentum* cv. Uc8213)果实中,酶活性在成熟开始时就迅速升高^[33]。采用转基因植物的研究也证明了这一点。利用反义RNA抑制酸性转化酶的活性,可提高番茄果实蔗糖含量^[34],改变果实中可溶性糖的组成,影响发育后期糖的快速积累,导致果实变小^[35]。马铃薯采后冷处理造成淀粉的降解和蔗糖的重新合成,随后冷诱导的SAI水解蔗糖为葡萄糖和果糖(冷甜, cold sweetening);在转基因的马铃薯块茎中对冷诱导的转化酶反义抑制,没有改变响应低温释放的可溶性糖的总量,但却改变了己糖/蔗糖的比率^[36],证实了SAI在决定贮藏器官糖分组成中的作用。

3.4 参与细胞的渗透调节 己糖不仅是组织生长所需要的能源和碳源,而且是细胞伸长的驱动力,转化酶可相对地维持细胞的渗透压,增加细胞壁的可塑性,促进细胞伸长和植物生长。燕麦(*Avena sativa*)胚芽鞘的SAI活性比中胚轴高出近3倍,这可能有利于渗透势梯度的形成,从而促进生长。向日葵下胚轴细胞的伸长也与SAI活性呈极显著的相关性^[37]。康乃馨花瓣的生长主要是细

胞扩大引起的, 在其花瓣中也检测到了很高的SAI活性和还原糖含量。

3.5 参与细胞对胁迫的响应 当植物遭受胁迫, 例如受伤或病菌侵染后, 有许多基因参与的一系列防御反应受到诱导。通常植物对胁迫的代谢响应是呼吸升高、细胞壁强化以及生成防御复合物等。这些代谢活性的提高可能是依赖更多的蔗糖流向受伤或受侵染的位点来实现的。在受伤和受侵染位点的CWI和SAI活性快速而定向诱导产生, 同时伴随着高水平己糖的快速积累^[38, 39]。另外, Anderson等^[40]的实验表明, 干旱胁迫导致玉米发育早期子房败育乃是由于干旱抑制SAI基因的表达引起的。

己糖不仅作为碳源和能源, 而且似乎在胁迫信号传递中也有作用。例如, 在转基因(酵母转化酶基因在液泡中和细胞壁上超表达)烟草植株中, 系统获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)明显增强。与病理相关基因的转录也要求一定的己糖起始浓度, 说明己糖分泌途径对防御相关基因的活化是必需的。

3.6 参与植物生长发育的调节 有关研究表明, CWI具有调控细胞分化和植株发育的功能, 而SAI则参与渗透调节和细胞膨大等生理过程。因此, 转化酶对植物生长发育有重要的调节作用。在蚕豆发育过程中, 营养物质贮藏之前, 转化酶介导的蔗糖卸载造成了较低的蔗糖/己糖比率, 此时子叶具有较高的减数分裂活性; 而伴随种皮中转化酶活性的降低, 蔗糖/己糖比率显著增大, 蚕豆籽粒便从细胞分裂阶段过渡到贮藏阶段。因此认为胚的生长(通过细胞分裂)与高水平的己糖相关, 而细胞分化和贮藏物质的合成则是由高浓度蔗糖触发的。由此可见, 转化酶决定了籽粒的碳水化合物组成和发育的命运(转化酶决定籽粒发育假说)^[41]。在胡萝卜组织培养中, 酸性和碱性转化酶活性的变化与细胞分裂过程密切相关: 肉质胚的发生以碱性转化酶活性上升和酸性转化酶活性下降为特征; 与非胚性遗传的细胞系相比, 胚性遗传的细胞系保持着高水平的酸性转化酶活性。在CWI和SAI活性降低的转基因胡萝卜中, 表型的改变发生在发育的早期, 酸性转化酶很可能通过控制糖分组成和代谢流向而影响早期的发育^[42]。此外,

酸性转化酶反义基因转化的番茄果实明显变小(比对照小约30%)^[35]。导入CWI反义基因后, 大多数植株育性也明显较低。这些研究都表明: 转化酶可能通过对糖分和代谢流的调节在植物生长发育中起作用。

3.7 转化酶在信号转导中的作用 高等植物体内糖水平调控植物的萌芽、开花到衰老的整个生长发育过程。近年的研究表明, 糖作为一个信号分子能激活或阻遏植物体内许多基因的表达^[43, 44]。Jang和Sheen^[43]首次提出, 植物细胞能感受和响应细胞间的几个己糖信号, 并且由己糖激酶催化的己糖磷酸化是信号转导途径的关键环节。以拟南芥转基因植株的研究表明, 植物中存在一条依赖于己糖激酶的葡萄糖信号转导途径^[45]。由于转化酶催化蔗糖分解为葡萄糖和果糖, 调节蔗糖和己糖比率, 因此转化酶对信号产生和多种代谢过程可能是有影响的, 但目前对转化酶与糖信号途径的直接关系报道不多。Sherson等^[46]认为, CWI决定从胞外为细胞提供的是蔗糖还是己糖, 胞外己糖的进入很可能作为一种信号调控细胞的分裂和分化。Weschke等^[47]的实验表明, 大麦颖果淀粉积累之前, CWI基因*HvCWINV1*在第一层胚乳细胞、最外层的珠心和胚乳转移细胞中表达; 而己糖载体基因*HvSTP1*在果皮内表达量极少, 但在花后3 d的多核胚乳中和花后7 d的胚乳转移细胞中表达量很高。*HvCWINV1*和*HvSTP1*的这种时空表达显示胚乳腔中由转化酶作用释放的己糖通过己糖载体吸收, 传递到中央胚乳的非细胞区, 供给具有有丝分裂活性的胚乳细胞。在颖果发育过程中, 己糖充当信号分子的角色。

植物组织或细胞中的中/碱性转化酶活性相对较低, 它存在于细胞质中, 其分解蔗糖主要用于细胞能量代谢。中/碱性转化酶常视为“维持”酶(maintenance enzyme), 在酸性转化酶和蔗糖合酶活性较低的组织中参与提供底物用于三羧酸循环。

综上所述, 植物转化酶的生理功能是多样的, 而不同的同工酶在植物生长发育和代谢中有其特定的作用, 这主要取决于其亚细胞的定位。

4 展望

转化酶是蔗糖代谢的关键酶, 参与蔗糖的分

解。在植物体内有多种生理作用, 在过去的几十年中, 植物转化酶的特性和功能研究取得了很大的进展, 但仍然有一些问题需要深入探讨。如: 为什么不同的亚细胞有不同特性的转化酶存在? 这些酶怎样协同作用? 中/碱性转化酶有哪些生理功能? 当植物受伤或染病时蔗糖为什么水解? 释放的蔗糖是否参与胁迫信号? 转基因番茄果实变小但甜度增大, 是否可以采用类似的方法获得苹果、梨、桃等的“樱桃”果实? 转基因番茄的育性下降是否可运用于只需要营养生长的蔬菜和花卉的研究开发? 等等。为回答这些问题, 可能需要从多学科来研究, 它涉及生理、生化和分子生物学技术的综合应用。目前已有有人通过正义或反义基因的转化, 改变胞外转化酶或液泡转化酶基因的表达水平, 来探讨和阐明转化酶对植物生长、发育和代谢的调节机制, 所取得的成果都将可能增进人们对植物体中这一最基本过程的认识, 有助于在未来农作物中成功地操作碳水化合物的代谢和分配, 特异地改变植物生长和发育的模式。

参考文献

- Winter H, Huber SC. Regulation of sucrose and regulation of activity of key enzymes. *Crit Rev Plant Sci*, 2000, 19(1):31~67
- Sturm A. Invertases: primary structures, functions and roles in plant development and sucrose partitioning. *Plant Physiol*, 1999, 121:1~7
- Isla MI, Vattuone MA, Ordonez RM et al. Invertase activity associated with the walls of *Solanum tuberosum* tubers. *Phytochemistry*, 1999, 50:525~534
- Pressey R, Avants JK. Invertases in oat seedlings. *Plant Physiol*, 1980, 65:136~140
- Fahrendorf T, Beck E. Cytosolic and cell-wall-bound acid invertases from leaves of *Urtica dioica* L.: a comparison. *Planta*, 1990, 180:237~244
- Ranwala AP, Iwanami SS, Masuda H. Acid and neutral invertases in the mesocarp of developing muskmelon *Cucumis melo* L. cv. Prince fruit. *Plant Physiol*, 1991, 96:881~886
- 王永章, 王小芳, 张大鹏. 苹果果实转化酶种类和特性研究. *中国农业大学学报*, 2001, 5:9~14
- Faye L, Moutassim B, Ghorbel A. Cell wall and cytoplasmic isozymes of radish β -fructosidase have different N-linked oligosaccharides. *Plant Physiol*, 1986, 80:27~33
- Faye L, Berjonneau C, Rollin P. Studies on β -fructosidase from radish seedlings I: Purification and partial characterization. *Plant Sci Lett*, 1981, 22:77~87
- Singh MB, Knox RB. Invertase of *Lilium* pollen characterization and activity during *in vivo* germination. *Plant Physiol*, 1984, 74:510~515
- Karuppiah N, Vadlamudi B, Kaufman PB. Purification and characterization of soluble (cytosolic) and bound (cell wall) isoforms of invertases in barley (*Hordeum vulgare*) elongating stem tissue. *Plant Physiol*, 1989, 19:993~998
- Prado FE, Vattuone MA. Purification and characterization of *Ricinus communis* invertase. *J Biol Chem*, 1985, 260:4952~4957
- Yelle S, Chtelate RT, Dorasis M et al. Sink metabolism in tomato fruit IV: genetic and biochemical analysis of sucrose accumulation. *Plant Physiol*, 1991, 95:1026~1035
- Obenland DM, Simmen V, Boller T et al. Purification and characterization of three soluble invertases from barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *Plant Physiol*, 1993, 101:1331~1339
- Tang XW, Ruffner HP, Scholes JD et al. Purification and characterization of soluble invertases from leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 1996, 198:17~23
- Sturm A. Molecular characterization and functional analysis of sucrose-cleaving enzymes in carrot (*Daucus carota* L.). *J Exp Bot*, 1996, 47:1187~1192
- Unger C, Hardegger M, Lienhard S et al. cDNA cloning of carrot (*Daucus carota*) soluble acid β -fructofuranosidases and comparison with the cell wall isoenzyme. *Plant Physiol*, 1994, 104:1351~1357
- Lin CL, Lin HC, Wang AY et al. Purification and characterization of an alkaline invertase from shoots of etiolated rice seedlings. *New Phytol*, 1999, 142:427~434
- Chen JQ, Black CC. Biochemical and immunological properties of alkaline invertase isolated from sprouting soybean hypocotyls. *Arch Biochem Biophys*, 1992, 295:61~69
- Huber SC. Biochemical mechanism for regulation of sucrose accumulation in leaves during photosynthesis. *Plant Physiol*, 1989, 91:656~626
- Foyer CH. The basis for source-sink interaction in leaves. *Plant Physiol Biochem*, 1987, 25:649~659
- Bussis D, Heineke D, Sonneward U et al. Solute accumulation and decreased photosynthesis in leaves of potato plants expressing yeast derived invertase either in the apoplast, vacuole or cytosol. *Planta*, 1997, 202:126~136
- Pollock CJ, Lloyd EJ. The distribution of acid invertase in developing leaves of *Lolium temulentum* L. *Planta*, 1977, 133:197~200
- Kingtom-Smith AH, Walker RP, Pollock CJ. Invertase in leaves: conundrum or control point? *J Exp Bot*, 1999, 335:735~743
- 吕英民, 张大鹏, 严海燕. 苹果果实韧皮部及其周围薄壁细胞的超微结构观察和功能分析. *植物学报*, 2000, 42:32~42
- Zhang DP, Lu YM, Wang YZ et al. Acid invertase is predominantly localized to cell walls of both partially symplasmically isolated sieve element / companion cell complex and parenchyma cells in developing apple fruits. *Plant Cell Environ*, 2001, 24:691~702
- Miller EM, Chourey PS. The maize invertase-deficient miniature-1 seed mutant is associated with aberrant pedicel and endosperm development. *Plant Cell*, 1992, 4:297~305
- Hedley PE, Maddison AL, Davison D et al. Differential expression of invertase genes in internal and external phloem tissues of potato. *J Exp Bot*, 2000, 51:817~821
- Roitsch T, Bittner M, Godt DE. Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose ana-

- logue and tissue-specific expression suggest a role in sink-source regulation. *Plant Physiol*, 1995, 108:285~294
- 30 Weil M, Rausch T. Cell wall invertase in tobacco crown gall cells: enzyme properties and regulation by auxin. *Plant Physiol*, 1990, 94:1575~1581
- 31 Zhu YJ, Albert HH, Moore PH. Differential expression of soluble acid invertase genes in the shoots of high-sucrose and low-sucrose species of *Saccharum* and their hybrids. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27:193~199
- 32 Hajirezaei MR, Takahata Y, Trethewey RN et al. Impact of elevated cytosolic and apoplastic invertase activity on carbon metabolism during potato tuber development. *J Exp Bot*, 2000, 51 (GMP, special issue): 439~445
- 33 Klann EM, Chetelat RT, Bennett AB. Expression of acid invertase gene controls sugar composition in tomato (*Lycopersicon*) fruit. *Plant Physiol*, 1993, 103:863~870
- 34 Ohyama A, Ito H, Sato T et al. Suppression of acid invertase activity by antisense RNA modifies the sugar composition of tomato fruit. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36:369~376
- 35 Klann EM, Hall B, Bennett AB. Anti acid invertase (TIV1) gene alters soluble sugar composition and size in transgenic tomato fruit. *Plant Physiol*, 1996, 112:1321~1330
- 36 Zrenner R, Schuler K, Sonnewald V. Soluble acid invertase determines the hexose to sucrose ratio in cold-stored potato tubers. *Planta*, 1996, 198:246~252
- 37 Pfeiffer I, Kutschera V. Sucrose metabolism and cell elongation in developing sunflower hypocotyls. *J Exp Bot*, 1995, 46:631~638
- 38 Sturm A, Chrispeels MJ. cDNA cloning of carrot extracellular β -fructosidase and its expression in response to wounding and bacterial infection. *Plant Cell*, 1990, 2:1107~1119
- 39 Benhamou N, Genier J, Chrispeels MJ. Accumulation of β -fructosidase in the cell walls of tomato roots following infection by a fungi wilt pathogen. *Plant Physiol*, 1991, 97:739~750
- 40 Anderson MN, Asch F, Wu Y et al. Soluble invertase expression is an early target of drought stress during the critical, abortion-sensitive phase of young ovary development in maize. *Plant Physiol*, 2002, 130:591~604
- 41 Weber H, Borisjuk L, Heim U et al. A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell*, 1997, 9:895~908
- 42 Tang GQ, Lusvher M, Sturm A. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and partitioning. *Plant Cell*, 1999, 11(2):177~189
- 43 Jang JC, Sheen J. Sugar sensing in higher plants. *Plant Cell*, 1994, 6:1665~1679
- 44 Smeekens S. Sugar-induced signal transduction in plants. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2000, 51:49~81
- 45 Xiao WY, Sheen J, Jang JC. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development. *Plant Mol Biol*, 2000, 44(4):451~461
- 46 Sherson SM, Alford HL, Forbes SM et al. Roles of cell-wall invertases and monosaccharide transporters in the growth and development of *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2003, 382:525~531
- 47 Weschke W, Panitz R, Gubatz S et al. The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development. *Plant J*, 2003, 33:395~411