

木薯不同品种(系)生物积累量特性及其与淀粉 积累关键基因表达相关性研究

覃琼瑶^{1,2} 卢诚² 陈新² 孙玉芳² 王文泉^{2*}

(1. 海南大学 农学院,海口 571101;

2. 中国热带农业科学院 热带生物技术研究所,海口 571101)

摘要 以11个木薯品种(系)(SC205、SC5、SC8、Arg7、Rayong9、KU50、9I、R3、17Q、FB-1、FB-4)为材料,采用田间统计分析,实时定量PCR和皮尔森相关分析,对不同木薯品种(系)的生物积累量特性、淀粉积累关键基因的表达及两者之间的相关性进行分析。结果表明,品种(系)间在叶绿素含量、净光合速率、干物质积累率及相关途径重要基因表达水平上均存在显著差异。其中:块根产量高的品种或品系FB-1、SC5、SC8、KU50、SC205、Rayong9在块根成熟期保持较高的干物质积累量;而对于叶片叶绿素含量和净光合速率,SC205保持最高,品种(系)间存在差异($P < 0.05$),但与产量没有明显相关性;块根膨大期叶片净光合速率最高,且与叶绿素含量呈显著正相关。基因表达与产量性状的相关分析表明,块根形成期 *MeAGPS1* 的表达量及块根形成期和膨大期 *MeGBSS1* 的表达量与块根膨大期木薯块根的干物质率呈显著正相关,块根成熟期 *MeSBE2.2* 的表达量与块根成熟期木薯块根的干物质率呈显著正相关。

关键词 木薯;生物量积累;淀粉积累相关基因;基因表达;相关分析

中图分类号 S 533

文章编号 1007-4333(2016)05-0042-09

文献标志码 A

Characterization of biomass and expression of genes involved in starch accumulation among different cassava varieties (lines)

QIN Qiong-yao^{1,2}, LU Cheng², CHEN Xin², SUN Yu-fang², WANG Wen-quan^{2*}

(1. College of Agronomy, Hainan University, Haikou 571101, China;

2. Institute of Tropical Biosciences and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China)

Abstract Biomass accumulation and expression of genes involved in starch accumulation in 11 different cassava varieties (lines) including SC205, SC5, SC8, Arg7, Rayong9, KU50, 9I, R3, 17Q, FB-1 and FB-4 were used to study the characteristics of biomass accumulation and the correlation between them by the means of field test and statistical analysis, quantitative real-time PCR and Pearson correlation coefficient analysis. The results showed that: the chlorophyll content, net photosynthesis ratio, dry matter content of storage root and expression level of tested genes at three developing stages exhibited significant difference among various varieties (lines); FB-1, SC5, SC8, KU50, SC205 and Rayong9 displayed higher bioaccumulation and storage root yields at tuberous root mature stage; The chlorophyll content reached its peak and displayed significantly positive correlation with net photosynthesis ratio at enlargement stage, but no significant correlation with yield and other physiological index. Correlation analysis indicated that the expression level of *MeAGPS1* (formation stage) and *MeGBSS1* (formation and enlargement stage) have significantly positive correlation with the dry matter content of storage root (enlargement stage), and the expression level of *MeSBE2.2* has significantly positive correlation with the dry matter content of storage root in mature stage.

Keywords cassava; bioaccumulation index; starch synthesis related enzyme gene; real time PCR; correlation analysis

收稿日期: 2016-02-14

基金项目: 国家木薯产业技术体系项目(CARS-12)

第一作者: 覃琼瑶, 硕士研究生, E-mail: qiongyao2014@sina.com

通讯作者: 王文泉, 研究员, 博士, 主要从事能源作物遗传育种研究, E-mail: wangwenquan@itbb.org.cn

木薯(*Manihot esculenta* Crantz)是世界三大薯类作物之一,有“地下粮仓”、“淀粉之王”之美誉,是世界重要的淀粉原料和酒精原料来源,是非洲地区重要的食物来源,是热带地区的重要养殖饲料^[1]。木薯是具有极高产量的块根类作物,其能量利用率高于大多数粮食作物,具有很高的产量潜力。研究其物质高效积累特性和机制,对提高作物产量及高产品种的选育具有重要意义。

“源流库”理论认为,物质的积累由“源”、“流”、“库”共同组成,要最终达到物质的高效积累必须在3个方面同步提高。“源”(主要指源叶)是光合产物的生产者和供应者,叶面积、叶绿素含量、光照强度、光照时间等对“源”的供应能力都具有重要影响^[2]。木薯是典型的光合碳代谢C3~C4中间型作物,在高光照条件下有极高的叶片净光合速率,能保证“源”的供给充足,这是木薯具有物质高效积累特性的重要条件之一^[3-4]。

“流”是源器官中的光合产物向贮藏器官和活跃生长部位运输的复杂系统,包括韧皮部装载、筛管中运输、韧皮部卸出和同化物的重新吸收。蔗糖作为主要的光合产物,其在韧皮部的装载和库组织中的卸出主要有共质体和质外体两种途径。这一过程涉及许多酶和蛋白的参与,如,作为质外体途径中蔗糖转运载体的蔗糖转运蛋白(SUT);在库中分解蔗糖,从而促进蔗糖向库器官运输的蔗糖合酶(SuSase)和转化酶^[5-9]。在木薯中,蔗糖在源器官的装载主要是质外体途径,而在块根中蔗糖的卸载主要是通过共质体途径^[10-11]。

“库”是光合产物积累、需求、消耗的器官。块根是木薯的主要贮藏器官和经济部位,同化物(主要是蔗糖)从源叶通过长距离运输至库器官块根中,在块根中主要以淀粉的形式存贮,淀粉的合成效率对库强具有重要影响。目前研究普遍认为,ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGP)、淀粉合酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)是淀粉合成的3个关键酶^[12]。AGP催化光合作用的产物转变为淀粉合成的底物ADP-Glc,是淀粉合成过程中的限速酶。SS根据水溶性不同可分为颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)与可溶性淀粉合成酶(SSS),GBSS主要参与直链淀粉的合成,而SSS主要参与支链淀粉分支链的延伸。SBE是支链淀粉合成的关键酶^[13-14]。

木薯具有物质高效积累特性,与“源”、“流”、“库”的协调发展具有重要关系。尽管有相关研究报

道了木薯的物质积累特性并对其机制进行了探索,但其物质高效积累机制尚未完全揭示。本研究主要分析了不同木薯品种(系)生物积累量特性;选取了木薯物质积累“流”、“库”环节关键基因家族中高效表达的亚型:MeSUT1、MeSuSyl、MeAGPS1、MeGBSS1、MeSBE2.2进行表达差异分析^[10,15-18];探讨了不同木薯品种(系)生物积累量特性与淀粉积累关键基因表达的关系,为木薯淀粉高效积累分子机制的揭示和高产木薯品种的选育提供参考。

1 材料与amp;方法

1.1 试验材料

试验选用11个木薯品种(系),分别是SC205、SC5、SC8、Arg7、Rayong9、KU50、9I、R3、17Q、FB-1、FB-4。

1.2 测定指标与方法

试验在课题组文昌基地进行,于2014年3月下旬。田间试验设计采用2次重复的随机区组试验,每一品种(系)种植1个小区,每小区20株,株行距为0.8 m×1.0 m,未施肥,田间管理与常规大田生产管理相同。

在木薯块根形成期(60~90 DAP)、块根膨大期(120~150 DAP)和块根成熟期(180~210 DAP)分别测定11个木薯品种(系)叶片的净光合速率和叶绿素含量,测定的时间是10:00~11:00,每个处理测3株,测定部位为顶端第4片展开叶。光合速率测定使用的是LI-6400光合仪,采用的是自然光源,光照强度约为 7×10^4 Lx,叶绿素含量测定使用的是SPAD-502 Plus。在3个发育时期每次随机取样3株,测定单株块根和茎秆的鲜重及干重,研究生物积累量特性。每次取样后,在取样空地处移栽盆栽木薯苗,尽量减少实验误差。

1.3 RNA提取与实时定量PCR

采用天根生化科技(北京)有限公司的“RNAplant plus Reagent”植物总RNA提取试剂,提取上述实验材料在块根形成期、块根膨大期和块根成熟期3个时期叶片和块根的总RNA。第一链cDNA的合成使用的是Fermentas公司的PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser反转录试剂盒。实时定量PCR采用的是TaKaRa公司的“SYBR® Premix Ex Taq™”实时定量PCR试剂盒。PCR程序为:95℃ 30 s,95℃ 30 s,58℃ 15 s,72℃ 20 s,40个循环。定量分析的引物见表1。数据分析采用的是 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 方法。

表 1 用于目标基因表达分析的引物序列

Table 1 Primer sequences of the target genes for analyzing expression level

基因 Gene	上游引物 Sense primer	下游引物 Anti-sense primer
<i>MeSuSyl</i>	5'-GGTTTACCAACGTTCGCTACT-3'	5'-GGATATCTTGTCCCAGTGAGG-3'
<i>MeAGPSI</i>	5'-AGCAGCGAGGGAAACTGATG-3'	5'-TCAAAACAAGAACAGGGCTGGA-3'
<i>MeGBSSI</i>	5'-GGACCCTGGACCCAAACTATC-3'	5'-TGCTCCAGGGACCAACTTCAG-3'
<i>MeSUT1</i>	5'-CTCTCTTTGTCATGGT-3'	5'-TTGGCTCTCTTTGCGGTCA-3'
<i>MeSBE2.2</i>	5'-GATTTGCTGCTCAGGACACAG-3'	5'-TCCATAATAACGTGACTTGCCAAAG-3'
<i>Actin</i>	5'-CCTTCGTCTGGACCTTGCTG-3'	5'-CAAGGGCAACATATGCAAGC-3'

1.4 数据统计分析

田间生理指标统计及图表绘制采用 Microsoft Office 2013 中的 Excel 和 Word; 差异显著性分析和皮尔森相关系数计算使用的是统计分析软件 SPSS v19.0。

2 结果与分析

2.1 木薯品种(系)在不同生育时期叶片叶绿素含量的变化

总体上,在块根膨大期叶片叶绿素含量稍高于其余 2 个时期。SC205 叶片叶绿素含量显著高于其他所有品种(系),目测并无明显差异;而 Arg7 叶片叶绿素含量相对较低,外观表现为黄绿色。其余品种(系)叶绿素含量差异不大(图 1)。

2.2 木薯品种(系)不同生育时期叶片净光合速率变化

总体上,块根膨大期叶片净光合速率稍高于其余两个时期。SC205、FB-4、FB-1 在块根膨大期叶片净光合速率明显高于其余 2 个时期,其余品种(系)均表现较稳定的光合速率,在 3 个发育时期变化较小。不同品种(系)间的差异不大,SC205 叶片净光合速率相对较高,而 Arg7 相对较低(图 2)。结果可以看出,叶片叶绿素含量与叶片净光合速率的变化趋势基本一致。皮尔森相关性分析显示,在块根膨大期叶片的净光合速率与叶绿素含量呈极显著正相关,而块根形成期和成熟期叶片叶绿素含量和净光合速率都没有明显的相关性,说明,在块根膨大期叶片的净光合速率受叶绿素含量的影响较大(表 2)。

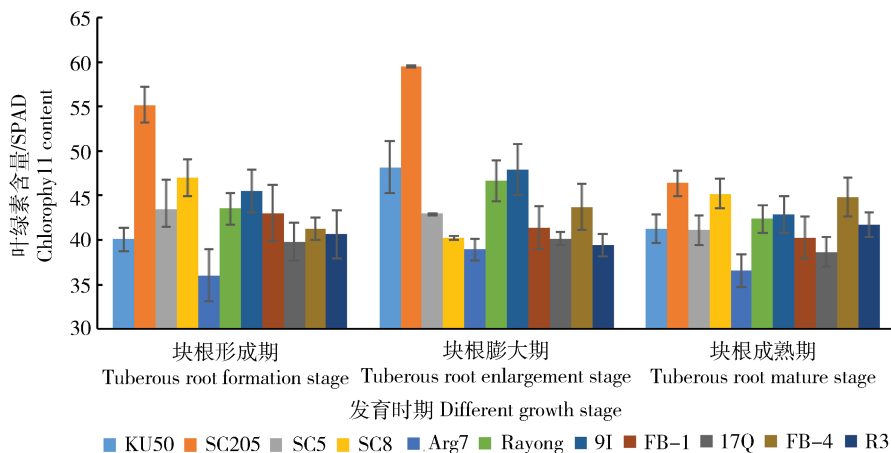


图 1 不同木薯品种(系)在 3 个生育时期叶片叶绿素含量变化

Fig. 1 Changes in the chlorophyll content of different cassava varieties (lines) in three different growth stages

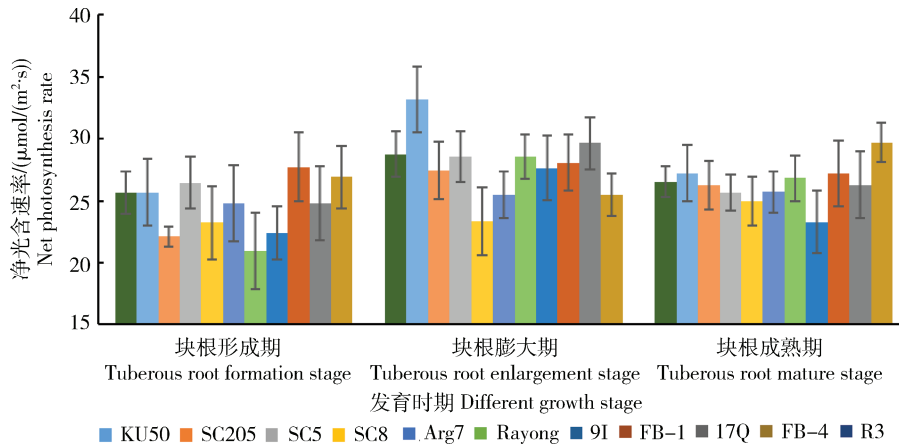


图 2 木薯品种(系)不同生育时期叶片净光合速率比较

Fig. 2 Comparison of net photosynthesis rate in leaves of cassava varieties (lines) in different growth stages

表 2 叶片叶绿素含量与净光合速率的相关性

Table 2 Correlation analysis on the chlorophyll content with net photosynthesis rate in leaves

项目 Project	净光合速率(块根形成期) Net photosynthesis rate (Tuberous root formation stage)	净光合速率(块根膨大期) Net photosynthesis rate (Tuberous root enlargement stage)	净光合速率(块根成熟期) Net photosynthesis rate (Tuberous root mature stage)
叶绿素含量(块根形成期) Chlorophyll content (Tuberous root formation stage)	0.008	0.780 **	0.090
叶绿素含量(块根膨大期) Chlorophyll content (Tuberous root enlargement stage)	-0.055	0.739 **	0.140
叶绿素含量(块根成熟期) Chlorophyll content (Tuberous root mature stage)	0.156	0.743 **	0.229

注：** $P < 0.01$ 显著水平；* $P < 0.05$ 显著水平。下表同。

Note: ** Significant at the $P < 0.01$; * Significant at the $P < 0.05$. The same as below.

2.3 不同木薯品种(系)块根干物质率变化

木薯块根干物质率在块根形成期最大,块根膨大期最低,块根成熟期逐渐增加(图 3)。在块根形成期木薯块根还未膨大,纤维化较高,因此干物质率较高;到块根膨大期由于块根快速膨大,块根水分含量迅速增加,此时期块根干物质率最低;此后随着淀粉的不断积累,干物质率逐步升高。在 11 个品种(系)中,FB-4、Arg7、SC8 保持较高的干物质率,而 FB-1、SC205、17Q 则相对较低。

2.4 木薯品种(系)植株干物质积累量比较

在木薯的块根形成期,11 个木薯品种(系)植株干物质积累量都很小。在块根膨大期,植株干物质积累量增加,11 个品种(系)植株干物质积累量相近。到块根成熟期,KU50、FB-1、SC8、SC5、Arg7 这 5 个品种(系)的植株干物质积累速率仍在上升,而 Rayong9、17Q、9I、FB-4、R3、SC205 这 6 个品种(系)植株干物质积累相对较缓,积累速率下降(图 4)。

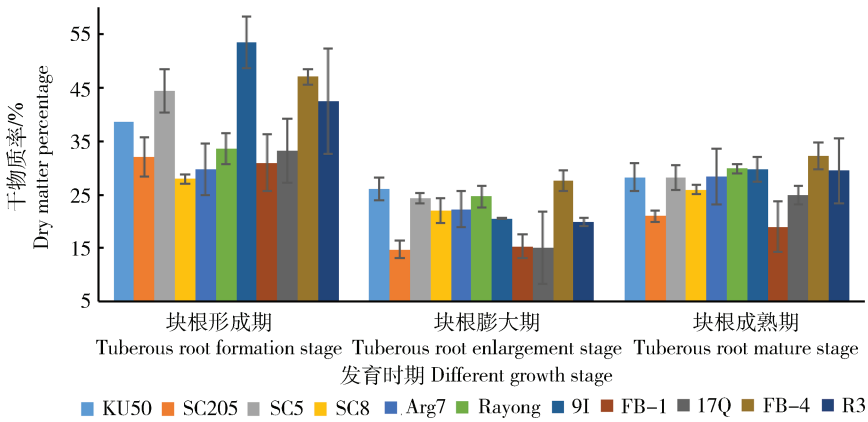


图3 木薯品种(系)3个不同时期块根干物质率变化

Fig. 3 Changes of dry matter content of cassava varieties (lines) at three different stages

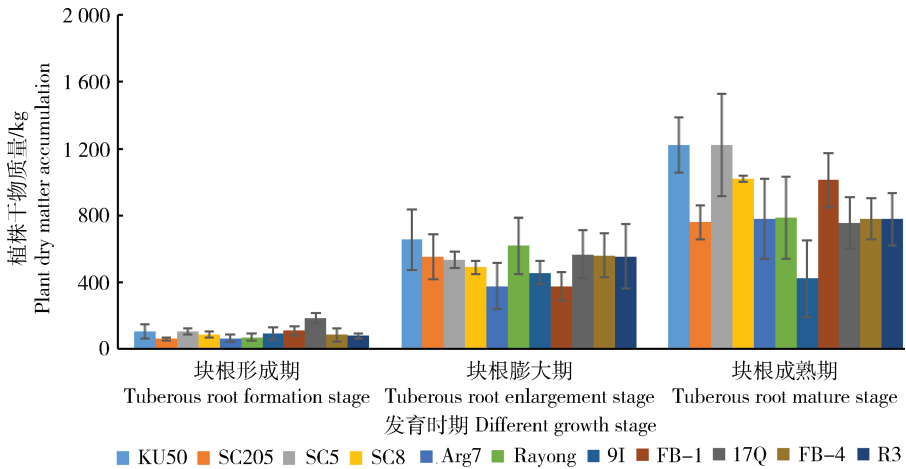


图4 木薯品种(系)植株干物质积累量变化

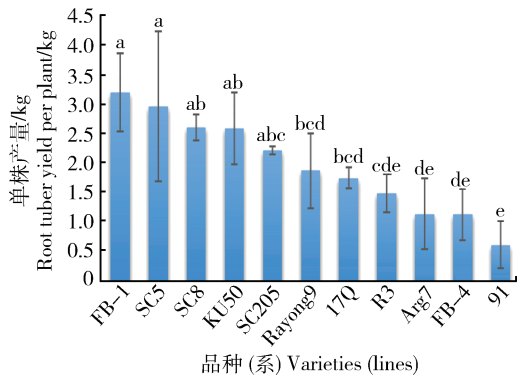
Fig. 4 Changes of plant dry matter accumulation of cassava varieties (lines)

2.5 木薯品种(系)块根成熟期块根产量比较

11个木薯品种(系)产量从高到低依次是FB-1、SC5、SC8、KU50、SC205、Rayong9、17Q、R3、Arg7、FB-4、9I。LSD两两比较分析显示,不同木薯品种(系)间块根产量具有显著差异,FB-1、SC5、SC8、KU50、SC205显著高于Arg7、FB-4、9I(图5)。

2.6 木薯物质积累关键基因在3个发育时期的叶片或块根中的表达差异及其与干物质率的关系

图6中木薯品种(系)从左到右的排列顺序是块根成熟期块根干物质率从大到小,即FB-4、Rayong9、9I、R3、Arg7、KU50、SC5、SC8、17Q、SC205、FB-1。KU50块根形成期和膨大期块根样品缺失。在5个基因中,除了MeSBE2.2在块根形成期各品种(系)间的表达差异不很明显,其余基因在3个发育时期不同品种(系)间的表达量都存在显



不同字母表示在0.05水平上差异显著。下同。
Different letter represent significant at $P < 0.05$ level. The same below.

图5 不同木薯品种(系)块根产量比较

Fig. 5 Comparison of yield of different cassava varieties (lines)

著差异。*MeSUT1* 在块根形成期和膨大期表达量相对较高;*MeSuSy1* 在块根成熟期表达量最高,且在 5 个基因中表达量相对最高;*MeAGPS1* 在块根成熟期的表达量相对较高;*MeGBSS1* 在 3 个发育时期的表达量差异不大,在块根形成期和膨大期表达模式非常相似;*MeSBE2.2* 在块根成熟期表达量

相对较高(图 6)。皮尔森相关分析块根干物质率与上述基因表达量的相关性,结果显示,块根膨大期木薯块根干物质率与块根形成期 *MeAGPS1* 基因的表达量和块根形成期及膨大期 *MeGBSS1* 基因的表达量呈极显著正相关;块根成熟期块根干物质率与 *MeSBE2.2* 基因的表达量也呈极显著正相关(表 3)。

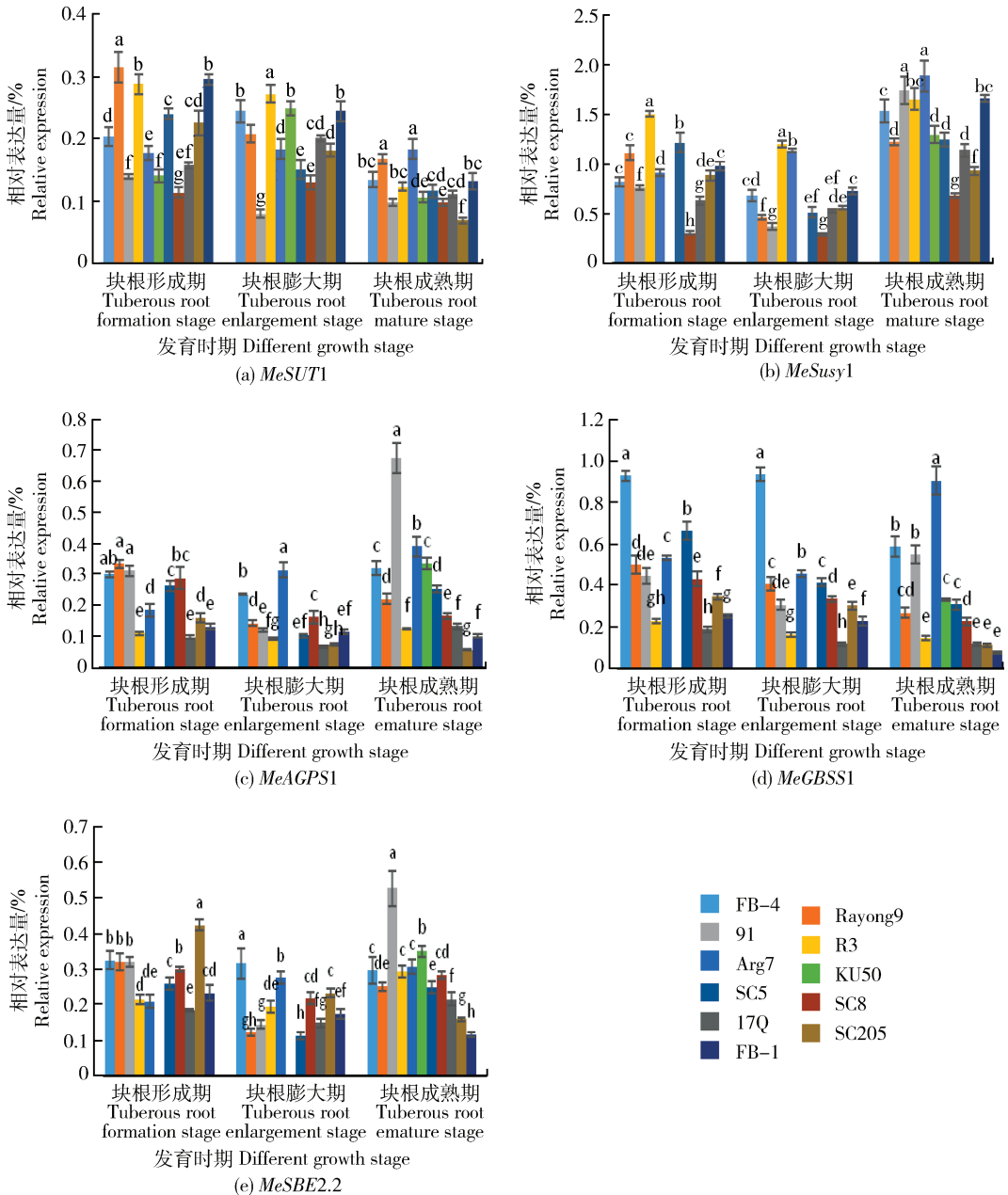


图 6 木薯品种(系)在不同生育时期 *MeSUT1*、*MeSuSy1*、*MeAGPS1*、*MeGBSS1*、*MeSBE2.2* 基因相对表达量变化

Fig. 6 Changes in the relative expression of *MeSUT1*, *MeSuSy1*, *MeAGPS1*, *MeGBSS1*, *MeSBE2.2* at different growth stages

表3 淀粉合成相关基因相对表达量与干物质率的相关性

Table 3 Correlation analysis on the relative expression of starch synthesis-related genes with dry matter percentages

基因表达量 Gene expression quantities	干物质率(块根膨大期) Dry matter content (Tuberous root enlargement stage)	干物质率(块根成熟期) Dry matter percentage (Tuberous root mature stage)
<i>MeAGPS1</i> (块根形成期 Tuberous root formation stage)	0.767**	0.611
<i>MeGBSS1</i> (块根形成期 Tuberous root formation stage)	0.861**	0.583
<i>MeGBSS1</i> (块根膨大期 Tuberous root enlargement stage)	0.775**	0.556
<i>MeSBE2.2</i> (块根成熟期 Tuberous root mature stage)	0.417	0.755**

注: ** 相关性达到 0.01 显著水平; * 相关性达到 0.05 显著水平。

Note: ** Significantly different at the 0.01 probability level; * Significantly different at the 0.05 probability level.

3 讨论

叶片叶绿素含量是反映光合速率的重要指标,其含量多少直接影响植物的光合速率。王景燕等^[19]对光叶子花叶片叶绿素含量和光合作用的研究结果显示,净光合速率与叶片叶绿素含量呈线型关系,净光合速率随叶片叶绿素含量的增加而增加,且相关性达到了极显著水平。刘克礼等^[20]对春玉米叶片叶绿素含量与光合速率的关系研究表明,叶片光合速率随其叶绿素含量的增加而增大,随其降低而减小。在本研究中,不同木薯叶片的叶绿素含量与其净光合速率也呈现一定的正相关。SC205 叶片的叶绿素含量和净光合速率都较高,这是其能够成为我国木薯主产区多年主栽品种的重要特征之一。

对于淀粉类作物,源器官光合作用产生的同化物,经韧皮部长距离运输至库器官,在库中合成淀粉。这一过程有很多关键酶与蛋白的参与,其中,SUT 是蔗糖在韧皮部装载的载体,SuSase 能促进蔗糖在筛管中的运输,同时能为库器官中淀粉的合成提供前体,而 AGP、GBSS 和 SBE 是淀粉合成路径上的关键酶。相关研究证明,这些关键酶基因的表达量对淀粉积累速率、淀粉品质、产量等有重要影响。过表达 *OsSUT1* 基因的转基因水稻的千粒重、单株理论产量分别提高了 4.75% 和 26.31%,且

OsSUT1 基因表达量与粒重的相关系数达 0.511^[21]。谭彩霞等^[22]研究证明,*AGPase1*、*GBSS1*、*SSSIII*、*SBE1* 基因的相对表达量与小麦淀粉积累速率均呈极显著正相关。陈江等^[23]通过对不同类型玉米籽粒淀粉积累相关基因的表达进行分析,结果表明,这些基因在不同玉米籽粒类型中的表达存在显著差异。陈婷婷等^[24]研究证明,水稻弱勢粒的平均灌浆速率、粒重与 *SUS*、*AGPL*、*AGPS*、*SS*、*SBE* 基因的表达量呈极显著正相关。在本研究中,块根形成期 *MeAGPS1*、*MeGBSS1* 基因的表达量及块根膨大期 *MeGBSS1* 基因的表达量与块根膨大期木薯块根干物质率呈极显著正相关,块根成熟期 *MeSBE2.2* 基因的表达量与块根成熟期块根干物质率也呈极显著正相关,而 *MeSUT1* 和 *MeSuSy1* 在 3 个时期的表达量与干物质率、干物质积累量和单株产量都没有显著正相关或线性关系。

本研究从“源”“流”“库”三方面对木薯物质积累特性及其关键基因的表达进行了研究。对 11 个木薯品种(系)的光合速率、干物质率、干物质积累量、产量进行了比较分析,对代谢途径中部分关键基因在 3 个发育时期不同品种(系)中的表达量进行了差异比较,发现干物质率与淀粉代谢途径中关键基因 *MeAGPS1*、*MeGBSS1*、*MeSBE2.2* 的表达量呈正相关。目前,本课题组正在以转基因手段对木薯块根干物质积累的“源”“流”“库”3 个环节中的关键基

因进行功能验证,从而能更好的揭示木薯淀粉高效积累机制,为高产、高淀粉木薯品种的选育提供理论依据。

参 考 文 献

- [1] 李开棉,林雄,黄洁.国内外木薯研究发展概况[J].热带农业科学,2001,21(1):56-60
Li K M, Lin X, Huang J. Cassava research development at home and abroad [J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2001, 21(1): 56-60 (in Chinese)
- [2] 韩霄.从作物的源流库理论展望新型育种技术[J].生物技术通报,2015,31(4):34-39
Han X. New crop breeding technique from source-path-sink theory[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2015, 31(4): 34-39 (in Chinese)
- [3] Westhoff P, Gowik U. Evolution of C4 phosphoenolpyruvate carboxylase. Genes and proteins: A case study with the genus *Flaveria*[J]. *Annals of Botany*, 2004, 93(1): 13-23
- [4] El-Sharkawy M A. International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology, and responses to environmental stresses in the tropics [J]. *Photosynthetica*, 2006, 44(4): 481-512
- [5] Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters[J]. *FEBS letters*, 2007, 581(12): 2309-2317
- [6] 黄德宝,唐朝荣.高等植物蔗糖转运的分子调控[J].生物技术通报,2010(4):1-6
Huang D B, Tang C R. Molecular regulation of sucrose transport in higher plant[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2010(4): 1-6 (in Chinese)
- [7] 白雪梅,张立军,吴晓丹,胡凯,阮燕晔.植物蔗糖转运蛋白[J].植物生理学通讯,2006,42(6):1195-1202
Bai X M, Zhang L J, Wu X D, Hu K, Ruan Y Y. Sucrose transporters in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(6): 1195-1202 (in Chinese)
- [8] Chourey P S, Taliervo E W, Carlson S J, Ruan Y L. Genetic evidence that the two isozymes of sucrose synthase present in developing maize endosperm are critical, one for cell wall integrity and the other for starch biosynthesis[J]. *Molecular and General Genetics*, 1998, 259(1): 88-96
- [9] Geigenberger P, Stitt M. Sucrose synthase catalyses a readily reversible reaction in vivo in developing potato tubers and other plant tissues[J]. *Planta*, 1993, 189(3): 329-339
- [10] 李正绪.木薯蔗糖转运蛋白基因克隆及功能表达鉴定[D].海口:海南大学,2012
Li Z X. Cloning and expression analysis of sucrose transporters in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [D]. Haikou: Hainan University, 2012 (in Chinese)
- [11] 潘坤.同化物在木薯块根韧皮部卸载的细胞学路径[D].海口:海南大学,2012
Pan K. The cellular mechanism of sucrose phloem unloading in tuberous root of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [D]. Haikou: Hainan University, 2012 (in Chinese)
- [12] 康国章,王永华,郭天财,朱云集,官春云.植物淀粉合成的调控酶[J].遗传,2006,28(1):110-116
Kang G Z, Wang Y H, Guo T C, Zhu Y J, Guan C Y. Key enzymes in starch synthesis in plants[J]. *Hereditas*, 2006, 28(1): 110-116 (in Chinese)
- [13] Baguma Y, Sun C, Ahlandsberg S, Mutisya J, Palmqvist S, Rubaihayo P R, Magambo M J, Egwang T G, Larsson H, Jansson C. Expression patterns of the gene encoding starch branching enzyme II in the storage roots of cassava (*Manihot esculenta* Crantz)[J]. *Plant Science*, 2003, 164(5): 833-839
- [14] Weigel D, Dangel J L. 10 years of current opinion in plant biology 1997—2007 [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(6): 543-545
- [15] 方开星,陈新,王海燕,王淑娟,马平安,王文泉.木薯蔗糖合酶(SuSy)基因的表达分析及 SuSy1 和 SuSy4 编码序列的克隆[J].热带作物学报,2014,35(10):1937-1943
Fang K X, Chen X, Wang H Y, Wang S J, Ma P A, Wang W Q. Expression analysis of sucrose synthase in cassava and cloning of SuSy1 and SuSy4 coding sequences[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2014, 35(10): 1937-1943 (in Chinese)
- [16] 时岩玲,田纪春.颗粒结合型淀粉合成酶研究进展[J].麦类作物学报,2003,23(3):119-122
Shi Y L, Tian J C. Progress in research of granule-bound starch synthase[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2003, 23(3): 119-122 (in Chinese)
- [17] Zhou Y X, Chen Y X, Tao X, Cheng X J, Wang H Y. Isolation and characterization of cDNAs and genomic DNAs encoding ADP-glucose pyrophosphorylase large and small subunits from sweet potato[J/OL]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015. (2015-10-24). <http://dx.doi.org/10.1007/s00438-015-1134-3>
- [18] 裴金利.木薯 *MePho* 和 *MeSBE* 基因家族及其在多种环境下表达模式分析[D].海口:海南大学,2015
Pei J L. Expression patterns analysis of *MePho* and *MeSBE* gene family in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [D]. Haikou: Hainan University, 2015 (in Chinese)
- [19] 王景燕,龚伟,胡庭兴,李梅,宫渊波,张健.光叶子花不同叶位叶片叶绿素含量和光合作用研究[J].四川林业科技,2006,27(6):51-54
Wang J Y, Gong W, Hu T X, Li M, Gong Y B, Zhang J. Studies of chlorophyll content and photosynthesis of blades in different leaf positions of *Bougainvillea Glabra* Choisy[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2006, 27(6): 51-54 (in Chinese)
- [20] 刘克礼,盛晋华.春玉米叶片叶绿素含量与光合速率的研究[J].内蒙古农牧学院学报,1998,19(2):51-54
Liu K L, Sheng J H. A study on chlorophyll content and photosynthetic rate of spring maize [J]. *Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture & Animal Husbandry*,

- 1998,19(2):51-54 (in Chinese)
- [21] 孙学武. 生育后期过表达 *OsSUT1* 基因对水稻碳水化合物与粒重的影响[D]. 长沙:中南大学,2013
- Sun X W. Effect on carbohydrate and grain weight by over-expressing *OsSUT1* gene after the heading stage [D]. Changsha: Central South University,2013 (in Chinese)
- [22] 谭彩霞,封超年,郭文善,朱新开,李春燕,彭永欣. 不同小麦品种籽粒淀粉合成酶基因的表达及其与淀粉积累的关系[J]. 麦类作物学报,2011,31(6):1063-1070
- Tan C X, Feng C N, Guo W S, Zhu X K, Li C Y, Peng Y X. Difference in expression of starch synthase gene and starch synthesis in the grains of different wheat cultivars[J]. *Journal of Triticeae Tropics*, 2011, 31(6):1063-1070 (in Chinese)
- [23] 陈江,王燕,黄斌全,胡玉峰,刘应红,顾勇,李炆平,张军杰,刘汉梅,黄玉碧. 不同类型玉米籽粒淀粉积累、相关酶活及基因表达差异分析[J]. 核农学报,2012,26(2):217-230
- Chen J, Wang Y, Huang B Q, Hu Y F, Liu Y H, Gu Y, Li Y P, Zhang J J, Liu H M, Huang Y B. Analysis of starch accumulation, corresponding enzyme activity and gene expression among different types of corns [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2012, 26 (2): 217-230 (in Chinese)
- [24] 陈婷婷,许更文,钱希昉,王志琴,张耗,杨建昌. 花后轻干-湿交替灌溉提高水稻籽粒淀粉合成相关基因的表达[J]. 中国农业科学,2015,48(7):1288-1299
- Chen T T, Xu G W, Qian X Y, Wang Z Q, Zhang H, Yang J C. Post-anthesis alternate wetting and moderate soil drying irrigation enhance gene expressions of enzymes involved in starch synthesis in rice grains[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(7):1288-1299 (in Chinese)

责任编辑:吕晓梅