

超表达蔗糖转运蛋白基因 *OsSUT1* 对水稻形态和生理的影响

冯冰 孙雅菲 艾昊 刘秀丽 杨晶 刘璐 高飞燕 徐国华 孙淑斌*

(南京农业大学 资源与环境科学学院, 南京 210095; *通讯联系人, E-mail: sunshubin@njau.edu.cn)

Overexpression of Sucrose Transporter *OsSUT1* Affects Rice Morphology and Physiology

FENG Bing, SUN Yafei, AI Hao, LIU Xiuli, YANG Jing, LIU Lu, GAO Feiyan, XU Guohua, SUN Shubin*

(College of Resources and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; *Corresponding author, E-mail: sunshubin@njau.edu.cn)

Abstract: 【Objective】Phosphorus exerts an important influence on synthesis of sucrose and starch in plant cell. There are still many aspects need to be clarified about their relationship.【Method】In this study, *OsSUT1*-overexpressed material was obtained by using transgenic technology. Effects of overexpression of this gene on sucrose and phosphorus contents, as well as plant morphology and physiology were investigated under hydroponics and pot experiment conditions. 【Result】Expression analysis at the transcription level indicated that *OsSUT1* was induced by phosphorus deficiency in rice roots. Hydroponics experiment showed that compared with the wild-type plant, over-expression of *OsSUT1* in the transgenic plant under normal phosphorus supply resulted in a decrease in sucrose content in shoot and an increase in phosphorus content in both root and shoot. However, there was no significant difference in sucrose and phosphorus contents between the *OsSUT1*-overexpressed and control plants under phosphorus deficiency conditions. Pot experiment showed that overexpression of *OsSUT1* increased the number of tillers, effective tillers, and phosphorus content in rice, and the seed size was also larger than that of the wild type. 【Conclusion】These results indicate that *OsSUT1* influences sucrose and phosphorus contents and growth and development of the transgenic rice.

Key words: rice; growth and development; *OsSUT1*; sugar; phosphorus

摘 要: 【目的】磷对植物细胞内蔗糖和淀粉合成有重要影响,它们之间的关系还有许多方面有待阐明。【方法】本研究利用转基因技术获得 *OsSUT1* 超表达材料,通过水培和盆栽实验研究了超表达该基因对蔗糖、磷含量以及植株形态和生理性状的影响。【结果】转录水平上的表达分析显示,缺磷诱导 *OsSUT1* 在水稻根系中表达。水培实验显示,与野生型相比,正常供磷条件下 *OsSUT1* 超表达导致水稻植株地上部蔗糖含量下降,同时水稻植株内的磷含量升高;而在缺磷条件下植株体内蔗糖及磷含量均无显著变化。盆栽实验显示,超表达 *OsSUT1* 提高了水稻的分蘖数、有效分蘖数、磷含量、粒长和粒宽。【结论】这些结果说明 *OsSUT1* 对水稻的蔗糖和磷含量以及种子的生长发育有重要作用。

关键词: 水稻; 生长发育; *OsSUT1*; 蔗糖; 磷

中图分类号: Q786; S511.01

文献标志码: A

文章编号: 1001-7216(2018)06-0549-08

水稻是全球重要的粮食作物之一,就栽培面积和总产量而言,在世界粮食作物生产中排名第二,仅次于小麦。作为一个稻米生产和消费大国,目前我国 50% 以上的人口以稻米为主食,水稻种植面积达 3000 多万 hm^2 ,年产量高达 1.85 亿 t,占全国粮食产量的 50%,占世界粮食总产量的 20%。因此,水稻在世界粮食安全中占有举足轻重的地位^[1-2],研究与水稻产量相关的因素无论是对理论研究还是我国的粮食安全都具有非常重要的意义。

水稻籽粒中的营养主要以淀粉的形式贮存在胚乳中。在籽粒灌浆期间,来自叶片等光合器官和组

织的同化产物主要以蔗糖的形式通过韧皮部长距离运输到达小穗,然后沿穗轴的维管束进入子房胚珠维管束,随后在籽粒的胚乳组织中合成淀粉储存^[3]。蔗糖在韧皮部中长距离运输之前要先经过装载过程,一般认为蔗糖在韧皮部的装载过程是通过质外体途径进行的,即蔗糖先由叶肉细胞通过共质体运输进入维管束的薄壁细胞,再由薄壁细胞卸载进入质外体,然后逆蔗糖浓度梯度进入伴胞,最后进入筛管即为质外体装载^[4]。蔗糖的卸载是指同化物从筛分子-伴胞 SE-CC 复合体进入库细胞的过程。目前关于蔗糖从韧皮部筛管卸载的机理主要有两

种观点:一是通过共质体途径,即借助筛管细胞内蔗糖分子与库细胞内的浓度差通过胞间连丝将蔗糖卸出,是一个被动的过程^[5];二是通过质外体途径,即由蔗糖转运蛋白如 SWEET 将蔗糖先释放到质外体空间^[6, 7],随后由蔗糖-质子同向运输蛋白 SUT(C)主动吸收进入库细胞^[8],在此过程中蔗糖借助细胞内外质子浓度梯度从细胞外低浓度的一侧进入细胞内高浓度的一侧。维持细胞膜内外质子浓度梯度需要膜上的质子泵通过消耗 ATP 才能完成,ATP 的合成与分解需要磷酸的参与。另一方面,蔗糖运输进入籽粒后的代谢以及淀粉的合成不仅需要磷酸参与,而且需要 ATP 提供能量^[9]。从这些过程可见,无论是蔗糖的运输还是代谢都与细胞内磷的代谢密切相关。

如前所述,高等植物体内蔗糖的主动运输主要由 SUT 负责完成,单子叶模式植物水稻基因组中 SUT 家族基因共有五个成员^[10, 11],它们参与蔗糖从源^[12, 13]向库的运输、花粉发育、颖果的生长发育、种子的萌发等,在水稻的多种生命活动中发挥着重要的作用。不仅如此,SUT 还可以作为蔗糖信号的受体参与信号传导^[14-16]。值得注意的是,在模式植物拟南芥中,蔗糖主动运输蛋白 SUT 也参与了植物的磷素营养过程,拟南芥 *PHO3* 突变(即蔗糖转运蛋白基因 *AtSUC2* 有部分缺失)会导致蔗糖从地上部往根部的运输受阻,造成根系表面分泌大量的酸性磷酸酶(APase)^[17, 18]。此外,在水稻中表达 *AtSUC2* 导致籽粒增大^[19]。另一方面,除了作为同化物运输的主要形式,蔗糖也可以作为信号分子参与调控植物的能量代谢^[20, 21]。这些结果均说明蔗糖和蔗糖运输蛋白 SUT 之间存在密切的相互作用,并且这些相互作用对植物的形态及生理都产生了显著的影响。尽管目前对 *OsSUT1* 的研究显示该基因参与了水稻同化物运输及生长发育的许多生理活动^[22],但超表达该蛋白编码基因对水稻的影响,特别是水稻体内蔗糖及磷含量的研究尚未见报道。为此,我们利用转基因技术获得 *OsSUT1* 的超表达材料,通过水培实验、盆栽实验等研究该基因在水稻磷素营养及生长发育过程中作用,以期从侧面了解水稻体内蔗糖与磷素的关系,为提高养分利用效率和作物产量提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为日本晴野生型(wild type, WT)和

OsSUT1 超表达材料 Ox3、Ox4 和 Ox8。

1.2 缺磷条件下 *OsSUT1* 的表达模式

以粳稻品种日本晴野生型为试验材料,1/2 MS 培养基发苗,7 d 后选择长势一致的幼苗移入 15 L 培养箱,每箱 30 株苗,先清水缓苗然后 IRRI 全营养液培养,7 d 后进行处理。设置正常供磷营养液(0.30 mmol/L KH_2PO_4 , +P)和缺磷营养液(0.00 mmol/L KH_2PO_4 , -P)两个处理,缺磷处理的营养液用 0.30 mmol/L 的 KCl 补足 K^+ 的含量,其他营养成分参照国际水稻研究所水稻完全营养液配方。营养液用 1/2 HCl 调 pH 至 5.5,每 2 d 换一次营养液。每个处理 4 次重复,水培两周后分别对根系和地上部进行采样,使用 Trizol 法提取总 RNA,然后进行 cDNA 合成以及实时荧光定量 PCR 检测。所用试剂为诺维赞生物科技有限公司的定量反转录试剂盒(R122-01)与 SYBR 定量 RT-PCR 试剂(Q112-02/03)。

1.3 *OsSUT1* 超表达材料中 *OsSUT1* 表达量的检测

利用转基因技术获得 *OsSUT1* 的超表达材料,通过潮霉素筛选和 GUS 染色鉴定后共获得 13 个阳性转基因株系。用 Trizol 法提取野生型和 *OsSUT1* 超表达材料叶片的 RNA,合成 cDNA 后通过实时荧光定量 PCR 检测各株系的表达丰度,最终选取 Ox3、Ox4、Ox8 三个株系进行后续的实验。定量 PCR 引物序列如下:*OsActin* 内参基因 F 端引物,GGGTTCACAAGTCTGCCTATTGT; R 端引物,ACGGGACACGACCAAGGA;*OsSUT1* 基因 F 端引物,GGGCCCCACGCTTTGTTG; R 端引物,TCCATATTATCTGCATGATCTGCTTAT。

1.4 转基因材料蔗糖含量的测定

野生型和超表达材料经水培缺磷处理三周后分别对地上部和根系进行采样,样品在 105℃ 恒温箱中杀青 30 min 后于 70℃ 恒温箱中烘至恒重,磨碎后称取 50 mg 样品倒入 10 mL 刻度离心管,加入 4 mL 80% 乙醇,于 80℃ 水浴中不断搅拌 40 min,离心,收集上清液,残渣加 2 mL 80% 乙醇重复提取 2 次,合并上清液。在上清液中加入 10 mg 活性炭,80℃ 下脱色 30 min,然后用 80% 乙醇定容至 10 mL,过滤后用液相色谱测定蔗糖含量。

1.5 转基因材料水培实验

野生型和转基因材料用 1/2 MS 培养基发苗,7 d 后选取长势一致的幼苗移入 15 L 培养箱中,每箱 30 株苗,先清水缓苗然后全营养液培养,7 d 后进行处理。设置正常供磷营养液(0.30 mmol/L KH_2PO_4 , +P)和缺磷营养液(0.00 mmol/L KH_2PO_4 , -P)两个处理,缺磷处理的营养液用 0.30 mmol/L KCl 补足 K^+

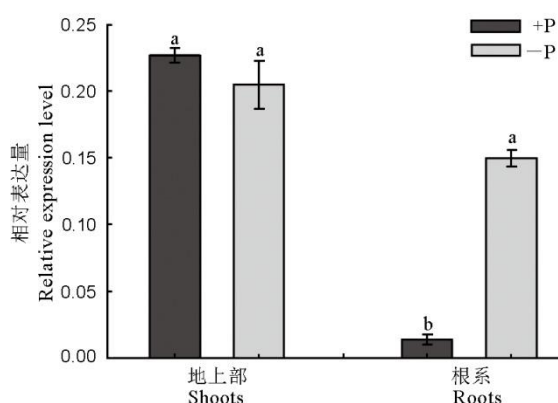


图1 所示数据为平均值 \pm 标准差($n=3$)。柱上标不同字母表示差异达 0.05 显著水平。

Values are mean \pm SD($n=3$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P < 0.05$).

图 1 *OsSUT1* 基因在正常供磷和缺磷条件下的相对表达量

Fig. 1. Relative expression level of *OsSUT1* under Pi-sufficient and Pi-deficient conditions.

的含量, 其他营养成分参照 IRRI 水稻完全营养液配方。营养液用 1/2 HCl 调 pH 至 5.5, 每 2 d 换一次营养液。处理三周后观察表型并统计相关生理数据。

1.6 转基因材料盆栽实验

待 *OsSUT1* 超表达材料长至 3 叶 1 心时, 分别将超表达材料的 3 个株系 Ox3、Ox4、Ox8 移至桶中, 进行盆栽实验。盆栽实验在南京农业大学牌楼实验基地进行, 采用江苏省南京地区酸性黄棕壤, 土壤中的全氮含量为 0.91 g/kg; 有效磷含量为 18.91 mg/kg; 速效钾含量为 185.67 mg/kg; 有机质含量为 11.56 g/kg; pH 值为 5.08。每桶 15 kg 土壤, 磷肥施用量为 160 mg/kg, 氮肥分三次施加, 基肥 0.1 g/kg, 分蘖肥 0.15 g/kg, 穗肥 0.06 g/kg, 不施钾肥(所用土壤中速效钾含量较高), 每个株系 5 次重复。在成熟期分别对野生型和超表达材料的株高、分蘖数、有效分蘖数、籽粒形态等农艺性状进行观察统计。

1.7 转基因材料磷含量的测定

转基因材料经水培缺磷处理三周后分别对地上部和根系进行采样, 用液氮将鲜样研磨成粉末, 称取 0.5 g, 通过高氯酸提取法和硫酸-钼酸铵比色法可对有效磷含量进行测定; 在成熟期分别对盆栽转基因材料的叶、鞘、茎秆、穗柄、籽粒五个部位进行采样, 样品在 105℃ 恒温箱中杀青 30 min 后于 70℃ 恒温箱中烘至恒重磨碎, 称取磨碎的植株样品 0.05 g, 采用硫酸-双氧水消煮法和钼锑抗比色法测定总磷含量。具体方法参照《土壤农化分析》第三版。

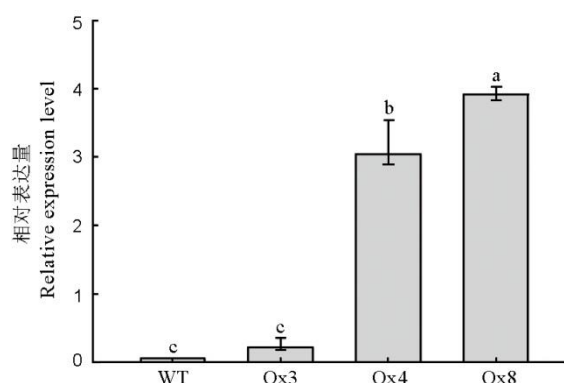


图2 所示数据为平均值 \pm 标准差($n=3$)。柱上标不同字母表示差异未达 0.05 显著水平。WT—野生型。

Values are means \pm SD($n=3$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P < 0.05$). WT, Wild type.

图2 qRT-PCR鉴定*OsSUT1*-Ox植株超表达效果

Fig. 2. qRT-PCR analysis of the expression levels of *OsSUT1* in *OsSUT1*-Ox plants.

1.8 数据统计分析

用 Excel 和 SigmaPlot 10.0 进行数据统计分析并绘图。

2 结果与分析

2.1 缺磷条件下 *OsSUT1* 的表达模式

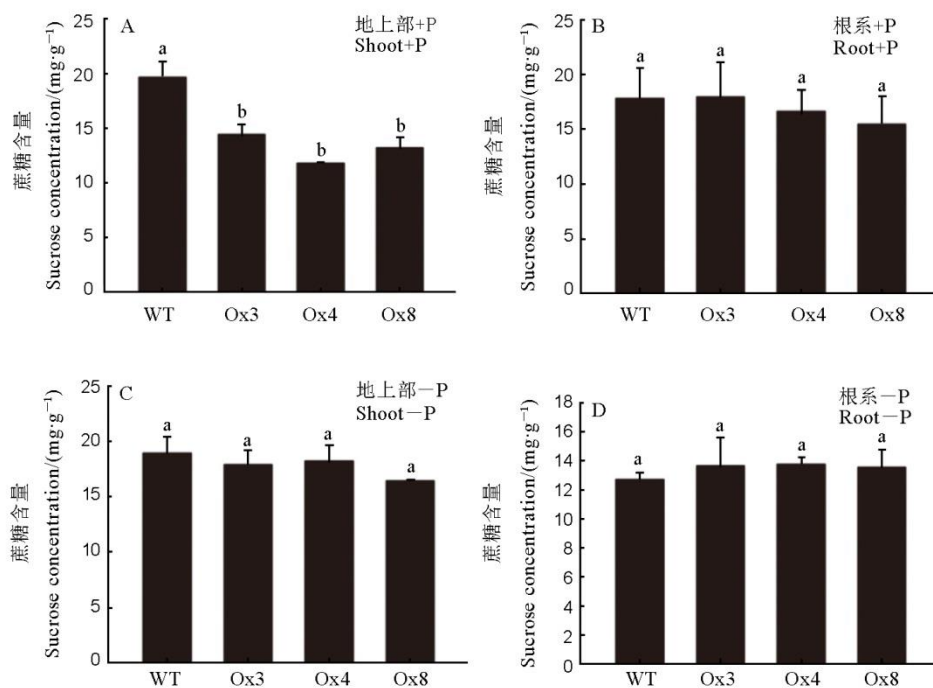
如图 1 所示, 正常供磷与缺磷处理 2 周后, 分别对地上部和根系进行采样, 提取 RNA 并反转录为 cDNA, 通过荧光定量 PCR 检测 *OsSUT1* 基因的表达丰度。结果显示, 无论正常供磷还是缺磷条件下, 该基因在地上部的表达量都高于根系; 与正常供磷相比, 缺磷条件下该基因在地上部的表达量无显著变化, 在根系中的表达量显著增加, 约 11 倍。说明 *OsSUT1* 在根系中受缺磷诱导表达。

2.2 *OsSUT1* 超表达效果鉴定结果

通过 RT-PCR 分析了超表达株系中 *OsSUT1* 的表达情况, 结果如图 2 所示。Ox3 株系的超表达效果不显著, Ox4、Ox8 这两个株系的超表达效果显著高于野生型。

2.3 水培条件下超表达 *OsSUT1* 基因对水稻苗期蔗糖含量的影响

为了探究 *OsSUT1* 介导的蔗糖运输和分配与水稻磷素营养间的关系, 我们对不同供磷条件下野生型和超表达材料不同部位的蔗糖含量进行测定, 结果如图 3 所示。在正常供磷条件下, 与野生型相比, 超表达材料地上部蔗糖含量显著性降低, *OsSUT1* 超表达株系 Ox3、Ox4、Ox8 地上部蔗糖含量分别



图中数据为平均值 \pm 标准差($n=5$)柱上不同小写字母表示差异达0.05显著水平。

Values are mean \pm SD ($n=5$) and different lowercase letters indicate that the values differ significantly ($P < 0.05$).

图3 不同供磷条件下野生型和超表达材料蔗糖含量

Fig. 3. Sucrose concentration of WT and over-expressed plants under Pi-sufficient and Pi-deficient conditions.

降低了26.6%、40.1%、32.7%，根系中的蔗糖含量无显著性变化；缺磷条件下，超表达材料地上部和根系中的蔗糖含量与野生型相比均无显著性变化。

2.4 超表达 *OsSUT1* 基因对水稻苗期表型的影响

表达模式结果显示 *OsSUT1* 在水稻根系中受缺磷诱导表达。为了研究 *OsSUT1* 基因在不同供磷条件下对水稻苗期生长发育的影响，我们选取苗龄7 d、长势一致的幼苗进行正常供磷和缺磷处理，在人工气候室培育两周后观察并统计表型。结果如图4所示，与野生型相比，在正常供磷和缺磷条件下，*OsSUT1* 超表达材料的株高和根长均无显著性变化；缺磷条件下，根长略有降低。由此可见，正常供磷和缺磷条件下，超表达 *OsSUT1* 对水稻苗期表型的影响并不显著。这说明该基因在水稻苗期的作用是有限的。

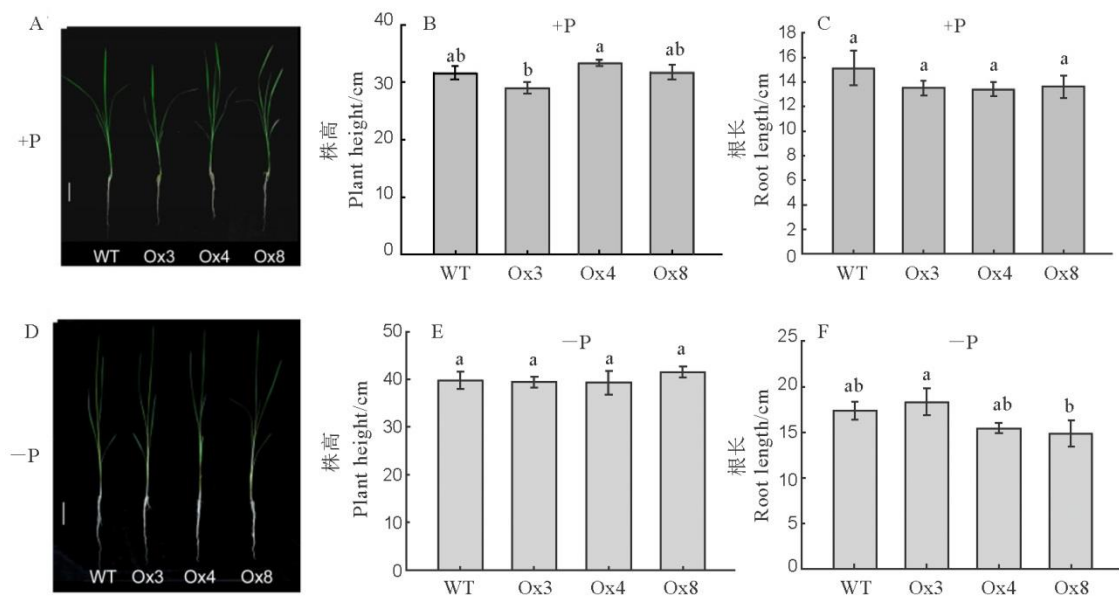
2.5 水培条件下超表达 *OsSUT1* 基因对水稻苗期有效磷含量的影响

为了探究 *OsSUT1* 超表达后是否对苗期水稻地上部和根系中的磷含量产生影响，在正常供磷和缺磷条件下分别对野生型和超表达材料地上部与根系的有效磷含量进行测定，结果如图5所示。在正常供磷条件下，与野生型相比，超表达材料地上部

和根系中有效磷含量均升高(图5-A)，超表达株系 Ox3、Ox4、Ox8 地上部的有效磷含量分别增加了43.3%、22.4%、15.2%，根系中有效磷含量分别较野生型增加了22.4%、13.1%、50.8%；在缺磷条件下，与野生型相比，超表达材料地上部有效磷含量无显著性变化，根系有效磷含量降低，超表达株系 Ox3、Ox4、Ox8 根系有效磷含量分别降低了13.5%、22.2%、3.6%(图5-B)。可以看出，正常供磷条件下，*OsSUT1* 的超表达可以促进水稻对磷素的吸收，提高水稻体内的磷含量；在缺磷条件下，超表达株系地上部磷含量无显著性变化，根系中的磷素有降低的趋势。

2.6 超表达 *OsSUT1* 基因对水稻成熟期各部位磷含量的影响

为了探究 *OsSUT1* 基因超表达后是否对水稻成熟期各部位的磷含量产生影响，在野生型和超表达材料盆栽至成熟期时，分别对叶、鞘、茎秆、穗柄、籽粒5个部位的总磷含量进行测定。结果如图6所示，与野生型相比，超表达株系 Ox3 各部位总磷含量有上升趋势，超表达株系 Ox4、Ox8 各部位总磷含量显著增加。这3个株系叶中的总磷含量分别增加了17.8%、50.0%、100.0%，鞘中的总磷含量分

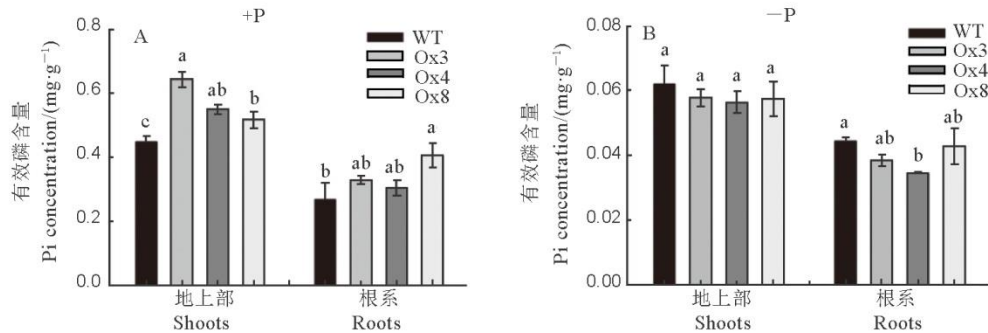


A 和 D, 正常供磷(A)和缺磷(D)条件下野生型和 *OsSUT1* 超表达材料的苗期表型, 标尺为 5 cm; 图中数据为平均值 \pm 标准差, $n=5$ 。柱上标相同小写字母者表示差异未达 0.05 显著水平。

A and D, Phenotype under Pi-sufficient (A) and Pi-deficient (D) conditions, Bar = 5 cm; Values are mean \pm SD ($n=5$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P<0.05$).

图 4 不同供磷条件下野生型与超表达材料表型分析

Fig. 4. Phenotype analysis of wild type(WT) and over-expressed plants under Pi-sufficient and Pi-deficient conditions.



A, 正常供磷条件下野生型和 *OsSUT1* 超表达材料有效磷含量; B, 缺磷条件下野生型和 *OsSUT1* 超表达材料有效磷含量; 图中显示数据为平均值 \pm 标准差, $n=5$ 。柱上标相同小写字母者表示差异未达 0.05 显著水平。

A, Pi concentration of WT and *OsSUT1*-Ox materials under Pi-sufficient conditions; B, Pi concentration of WT and *OsSUT1*-Ox materials under Pi-deficient conditions. Values are mean \pm SD ($n=5$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P<0.05$).

图 5 不同供磷条件下野生型和超表达材料有效磷含量

Fig. 5. Pi concentration of wild type(WT) and over-expressed plants under Pi-sufficient and Pi-deficient conditions.

别增加了 18.3%、37.5%、59.6%，茎秆中的总磷含量分别增加了 26.1%、37.4%、73.0%，穗柄中的总磷含量分别增加了 19.3%、41.0%、103.6%，种子中的总磷含量分别增加了 30.6%、20.0%、20.0%。结果表明超表达 *OsSUT1* 基因可以促进水稻成熟期对磷素的吸收与利用，提高水稻体内各部位的磷含量。

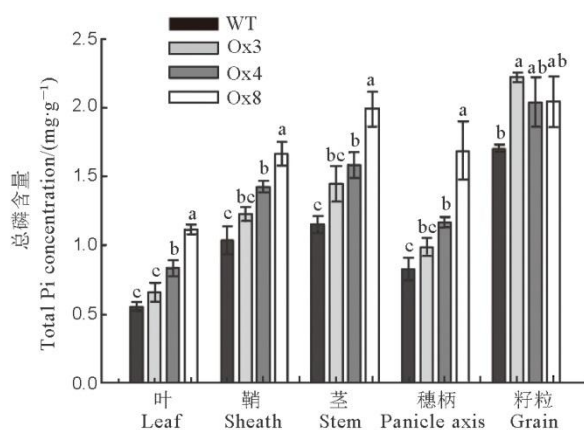
2.7 超表达 *OsSUT1* 对水稻成熟期表型的影响

为进一步研究 *OsSUT1* 对成熟期水稻表型的影

响，我们对盆栽至成熟期的野生型、超表达材料的农艺性状进行观察与统计，结果如图 7 所示。与野生型相比，超表达材料的株高无显著性变化，分蘖数、有效分蘖数显著增加，3 个株系 Ox3、Ox4、Ox8 的分蘖数分别增加了 40.2%、15.1%、21.4%；有效分蘖数分别增加了 25.2%、34.1%、20.2%。

2.8 超表达 *OsSUT1* 基因对水稻籽粒形态的影响

为了研究该基因在水稻成熟期对籽粒生长发育的影响，对野生型和超表达材料籽粒的形态特征



图中显示数据为平均值±标准差, $n=5$ 。柱上标相同小写字母者表示差异未达 0.05 显著水平。

Values are mean±SD ($n=5$) and different letters on the histograms indicate that the values differ significantly ($P<0.05$).

图 6 正常供磷条件下盆栽实验中野生型和超表达材料各部位总磷含量

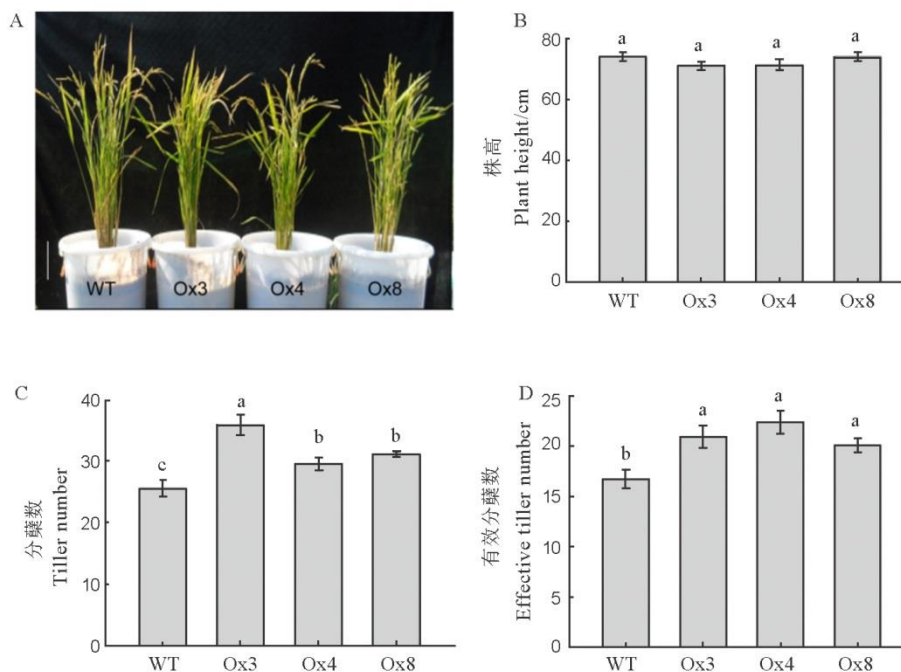
Fig. 6. Total P concentration in different tissues of WT and over-expressed plants in Pi-sufficient pot experiments.

进行观察与统计,结果如图 8 所示。与野生型相比,超表达材料粒长、粒宽均显著增加,超表达材料中的两个株系 Ox4、Ox8 的粒长分别增加了 3.9%、

4.1%; 粒宽分别增加了 17.3%、20.4%。可见,不同株系籽粒的表型与 *OsSUT1* 的表达量吻合。

3 讨论

蔗糖转运蛋白基因是水稻重要的功能基因家族,已有研究发现拟南芥缺磷超灵敏基因 *HPS1* 的突变体表型是由体内的蔗糖转运蛋白基因 *AtSUC2* 超表达引起的,在 *hps1* 中,无论地上部还是根部,蔗糖的浓度都非常高^[23]。拟南芥 *AtSUC2* 突变会导致蔗糖从地上部往根部运输受阻,造成根系表面分泌大量的酸性磷酸酶^[17, 18],这些研究都表明蔗糖转运蛋白参与了植物对磷素的吸收与转运过程。本研究结果显示 *OsSUT1* 在水稻根系中受缺磷诱导表达(图 1),说明 *OsSUT1* 参与了水稻的磷素营养过程。由于 *OsSUT1* 是负责运输蔗糖的关键基因,因此我们对苗期 *OsSUT1* 超表达材料的蔗糖含量进行了测定,发现在正常供磷条件下 *OsSUT1* 超表达材料地上部的蔗糖含量明显低于野生型,说明 *OsSUT1* 超表达促进了水稻同化物从“源”到“库”的运输。然而缺磷条件下超表达该基因对水稻地上部和根

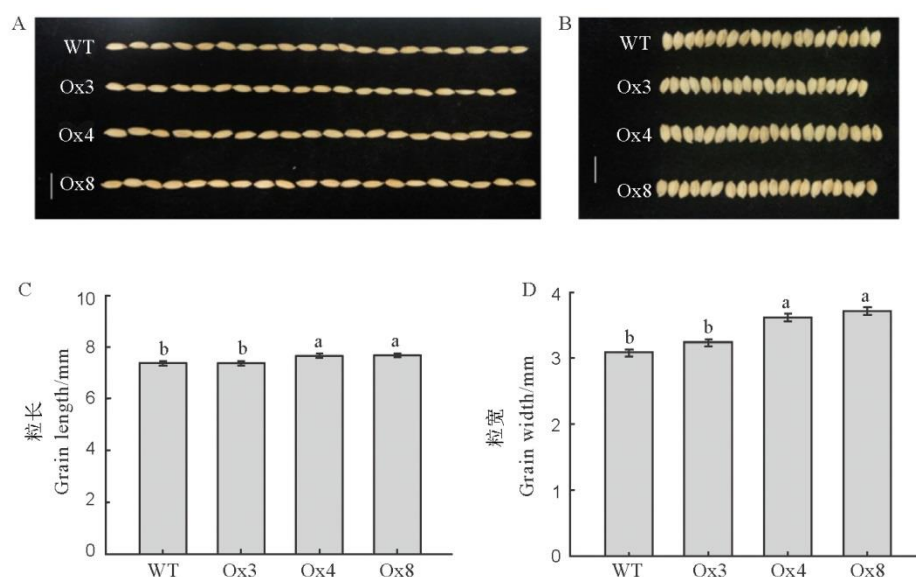


A—野生型和 *OsSUT1* 突变体材料成熟期盆栽表型,标尺为 10 cm; B—成熟期野生型和 *OsSUT1* 突变体材料的植株高度; C—成熟期野生型和 *OsSUT1* 突变体材料的分蘖数; D, 成熟期野生型和 *OsSUT1* 突变体材料的有效分蘖数。平均值±标准差, $n=10$, 柱上标相同字母者表示差异未达 0.05 显著水平。

A, WT and *OsSUT1* mutant in mature stage, Bar = 10cm; B, Plant height of WT and *OsSUT1* mutant; C, Tiller number of WT and *OsSUT1* mutant; D, Effective tiller number of WT and *OsSUT1* mutant. Values are mean±SD ($n=10$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P<0.05$).

图 7 正常供磷条件下盆栽实验中野生型和超表达材料表型

Fig. 7. Phenotype of wild type(WT) and over-expressed plants in Pi-sufficient pot experiments.



A 和 B—野生型和 *OsSUT1* 超表达材料籽粒表型; 标尺为 1 cm。C—粒长; D—粒宽。生物学重复为 20 个; 图中显示数据为平均值 \pm 标准差, $n = 20$ 。柱上不同小写字母者表示差异未达 0.05 显著水平。。

A and B, Grain phenotype of WT and *OsSUT1*-Ox materials; Bar = 1 cm. C, Grain length; D, Grain width. Values are mean \pm SD ($n=20$) and different letters indicate that the values differ significantly ($P < 0.05$).

图 8 野生型与 *OsSUT1* 超表达材料种子形态和统计数据

Fig. 8. Seed morphology and statistics of WT and *OsSUT1*-Ox materials.

系中的蔗糖含量并无显著影响, 这种情况可能是由于缺磷诱导或抑制了其他蔗糖转运蛋白基因在地上部分的表达, 或者引起蔗糖代谢的变化造成的。我们通过水培和盆栽实验发现正常供磷条件下, 无论在苗期还是成熟期, 超表达材料各部位的磷含量均有一定程度的升高(图 5-A)。这个结果说明增强蔗糖在水稻体内的运输促进了水稻对磷的吸收。因蔗糖主动运输需要磷素的参与, *OsSUT1* 超表达提高了水稻整个生育期对磷素的吸收与利用效率。而在缺磷条件下, 超表达材料根部的磷含量却有所降低(图 5-B), 可能的原因是超表达 *OsSUT1* 影响了植物地上部与根系中磷素的运输和分配, 因为缺磷情况下水稻地上部和地下部的表达变化并不相同(图 1)。

研究人员在水稻叶片、叶鞘、穗、萌发的种子和颖壳中检测到了 *OsSUT1* 的表达^[12,16,24]。我们的实验结果显示 *OsSUT1* 基因超表达后, 在苗期对水稻的生长发育无显著性影响, 但在成熟期水稻的分蘖数和有效分蘖数显著增多(图 7)。推测 *OsSUT1* 超表达后增强了水稻对磷素的吸收能力, 使水稻植株的磷含量增多, 进而为分蘖的形成提供了充足的物质基础。由于 *OsSUT1* 在种子糊粉层中具有较强的表达^[25]。为了研究 *OsSUT1* 超表达是否对水稻种子的生长发育产生影响, 我们对 *OsSUT1* 超表达材料粒长和粒宽进行统计, 发现其较野生型有变大的趋

势(图 8), 说明超表达 *OsSUT1* 后有利于蔗糖向籽粒即地上部“库”的运输。因为蔗糖有促进器官增大的作用^[26]。另外, 水稻成熟期的总磷测定结果也显示, *OsSUT1* 超表达后籽粒中的磷含量较野生型显著升高, 说明蔗糖的运输促进了水稻对磷的吸收, 而充足的磷素供应有利于籽粒中淀粉、植酸等物质的形成。综上所述, 蔗糖转运蛋白基因 *OsSUT1* 超表达后可以促进水稻对磷素的吸收与利用, 提高水稻的分蘖能力, 有利于种子的生长发育, 这些结果表明 *OsSUT1* 在水稻的磷素营养及生长发育过程中发挥着重要的作用。

参考文献:

- [1] 郭志奇. 我国水稻栽培现状、高产栽培技术及展望. 南方农业, 2014(8): 92-93.
Guo Z Q. Current status of rice cultivation, high yield cultivation techniques and prospects in China. *South China Agric*, 2014(8): 92-93.
- [2] 张亮, 孙文献, 孙雅菲, 裴文霞, 罗闻真, 孙瑞, 张占田, 徐国华, 孙淑斌. 水稻转录因子基因 *OsPHR3* 在磷素利用过程中的作用. 中国水稻科学, 2016, 30(4): 397-405.
Zhang L, Sun W X, Sun Y F, Pei W X, Luo W Z, Sun R, Zhang Z T, Xu G H, Sun S B. Roles of transcription factor gene *OsPHR3* on the utilization of phosphate in

- rice. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(4): 397-405. (in Chinese with English abstract)
- [3] Patrick J W, Botha F C, Birch R G. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants. *Plant Biotechnol J*, 2013, 11: 142-156.
- [4] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- Li H S. Physiological and biochemical experimental principles and techniques. Beijing: Higher Education Press, 2001. (in Chinese)
- [5] Rae A L, Perroux J M, Grof C P. Sucrose partitioning between vascular bundles and storage parenchyma in the sugarcane stem: A potential role for the ShSUT1 sucrose transporter. *Planta*, 2005, 220: 817-825.
- [6] Chen L Q, Qu X Q, Hou B H, Sosso D, Osorio S, Fernie A R, Frommer W B. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 2012, 335: 207-211.
- [7] Chen L Q, Lin I W, Qu X Q, Sosso D, McFarlane H E, Londoño A, Samuels A L, Frommer W B. A cascade of sequentially expressed sucrose transporters in the seed coat and endosperm provides nutrition for the *Arabidopsis* embryo. *Plant Cell*, 2015, 27: 607-619.
- [8] Ma L, Zhang D, Miao Q, Yang J, Xuan Y, Hu Y. Essential role of sugar transporter OsSWEET11 during the early stage of rice grain filling. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58: 863-873.
- [9] Heldt H W, Flugge U I. Metabolite transport in plant cells. *Sem Ser: Soc Exper Biol*, 1992(50): 21-47.
- [10] Lalonde S, Wipf D, Frommer W B. Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 341-372.
- [11] Williams L E, Lemoine R, Sauer N. Sugar transporters in higher plants—A diversity of roles and complex regulation. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 283-290.
- [12] Scofield G N, Hirose T, Aoki N, Furbank R T. Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *J Exp Bot*, 2007, 58: 3155-3169.
- [13] Wang L, Lu Q, Wen X, Lu C. Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size. *Plant Physiol*, 2015, 169: 2848-2862.
- [14] Matsukura C, Saitoh T, Hirose T, Ohsugi R, Perata P, Yamaguchi J. Sugar uptake and transport in rice embryo: Expression of companion cell-specific sucrose transporter (OsSUT1) induced by sugar and light. *Plant Physiol*, 2000, 124: 85-93.
- [15] Cai Y, Tu W, Zu Y, Yan J, Xu Z, Lu J, Zhang Y. Overexpression of a grapevine sucrose transporter (VvSUC27) in tobacco improves plant growth rate in the presence of sucrose in vitro. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1069.
- [16] Chen J Y, Liu S L, Wei S, Wang S J. Hormone and sugar effects on rice sucrose transporter OsSUT1, expression in germinating embryos. *Acta Physiol Plant*, 2010, 32: 749-756.
- [17] Zakhleniuk O V, Raines C A, Lloyd J C. *pho3*: A phosphorus-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2001, 212: 529-534.
- [18] Lloyd J C, Zakhleniuk O V. Responses of primary and secondary metabolism to sugar accumulation revealed by microarray expression analysis of the *Arabidopsis* mutant, *pho3*. *J Exp Bot*, 2004, 55: 1221-1230.
- [19] Wang L, Lu Q, Wen X, Lu C. Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size. *Plant Physiol*, 2015, 169: 2848-2862.
- [20] Jansson C. Mutation: sugar signaling mutants in *Arabidopsis*. *Prog Bot*, 2005, 66: 50-67.
- [21] Chiou T J, Bush D R. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 4784-4788.
- [22] Eom J S, Choi S B, Ward J M, Jeon J S. The mechanism of phloem loading in rice (*Oryza sativa*). *Mol Cells*, 2012, 33: 431-438.
- [23] Lei M, Liu Y, Zhang B, Zhao Y, Wang X, Zhou Y, Raghothama K G, Liu D. Genetic and genomic evidence that sucrose is a global regulator of plant responses to phosphate starvation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1116-1130.
- [24] Scofield G N, Aoki N, Hirose T, Takano M, Jenkins C L, Furbank R T. The role of the sucrose transporter, OsSUT1, in germination and early seedling growth and development of rice plants. *J Exp Bot*, 2007, 58: 483-495.
- [25] Ishimaru T, Ida M, Hirose S, Shimamura S, Masumura T, Nishizawa N K, Nakazono M, Kondo M. Laser microdissection-based gene expression analysis in the aleurone layer and starchy endosperm of developing rice caryopses in the early storage phase. *Rice*, 2015, 8: 0015-0057.
- [26] Tognetti J A, Pontis H G, Martínez-Noël G M A. Sucrose signaling in plants: A world yet to be explored. *Plant Signal Behav*, 2013, 8: 3, e23316.