

作物几种光合酶与抗旱节水的关系研究进展

胡梦芸^{1,2}, 张正斌^{1*}, 徐 萍¹

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源中心, 河北 石家庄 050021; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要: 干旱胁迫是作物光合作用和生长的主要限制因子。利用较少的水分生产较多的光合干物质, 是提高作物水分利用效率的关键。因此, 深入研究光合酶的调控机制, 利用基因工程改良光合酶基因的表达和活性, 提高作物的光合效率, 是实现高光效和高 WUE 相结合的重要途径。本文就水分胁迫下作物光合作用与抗旱节水的关系研究, 以及光合固定 CO₂、蔗糖和淀粉代谢关键酶的生物学结构和功能的研究进展进行综述, 以期作为作物光能高效利用及抗旱节水研究提供有用信息。

关键词: 作物; 光合作用; 水分利用效率; 抗旱节水; 光合酶

中图分类号: S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2008)02-0251-06

作物在生长周期中经常受到多种环境胁迫, 其中干旱胁迫是作物生长和产量的主要限制因子^[1]。土壤水分亏缺直接影响着作物光合作用和其他代谢反应^[2]。从作物抗旱节水、光合生理遗传及农业生产应用来看, 通过提高光合效率, 进一步提高产量, 即利用相同或更少的水分获得更高的产量, 提高作物的水分利用效率 (water use efficiency, WUE) 是干旱半干旱地区农业研究的重点。目前国内在作物抗旱节水和光合生理方面研究较多, 但对抗旱节水与光合酶调控机理的研究还比较薄弱。本文主要从干旱胁迫下作物光合作用与抗旱节水的关系, 以及 CO₂ 固定、蔗糖和淀粉代谢关键酶的生物学结构和功能的研究进展进行综述, 以期作为作物抗旱和水分及光能高效利用提供有用信息。

1 水分胁迫下的光合作用研究

水资源危机已是一个世界性问题, 农业又是耗水大户, 如何使作物消耗较少的水产生较多的光合干物质, 实现高光效与高 WUE 的统一, 无论对农业生产还是生物节水都具有实践意义。

水分胁迫下作物叶片光合速率随叶相对含水量和叶水势下降而下降^[3]。在干旱条件下促进作物灌浆, 提早成熟已有不少研究^[4,5]。山仑等^[6]研究表明: 在轻度干旱条件下, 叶片生长即使受到抑制, 而光合作用仍可正常进行, 复水后反而有所升高; 适度干旱条件下, 小麦籽粒对花前花后光合产物的利用率均高于正常灌溉, 有效地节约了灌溉水和提高

了产量。干旱对禾谷类作物生理功能影响的先后顺序为: 细胞扩张—气孔运动—蒸腾作用—光合作用—物质运输。轻度水分亏缺促进了叶中同化物向外转运, 减少滞留, 促进干物质积累, 同时表现出较高的光合速率和 WUE, 尤其在旗叶中表现突出^[7]。在水分亏缺下, 小麦体内存在对花前“临时库”同化物的再动员和对产量的有效补偿机制, 中度水分胁迫有利于小麦等作物光合潜力的充分发挥^[5]。因此, 在农业生产中适当亏缺灌溉, 对有限水的高效利用具有重要意义。

水分胁迫对作物光合作用的抑制机制一直存在异议, 水分胁迫可通过气孔因素限制光合 CO₂ 同化, 也可通过光合酶及光合产物转运蛋白表达调控或多者的协同调控, 其调控机制还有待于深入研究。例如, 重度水分胁迫下, 光合源叶的光合作用下降与光合碳同化产物的积累密切相关, 特别是可溶性糖和蔗糖积累显著增加, 淀粉含量显著减少, 显著减少了光合同化物的积累, 最终抑制了植物的光合和生长, 即干旱可通过光合终产物的反馈来抑制调控光合作用^[8]。这个过程可能受蔗糖—淀粉代谢中重要调节酶及转运蛋白的调控^[9]。干旱胁迫也会诱导光合碳代谢循环中酶活性和基因表达的变化^[10~12], 适应或调控光合碳代谢过程。因此, 深入研究光合碳代谢关键调节酶的调控活性及基因表达对作物产量和收获指数的调控, 以及与 WUE 的关系, 有利于用基因工程修饰和改造光合酶来改良光合效率, 提高作物产量和 WUE, 实现高光合效率与

收稿日期: 2007-05-27

基金项目: 国家“863”节水重大专项 (2006AA100201); 中国科学知识创新工程重要方向项目 (KSCXZ-SW-327)

作者简介: 胡梦芸 (1980—), 女, 湖北黄冈人, 在读硕士, 研究方向为小麦光合作用与水分利用效率。E-mail: ziren80@126.com。

* 通讯作者: 张正斌 (1962—), 男, 研究员, 博士, 博士生导师。主要从事小麦抗旱节水生理遗传育种研究。E-mail: zhengbinz@hotmail.com。

高 WUE 的结合。

2 光合 CO₂ 固定中的关键调控酶

2.1 C₃ 植物光合固定 CO₂ 的关键酶

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)是 C₃ 植物光合作用关键酶^[13],其结构大多由 8 个大亚基和 8 个小亚基组成,核基因编码的小亚基通过叶绿体膜进入叶绿体间质,与叶绿体基因编码的大亚基结合成全酶。王学华等^[14]在水稻中研究发现,水稻叶片光合能力的决定因素是 Rubisco 羧化活性或活化的 Rubisco 酶含量,而不是气孔导度。水分亏缺条件下光合作用被抑制是因为 Rubisco 酶活性下降,而不是因为 Rubisco 酶含量减少^[15]。同时 RuBP 再生能力也是限制旱胁迫植株 CO₂ 同化能力的重要因素^[16]。

Rubisco 活化酶(RAC)是调节 Rubisco 活性的酶,是核编码的一种叶绿体蛋白,其两个多肽链的 cDNA 序列已经测序,基因表达与 Rubisco 可能有一定的协同关系,是光合作用的关键酶之一^[17]。研究表明水稻开花结实期, Rubisco 和 RAC 活力和含量下降,与光合速率的降低呈显著正相关^[18]。李卫芳等^[19]发现小麦旗叶的光合速率主要取决 Rubisco 的初始活力,即 Rubisco 被 RAC 活化程度,而与 Rubisco 和 RAC 含量关系不大。RAC 活力对光合速率的直接影响较小,其本质是调节 Rubisco 初始活力^[18]。免疫金标记电镜技术研究表明, Rubisco 和 RAC 在 C₃ 植物中主要分布于叶肉细胞叶绿体的间质中,在 C₄ 植物中 Rubisco 主要分布于鞘细胞叶绿体基质中,活化酶在鞘细胞和叶肉细胞叶绿体基质中都有分布^[20]。

作物叶片 WUE 是指光合速率与蒸腾速率的比值,提高光合速率是提高 WUE 的关键,而 Rubisco 活化酶又是植物光合作用的关键酶,因此研究 RAC 与 WUE 的关系对光合作用和抗旱节水有着重要意义。Zhu 等^[21]在番茄高 WUE 的 cDNA 文库中克隆出一个编码 Rubisco 活化酶与 WUE 有关的基因,其全长序列与烟草 RAC 基因有 89% 的同源性。由此,RAC 通过活化 Rubisco 酶加速 CO₂ 固定来提高 WUE 也是可行的,这为通过光合生化来调控作物的 WUE 提供了一个新动向。Schwender 等^[22]研究表明:甘蓝油菜中的 Rubisco 调控种子的一个代谢通道,该通道使油菜作物从光合产物中合成更多的脂肪酸,使得 Rubisco 酶的功能研究更深入了一步,说明 Rubisco 酶可能在提高油脂产量和收获指数方面具有更加重要的调控和转运作用。

2.2 C₄ 植物光合固定 CO₂ 的关键酶

与 C₃ 植物相比, C₄ 植物具有在干旱、高温、高光及低 CO₂ 浓度下,保持高光效的能力。这是因为 C₄ 植物初始固定 CO₂ 的酶是 PEPCase,它对 CO₂ 有更高的亲和力,大大提高了 Rubisco 的羧化能力,抑制了其加氧活性,降低了光呼吸。PEPCase 的一级结构已测定,高级结构主要是通过化学修饰得到一些资料。植物 PEPC 基因由 2~5 个不同亚型组成,各自编码不同的 PEPCase 同工酶^[23],主要包括 C₄ 型、C₃ 型和 CAM 型。C₄ 型主要在 C₄ 植物的绿叶中大量表达,而 C₃ 型主要在非光合组织中表达; CAM 型主要在 CAM 植物的绿叶中表达。C₃ 型 PEPCase 酶在气孔开闭和豆科植物根瘤固氮过程中也有特殊作用^[24],因此认为非光合型 PEPCase 在光合作用调节上也起着重要作用。水分亏缺条件能引起露花中 PEPC 蛋白含量、酶活性和 mRNA 水平的提高。复水后,酶蛋白含量和酶活性降至干旱前的水平。这对植物光合碳代谢和光合效率的提高具有重要意义^[10]。目前对 PEPCase 主要研究参与磷酸化反应的蛋白激酶及蛋白磷酸酯酶的调节特性。其结构与功能的关系及对光合碳代谢的调节机制还有待继续研究。

2.3 C₃、C₄ 植物中光合酶基因的遗传改良

利用高光效的野生资源和 C₄ 光合酶对 C₃ 作物的遗传转化是改善 C₃ 作物光合作用的重要途径^[25],其中最突出的是对 Rubisco 的研究。一方面利用定点突变技术来了解个别氨基酸在大亚基催化结构域中的作用,试图通过修饰与改造 Rubisco 酶的结构,以改善其同化 CO₂ 的效率,提高作物的光合效率。另一方面则希望在 C₃ 植物中建立类似 C₄ 植物的 CO₂ 浓缩循环系统,从而提高 C₃ 作物 Rubisco 酶的羧化效率。大量研究已证明 C₃ 作物大豆、小麦等叶片中有 C₄ 光合酶系统的存在^[26],人们试图通过 C₃ 植物与 C₄ 植物杂交,将 C₄ 植物同化 CO₂ 的高效特性转移到 C₃ 植物中,但至今未取得满意的结果,其杂种 F₁ 和 F₂ 代的光合效率均比两亲本低。现在主要是从 C₃ 植物中筛选有 PEPCase 及 C₄ 途径表达较高的变异株,并加以遗传改进,以提高 C₃ 植物的光合效率,以及利用基因工程将 C₄ 植物的高光效基因 PEPC 等基因转到 C₃ 植物中,使 C₄ 光合酶大量表达,增强 C₄ 途径,以期提高 C₃ 植物的光合效率。这方面无论是国内外都有成功的先例^[27~29],这为通过基因工程手段提高作物光合效率的遗传育种提供了科学根据。

Ku 等^[27]将玉米高光合基因 PEPC 导入水稻,并获得高效表达转 PEPC 及转 PEPC 和磷酸双激酶(PPDK)双基因的植株。与野生植株比较,转基因植株 PEPC 酶活性提高了 110 倍,还表现了高光合速率和在强光高温下耐光氧化的特性,降低了光合作用的氧抑制,单株产量提高了 10%~30%,同时促进了水稻固氮菌固氮效率和固氮总量的提高。转基因植株中气孔导度和光合速率显著增加,但叶片气孔导度的增加与光合速率的增加无相关性,说明叶片光合能力的提高,是叶片细胞中浓缩 CO₂ 能力的增加^[28]。转 PEPC 基因水稻的优良种质特性不但可以稳定遗传,而且可转移到籼稻和粳稻,从而为高光效育种提供了一个新的途径^[29]。在小麦中,转玉米 PEPC 基因的叶片中 PEPC 酶活性提高了 3~5 倍,部分转基因植株光合速率有所提高,并且气孔的开放程度与叶片中的 PEPC 活性紧密相关^[30]。转基因 C₃ 作物中 PEPCase 活力已接近于或超过 C₄ 植物中的水平,在转 C₄ 植物高光合基因同时应考虑多种酶基因的协调表达,才能有效地提高转基因植株的光合效率。在转 C₄ 高光效基因作物研究中,目前主要是研究光合速率提高的潜力,但对 WUE 的研究还很少,因为在提高光合速率之后,提高经济产量和收获指数以及 WUE 才是最终目标,因此有关 WUE 的研究有待重视和加强。

3 蔗糖代谢重要调节酶的功能

蔗糖磷酸合成酶(SPS)是控制蔗糖生物代谢的关键位点之一,SPS 的活力大小对 CO₂ 同化产物在蔗糖和淀粉分配中起着关键作用^[31],已经和 QTLs 联系起来控制植物生长和产量^[32]。对不同基因型玉米研究发现,生长率与 SPS 活性相关,而与光合关键酶和淀粉合成酶不相关^[33]。很多研究表明 SPS 与作物的生长和产量有相关性,是否是控制因素之一目前尚无研究。不过 SPS 可能是一个很有价值的生化标记。转 SPS 基因马铃薯过表达 SPS 基因,蔗糖高水平合成,提高了磷酸丙糖的利用率和光合速率,增加蔗糖输出量,生物量积累显著增加。王维等^[13]研究表明:土壤水分亏缺条件下提高了茎秆中 SPS 的活性和活化状态,抑制蔗糖转化酶活性,促进蔗糖合成,加速贮藏物质快速降解和转移,从而调节稻株贮藏碳水化合物向籽粒的分配。严重水分亏缺条件下,由于胞间 CO₂ 浓度下降^[34]和蔗糖从源叶输出受阻^[1],导致光合叶片中蔗糖的大量积累抑制了 SPS 酶活性,可能是干旱胁迫下光合作用下降的一个机制。

果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)是调控光合和 PO₄³⁻循环的关键酶之一,它催化的不可逆反应处于代谢物离开 Calvin 循环,流入淀粉合成的分支点上。与 Calvin 循环中的其他酶相比,FBPase 的含量极低,该酶活性轻微受抑制,就会导致 Calvin 循环更新能力的减弱和光合活性的急剧下降。因此,FBPase 在决定碳元素到最终产物的分配上有着重要的调节作用。通过转基因研究揭示 FBPase 是植物光合和生长的一个关键酶。将蓝藻叶绿体中的果糖-1,6-二磷酸酶/景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶转入烟草叶绿体中,在大气中 CO₂ 浓度为 360 mg/kg 条件下,明显提高了转基因烟草光合固定 CO₂ 的效率和糖类的累积,促进了植株的生长^[35]。将小麦叶绿体中克隆的 FBPase 基因转入蓝藻,也显著提高了转基因蓝藻同化 CO₂ 的效率。这可能是因为固定的 CO₂ 在高表达酶的催化下快速地向蔗糖和淀粉转化,从而加速了 Calvin 循环所致。因此利用基因工程手段,通过调节糖的代谢过程来改良植物的光合效率,是值得注意的新动向。

Thorbjornsen 等^[36]把马铃薯叶绿体 FBPase 基因转化到马铃薯块茎的造粉体中,与野生型块茎相比,FBPase 活性提高了 10~20 倍,从磷酸丙糖合成的淀粉明显增加,因此在马铃薯块茎造粉体中过表达 FBPase 基因,是提高淀粉积累的一条新途径。马为民等^[37]将小麦的 FBPase 基因转进 *Cyanobacterium Anabaena* PCC7120 中,转化体中 FBPase 蛋白表达量是野生型的 126.5%,酶活性提高 1.41 倍。转基因株过表达 FBPase,净光合速率是野生型的 117.2%。在高 CO₂ 条件下,这种效应更明显。这些研究说明 FBPase 是卡尔文循环的重要调节位点,决定了光合碳的分配。现已发现光合组织中 FBPase 存在两个异构酶,一个在细胞质中,参与淀粉合成;一个在光合叶绿体中,调节 CO₂ 同化途径。在光合作用中叶绿素吸收的光不仅满足植物对 ATP 和 NADPH 的需要,而且也转化为几种调节讯号。例如通过改变 pH,代谢反应物和巯基等来影响暗反应酶的活性。叶绿素吸收的光通过电子从铁氧还蛋白到硫氧还蛋白的传递,使靶子酶的巯基状态发生可逆变化,从而调节 FBP 酶的活性。

4 淀粉代谢重要调节酶的功能

淀粉是植物的能量储藏物质。有关研究表明,水稻等作物淀粉合成中,AGPase 和蔗糖合成酶是关键酶^[38]。植物中 AGPase 为异源四聚体,由 2 个小亚基和 2 个大亚基组成,AGPase 大亚基只起调节作

用,而活性则由小亚基控制,AGPase 是植物淀粉—糖代谢的重要因素,AGPase 酶活性与还原糖含量呈显著负相关,通过调控 sAGP 基因的表达途径,可以筛选到还原糖和淀粉含量适于需要的材料^[39]。小麦胚乳中的 AGPase 对 3-PGA(3-磷酸甘油酸)和磷酸的调节不敏感,而叶片 AGPase 的活性能显著地被 3-PGA 激活和被磷酸抑制^[40]。可能是禾谷类植物胚乳 AGPase 尽量多地在细胞质中将蔗糖转化成 ADPG,ADPG 通过质体上的膜蛋白运输进入质体后,只能参与淀粉的合成,这样就尽量多地贮存了淀粉。所以有望通过提高 AGPase 的活性,增加小麦等作物的经济产量。近年来,利用基因工程提高或减少植物中淀粉含量,最终提高经济产量的研究已取得了令人振奋的进展^[41,42]。

蔗糖合成酶(SS)存在于细胞质中,催化蔗糖和淀粉代谢反应的第一步。SS 酶活性高低反映了籽粒降解利用蔗糖的能力;其活性大小受温度的影响,高温下其活性下降,蔗糖分解受阻。研究表明,SS 活性呈单峰曲线变化,与籽粒直链淀粉和支链淀粉的合成速率呈极显著正相关,该酶是小麦籽粒淀粉合成的一个调控因子。Ruan 等^[42]研究表明,SS 在棉花各种库组织中都有表达,在主叶脉和茎维管束等具有运输功能组织中表达,并参与了光合产物的运输过程,可能同时发挥合成与分解蔗糖双向功能,对光合产物进行装卸和卸载。在水稻灌浆期,SS 活性对水稻籽粒灌浆快慢起重要作用,在灌浆期适当提高籽粒中 ABA 含量或 ABA 与 GA 的比值,有利于 SS 活性的提高和籽粒充实^[43]。在旱作水稻籽粒中¹⁴C 的分配比率和茎中淀粉的转运量与籽粒中 SS 活性呈显著或极显著正相关,籽粒灌浆快与 SS 活性相关,SS 活性的增强加速了同化物(蔗糖)在库端(籽粒)的卸载,从而促进了同化物向籽粒的运转^[44]。王维等^[7]研究也表明适度水分胁迫下水稻籽粒中 SS、AGPase 活性与淀粉积累速率呈显著正相关,这两个酶的活性对增加籽粒淀粉积累和粒重起重要的调节作用。SS 在不同的器官中存在不同的同工酶,即其基因表达具有发育和组织器官特异性。

5 展 望

从遗传育种方面看,首先是不同基因型的源流库发育大小、功能及其有关物质(糖、蛋白质等)代谢决定光合产物的运输和分配比例即经济系数,然后才由基因抗旱性生理、形态、发育差异对水分敏感性的不同决定水分利用效率的差异^[45]。由于作物抗

旱性是由多基因控制的,与丰产性不易结合,而高 WUE 特性能将丰产性和抗旱性结合为一体,其育种潜力更大,应用杂交育种和转基因工程培育抗旱节水高产品种是一条新的途径。

从理论上来说,凡是能克隆出调控光合速率、蒸腾速率和 WUE 相关的基因,一定会通过转基因方法进行节水(高 WUE)基因植物的培育和改良^[46]。Malse 等^[47]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 分析方法作为 WUE 的代表性状,将控制蒸腾效率的 QTL 定位在第 2 染色体的 ERECTA 标记上,并从拟南芥中克隆出了这个 ERECTA 基因,它是 1 个富亮氨酸重复片段的受体激酶基因,可以控制开花,改变叶片气孔数目和叶片结构,成为第一个克隆出与蒸腾效率有关的基因。Elumalai 等^[48]将大麦中与 ABA 合成和胚胎晚期丰富蛋白有关的 HVA1 基因转入小麦,转基因后代的抗旱性和 WUE 得到了明显提高,其 WUE 为 0.66~0.68 g/kg,非转基因对照的 WUE 为 0.53~0.57 g/kg;研究还表明,两个纯合转基因小麦的根茎叶干重比对照有显著增加。因此,利用基因工程改良作物的光合、抗旱性及高效利用水分,实现生物节水特别是 WUE 遗传改良研究将有广阔前景。

参 考 文 献:

- [1] Zhang X, Wu N, Li C. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents[J]. *J Arid Environ*, 2005, 60: 567—579.
- [2] Chaves, M M. Effects of water deficit on carbon assimilation[J]. *J Exp Bot*, 1991, 42: 1—16.
- [3] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 275—294.
- [4] Yang J C, Xu G W, Wang Z Q, et al. Remobilization of carbon assimilates in the stems during grain filling and its physiological mechanism in dry-cultivated rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2): 108—114.
- [5] 吕金印, 山 仑, 高俊凤. 水分亏缺下小麦碳同化物的转运和分配[J]. *核农学报*, 2002, 16(4): 228—231.
- [6] 山 仑, 张岁岐. 节水农业及其生物基础[J]. *水土保持学报*, 1999, 6(1): 2—6.
- [7] Yang Jian-chang, Zhang Jian-hua, Wang Zhi-qing, et al. Activities of fructan and sucrose-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling [J]. *Planta*, 2004, 220: 331—343.
- [8] Zrenner R, Stitt M. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14: 939—946.
- [9] Drozdova I S, Pustovoiitova T N, Dzhibladze T G, et al. Endogenous control of photosynthetic activity during progressive

- drought: Influence of final products of photosynthesis[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2004, 51(5): 668—675.
- [10] 唐 犁, 施教耐. 水分胁迫对露花磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶表达水平及特性的影响[J]. 植物生理学报, 1997, 23(2): 192—198.
- [11] 王 维, 蔡一霞, 蔡昆争, 等. 土壤水分亏缺对水稻茎秆储藏碳水化合物向籽粒运转的调节[J]. 植物生态学报, 2005, 29(5): 819—828.
- [12] 王 维, 蔡一霞, 蔡昆争, 等. 水分胁迫对贪青水稻籽粒充实及其淀粉合成关键酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(7): 972—979.
- [13] 陈为钧, 赵贵文, 顾月华. RubisCO 研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 1999, 26(5): 433—436.
- [14] 王学华. 超级稻上部叶片光合能力的研究[J]. 作物研究, 2004, 2: 68—71.
- [15] Berkowitz G A. Water and salt stress, photosynthesis [A]. Raghavendra A S. A Comprehensive Treatise [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 226—237.
- [16] Tezara W, Lawlor D W. Effect of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower [A]. Mathis P. Photosynthesis: from light to biosphere [C]. Dordrecht: Kluwer, 1995, 4: 625—628.
- [17] Rokka A, Zhang L, Aro E N. Rubisco activase: an enzyme with a temperature—dependent dual function[J]. Plant J, 2001, 25: 463—471.
- [18] 翁晓燕, 陆 庆, 蒋德安. 水稻 Rubisco 活化酶在调节 Rubisco 活性和光合日变化中的作用[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(1): 35—40.
- [19] 李卫芳, 王秀海, 王 忠. 小麦旗叶 Rubisco 和 Rubisco 活化酶与光合作用日变化的关系[J]. 安徽农业大学学报, 2006, 33(1): 30—33.
- [20] 洪 健, 王卫兵, 蒋德安, 等. 大麦和玉米叶片叶绿体中 Rubisco 及其活化酶的免疫金标记定位[J]. 植物生理与分子生物学报, 2004, 30(5): 561—568.
- [21] Yali Zhu, Kuanhung R Lin, Yinghua Huang, et al. A cDNA from tomato (*Lycopersicon pennellii*) encoding Ribulose—1, 5—Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase activase [J]. Plant Physiology, 1998, 116: 1603.
- [22] Jörg Schwender, Fernando Goffman, John B Ohlrogge, et al. Rubisco without the Calvin cycle improves the carbon efficiency of developing green seeds[J]. Nature, 2004, 432: 779—782.
- [23] Toh H, Kawamurat, Izui K. Molecular evolution of phosphoenolpyruvate carboxylase [J]. Plant Cell Physiol, 1994, 17: 31—43.
- [24] Latzko E, Kely G J. The many-faced function of phosphoenolpyruvate carboxylase in C_3 plants[J]. Physiologic Vegetable, 1983, 21: 805—815.
- [25] 赵 明, 赵秀琴, 张 旭, 等. 远缘杂交后代的光合特性及高光合植株的筛选[A]. 王连铮. 21 世纪作物科技与生产发展学术讨论会文集[C]. 北京: 中国农业科技出版社, 2002. 69—75.
- [26] 季本华, 朱素琴, 焦德茂. 转玉米 C_4 光合酶基因水稻株系中的光合 C_4 微循环[J]. 作物学报, 2004, 30(6): 536—543.
- [27] Ku M S B, Cho D, Ranade U, et al. Photosynthetic performance of transgenic rice plants overexpressing maize C_4 photosynthesis enzymes [A]. Sheehy J E, Mitchell P L, Hardy B. Redesigning Rice Photosynthesis to Increase Yield [C]. Amsterdam: Elsevier Science, 2000. 193—204.
- [28] 焦德茂, 匡廷云, 李 霞, 等. 转 PEPC 基因水稻具有初级 CO_2 浓缩机制的生理特点[J]. 中国科学(C 辑), 2003, 33(1): 33—39.
- [29] 凌丽俐, 林宏辉, 焦德茂. 转 PEPC 基因水稻种植的稳定光合生理特性[J]. 作物学报, 2006, 32(4): 527—531.
- [30] 陈绪清, 张晓东, 梁荣奇, 等. 玉米 C_4 型 PEPC 基因的分子克隆及其在小麦中的转基因研究[J]. 科学通报, 2004, 49(19): 1976—1982.
- [31] 刘凌霄, 沈法富, 范作晓, 等. 棉花不同品种叶片和纤维中蔗糖磷酸合成酶活性变化及其与糖含量的关系[J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 252—254.
- [32] Prioul Jean-loois, Sandrine Pelleschi, Mamoune Sene, et al. From QTLs for enzymes activity to candidate genes in maize[J]. Journal of Experimental of Botany, 50(337): 1281—1288.
- [33] Kate Castleden C, Naohiro Aoki, Vanessa J Gillespie, et al. Evolution and function of the sucrose-phosphate synthase gene families in wheat and other grasses[J]. Plant Physiology, 2004, 135: 1753—1764.
- [34] Vassez T L, Quick P, Sharkey, et al. Water stress, carbon dioxide, and light effects on sucrose-phosphate synthase activity in *Phaseolus vulgaris* [J]. Physiol Plant, 1991, 81: 37—44.
- [35] Yoshiko Miyagawa, Masahiro Tamoi, Shigeru Shigeoka. Overexpression of a cyanobacterial fructose—1, 6—sedoheptulose—1, 7—bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth[J]. Nature Biotechnology, 2001, 19: 965—969.
- [36] Thorbjørnsen T, Asp T, Jørgensen K, et al. Starch biosynthesis from triose-phosphate in transgenic potato tubers expressing plastidic FBPase [J]. Planta, 2002, 214: 616—624.
- [37] Ma Weimin, Shi Dingji, Wang Quanxi, et al. Exogenous expression of the wheat chloroplastic FBPase gene enhances photosynthesis in the transgenic cyanobacterium, *Anabaena* PCC7120 [J]. Journal of Applied Phycology, 2005, 17: 273—280.
- [38] 王月福, 于振文, 李尚霞, 等. 小麦籽粒灌浆过程有关淀粉合成酶活性及其效应[J]. 作物学报, 2003, 29(1): 75—81.
- [39] 宋波涛, 谢丛华, 柳 俊. 马铃薯 sAGP 基因表达对块茎淀粉和还原糖含量的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(7): 1439—1446.
- [40] Diego F, Gbmez Gasati, Alberto A. ADP-glucose pyrophosphorylase from wheat endosperm, purification and characterization of an enzyme with novel regulatory properties [J]. Planta, 2002, 214: 428—434.
- [41] Stark D M, Timmerman K P, Barry G F, et al. Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADP—glucose pyrophosphorylase [J]. Science, 1992, 258: 287—292.
- [42] Ruan Y L, Chourey P S, Delmer D P, et al. The differential expression of sucrose synthase in relation to diverse patterns of carbon partitioning in developing cotton seed [J]. Plant Physiol, 1997, 115: 375—385.

- [43] 王志琴, 叶玉秀, 杨建昌, 等. 水稻灌浆期籽粒中 SPS 活性的变化与调控[J]. 作物学报, 2004, 30(7): 634—643.
- [44] Herold A. Regulation of photosynthesis by sink activity—the missing link[J]. New Phytol, 1980, 86: 131—144.
- [45] 张正斌. 小麦水分利用效率若干问题探讨[J]. 麦类作物, 1998, (1): 35—38.
- [46] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京: 科学出版社, 2003. 12.
- [47] Masle J, Gilmore S R, Farquhar G D. The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in Arabidopsis[J]. Nature, 2005, 10: 1—5.
- [48] Elumalai S, Bahieldin A, Wraith J M, et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barely HVA1 gene[J]. Plant Science, 2000, 155: 1—9.

Research progress on important enzymes of crop photosynthesis and its relations to resisting drought and saving water

HU Meng-yun^{1,2}, ZHANG Zheng-bin^{1*}, XU Ping¹

(1. Research center of Agricultural Resources, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang, Hebei 050021, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The water deficit is a major abiotic factor limiting crop photosynthesis and growth. Producing more photosynthetic dry matter with less water is the key to increase crop WUE. Therefore, photosynthetic efficiency could be increased through improving the enzymic genes expression and activity with genetic engineering by investigating the regulating mechanism of the enzymes. This is an important approach to realize the combination of higher photosynthetic efficiency and higher WUE. The present paper reviewed the research progress concerning the relation between crop photosynthesis and resisting drought and saving water under drought stress, and the biological structure and function of the key enzymes of crop fixing CO₂ and of sucrose and starch metabolite. The purpose is to provide useful information about efficient radiation use and drought resistance and water saving in crops.

Key words: crop; photosynthesis; water use efficiency; resisting drought and saving water; photosynthetic enzyme