

# 留叶数对烟叶淀粉积累及相关酶活性的影响

宋淑芳<sup>1 2</sup> 陈建军<sup>3</sup> 周冀衡<sup>1</sup>

(1. 湖南农业大学 烟草研究院 湖南 长沙 410128; 2. 广西百色市现代农业技术研究推广中心,  
广西 百色 533612; 3. 华南农业大学 烟草研究室 广东 广州 510640)

**摘要:** 为探讨烟叶成熟期间淀粉合成机理, 分析了4个不同留叶数处理(分别留叶16, 18, 20, 22片)的烟叶成熟期间中、上部叶淀粉积累动态及淀粉酶(AM)、蔗糖合成酶(SS)活性变化规律及其相关性。结果表明, 留叶数与成熟期间上部叶的AM活性、淀粉含量无显著的相关性( $r = -0.101$ ,  $P = 0.441 > 0.05$ ;  $r = 0.221$ ,  $P = 0.089 > 0.05$ ), 与上部叶的SS活性有显著的正相关( $r = 0.300^*$ ,  $P = 0.020 < 0.05$ ); 与中部叶的AM活性无显著的相关性( $r = -0.179$ ,  $P = 0.172 > 0.05$ ), 与中部叶的SS活性有极显著的正相关( $r = 0.395^{**}$ ,  $P = 0.002 < 0.01$ ), 与中部叶的淀粉含量有显著的正相关( $r = 0.328^*$ ,  $P = 0.011 < 0.05$ )。留叶数增多时, 成熟期间上、中部叶AM活性稍有下降, SS活性显著上升, 淀粉含量也有所提高。

**关键词:** 留叶数; 烤烟; 淀粉合成; 淀粉酶; 蔗糖合成酶

中图分类号: S572.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)01-0149-06

## Effects of Leaf Population on Starch Accumulation and Activity of Amylase and Sucrose Synthase in Tobacco Leaves

SONG Shu-fang<sup>1 2</sup>, CHEN Jian-jun<sup>3</sup>, ZHOU Ji-heng<sup>1</sup>

(1. Institute of Tobacco, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. Guangxi Baise Modern Agricultural Technology Research and Promotion Center, Baise 533612, China; 3. Tobacco Laboratory, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** To discuss the mechanism of starch synthesis in flue-cured tobacco leaves during the mature stage, four treatments of leaf population (16, 18, 20, 22) were adopted, the trends of starch accumulation and the activities of amylase and sucrose synthase in middle and upper leaves were analyzed. The results showed that: in the mature stage, there were no significant correlation of leaf population with starch content and the activity of AM in upper leaves ( $r = -0.101$ ,  $P = 0.441 > 0.05$ ;  $r = 0.221$ ,  $P = 0.089 > 0.05$ ), but there was significant correlation of that with the activity of SS ( $r = 0.300^*$ ,  $P = 0.020 < 0.05$ ); there was no significant correlation of leaf population with the activity of AM in middle leaves ( $r = -0.179$ ,  $P = 0.172 > 0.05$ ), but there was extremely significant correlation of that with the activity of SS ( $r = 0.395^{**}$ ,  $P = 0.002 < 0.01$ ), and significant correlation of that with starch content ( $r = 0.328^*$ ,  $P = 0.011 < 0.05$ ). When the leaf population was increased, the activity of AM decreased slightly, but the activity of SS went up markedly and the starch content rose obviously.

**Key words:** Leaf population; Flue-cured tobacco; Starch synthesis; Amylase; Sucrose synthase

植物体光合作用固定  $\text{CO}_2$  的主要产物是蔗糖和淀粉, 淀粉是叶片细胞光合作用的储藏形式, 而蔗糖是细胞内的运输形式, 二者在细胞中不停地进行转化<sup>[1]</sup>。与蔗糖代谢和积累密切相关的酶主要有转化酶、蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 和蔗糖合成酶 (Su-

crose synthase, SS)<sup>[2]</sup>。蔗糖合成酶是一种存在于细胞质中的可溶性酶, 有些不溶性的 SS 附着在细胞膜上, 既可以催化蔗糖合成又可以催化蔗糖分解, 是一种可逆性酶, 但多数学者认为 SS 主要起分解蔗糖的作用<sup>[2-6]</sup>, 将蔗糖降解为 UDPG 用来合成淀粉等碳

收稿日期: 2012-11-25

基金项目: 广东省公烟草公司科技计划项目 (粤烟科 200403); 云南省公烟草公司科技计划项目 (2010YN25)

作者简介: 宋淑芳 (1982-), 女, 湖南桂阳人, 农艺师, 博士研究生, 主要从事烟草科学与工程技术研究。

水化合物<sup>[7-9]</sup>,它的活性在那些合成淀粉或是细胞壁的组织中最高<sup>[10-12]</sup>,提高 SS 活性可以促进淀粉合成。与淀粉代谢和积累密切相关的酶主要有:ADP-葡萄糖焦磷酸化酶、可溶性淀粉合成酶、淀粉酶、淀粉磷酸化酶等。植物叶片淀粉降解主要通过水解和磷酸化两条途径,而两者最初的步骤均由淀粉酶催化,淀粉酶是淀粉降解的关键酶<sup>[13]</sup>。由此可见,蔗糖合成酶、淀粉酶是烟叶淀粉合成、降解的重要催化酶。

烤烟是以积累淀粉为主的粉叶类植物<sup>[13]</sup>,烟叶代谢过程也是淀粉不断积累的过程。鲜烟叶中淀粉含量有的高达 40% 左右<sup>[14]</sup>。淀粉在烤烟叶片细胞中的合成、积累、分解、转化状况,决定着烤后叶片内部各种化学成分之间的协调程度<sup>[15]</sup>,进而影响到其内在品质以及卷烟产品的香吃味风格。目前国内对烤后烟叶淀粉含量以及烘烤过程中的淀粉降解及淀粉酶活性变化研究相对较多<sup>[16-20]</sup>,而对鲜烟叶的淀粉积累及相关酶活性变化规律报道较少<sup>[21-25]</sup>,对淀粉代谢的机理缺乏深入研究,对烟叶淀粉积累与蔗糖合成酶的相关研究鲜见报道。为此,本研究探讨了 4 个不同留叶数处理的烟叶成熟期间上、中部叶的淀粉合成及淀粉酶、蔗糖合成酶活性变化规律,以期对烟叶成熟期间淀粉合成机理的相关研究提供参考,也为烟叶生产提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料 with 处理

试验材料为烟草(*Nicotiana tabacum* L.) 品种 K326,试验于 2007 年在广东烟草南雄科学研究所试验田进行。前茬为水稻。试验地土质为由紫色砂页岩发育而成的紫色土,土壤 pH 值 7.45,有机质 22.0 g/kg,全氮 1.14 g/kg,全磷 0.57 g/kg,全钾 27.9 g/kg,碱解氮 119 mg/kg,速效磷 9.3 mg/kg,速效钾 118 mg/kg。

试验处理有 L16(留叶数 16 片)、L18(留叶数 18 片)、L20(留叶数 20 片)、L22(留叶数 22 片)。随机区组设计,重复 3 次。漂浮苗 2 月 19 日统一移栽,4 月 11 日开始第一次打顶(现蕾打顶)并驳枝,4 月 28 日确定留叶数,5 月 13 日开始采收下部叶,6 月 23 日采收完毕。其他管理措施按当地优质烤烟规范化生产进行。

中、上部叶取样各 5 次,中部叶分别于移栽后 85、92、98、105、115 d 取样,上部叶分别于 92、98、105、115、125 d 取样;上午 9:00 取样,叶片用去离子水洗净,棉布拭干,去除主脉,其中一半叶片用于酶

活性测定,另一半叶片直接烘干后用于淀粉含量的测定。各部位烟叶在工艺成熟期采收后用三段式烤烟法进行烘烤,并从初烤烟叶中选取中部叶桔黄三(C3F)和上部叶桔黄二(B2F)的烟叶放在 80℃ 烘干下至恒质量过 0.425 mm 孔径筛作品质分析。

### 1.2 指标测定

1.2.1 淀粉测定 用蒽酮比色法<sup>[26]</sup>。

1.2.2 AM 活性测定 用 3,5-二硝基水杨酸比色法<sup>[24]</sup>。

1.2.3 SS 活性的测定 参考阮妙鸿<sup>[27]</sup>的方法,略有改进。称取 1 g 鲜烟叶,置于预冷研钵中,加入 4 mL 50 mmol/L  $H_3PO_4$  缓冲液,冰浴研磨,10 000 r/min 冷冻离心 20 min,上清液为酶液。在总体积 0.15 mL 反应混和液中(含 100 mmol/L Tris-HCl, pH 值 7.0, 10 mmol/L  $MgCl_2$ , 10 mmol/L F6P, 5 mmol/L UDPG),加入 0.1 mL 酶液,对照(CK)管立即加 0.2 mL 2 mol/L NaOH 终止反应,30℃ 水浴中反应 30 min 后,测定管加入 0.2 mL 2 mol/L NaOH,然后所有管在沸水浴煮 10 min,流水冷却,再加入 2.8 mL 30% HCl 及 0.8 mL 用 95% 乙醇配制的浓度为 0.1% 的间苯二酚,摇匀后置于 80℃ 水浴保温 10 min,冷却后于 480 nm 处比色测定蔗糖的生成。查蔗糖标准曲线计算 SS 活性,单位为 mg/(g·h)。

1.2.4 计算公式 变异系数 = (标准差/均值) × 100%。等级划分:变异系数 < 10% 为弱变异;10% ~ 100% 为中等变异; > 100% 为强变异<sup>[28]</sup>。

### 1.3 统计分析

采用 SPSS 进行数据的统计分析;采用 Excel 进行图表的生成。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同留叶数条件下烟叶成熟期间淀粉含量和 AM、SS 活性的描述性统计及其相关性

由表 1 可知,在不同留叶数条件下,成熟期间上部叶淀粉含量在 14.40% ~ 22.26% 间变化,均值为 18.32%,变异系数 10.26%;中部叶淀粉含量在 12.15% ~ 20.50% 间变化,均值为 15.87%,变异系数 13.93%。上部叶 AM 活性(以鲜质量计)在 13.76 ~ 25.27 mg/(g·5min) 间变化,均值为 19.24 mg/(g·5min),变异系数 14.66%;中部叶 AM 活性在 12.96 ~ 54.91 mg/(g·5min) 间变化,均值为 25.09 mg/(g·5min),变异系数 47.91%。上部叶 SS 活性(以鲜质量计)在 24.15 ~ 166.77 mg/(g·h) 间变化,均值为 83.25 mg/(g·h),变异系数 36.82%;中部叶 SS 活性在 13.59 ~ 116.59 mg/(g·h) 间变

化,均值为 59.1 mg/(g·h),变异系数 46.58%。可见不同留叶数条件下中上部烟叶的淀粉含量和 AM、SS 活性的变异系数均在 10%~100% 间,为中

等强度变异,说明这 3 项指标的变化受留叶数影响较大。

表 1 烟叶成熟期间淀粉含量和 AM、SS 活性的描述性统计

Tab. 1 Descriptive statistics of starch content and the activity of AM and SS in tobacco leaves

| 部位<br>Position       | 指标<br>Indicator     | 极小值<br>Minimal<br>value | 极大值<br>Maximal<br>value | 均值<br>Mean<br>value | 标准差<br>Standard<br>deviation | 变异系数/%<br>Coefficient<br>of variation |
|----------------------|---------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------|------------------------------|---------------------------------------|
| 上部叶<br>Upper leaves  | 淀粉含量/%              | 14.40                   | 22.26                   | 18.32               | 1.88                         | 10.26                                 |
|                      | AM 活性/(mg/(g·5min)) | 13.76                   | 25.27                   | 19.24               | 2.82                         | 14.66                                 |
|                      | SS 活性/(mg/(g·h))    | 24.15                   | 166.77                  | 83.25               | 30.65                        | 36.82                                 |
| 中部叶<br>Middle leaves | 淀粉含量/%              | 12.15                   | 20.50                   | 15.87               | 2.21                         | 13.93                                 |
|                      | AM 活性/(mg/(g·5min)) | 12.96                   | 54.91                   | 25.09               | 12.02                        | 47.91                                 |
|                      | SS 活性/(mg/(g·h))    | 13.59                   | 116.59                  | 59.10               | 27.53                        | 46.58                                 |

由表 2 的相关性分析结果可知,成熟期间上、中部叶的淀粉含量与 AM 活性均无显著性相关( $r = 0.237$ ,  $P = 0.068 > 0.05$ ,  $r = 0.239$ ,  $P = 0.066 > 0.05$ );而与 SS 活性有显著性的正相关( $r = 0.303^*$ ,  $P = 0.019 < 0.05$ ,  $r = 0.549^{**}$ ,  $P = 0.000 < 0.01$ ),其中中部叶淀粉含量与 SS 活性的相关性达极显著水平。比较相关系数可知,成熟期间上、中部叶淀粉含量与 AM 活性的相关性分别小于与 SS 活性的相关性。说明中、上部烟叶的淀粉积累量受 SS 活性的影响较 AM 活性大。

留叶数与上部叶的 AM 活性、淀粉含量无显著

的相关性( $r = -0.101$ ,  $P = 0.441 > 0.05$ ,  $r = 0.221$ ,  $P = 0.089 > 0.05$ ),与上部叶的 SS 活性有显著的正相关( $r = 0.300^*$ ,  $P = 0.020 < 0.05$ );与中部叶的 AM 活性无显著的相关性( $r = -0.179$ ,  $P = 0.172 > 0.05$ ),与中部叶的 SS 活性有极显著的正相关( $r = 0.395^{**}$ ,  $P = 0.002 < 0.01$ ),与中部叶的淀粉含量有显著的正相关( $r = 0.328^*$ ,  $P = 0.011 < 0.05$ )。表明留叶数对中部叶的 SS、AM 活性和淀粉含量的影响较上部叶大,当留叶数增加时,中、上部叶的 SS 活性显著提高,AM 活性稍有下降,淀粉含量上升(其中中部叶淀粉含量显著上升)。

表 2 烟叶成熟期间留叶数与淀粉含量、AM、SS 活性的相关性

Tab. 2 Correlations of leaf population with starch content and the activity of AM and SS in tobacco leaves

|                         |                        | 留叶数<br>Leaf population | AM 活性<br>Activity of AM | SS 活性<br>Activity of SS | 淀粉含量<br>Starch content |
|-------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|
| 留叶数<br>Leaf population  | Pearson 相关性<br>显著性(双侧) | 1                      | -0.101<br>0.441         | 0.300*<br>0.020         | 0.221<br>0.089         |
| AM 活性<br>Activity of AM | Pearson 相关性<br>显著性(双侧) | -0.179<br>0.172        | 1                       | 0.075<br>0.568          | 0.237<br>0.068         |
| SS 活性<br>Activity of SS | Pearson 相关性<br>显著性(双侧) | 0.395**<br>0.002       | 0.442**<br>0.000        | 1                       | 0.303*<br>0.019        |
| 淀粉含量<br>Starch content  | Pearson 相关性<br>显著性(双侧) | 0.328*<br>0.011        | 0.239<br>0.066          | 0.549**<br>0.000        | 1                      |

注:上三角为上部叶各指标的相关系数;下三角为中部叶各指标的相关系数。\* 在 0.05 水平(双侧)上显著相关;\*\* 在 0.01 水平(双侧)上显著相关。

Note: The data in the upper triangle were correlations of indicators standing for upper leaves and that in the lower triangle were standing for middle leaves. \* Showed the significance level( double) of 0.05; \*\* Showed the significance level( double) of 0.01.

## 2.2 留叶数对烟叶成熟期间淀粉含量的影响

由图 1 可知 4 个处理上、中部叶的淀粉含量均是先上升后下降,呈单峰曲线变化。上部叶淀粉含量峰值为: L22 > L20 > L18 > L16(其值分别为: 21.30%、20.77%、20.21%、19.75%),L18、L20 无显著差异;L22 的峰值出现时间为移栽后 105 d,其他 3 个处理为移栽后 98 d。中部叶峰值为: L20 > L22 > L18 > L16(其值分别为: 19.71%、18.91%,

15.57%、17.17%),L20、L22 显著大于 L16、L18;L20、L22 的峰值出现时间为移栽后 98 d,L16、L18 为移栽后 92 d。可见,留叶数多的处理中、上部叶淀粉积累峰值高,且留叶数多淀粉积累峰值出现时间延后。这可能与光合产物的分配有关。留叶数增多时,每个叶片所分配到的光合产物减少,淀粉的积累速率减慢,因此,淀粉积累量到最大值的时间延长,导致淀粉含量峰值出现延后。

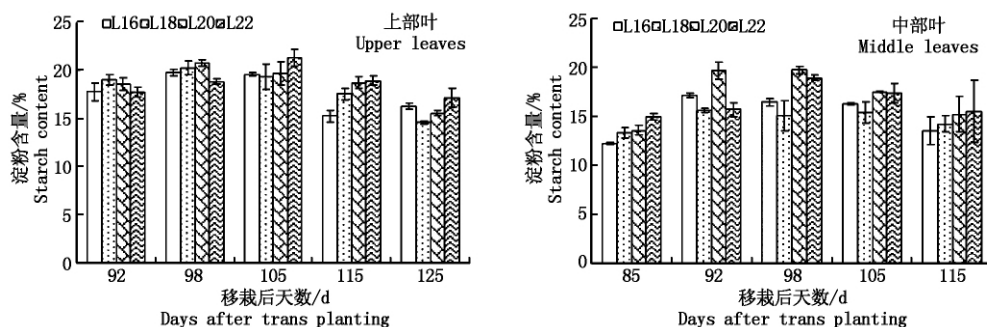


图 1 烟叶成熟期间的淀粉含量

Fig. 1 Starch content in tobacco leaves during the mature stage

### 2.3 留叶数对烟叶成熟期间相关酶活性的影响

2.3.1 AM 活性 由图 2 可知,各处理上部叶 AM 活性(以鲜质量计)呈单峰曲线变化,在移栽后 98 d 达到高峰;峰值大小为  $L18 > L16 > L20 > L22$  (其值分别为: 53.74, 49.30, 43.78, 42.19 mg/(g·5min)), L20、L22 无显著差异外,其他两两间差异显著。可见,留叶数增多时成熟期间上、中部叶的 AM 活性峰值降低。

L22。中部叶 AM 活性总体变化规律与中部叶相似,也呈现单峰曲线变化;移栽后 98 d 达到峰值,峰值为  $L16 > L18 > L22 > L20$  (其值分别为: 53.74, 49.30, 43.78, 42.19 mg/(g·5min)), L20、L22 无显著差异外,其他两两间差异显著。可见,留叶数增多时成熟期间上、中部叶的 AM 活性峰值降低。

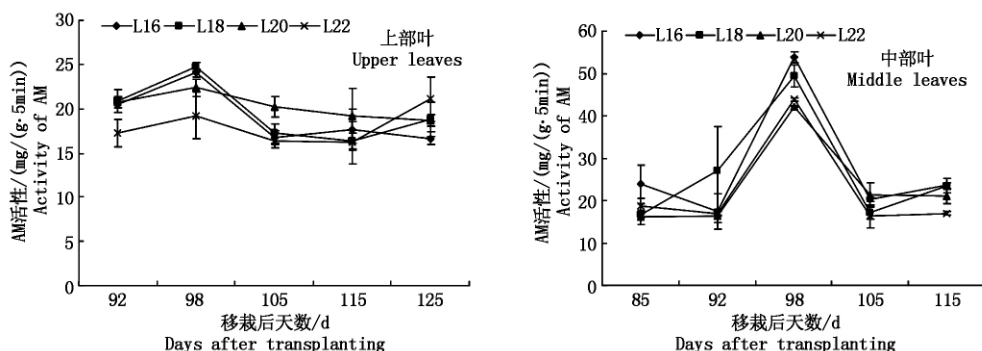


图 2 烟叶成熟期间的 AM 活性

Fig. 2 Activity of AM in tobacco leaves during the mature stage

2.3.2 SS 活性 由图 3 可知,各处理上部叶的 SS 活性(以鲜质量计)也均呈单峰曲线变化,值大小为:  $L20 > L22 > L16 > L18$ , L20、L22 的峰值明显高于 L16、L18,而 L20 和 L22 间、L16 和 L18 间差异较小; L20、L22 在移栽后 98 d 出现峰值, L16、L18 在移栽后 105 d 出现峰值。中部叶的 SS 活性在总体变化趋势、峰值大小上与上部叶的变化规律均有相似之处,峰值大小为:  $L22 > L20 > L18 > L16$ , L20、L22 的峰值明显高于 L16、L18, L20 和 L22 间、L16

和 L18 间差异较小; L16、L22 在移栽后 98 d 达峰值, L18、L20 则在移栽后 105 d 达到峰值。

表明留叶数增多,成熟期间上、中部叶的 SS 活性峰值上升;上部叶的 SS 活性峰值出现时间提前,但留叶数过多或过少都会使中部叶的 SS 活性峰值出现时间提前。可见留叶数对上、中部叶的 SS 活性影响并不一致。

### 2.4 留叶数对烤后烟叶淀粉含量的影响

烘烤后烟叶的淀粉是反应烟叶质量的一个重要

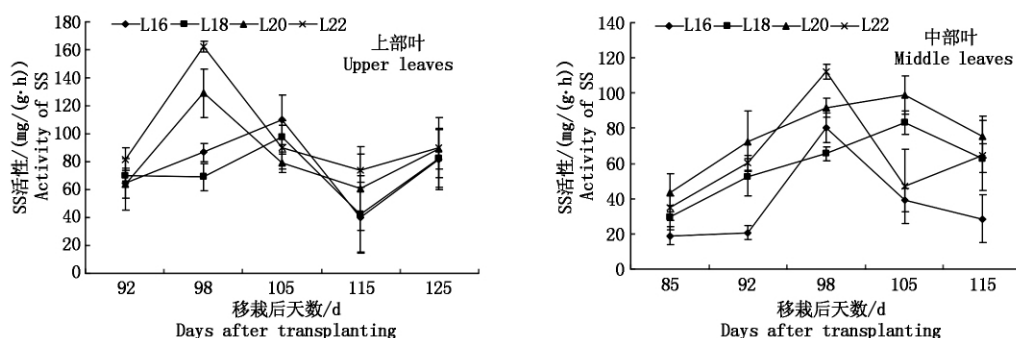


图 3 烟叶成熟期间的 SS 活性

Fig. 3 Activity of SS in tobacco leaves during the mature stage

方面<sup>[29]</sup>。叶片中淀粉较多时,燃烧时会产生焦糊气味。由表 3 可知,烤后上部叶的淀粉含量: L22 > L20 > L18 > L16, L16 和 L18 间、L20 和 L22 间无显著差异, L16、L18 分别和 L20、L22 两两间均显著差

异;中部叶的淀粉含量为: L20 > L16 > L22 > L18, 4 个处理间均无显著性差异。表明留叶数增多,上部叶的烤后淀粉含量显著提高,而中部叶的烤后淀粉含量无显著性变化(表 3)。

表 3 烤后烟叶的淀粉含量

Tab.3 Starch content in flue-cured tobacco leaves

| 部位 Position       | 淀粉含量/% Starch content |              |              |              |
|-------------------|-----------------------|--------------|--------------|--------------|
|                   | L16                   | L18          | L20          | L22          |
| 上部叶 Upper leaves  | 4.75 ± 0.17a          | 4.78 ± 0.03a | 5.46 ± 0.19b | 5.50 ± 0.05b |
| 中部叶 Middle leaves | 5.57 ± 0.27a          | 5.38 ± 0.31a | 5.81 ± 0.11a | 5.40 ± 0.52a |

注: 表中同行的不同留叶数处理间数据中具有相同字母的两数据间未达到 5% 的显著水平, 具有不同字母的两数据间达到 5% 的显著水平。

Note: In the same row there was no significance level of 5% between two treatments with the same letter and significance level of 5% that with different letter.

通过进一步的相关分析表明,如图 4 显示,烤后上部叶淀粉含量与留叶数呈极显著的正相关( $r = 0.916^{**}$ ,  $P = 0.000 < 0.01$ ),而中部叶淀粉含量与留叶数无显著的负相关( $r = -0.208$ ,  $P = 0.517 > 0.05$ )。此结果与上述方差分析结果一致,进一步

表明留叶数对上部叶的烤后淀粉含量有极显著的调节作用,而对中部叶无显著性的调节作用。这与成熟期间鲜烟叶的分析结果不一致,应该是烟叶在烘烤过程中的淀粉代谢不同所致。

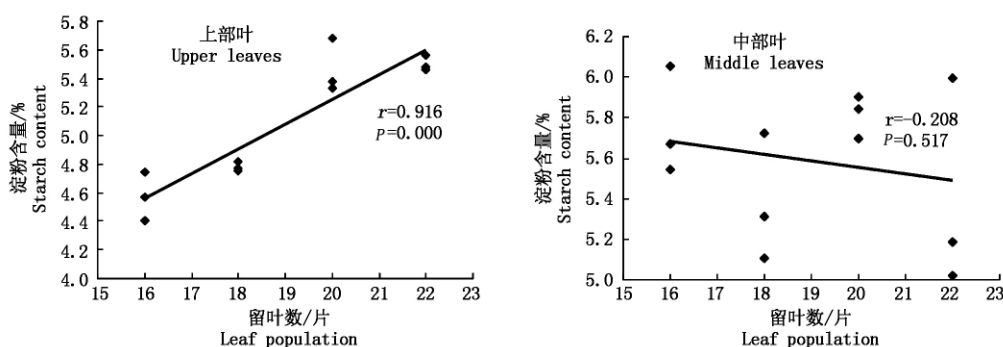


图 4 烤后烟叶淀粉含量与留叶数的相关性

Fig.4 Relationship between starch content in flue-cured tobacco leaves and leaf population

### 3 讨论

本试验结果表明,成熟期间上、中部叶的淀粉含量与 AM 活性无显著相关性,这与熊福生等人<sup>[13]</sup>的研究结果相一致;而与 SS 活性极显著或显著正相关。说明烟叶淀粉含量受 AM 活性影响不显著,而受 SS 活性影响显著;当烟叶的 SS 活性增大时,蔗糖分解代谢加强<sup>[2]</sup>,生成的淀粉合成底物增多,烟叶的淀粉积累量随之增多,因此,烟叶内淀粉含量显著增多。

在成熟期间,烟叶淀粉含量、AM 活性、SS 活性受留叶数影响都较大,其变异系数在 10% ~ 100% 间,为中等强度变异。从相关性来看,留叶数与上部叶淀粉含量有一定的正相关关系,但不显著,而与中部叶淀粉含量显著正相关;与上、中部叶的 AM 活性有较弱的负相关关系,但不显著<sup>[13 23]</sup>,与熊福生等<sup>[13]</sup>一致;而与 SS 活性显著或极显著的正相关。说明留叶数对成熟期间上部叶淀粉含量的影响不显著,对中部叶淀粉含量的影响显著;对上、中部叶的

AM 活性的影响不显著,而对上、中部叶的 SS 活性的影响显著。

从各处理的分析结果看,4 个不同留叶数处理烟株上、中部叶的淀粉含量、AM 活性、SS 活性在烟叶成熟期间均呈单峰曲线变化,只是峰值出现时间有所差异。可见留叶数多少并不改变淀粉积累量的变化趋势,但会影响淀粉积累速率。留叶数多的上、中部叶 AM 活性峰值较低,SS 活性较高,淀粉含量也较高。这与上述分析结果基本一致,可能是留叶数多时,蔗糖分解代谢加强,淀粉合成的底物增多,促进淀粉合成代谢,而此阶段的淀粉分解代谢却相对减弱,因此,淀粉积累量明显增多。本试验结果表明,留叶数通过调节蔗糖和淀粉互相转换过程中的酶活性大小来调节淀粉合成、分解代谢的相对强度,进而影响烟叶中的淀粉积累量。

本试验结果还表明,留叶数与烤后上部叶的淀粉含量有极显著正相关,与中部叶的淀粉含量无显著相关。由此可见,留叶数对烤后烟叶淀粉含量的影响与对成熟期间淀粉积累过程的影响并不一致,

表明了烘烤过程中烟叶淀粉降解调控的重要性。因此,调控烟叶的淀粉含量不仅要优化烟叶大田生长期的生产管理措施,生产出淀粉含量适宜的烟叶,还要调控烘烤条件,创造有利于淀粉降解的环境,才能生产出淀粉含量适宜的烟叶。

#### 参考文献:

- [1] 王怀珠,吕 芬,杨焕文. 烤烟淀粉代谢及对烟叶香吃味的影响[J]. 云南农业大学学报, 2004, 19(3): 290 - 294.
- [2] 张明方,李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(3): 289 - 295.
- [3] Elling L. Effect of metal ions on sucrose synthase from rice grains—a study on enzyme inhibition and enzyme topography[J]. Glycobiology, 1995, 5(2): 201 - 206.
- [4] Zrenner R, Salanoubat M, Willmitzer L *et al.* Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Plant Journal, 1995, 7: 97 - 107.
- [5] D'Aoust M A, Yelle S, Quoc B N. Antisense inhibition of tomato fruit sucrose synthase decreases fruit setting and the sucrose unloading capacity of young fruit [J]. Plant Cell, 1999, 11: 2407 - 2418.
- [6] Chengappa S, Guilleroux M, Phillips W. Transgenic tomato plants with decreased sucrose synthase are unaltered in starch and sugar accumulation in the fruit [J]. Plant Molecular Biology, 1999, 40: 213 - 221.
- [7] Whittingham C P, Keys A J, Bird I F. The enzymology of sucrose synthesis in leaves [J]. Encyclopedia of Plant Physiology, 1979(6): 313 - 326.
- [8] Akazawa T, Okamoto K. Biosynthesis and metabolism of sucrose [J]. Biochemistry of Plant, 1980(3): 199 - 220.
- [9] Yang J, Zhang J, Wang Z *et al.* Activities of enzymes involved in sucrose-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling [J]. Field Crops Research, 2003(2): 47 - 58.
- [10] McCollum T G, Huber D J, Cantliffe D J. Soluble sugar accumulation and activity of related enzymes during muskmelon fruit development [J]. Jamer Soc Hort Science, 1988, 113: 399 - 403.
- [11] Wang H L, Lee P D, Chen W L *et al.* Osmotic stress-induced changes of sucrose metabolism in cultured sweet potato cells [J]. Journal Exp Botany, 2000(4): 33 - 37.
- [12] Yang Jianchang, Peng Shaobing, Zhang Zujian, *et al.* Grain and Dry Matter Yields and Partitioning of Assimilates in JaponicaIndica Hybrid Rice [J]. Crop Science, 2002(3): 17 - 29.
- [13] 熊福生,高煜珠,詹勇昌,等. 植物叶片蔗糖、淀粉积累与其降解酶活性关系研究[J]. 作物学报, 1994, 1(1): 52 - 58.
- [14] 王怀珠,杨焕文,郭红英,等. 淀粉类酶降解鲜烟叶中淀粉的研究[J]. 中国烟草科学, 2005(2): 37 - 39.
- [15] 官长荣,王能如,汪耀富. 烟叶烘烤原理[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [16] 官长荣,袁红涛,陈江华. 烘烤过程中环境湿度和烟叶水分与淀粉代谢动态[J]. 中国农业科学, 2003, 36(2): 155 - 158.
- [17] 官长荣,袁红涛,陈江华. 烤烟烘烤过程中烟叶淀粉酶活性变化及色素降解规律的研究[J]. 中国烟草学报, 2002, 8(2): 16 - 20.
- [18] 王怀珠,杨焕文,郭红英. 烘烤过程中温湿度对烤烟淀粉降解及相关酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(2): 313 - 316.
- [19] 王怀珠,杨焕文,郭红英. 烘烤过程中不同成熟度烟叶淀粉的降解动态[J]. 烟草科技, 2004(4): 36 - 39.
- [20] 龚顺禹,杨焕文,王怀珠,等. 烟叶中淀粉降解酶活性与烘烤温湿度的关系研究[J]. 华北农学报, 2005, 20(4): 17 - 20.
- [21] 尹启生,蔡宪杰,王信民,等. 大田中后期烤烟淀粉酶活性及淀粉含量的变化[J]. 烟草科技, 2006(9): 55 - 57, 64.
- [22] 杨焕文,李佛琳,耿宗泽,等. 烤烟大田生长期淀粉酶变化及淀粉的积累[J]. 西南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 25(4): 321 - 323.
- [23] 邓云龙,孔光辉,武锦坤,等. 氮素营养对烤烟叶片淀粉积累及 SPS、淀粉酶活性的影响[J]. 烟草科技, 2001(11): 34 - 37.
- [24] 刘 雷,黄立栋. 变黄阶段温度和空气相对湿度对烟叶淀粉含量的影响[J]. 河南农业科学, 2007(6): 46 - 48, 53.
- [25] 李洪勋,王怀珠. 在不同烘烤环境下烟叶淀粉酶和淀粉磷酸化酶活性的变化规律研究[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(29): 9281 - 9282, 9297.
- [26] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 32 - 35.
- [27] 阮妙鸿. 钾钙镁营养的相互关系及其对烤烟碳氮代谢的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2004.
- [28] 雷志栋,扬诗秀,许志荣,等. 土壤特性空间变异性初步研究[J]. 水利学报, 1985(9): 10 - 21.
- [29] 韩锦峰,史宏志,官春云,等. 不同施氮水平和氮素来源烟叶碳氮比及其与碳氮代谢的关系[J]. 中国烟草学报, 1996(1): 19 - 25.