

# 弱光对不同生态型黄瓜幼苗光合速率 及蔗糖代谢相关酶活性的影响

米国全<sup>1</sup>,刘丽英<sup>2</sup>,金宝燕<sup>3</sup>,张振贤<sup>2</sup>,任华中<sup>2</sup>

(1. 河南省农业科学院 园艺研究所,河南 郑州 450002; 2. 中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193;  
3. 北京市海淀区西北旺镇农业综合服务中心,北京 100094)

**摘要:** 采用弱光敏感型 S404 和耐弱光 S1 两种不同生态型黄瓜自交系,在人工气候室内,研究了弱光对黄瓜幼苗糖代谢相关酶活性的影响,以期了解黄瓜苗期弱光响应的生理机制。结果表明,弱光处理可使黄瓜幼苗叶片净光合速率( $P_n$ )、多糖含量、酸性转化酶(SAI)、中性转化酶(NI)、蔗糖磷酸合成酶(PS)和蔗糖合成酶(SS)活性下降。随着弱光处理时间的延长,不同酶活性反应不一。其中,SAI和NI活性逐渐上升,而 $P_n$ 和PS活性则呈继续下降趋势。弱光下,S1叶片 $P_n$ 和PS活性降幅明显低于S404。总之,SAI和PS是弱光响应的关键酶;SAI活性的恢复性上升,可能与黄瓜弱光适应性有一定关系,PS活性的持续下降,与净光合速率的持续下降有关;在弱光下耐弱光品种叶片中蔗糖合成代谢相对较强,而弱光敏感型品种蔗糖裂解代谢相对较强。

**关键词:** 弱光; 净光合速率; 酸性转化酶; 蔗糖磷酸合成酶

**中图分类号:** S641.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2011)01-0146-05

## Influence of Low Light on Net Photosynthesis Rate and Activities of Enzymes Related to Sucrose Metabolism in Cucumber Seedlings

MI Guo-quan<sup>1</sup>, LIU Li-ying<sup>2</sup>, JIN Bao-yan<sup>3</sup>, ZHANG Zhen-xian<sup>2</sup>, REN Hua-zhong<sup>2</sup>

(1. Horticultural Institute, Henan Academy of Agriculture Sciences, Zhengzhou 450002, China;  
2. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;  
3. Integrated Agricultural Service Center of Xibeiwang Town, Beijing 100094, China)

**Abstract:** Using two genotypes of cucumbers low light-sensitive S404 line and low light-tolerant S1 line as materials, we investigated their differences in the net photosynthetic rate( $P_n$ ) and sugar metabolism related enzymes activities under low light condition. The result showed that  $P_n$ , polysaccharide content, acid invertase(SAI) activities, neutral invertase(NI) activities, sucrose phosphate synthase(PS) activities and sucrose synthase(SS) activities of cucumber seedlings decreased. With the prolonging of low light treatment, different enzymes had differential reaction to low light. SAI and NI activities rose gradually,  $P_n$  and PS activities dropped persistently. S1 leaves  $P_n$  and PS activities obviously decreased less than S404. In conclusion, SAI and PS were key enzymes of low light response. The recovering rise of SAI activities may be related to low light adaptability of cucumber. The sustained decline of PS activities was involved with that of  $P_n$ . Sucrose synthase metabolism in low light-tolerant cucumber lines was higher than that of low light-sensitive cucumber lines, while the latter had higher sucrose degradation metabolism than the former under low light condition.

**Key words:** Low light;  $P_n$ ; Acid invertase; Sucrose phosphate synthase

蔗糖是高等植物碳水化合物运输和贮藏的主要形式,也是协调植物源库关系的信号分子。蔗糖代

谢相关酶包括酸性转化酶、中性转化酶、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶。逆境胁迫使植物体内糖代谢发

收稿日期:2010-12-23

基金项目:国家"973"计划项目(2009CB11900);国家科技支撑计划项目(2008BADB1B05;2008BADA6B03;2009BADB8B00)

作者简介:米国全(1973-),男,河南孟州人,副研究员,博士,主要从事蔬菜遗传育种研究。

通讯作者:任华中(1963-),男,山东单县人,副教授,博士,主要从事蔬菜栽培生理与分子生物学研究。

生相应改变。弱光不但使叶片内光合同化产物输出比例减少,还改变了光合产物的流向,较多同化产物流向叶片和茎,而向果实中的分配比例减少。与蔗糖代谢相关的关键酶活性是衡量库强的重要指标<sup>[1-3]</sup>,而一些代谢关键酶,如酸性转化酶、蔗糖合成酶的转录调控很大程度上受光照强度的影响。弱光已成为中国北方保护地黄瓜栽培的主要限制因子,光照条件差,不仅严重影响黄瓜产量,同时还会造成畸形瓜增多,叶片光合速率下降,植株生长速度变慢等。黄瓜耐弱光性是黄瓜自身长期适应环境形成并受遗传因素控制的一种生理特性,不同生态型间存在差异<sup>[4-6]</sup>。前人已经围绕弱光对小麦籽粒<sup>[7]</sup>、桃果实<sup>[8-9]</sup>、烟草叶片<sup>[10]</sup>、水稻籽粒<sup>[11]</sup>中蔗糖代谢相关酶展开了一定的研究,但对弱光下黄瓜叶片蔗糖代谢相关酶活性方面研究较少,本研究旨在探索蔗糖代谢相关酶活性与黄瓜耐弱光能力间的关系,为黄瓜耐弱光性苗期鉴定及黄瓜耐弱光育种提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料与弱光处理

试材为中国农业大学蔬菜系黄瓜育种课题组选育的 S1 和 S404 两个黄瓜高代自交系。据多年田间观察及室内生理鉴定结果, S1 耐弱光能力较强, S404 则为弱光敏感型。试材于玻璃温室中播种,采用基质育苗,待幼苗三叶一心时,移入人工气候室中进行  $90 \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  弱光(LL)处理,对照(CK)光强为  $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右,光周期为 10 h  $25^\circ\text{C}/18^\circ\text{C}$ 。分别在弱光处理的第 5、10、15、20 天取植株上部的功能叶测定相关生理生化指标。每处理 12 株,3 次重复。

### 1.2 测定项目与方法

1.2.1 净光合速率测定 分别于弱光处理的第 5、10、15、20 天选取植株上部完全展开的功能叶,利用 LI-6400 光合仪(美国 LI-COR 公司生产)测定黄瓜幼苗净光合速率( $P_n$ )。 $P_n$  测定时对照、弱光处理的叶室光量子通量(PFD)分别为  $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  和  $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,  $\text{CO}_2$  浓度  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$  左右,温度( $25 \pm 1$ ) $^\circ\text{C}$ ,3 次重复。

1.2.2 多糖含量测定 参照 Jiang 等<sup>[12]</sup>与咸丰等<sup>[13]</sup>的方法,并略作调整。称取 0.20 g 去中脉的叶片,放入 50 mL 离心管中,加入 8 mL 蒸馏水沸水中抽提 15 min,  $3500 \times g$  离心 10 min,倒出上清液,重复 3 次,合并上清液,定容至 25 mL。取 1 mL 上清液,向其中加入 1 mL 18% 苯酚溶液和 5 mL 浓硫酸,

放置 5 min,沸水加热 15 min,之后用流水速冷至室温,于 490 nm 处测定吸光值。

1.2.3 酶液的提取 称取去中脉的黄瓜叶片 0.20 g,用预冷的抽提缓冲液(0.1 mol/L 磷酸缓冲液, pH 7.5, 5 mmol/L  $\text{MgCl}_2$ , 1 mmol/L EDTA, 0.1%  $\beta$ -巯基乙醇, 0.1% Triton X-100) 1 mL 在冰上研磨成浆,  $10000 \text{ r}/\text{min}$   $4^\circ\text{C}$  离心 15 min,收集上清液,再将沉淀用 0.8 mL 抽提缓冲液提取 1 次,同样条件离心后,合并 2 次上清液,定容至 2 mL,即为酶提液。

1.2.4 酸性转化酶活性测定 取 0.1 mL 酶提液,加入 1 mL 酶反应液(1% 蔗糖, 0.1 mol/L 醋酸缓冲液, pH 5.5),  $34^\circ\text{C}$  反应 1 h 后,沸水中处理 5 min 终止反应,同时作对照,对照酶提液加上反应液直接沸水浴处理 10 min 终止反应。通过 3,5-二硝基水杨酸法测定反应体系中还原糖含量<sup>[14]</sup>。

1.2.5 中性转化酶活性测定 基本同酸性转化酶活性测定方法,不同的是酶反应液为 1% 蔗糖、0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.5)、5 mmol/L  $\text{MgCl}_2$  和 1 mmol/L EDTA。

1.2.6 蔗糖合成酶活性测定 取 50  $\mu\text{L}$  酶提液,加入 50  $\mu\text{L}$  反应液(0.1 mol/L 磷酸缓冲液, pH 8.0, 4 mmol/L UDPG, 0.06 mol/L 果糖, 15 mmol/L  $\text{MgCl}_2$ ),  $34^\circ\text{C}$  反应 1 h 后,沸水中处理 10 min 终止反应,同时作对照,对照酶提液加上反应液直接沸水浴处理 10 min 终止反应。冷却至室温后,通过蒽酮比色法测定反应体系中可溶性糖含量<sup>[14]</sup>。

1.2.7 蔗糖磷酸合成酶活性测定 测定程序同蔗糖合成酶活性测定,但酶反应液为 0.1 mol/L 硼酸缓冲液(pH 8.0)、10 mmol/L UDPG、5 mmol/L 果糖-6-磷酸、15 mmol/L 葡萄糖-6-磷酸、15 mmol/L  $\text{MgCl}_2$  和 1 mmol/L EDTA,另外  $34^\circ\text{C}$  反应时间为 30 min。

## 2 结果与分析

### 2.1 弱光对黄瓜叶片净光合速率的影响

弱光对黄瓜叶片净光合速率的影响如图 1 所示。对照黄瓜幼苗叶片净光合速率随着植株生长发育呈现逐渐增加的趋势,而弱光下的黄瓜叶片随着弱光处理时间的延长,净光合速率呈现逐渐降低的趋势。S1 在弱光处理的 5、10、15、20 d 分别比对照降低了 51.6%、53.7%、59.0%、65.6%;而 S404 分别降低了 61.1%、63.7%、72.2%、72.1%。这表明耐弱光能力强的 S1 对弱光的适应性要强于 S404。

### 2.2 弱光对黄瓜叶片多糖含量的影响

弱光对黄瓜叶片多糖含量的影响如图 2 所示。

对照叶片中的多糖含量随着黄瓜生长发育呈现增加的趋势,表明随着黄瓜幼苗的生长发育,叶片中碳水化合物化合物的积累是逐渐增加的。而弱光胁迫情况下,随着处理时间的延长,S1 叶片中多糖含量分别比对照降低了 27.8%、68.6%、74.6%、82.3%,而 S404 分别降低了 54.3%、70.2%、73.9%、83.2%,这表明弱光胁迫下,两种黄瓜叶片中多糖含量的差异主要表现在弱光处理的早期,随着弱光处理时间的延长,虽然两种黄瓜叶片中多糖含量持续降低,但是降幅之间差异不大。

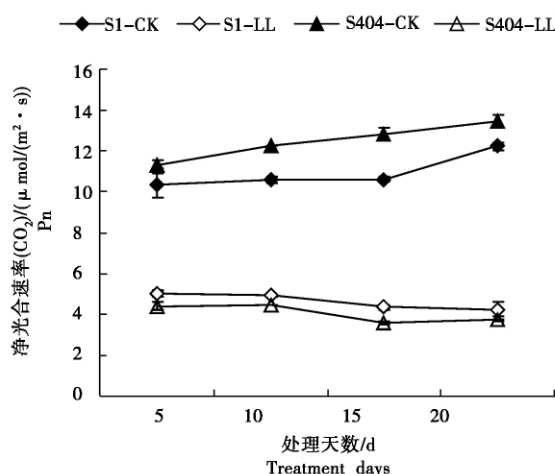


图1 弱光对黄瓜叶片净光合速率的影响

Fig.1 Effect of low light on Pn of cucumber leaves

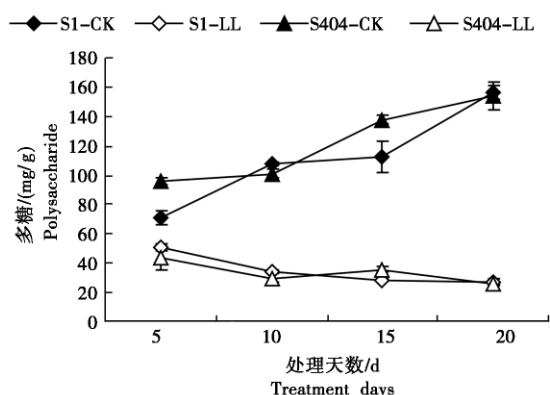


图2 弱光对黄瓜叶片多糖含量的影响

Fig.2 Effect of low light on polysaccharide content of cucumber leaves

### 2.3 弱光对黄瓜叶片酸性转化酶活性的影响

弱光对黄瓜幼苗叶片酸性转化酶(SAI)活性的影响如图3所示。弱光下两种黄瓜叶片中酸性转化酶活性与对照相比明显降低,在弱光处理第5天,活性都处于最低值,S1 和 S404 分别比对照降低 29.4% 和 41.1%,表明在弱光胁迫早期,由于 S1 叶片中酸性转化酶活性降幅较小,有可能引起细胞内己糖(葡萄糖和果糖)含量增加,有利于植物抵御胁迫环境。随着弱光处理时间的延长,两种黄瓜幼苗叶片中酸性转化酶活性都呈现先急剧增加后平稳降

低的趋势,在弱光处理的第10天,酸性转化酶活性达到最大值,与对照活性基本相同。随后 S404 叶片中酸性转化酶活性升幅明显大于 S1,表明 S404 叶片中蔗糖的分解速度比 S1 快,不利于干物质的积累和植株的正常生长发育。在弱光处理 10 d 以后,两种黄瓜叶片中酸性转化酶活性虽然有所降低,但是一直保持着较高的活性状态,这可能与蔗糖/己糖之间的动态平衡有关,也可能是植物适应弱光环境的一种表现,由于此时叶片净光合速率和多糖含量均比较低,也可能是由于底物(蔗糖)浓度不足,造成酸性转化酶活性降低。

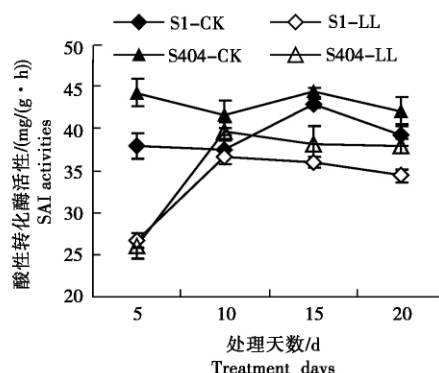


图3 弱光对黄瓜叶片酸性转化酶活性的影响

Fig.3 Effect of low light on soluble acid invertase activities of cucumber leaves

### 2.4 弱光对黄瓜叶片中性转化酶活性的影响

对照处理中两种黄瓜叶片中性转化酶(NI)活性呈现先增加后降低的趋势(图4)。而在弱光处理第5天,中性转化酶活性最低,S1 和 S404 分别比对照降低了 23.6% 和 40.9%。在弱光处理的第10、15、20天,S1 叶片中的中性转化酶活性逐渐处于恢复状态,到20d时,活性与对照基本相同;而 S404 在这过程中酶活性也呈恢复状态,不过酶活性上升速度较 S1 慢。

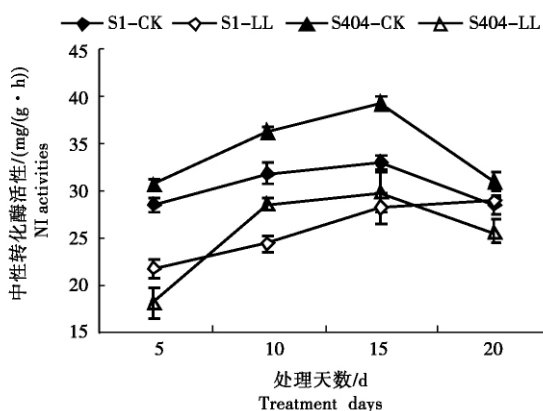


图4 弱光对黄瓜叶片中性转化酶活性的影响

Fig.4 Effect of low light on neutral invertase activities of cucumber leaves

## 2.5 弱光对黄瓜叶片蔗糖磷酸合成酶活性的影响

与对照相比,弱光明显降低蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性(图 5)。在弱光处理的整个过程中,两种黄瓜叶片中蔗糖磷酸合成酶活性随着弱光处理时间的延长基本呈现下降趋势。随着弱光处理时间的延长, S1 叶片中酶活性分别比对照降低了 9.1%, 14.7%, 19.4%, 26.9%, 而 S404 分别降低了 25.0%, 27.1%, 28.5%, 28.1%, 这一方面表明弱光处理时间的长短对蔗糖磷酸合成酶活性影响很大, 另一方面也表明, 耐弱光的 S1 在整个弱光处理过程中酶活性降低幅度明显低于 S404, 这可能为其生长发育合成较多的蔗糖, 提高其抗胁迫能力。

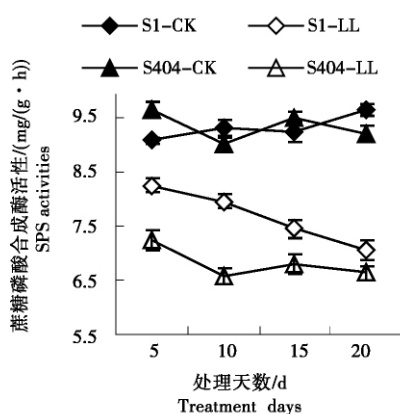


图 5 弱光对黄瓜叶片蔗糖磷酸合成酶活性的影响

Fig. 5 Effect of low light on sucrose phosphate synthase activities of cucumber leaves

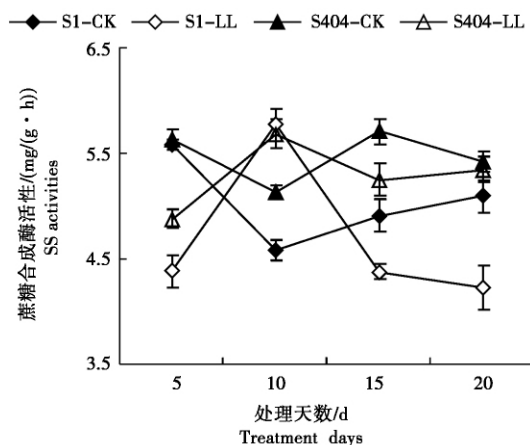


图 6 弱光处理对黄瓜叶片蔗糖合成酶的影响

Fig. 6 Effect of low light on sucrose synthase activities of cucumber leaves

## 2.6 弱光对黄瓜叶片蔗糖合成酶活性的影响

蔗糖合成酶 (SS) 在弱光处理的第 5 天, 与对照相比, S1 活性降低幅度比 S404 大, 在第 10 天时, 活性又急剧上升, 在第 15 天时又同时趋于平稳(图 6)。这表明弱光处理时间对蔗糖合成酶活性的影响很大。另外, 在弱光处理的前期(第 5 天)和后期(第 15、20 天), S1 叶片中蔗糖合成酶活性都要明显

低于 S404, 表明弱光前期和弱光适应期 S404 叶片中蔗糖合成酶对蔗糖的分解代谢要高于 S1。

## 3 讨论

弱光对植物光合特性的影响是弱光环境中植物生长发育的基础。光合速率的下降幅度与植物的耐弱光能力有关<sup>[15]</sup>, 一般而言, 在弱光条件下耐弱光能力强的植物光合速率仍然能够保持在相对较高的水平<sup>[16, 17]</sup>。笔者在研究中也得到了相同的结论。在弱光下, 耐弱光的 S1 黄瓜叶片比弱光敏感型的 S404 具有较高的 Pn。植物的这种耐弱光能力具有遗传性, 其在弱光环境中的生存能力与它在弱光条件下获得光合速率的大小有关<sup>[18]</sup>。在弱光条件下, 植物能正常生长发育就必须尽可能地吸收和捕获更多的光能, 以利于 CO<sub>2</sub> 的固定和碳水化合物的积累。早期的研究表明, 弱光胁迫降低葡萄幼苗叶片净光合速率<sup>[19]</sup>。弱光引起植物叶片淀粉粒积累, 库组织对蔗糖的需求降低<sup>[20]</sup>。

高等植物体内糖水平调控着植物的整个生长发育过程<sup>[21, 22]</sup>, 转化酶对于信号产生和多种代谢过程的影响具有重要意义, 可催化细胞质中的蔗糖转化成单糖。弱光降低蔗糖转化酶活性<sup>[23]</sup>, 本研究也得到同样的结论。在弱光胁迫的早期(第 5 天), S1 叶片中 SAI 活性降幅较小, 由于此时叶片 Pn 降低, 光合同化下降, 植物通过增强蔗糖的裂解速度, 以满足新陈代谢的能量需求, 随着对弱光适应性的进一步提高, S1 和 S404 叶片中的 SAI 出现一个快速增长期, 蔗糖消耗速率增大, 到弱光处理的第 10 天达到最大值, 随后在保持较高活性状态下逐渐平稳降低, 而在弱光处理第 5 天后, S404 叶片中的 SAI 活性一直就高于 S1, 在弱光适应的这段时间里, S404 在较低的 Pn 情况下, 却保持较高的蔗糖降解状态, 这势必对植物的生长产生不利的影响。相比之下, 耐弱光的 S1 却保持较低的酸性转化酶活性状态, 与 Pn 较协调。

NI 的底物特异性很高, 蔗糖似乎是其唯一的底物, 其分解蔗糖主要用于细胞能量代谢。NI 被看作是一种“维持”酶, 在 SAI 和 SS 活性较低的组织中, 参与提供底物用于三羧酸循环。在弱光处理整个过程中, NI 活性呈现逐渐增加的趋势。在弱光处理的第 5、10、15 天, S1 叶片中酶活性要低于 S404。弱光胁迫降低两种黄瓜叶片中 NI 活性, 但是两种黄瓜之间的活性差异并不大。与 SAI 相比, 弱光对 NI 活性的降低幅度更大, SAI 在蔗糖裂解方面比 NI 更重要。

SPS 是植物蔗糖合成的关键酶。SPS 活性是重新合成蔗糖及植物光合作用的限制因子,受光激活的强烈影响,叶片中蔗糖/淀粉比值与 SPS 活性显著正相关。在合适条件下,高 SPS 水平对于提高植物的光合速率有很大的潜力<sup>[24]</sup>。本研究显示,弱光明显降低 SPS 活性<sup>[7]</sup>。在弱光处理的整个过程中,两种黄瓜叶片中 SPS 活性随着弱光处理时间的延长基本呈现下降趋势。这一方面表明弱光处理时间的长短对 SPS 活性影响很大,另一方面也表明,耐弱光的 S1 在整个弱光处理过程中酶活性降低幅度明显低于 S404,这可能为其生长发育合成较多的蔗糖,提高其抗胁迫能力。由于黄瓜储存的碳水化合物主要是蔗糖,因此,SPS 活性主要受到底物浓度的影响,弱光下 SPS 在两种黄瓜叶片中的变化不同,表明催化蔗糖合成倒数第 2 步的底物(UDPG 和果糖-6-磷酸)在 S1 叶片中浓度比较高,这与 S1 同期的 Pn 比较高有一定的关系。<sup>[25]</sup>

SS 催化蔗糖的合成和降解。植物中的 SS 活性受诸如盐胁迫<sup>[26]</sup>、干旱、冷害<sup>[27]</sup>、臭氧、光和厌氧等诸多环境因子的影响。Wang 等<sup>[28]</sup>研究表明,弱光降低油桃叶片中蔗糖含量,而并不影响叶片中己糖含量。在弱光条件下,己糖(葡萄糖和果糖)与蔗糖的比值与对照相比有所增加,而己糖含量的相对增加,有利于植物抵御弱光环境的胁迫。在弱光条件下,SS 活性降低,表明植物叶片碳代谢水平降低。本研究也证明了弱光胁迫明显降低 SS 活性。不过在整个弱光胁迫过程中,S1 叶片中 SS 活性比 S404 要低,而叶片中 SS 活性比 SPS 明显要低,表明 SS 在黄瓜弱光胁迫下蔗糖合成过程中并没有扮演重要的角色。

综上所述,弱光胁迫降低蔗糖代谢中 4 种酶活性,而对 2 种黄瓜蔗糖代谢的影响主要表现在弱光下耐弱光品种 S1 叶片中蔗糖合成代谢相对较强,而弱光敏感型黄瓜 S404 叶片中蔗糖裂解代谢相对较强。

# 参考文献:

- [1] Winter H, Huber S C. Regulation of sucrose and regulation of activity of key enzymes [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2000, 19(1): 31-67.
- [2] Perree D C, Mcarmey S J, Scurlock D M. Influence of light on fruit set of prenh hybrid grapes [J]. Hort Science, 1998(33): 510-516.
- [3] Vizzoto G, Pinton R, Varanini Z, et al. Sucrose accumulation in developing peach fruit [J]. Physiol Plant, 1996, 96: 225-230.
- [4] 李丹丹, 司龙亭, 牛海臣, 等. 黄瓜耐弱光性的多元统计分析 [J]. 园艺学报, 2009, 36(4): 501-506.
- [5] 李丹丹, 司龙亭, 李季, 等. 弱光下黄瓜幼苗叶片叶绿素含量的遗传分析 [J]. 华北农学报, 2009, 24(1): 133-137.
- [6] 王惠哲, 庞金安, 李淑菊, 等. 弱光对春季温室黄瓜生长发育的影响 [J]. 华北农学报, 2005, 20(1): 55-58.
- [7] 李文阳, 尹燕桦, 闫素辉, 等. 小麦花后弱光对籽粒淀粉积累和相关酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2008, 34(4): 632-640.
- [8] 王秀芹, 黄卫东, 战吉成. 水杨酸对弱光下“大久保”桃果实库强的影响 [J]. 中国农学通报, 2004, 20(3): 169-172, 178.
- [9] 李中勇, 高东升, 王闯. 弱光环境对设施桃果实品质的影响 [J]. 河南农业科学, 2009(7): 98-101.
- [10] 杨兴有, 崔树毅, 刘国顺, 等. 弱光环境对烟草生长、生理特性和品质的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(3): 635-639.
- [11] 李天, 大杉立, 山岸彻, 等. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒蔗糖及其降解酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2006, 32(6): 943-945.
- [12] Jiang Y W, Carrow R N, Duncan R R. Physiological acclimation of seashore paspalum and bermudagrass to low light [J]. Scientia Horticulturae, 2005, 105: 101-115.
- [13] 咸丰, 李发胜. 苯酚-硫酸法测定党参多糖含量 [J]. 沈阳部队医药, 2006, 19(3): 176-177.
- [14] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [15] 姜亦巍, 王永健, 吴国胜, 等. 低温弱光对不同品种黄瓜苗期<sup>14</sup>C 同化物运输分配的影响 [J]. 华北农学报, 1998, 13(1): 134-136.
- [16] 睦晓蕾, 蒋健晟, 王志源, 等. 弱光对甜椒不同品种光合特性的影响 [J]. 园艺学报, 1999, 26(5): 314-318.
- [17] 付景, 李潮海, 赵久然. 弱光胁迫对不同基因型玉米光合色素的影响 [J]. 河南农业科学, 2009(6): 31-34.
- [18] Syvertsen J P, Smith M L. Light acclimation in citrus leaves. I. Changes in physical characteristics, chlorophyll and nitrogen content [J]. J Amer Soc Hor Sci, 1984, 109(6): 812-817.
- [19] Zhan J C, Huang W D, Wang L J. Effect of weak light on the photoassimilates distribution and transformation of young grape plants [J]. Agricultural Sciences in China, 2002, 1(9): 1006-1011.
- [20] Basu P S, Sharma A, Garg I D, et al. Tuber sink modifies photosynthetic response in potato under water stress [J]. Environmental and Experimental Botany, 1999, 42: 25-39.
- [21] Jang J C, Sheen J. Sugar sensing in higher plants [J]. The Plant Cell, 1994, 6: 1665-1679.
- [22] Smeekens S. Sugar-induced signal transduction in plants [J]. Annual of Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51: 49-81.
- [23] Galtier N, Foyer C H, Huber J, et al. Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning, and growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* var UC82B) [J]. Plant Physiology, 1993, 101: 535-543.
- [24] Zimmerman R C, Kohrs D G, Steller D L, et al. Carbon partitioning in eelgrass: regulation by photosynthesis and the response to daily light-dark cycles [J]. Plant Physiology, 1995, 108: 1665-1671.
- [25] 李惠鹤, 李加旺, 张文珠. 不同品种黄瓜幼苗光合特性对弱光的响应 [J]. 华北农学报, 2010, 25(4): 162-165.
- [26] Balibrea M E, Amico J D, Bolarin M C, et al. Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 110: 503-515.
- [27] Mara a C, Garcia-Olmedo F, Carbonero P. Differential expression of two types of sucrose synthase-encoding genes in wheat in response to anaerobiosis, cold shock and light [J]. Gene, 1990, 88: 167-172.
- [28] Wang X Q, Huang W D, Zhan J C. Effect of low light on the activity of sucrose synthase in leaves of nectarine [J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2005, 80(3): 358-362.