

The Regulation of Soluble Sugars in the Growth and Development of Plants

Jiajia Wang, Zhonghua Tang*

Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin
Email: tangzh@nefu.edu.cn

Received: Feb. 19th, 2014; revised: Mar. 21st, 2014; accepted: Mar. 29th, 2014

Copyright © 2014 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Soluble sugars, such as glucose and sucrose, play an important role in the cycle of plant life. They not only provide energy and mid-metabolites, but also act as signals, regulating the growth and development of plant. When regulating the plant, sugars with other signals such as hormone constitute complex transduction web. In this paper, we illuminate the regulation of soluble sugars in the development and growth of plant, and the interaction of soluble sugars and phytohormones, and environment factors.

Keywords

Soluble Sugars, Growth and Development, Regulation

可溶性糖对植物生长发育调控作用的研究进展

王嘉佳, 唐中华*

东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨

Email: tangzh@nefu.edu.cn

收稿日期: 2014年2月19日; 修回日期: 2014年3月21日; 录用日期: 2014年3月29日

摘 要

可溶性糖如葡萄糖, 蔗糖, 在植物的生命周期中具有重要作用。它不仅为植物的生长发育提供能量和代

*通讯作者。

谢中间产物,而且具有信号功能。它也是植物生长发育和基因表达的重要调节因子。在对植物进行调控时,它又与其它信号如植物激素组成复杂的信号网络体系。本文主要阐述可溶性糖对植物生长发育调控作用,以及在调控过程中与植物激素和环境因子之间相互关系。

关键词

可溶性糖, 生长发育, 调控

1. 引言

糖是植物体内一类重要有机物,其含量约占植株干重的 50% 以上。它存在的形式广泛,包括可溶性糖如葡萄糖,蔗糖;不溶性糖如纤维素,淀粉等。糖不仅作为呼吸底物为植物的生长发育提供能量,而且作为代谢中间产物,通过代谢途径再合成其他物质,如细胞的结构物质,储存物质,氨基酸和蛋白质的碳架等[1]-[3]。糖是植物生长发育和基因表达的重要调节因子。以往认为,糖对植物生长发育和基因表达的调节是糖代谢产生的效应。近年来越来越多的研究表明糖还具有信号的功能[4]-[6]。但目前对于植物糖信号系统的认识是有限的。一般认为,糖信号分子在胞内形成不同信号转导途径,将信号转导到细胞核或细胞器中目标基因的转录起始位点上,控制相关基因的转录,引起相应的生理生化变化,从而调控植物的生长和发育[1]。

2. 可溶性糖对植物种子萌发和早期苗的发育的调节作用

植物的生长是从种子萌发开始的。对拟南芥种子和幼苗的研究中发现,葡萄糖在有 ABA 存在的情况下,可以促进种子萌发。高浓度的蔗糖,葡萄糖和低浓度的甘露糖能够抑制子叶的延伸[7]-[9]。糖对种子萌发和幼苗的发育的调节作用是复杂的。如在某些情况下,不同浓度的糖有不同的调节作用;不同糖行使相同调节作用所需要的浓度也不相同;并且糖的调节作用不是通过一条转导途径完成的[7]。

2.1. 葡萄糖及其类似物对调节种子萌发的信号转导作用

糖类似物是研究糖信号作用的重要途径。葡萄糖的类似物有甘露糖,2-脱氧葡萄糖,3-O-甲基葡萄糖,6-脱氧葡萄糖等。其中,葡萄糖和甘露糖作为己糖激酶(HXK)的底物能被催化为磷酸己糖直接进入糖酵解途径,而3-O-甲基葡萄糖和6-脱氧葡萄糖不是HXK的底物不能被HXK磷酸化[10][11]。进入细胞但不能被HXK催化的己糖不能产生糖信号,磷酸化的己糖也不能产生糖信号,只有流动的被磷酸化的糖才能被感受器感知。在植物体中已经发现,既存在依赖HXK的糖信号转导途径,又存在不依赖HXK的糖信号转导途径。对野生型拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的最新研究表明,低浓度的葡萄糖(30~60 mM)和浓度大约为84 mM的3-O-葡萄糖具有延迟种子萌发的作用[11]。由此认为,低浓度的外源葡萄糖和3-O-甲基葡萄糖对种子萌发的延迟作用可能属于不依赖HXK的糖信号转导途径。与此同时,当甘露糖的浓度为5~10 mM时对种子萌发的延迟有很明显的作用,而10 mM的3-O-甲基葡萄糖却没有此作用。这也可以推断甘露糖对种子萌发的抑制作用是属于依赖HXK的糖信号转导途径[11]。对大麦种子萌发的研究表明,2-脱氧葡萄糖抑制 α -淀粉酶的表达,但HXK存在的条件下,2-脱氧葡萄糖的这种抑制作用有所逆转。因此2-脱氧葡萄糖抑制作用可能也是依赖HXK的糖信号转导途径来完成的。

2.2. 糖及其代谢物对苗早期发育的调节机制

虽然高浓度的外源糖延迟种子萌发,但大多数的野生型的种子仍可以萌发。如Laby的研究表明,在0.3M葡萄糖或蔗糖作用下,几乎100%的野生型的哥伦比亚拟南芥的种子得到萌发[12]。但萌发后幼苗早

期发育同样受高浓度糖的影响,如子叶的伸长,真叶或根等的发育都受到抑制[13]。另外,这些苗中的叶绿体含量低,并且种子中脂类的流动也受到影响。虽然相同浓度的甘露醇和山梨醇对苗的早期发育过程没有和葡萄糖相同的作用,但高浓度的山梨醇(0.4~0.5 M)却有相似的作用。通过以上实验结果可以推断:在苗发育早期,外源葡萄糖和蔗糖的抑制作用可能是由于渗透胁迫。同样,糖代谢物对苗的发育也存在抑制作用。如 6-磷酸海藻糖抑制苗的发育,但这种抑制作用可以通过在介质中加入适当的可溶性糖来解除。这表明,6-磷酸海藻糖的抑制作用与可代谢的碳源有关[14]。

2.3. 糖和植物激素在种子萌发和幼苗早期发育过程中的相互作用

目前以大量的研究证明,糖和植物激素在植物的发育过程中存在相互作用[9]。而在种子萌发过程中研究最多的是外源葡萄糖和脱落酸(abscisic acid, ABA)之间的关系[15] [16]。葡萄糖可以延迟拟南芥种子的萌发,但在有外源 ABA 存在的情况下,葡萄糖可能具有刺激种子萌发或缓解 ABA 对种子萌发的抑制作用。但在内源 ABA 分解的情况下,外源葡萄糖起到延迟种子萌发的作用。并且不同浓度的外源糖对 ABA 的作用是不同的。低浓度外源糖可以降低 ABA 对种子萌发过程的抑制作用,而高浓度的外源葡萄糖却加强了 ABA 对萌发和苗发育的抑制作用[11]。用乙烯合成前体处理拟南芥野生苗时发现,ACC 可以逆转葡萄糖对苗发育早期的抑制作用[17]。糖、ABA 和乙烯在调控种苗发育中的相互关系:高浓度的葡萄糖或蔗糖通过提高 ABA 水平抑制种苗形成,而乙烯通过降低 ABA 水平或降低对 ABA 的敏感性来拮抗 ABA,从而拮抗葡萄糖对种苗形成的抑制作用[9]。

利用葡萄糖和蔗糖对发育过程的延迟作用筛选糖超敏感和不敏感突变体的过程中发现:大多数的突变体在植物激素代谢或响应上都有缺陷。如拟南芥葡萄糖不敏感突变体 *gin2* 对 IAA (indole-3-acetic acid, IAA)不敏感,但对细胞分裂素(cytokinin, CK)高度敏感。拟南芥突变体 *ABI8* 可以拮抗 ABA 对种子萌发的抑制和葡萄糖对早期苗发育的抑制。这些都为研究糖和激素之间的关系提供新的证据[12] [15]。

3. 糖在叶形成及衰老过程中的调节作用

最新发现的拟南芥亮氨酸拉链转录因子家族(*ATHB13*)在转基因植物中的过量表达导致子叶和叶的发育转变,并且这种转变是对糖的一种响应[18]。当转基因植物生长的介质中包含葡萄糖和果糖时,*ATHB13* 基因的过量表达形成的子叶和叶比野生型植物的窄,而山梨醇和甘露醇没有与葡萄糖相似的作用。这表明:糖不是通过渗透调节来改变子叶和叶的形状。当植物的一个器官或整个植株生命功能逐渐衰退,植物就进入衰老阶段。糖对叶片衰老过程的调节作用同样也很复杂。外源糖对衰老的早期阶段有刺激作用,但在衰老的后期又抑制一些和衰老相关基因的表达[10] [13] [19]。只有在低浓度氮存在的条件下,拟南芥的衰老才受适当浓度的外源葡萄糖刺激。这表明叶片的衰老受 C:N 的调节要强于受绝对糖量的调节。拟南芥突变体 *hys1* 叶片衰老开始的很早,并且对外源糖抑制苗早期发育作用很敏感,这就为糖响应和衰老在基因方面建立联系。目前正在研究糖和别的因子对衰老调节作用的分子机制。已证实 *HXK* 对植物的衰老有调节作用。如转基因西红柿过量表达拟南芥 *HXK1* 时植物衰老开始的较早,但当 *HXK1* 活性低时拟南芥突变体衰老的较晚。在植物衰老的过程中,糖和植物激素之间也存在相互作用。如 *CTK* 对植物的衰老有延迟作用,但当细胞外转化酶存在的情况下,CK 就不在延迟植物的衰老[10] [11]。

4. 糖对植物不定根及结节发育的调节

糖对结节发育的调节作用与氮素密切联系[20]。如蔗糖可以缓解硝酸盐对大豆结节生长的抑制作用。这表明结节的生长率部分的依赖 C:N 比值。外源葡萄糖和果糖可以增加不定根的数量,而甘露糖或山梨醇没有此作用。这说明糖不是通过渗透作用来调节不定根的数目,并且只有可代谢糖在诱导不定根的形成上有作用。同时,糖对不定根形成的调节作用和糖的浓度有关。如 15~60 mM 的外源蔗糖可以使黑暗

条件生长的野生型拟南芥胚轴上不定根的数量增加，而 150 mM 的蔗糖对不定根的形成起到抑制作用[5]。目前，不同浓度的糖对植物不定根的调节作用机制还不是很清楚，需要进一步的研究。

5. 糖对植物开花的调节作用

大量研究表明，糖及其代谢物对植物的开花有调节作用。如在植物的顶端供应蔗糖可以使拟南芥在完全黑暗的情况下开花。最新研究表明：6-磷酸海藻糖合酶基因是拟南芥转入开花时重要的基因。对西红柿的体外实验的研究也表明：最佳的蔗糖和氮的量能促进开花[6] [8] [21]。

糖调节植物开花的复杂性主要表现在：1) 不同浓度的糖对开花的调节作用是不同的。如高浓度的外源蔗糖(150 mM)对野生型的拟南芥的开花有很明显的抑制作用，而低浓度(30 mM)的蔗糖没有明显的抑制。2) 高浓度糖对植物开花的延迟是通过代谢而不是渗透作用。另外，在蔗糖浓度很高的介质中，再加入高浓度的葡萄糖，而不是 3-O-葡萄糖，抑制作用明显增强。这也说明：高浓度糖对开花的延迟作用过程中，同时也存在己糖的信号作用，可能属于不依赖己糖激酶的信号转导途径。3) 糖可以通过激活和抑制一些基因的表达对植物开花进行调节。如在晚开花的突变体中，1% (w/v)蔗糖可能激活 *LFY* (*LEAFY*)表达，通过 *LFY* 促进植物开花。4) 糖通过调节植物营养生长的特殊部分来调节植物开花。如外源葡萄糖可以延长苔藓类植物小立碗藓幼年期的生长，也就是延迟植物开花。最近的研究表明，虽然 *cyclinD* 基因有助于小立碗藓整体的代谢和发育，但其对葡萄糖调节幼年期延长的作用不敏感。

6. 蔗糖及其代谢酶在果实成熟过程的作用

蔗糖是许多果实中糖积累的主要形式，是果实品质形成的重要因子。与蔗糖代谢和积累密切相关的酶主要有转化酶(invertase, *Inv*)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, *SPS*)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, *SS*) [19] [22]。果实内糖的积累与这三种酶的活力变化有关。在幼果期 *SS*、*Inv* 蔗糖分解酶的活力较高具有重要的生理意义。我们可以看到在果实发育的不同时期有不同的酶基因表达。这可能是由于蔗糖在植物体内运输具有携带信号给基因的功能，即糖可以诱导一些基因的表达，同时可以阻遏另一些基因表达。当植株中碳水化合物枯竭时，产生正调节，使光合作用产物再运输和输出的基因表达增强，而使贮藏和利用碳水化合物基因的 mRNA 减少[9] [19]；当植株中碳水化合物丰富时，通过基因阻遏和诱导相结合，起与植株中碳水化合物枯竭时相反的作用。已有实验表明：*SS* 和 *Inv* 的基因表达都受糖调节。并且对马铃薯的研究表明，基因表达几乎不受恒态糖水平提高的影响，可能跨膜糖流是影响基因表达的关键信号[23]。

7. 糖对种子成熟过程中耐脱水的调节作用

种子成熟过程实质上就是胚的发育，以及营养物质在种子中变化和积累的过程。对豆类种子胚的发育过程的研究表明，葡萄糖促进细胞分裂，而蔗糖促进细胞伸长和淀粉的合成。但目前还不清楚，是否所有物种胚发育过程都受糖的这种调控。种子成熟都要经过脱水阶段以便种子的储存，其中糖在种子耐脱水过程中起到重要作用[4] [24]。

糖对种子耐脱水过程的作用存在两种假说：低聚糖促进玻璃态形成或糖起到稳定磷脂双分子层结构的作用。对拟南芥突变体的研究发现：在种子脱水过程中，并不是绝对的糖含量在起作用，而是通过单糖和低聚糖的比率对种子成熟过程的耐脱水起到调节作用。同时对豆类植物种子的研究也表明：种子在脱水过程中不但蔗糖含量很高，同时也积累了大量的绵子糖和水苏糖，(绵子糖 + 水苏糖)/蔗糖的比率在种子耐脱水后几乎达到 1，但单糖的含量相对来说很低。目前对抗氧化酶的活性在种子耐脱水过程也有研究。如在豆类种子脱水过程中，谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, *GR*)的活性升高，而超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, *SOD*)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, *APX*)的活性降低。这也提示

我们在种子脱水过程中, 是否糖和谷抗系统之间存在联系, 目前还没有相关的研究[25]。

8. 总结

以往对糖的研究主要集中在它为植物提供能量和代谢中间体方面, 而对它的信号作用研究较少。目前研究表明糖作为信号分子和其它信号分子一起组成了植物的复杂信号网络体系。光是影响植物发育的主要环境因子之一。植物中, 花青素生物合成在果实表皮与糖的作用相交迭。糖调节的信号转导途径的片段上, 光信号可以部分的被过滤。这些都说明: 糖感知系统和光信号之间存在相互作用[10] [26] [27]。糖可以改变植物对光的反应, 尤其在特异基因的表达方面。如代谢糖能克服原脱植基叶绿素氧化酶的 *phyA* 特异抑制; 在幼苗阶段, 蔗糖抑制光诱导拟南芥质体蓝素基因的表达。同时, 蔗糖抑制远红光诱导的子叶伸展和胚轴伸长。但目前对于这些相互作用的机制还没有深入的研究。糖和氮之间的相互作用不仅局限于本文前面所提到的碳氮平衡上。在基因水平上也存在相互作用。糖可以激活天冬酰胺合成酶 (asparagine synthetase, *ASN*) 中的 *ASN2* 和谷氨酰胺合成酶的基因, 但对 *ASN1* 基因的表达存在抑制作用[27]。而且近一步的研究表明, 糖对 *ASN1* 和 *GS2* 基因的调控作用属于不依赖于 *HXK* 的信号途径。糖与氮之间的相互作用还受酶活性的调节, 如 *SnRKs* 在碳氮代谢中有重要的调节作用, *SPS* 和硝酸还原酶都可以作为它的底物[26]。

项目基金

感谢国家林业局林业科学技术推广项目([2012] 46)和东北林业大学青年拔尖人才支持计划(PYTT-1213-07)资助。

参考文献 (References)

- [1] Koch, K.E. (1996) Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **47**, 509-540.
- [2] Boriboonkaset, T., Theerawitaya, C., Yamada, N., Pichakum, A., Supaibulwatana, K., Cha-Um, S., Takabe, T. and Kirdmanee, C. (2013) Regulation of some carbohydrate metabolism-related genes, starch and soluble sugar contents, photosynthetic activities and yield attributes of two contrasting rice genotypes subjected to salt stress. *Protoplasma*, **250**, 1157-1167.
- [3] Yao, Y.X., Dong, Q.L., You, C.X., Zhai, H. and Hao, Y.J. (2011) Expression analysis and functional characterization of apple MdVHP1 gene reveals its involvement in Na^+ , malate and soluble sugar accumulation. *Plant Physiology and Biochemistry*, **49**, 1201-1208.
- [4] van Dijken, A.J., Schluepmann, H. and Smeeckens, S.C. (2004) Arabidopsis trehalose-6-phosphate synthase 1 is essential for normal vegetative growth and transition to flowering. *Plant Physiology*, **135**, 969-977.
- [5] Takahashi, F., Sato-Nara, K., Kobayashi, K., Suzuki, M. and Suzuki, H. (2003) Sugar-induced adventitious roots in Arabidopsis seedlings. *Journal of Plant Research*, **116**, 83-91.
- [6] Kato-Noguchi, H., Yasuda, Y. and Sasaki, R. (2010) Soluble sugar availability of aerobically germinated barley, oat and rice coleoptiles in anoxia. *Journal of Plant Physiology*, **167**, 1571-1576.
- [7] Price, J., Li, T.C., Kang, S.G., Na, J.K. and Jang, J.C. (2003) Mechanisms of glucose signaling during germination of Arabidopsis. *Plant Physiology*, **132**, 1424-1438.
- [8] Roldan, M., Gomez-Mena, C., Ruiz-Garcia, L., Salinas, J. and Martinez-Zapater, J.M. (1999) Sucrose availability on the aerial part of the plant promotes morphogenesis and flowering of Arabidopsis in the dark. *The Plant Journal*, **20**, 581-590.
- [9] Zhou, L., Jang, J.C., Jones, T.L. and Sheen, J. (1998) Glucose and ethylene signal transduction crosstalk revealed by an Arabidopsis glucose-insensitive mutant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 10294-10299.
- [10] Moore, B., Zhou, L., Rolland, F., Hall, Q., Cheng, W.H., Liu, Y.X., Hwang, I., Jones, T. and Sheen, J. (2003) Role of the Arabidopsis glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science*, **300**, 332-336.
- [11] Pego, J.V., Weisbeek, P.J. and Smeeckens, S.C. (1999) Mannose inhibits Arabidopsis germination via a hexokinase-

- mediated step. *Plant Physiology*, **119**, 1017-1023.
- [12] Laby, R.J., Kincaid, M.S., Kim, D. and Gibson, S.I. (2000) The Arabidopsis sugar-insensitive mutants *sis4* and *sis5* are defective in abscisic acid synthesis and response. *The Plant Journal*, **23**, 587-596.
- [13] Yoshida, S., Ito, M., Nishida, I. and Watanabe, A. (2002) Identification of a novel gene HYS1/CPR5 that has a repressive role in the induction of leaf senescence and pathogen-defence responses in Arabidopsis thaliana. *The Plant Journal*, **29**, 427-437.
- [14] Paul, M.J. and Pellny, T.K. (2003) Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. *Journal of Experimental Botany*, **54**, 539-547.
- [15] Brocard-Gifford, I., Lynch, T.J., Garcia, M.E., Malhotra, B. and Finkelstein, R.R. (2004) The Arabidopsis thaliana ABSCISIC ACID-INSENSITIVE8 encodes a novel protein mediating abscisic acid and sugar responses essential for growth. *Plant Cell*, **16**, 406-421.
- [16] Finkelstein, R.R. and Lynch, T.J. (2000) Abscisic acid inhibition of radicle emergence but not seedling growth is suppressed by sugars. *Plant Physiology*, **122**, 1179-1186.
- [17] Ghassemian, M., Nambara, E., Cutler, S., Kawaide, H., Kamiya, Y. and McCourt, P. (2000) Regulation of Abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in Arabidopsis. *Plant Cell*, **12**, 1117-1126.
- [18] Hanson, J., Johannesson, H. and Engstrom, P. (2001) Sugar-dependent alterations in cotyledon and leaf development in transgenic plants expressing the HDZhdp gene ATHB13. *Plant Molecular Biology*, **45**, 247-262.
- [19] Lara, M.E.B., Garcia, M.C.G., Fatima, T., Ehness, R., Lee, T.K., Proels, R., Tanner, W. and Roitsch, T. (2004) Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell*, **16**, 1276-1287.
- [20] Fujikake, H., Yamazaki, A., Ohtake, N., Sueyoshi, K., Matsuhashi, S., Ito, T., Mizuniwa, C., Kume, T., Hashimoto, S., Ishioka, N.S., Watanabe, S., Osa, A., Sekine, T., Uchida, H., Tsuji, A. and Ohyama, T. (2003) Quick and reversible inhibition of soybean ROOT nodule growth by nitrate involves a decrease in sucrose supply to nodules. *Journal of Experimental Botany*, **54**, 1379-1388.
- [21] Ohto, M., Onai, K., Furukawa, Y., Aoki, E., Araki, T. and Nakamura, K. (2001) Effects of sugar on vegetative development and floral transition in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **127**, 252-261.
- [22] Giroux, M.J., Boyer, C., Feix, G. and Hannah, L.C. (1994) Coordinated transcriptional regulation of storage product genes in the maize endosperm. *Plant Physiology*, **106**, 713-722.
- [23] Dielen, V., Lecouvet, V., Dupont, S. and Kinet, J.M. (2001) *In vitro* control of floral transition in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), the model for autonomously flowering plants, using the late flowering uniflora mutant. *Journal of Experimental Botany*, **52**, 715-723.
- [24] Perata, P., Matsukura, C., Vernieri, P. and Yamaguchi, J. (1997) Sugar repression of a gibberellin-dependent signaling pathway in barley embryos. *Plant Cell*, **9**, 2197-2208.
- [25] Bailly, C., Audigier, C., Ladonne, F., Wagner, M.H., Coste, F., Corbineau, F. and Come, D. (2001) Changes in oligosaccharide content and antioxidant enzyme activities in developing bean seeds as related to acquisition of drying tolerance and seed quality. *Journal of Experimental Botany*, **52**, 701-708.
- [26] Hardie, D.G., Carling, D. and Carlson, M. (1998) The AMP-activated/SNF1 protein kinase subfamily: Metabolic sensors of the eukaryotic cell? *Annual Review of Biochemistry*, **67**, 821-855.
- [27] Lam, H.M., Hsieh, M.H. and Coruzzi, G. (1998) Reciprocal regulation of distinct asparagine synthetase genes by light and metabolites in Arabidopsis thaliana. *Plant Journal*, **16**, 345-353.