

研究评述

A Review

甘薯淀粉合成关键酶及其基因结构与功能的研究进展

唐维[✉], 李强[✉], 张允刚[✉], 王欣[✉], 后猛[✉], 马代夫[✉]

中国农科院甘薯研究所/江苏徐州甘薯研究中心, 徐州, 221121

[✉] 通讯作者: instrong@163.com; [✉] 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第65篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0065

收稿日期: 2011年03月12日

接受日期: 2011年04月28日

发表日期: 2011年05月31日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

建议的最佳引用格式:

唐维等, 2011, 甘薯淀粉合成关键酶及其基因结构与功能的研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.65 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0065)

摘要 本文主要介绍五种负责淀粉生物合成和加工的关键酶: ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、淀粉分支酶(SBE)、淀粉去分支酶(DBE)以及它们在甘薯中的研究进展。目前, 在甘薯中仅有少量关于 AGPase、GBSS、SBE 的报道, 而且对 SSS 和 DBE 的研究也甚少。提出应该加大对这五种淀粉合成关键酶的研究力度, 从而为选育高淀粉甘薯品种提供必要的理论基础。

关键词 甘薯; ADP-葡萄糖焦磷酸化酶; 颗粒结合淀粉合成酶; 可溶性淀粉合成酶; 淀粉分支酶; 淀粉去分支酶

Advances on Structure and Function of Key Enzymes and Genes Involved in Starch Biosynthesis in Sweetpotato

Tang Wei[✉], Li Qiang[✉], Zhang Yungang[✉], Wang Xin[✉], Hou Meng[✉], Ma Daifu[✉]

Sweetpotato Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu Xuzhou Sweetpotato Research Center, Xuzhou, 221121, P.R. China

[✉] Corresponding author, instrong@163.com; [✉] Authors

Abstract In this paper, five key enzymes responsible for starch biosynthesis, ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase), granule-bound starch synthase (GBSS), soluble starch synthase (SSS), starch branching enzyme (SBE) and starch debranching enzyme (DBE), are introduced and their recent research advances in sweetpotato are reviewed. Now there are only several recent reports on AGPase, GBSS and SBE, and few researches are available on SSS and DBE. So more researches are required to gain further insight into the five key enzymes and to provide theoretical foundation for breeding high-starch sweetpotato lines.

Keywords Sweetpotato; AGPase; GBSS; SSS; SBE; DBE

研究背景

淀粉是一种重要食品原料和生物资源, 它广泛存在于各种植物中, 并且人类自身所消耗的能量 50% 都来源于淀粉(Martin and Smith, 1995)。除此之外, 淀粉在工业中作为一种低成本、多用途、可生物降解的原料以及生物能源物质具有重要的利用价值, 并且在市场上的需求与日俱增(Buleon et al., 1998; Morell and Myers, 2005)。虽然淀粉无论是作为食品原料还是工业原料都有着巨大的经济价值和重要作用, 但是关于淀粉生物合成的机理我们还未完全了解。

现今, 人们已经发现 5 种负责淀粉生物合成的关键酶类(图 1): ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、

颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、淀粉分支酶(SBE)以及淀粉去分支酶(DBE)。AGPase 能够催化葡萄糖-1-磷酸(G1P)和三磷酸腺苷(ATP)反应生成焦磷酸(PPi)和 ADP-葡萄糖(ADPG), 而 ADPG 是淀粉生物合成的重要底物, 它直接影响着淀粉生物合成的速度和效率。据报道, 在的淀粉生物合成代谢途径中, 豌豆组织中的 AGPase 的贡献值在 30% 至 55% 之间, 而且其淀粉的积累量 AGPase 的积累量表现出正相关(Sweetlove et al., 1999)。GBSS 可以通过 α -1,4-D-糖苷键将 ADPG 中的葡萄糖残基加到引物的非还原端, 能够延长葡聚糖的直链。SSS 则主要是延长其支链, 它是通过 α -1,4-D-糖苷键将 ADPG 中的葡

葡萄糖残基加到侧链的非还原端, 并且它的活性与支链淀粉的积累成显著正相关。SBE 主要功能是首先水解直链淀粉的 α -1,4-D-糖苷键, 接着将水解后得到的短链通过 α -1,6-糖苷键连接到 C6 末端, 从而

形成支链淀粉的分支结构。而 DBE 则是水解 α -1,6-糖苷键, 它可以用来改变支链淀粉的结构, 形成分支程度不同的支链淀粉。

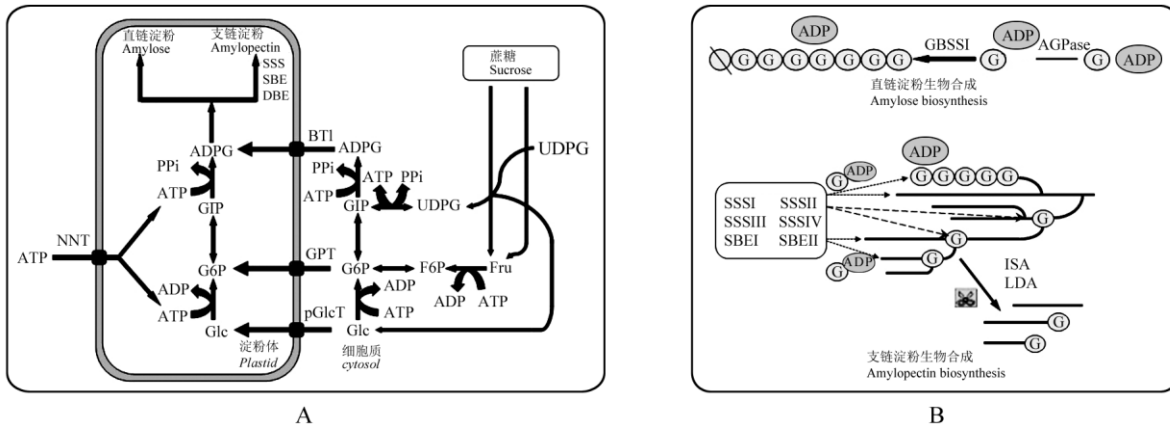


图 1 淀粉生物合成示意图(根据 Toyota 等(2006); 周立军等(2009)进行了修改)
注: A: 细胞中淀粉生物合成途径; B: 直链淀粉和支链淀粉的合成途径。短划线箭头表示可溶性淀粉合成酶作用位点; 长划线箭头表示淀粉分支酶作用位点。ADPG, ADP-葡萄糖; G1P, 葡萄糖-1-磷酸; G6P, 葡萄糖-6-磷酸; Glc, 葡萄糖; PPi, 焦磷酸; UDPG, UDP-葡萄糖; F6P, 果糖-6-磷酸; Fru, 果糖; NTT, 核苷酸转移蛋白; BTI, ADP-葡萄糖转运蛋白; GPT, 葡萄糖-6-磷酸转运蛋白; pGlcT, 质体葡萄糖转运蛋白; ISA, 异淀粉酶; LDA, 极限糊精

Figure 1 Schematic representation of starch biosynthesis in plants (modified from Toyota et al., 2006; Zhou et al., 2009)
Note: A: Pathway of starch biosynthesis in cell; B: Amplose and amplopectin biosynthesis, Dashed-line arrows are soluble starch synthase acting sites; Long dashed-line arrows are starch branching enzyme acting sites, ADPG, ADP-glucose; G1P, glucose 1-phosphate; G6P, glucose 6-phosphate; Glc, glucose; PPi, inorganic pyrophosphate; UDPG, UDP-glucose; F6P, fructose 6-phosphate; Fru, fructose; NTT, nucleotide transport protein; BTI, ADP-glucose translocator; GPT, glucose 6-phosphate translocator; pGlcT, plastidic glucose translocator; ISA, isoamylase; LDA, limit-dextrinase

目前, 随着对淀粉合成关键酶基因研究的逐渐深入, 人们对其基因序列、蛋白质结构与功能以及相关的表达调控等因子有了新的认识, 尤其是在水稻、小麦、玉米中都有了突破性进展, 然而关于甘薯的相关报道却不多。本文主要介绍甘薯淀粉合成酶及其基因的最新研究进展, 以期为通过遗传育种对甘薯淀粉含量的提高和品种改良提供参考信息。

1 甘薯 ADP-葡萄糖焦磷酸华酶

1.1 AGPase 的结合与功能

AGPase(EC 2.7.7.27)能催化 G1P 与 ATP 反应形成 PPi 和 ADPG, 其中 ADPG 是淀粉生物合成的初始底物。AGPase 活性能够被甘油-3-磷酸激活, 而被无基磷酸(Pi)抑制。因此, AGPase 被认为是控制植物淀粉生物合成的关键调控酶。AGPase 在细菌中以同源四聚体形式存在, 而在高等植物中是由两

个小亚基和两个大亚基构成的异源四聚体。AGPase 两种亚基的氨基酸序列不同, 大亚基主要起调控作用, 而小亚基与底物结合, 起催化作用。

1.2 AGPase 的研究进展

Harn 等(2000)从甘薯块根 cDNA 文库中分离到了 3 个编码 AGPase 大亚基的 cDNA 片段: *iAGPLI-1*、*iAGPLI-2* 和 *iAGPLI-3*, Southern 杂交表明在甘薯中存在着多个拷贝的 AGPase 基因, 其 cDNAs 受蔗糖的正调控表达。Kim 等(2002)发现甘薯中 AGPase 大亚基活性在正常条件下与库强正相关。另外, 在甘薯中人们又发现了 2 个具有非组织特异性的 AGPase 小亚基(Bae and Liu, 1997)。

为了进一步了解甘薯 AGPase 的两个小亚基的结构, Noh 等(2004)克隆了 2 个基因(*ibAGP1* 和 *ibAGP2*), 并分析发现这两个基因编码的亚基异构

体与玉米中的 AGPase 异构体相似。而后, Kwak 等(2006)通过分析甘薯块根和胡萝卜主根中 *ibAGP1* 和 *ibAGP2* 这两基因的启动子的瞬时表达情况发现甘薯内源蔗糖含量可以调节 AGPase 大小亚基基因的转录水平, 并且这两个基因受内源蔗糖的调节作用是相反的: *ibAGP1* 的启动子能够被蔗糖诱导, 而 *ibAGP2* 的启动子却受到阻遏抑制(Kwak et al., 2006)。另外, *ibAGP1* 和 *ibAGP2* 的启动子以及其转运肽可以用来构建一个强启动子基因表达系统。尽管这两个启动子都能显著增加蛋白的表达量, 然而不同的是 *ibAGP1* 的启动子及其转运肽的作用是组成型表达, 没有组织特异性; *ibAGP2* 的启动子及其转运肽则具有时间和空间上的特异性(Kwak et al., 2007; Kwak et al., 2008)。

张立明等(2005)对不同基因型甘薯块根膨大过程中淀粉积累与淀粉合成酶的关系进行了研究, 发现不同基因型同一发育时期块根的 APGase 活性与块根淀粉含量正相关, 并且前期的淀粉积累速率高于后期。陈宇星(2008)研究也发现甘薯基因型的差异是引起各淀粉合成酶活性差异的主要影响因素, 并认为在生产前期不同基因型甘薯块根中的 AGPase 活性显著大于中后期, 而且随着生产发育的进行, AGPase 不断催化淀粉合成从而导致其活性也不断下降。张聪(2010)从高淀粉甘薯品种川薯 34 中克隆了 AGPa1 和 AGPa2 两个 α 亚基编码序列, 构建了 pC-AGPa1 和 pC-AGPa2 两个双元表达载体, 并导入根癌农杆菌 EHA105 中, 接着进行遗传转化, 最终获得了 5 株阳性植株。

目前, AGPase 是甘薯中研究最多的淀粉合成酶之一, 已经从甘薯中克隆到了它的全长基因序列, 对 AGPase 基因的表达和调控进行了相关研究, 并确认 AGPase 作为淀粉合成的限速酶, 对甘薯块根淀粉积累起着关键的作用。因此, 彻底了解甘薯 AGPase 的结构和功能对培育高淀粉新品种有着重要的意义。

2 甘薯颗粒结合淀粉合成酶

2.1 GBSS 的结构与功能

GBSS(EC 2.4.1.11)是直链淀粉形成的关键酶, 它能够与淀粉颗粒紧密结合, 并将 ADPG 的葡萄糖残基转移到引物的非还原端形成 α -1,4-D-糖苷键, 从而最终生成线性多聚糖链分子结构。在植物的不

同组织中一般存在着一种或者两种 GBSS 同工酶, 主要包括 GBSSI 和 GBSSII, 而 GBSSI 又可以分为 GBSSIIa 和 GBSSIIb。GBSSI 以颗粒的形式附着于淀粉粒上, 而 GBSSII 既能以颗粒形式附着于淀粉粒上, 也能游离于淀粉粒外。

2.2 GBSS 的研究进展

GBSS 是甘薯中研究最多的淀粉生物合成酶之一, 它位于质体中并负责直链淀粉的合成。甘薯 GBSSI 基因的全长 cDNA 和基因序列早已被克隆出来, 而且 Southern 杂交实验表明甘薯中 GBSSI 基因有多个拷贝(Wang et al., 1999; Kimura et al., 2000)。Kimura 等(2001)通过将甘薯中克隆的 GBSSI 基因的正义 cDNA 链转入到甘薯基因组中从而获得直链淀粉缺失的转基因植株。而 Noda 等(2002)对 6 株转入 GBSSI 基因 cDNA 的转基因甘薯的淀粉进行分析, 发现直链淀粉缺失型甘薯的淀粉具有特别的理化性状。Kimura 和 Saito(2010)又通过分析现有的甘薯 GBSSI 的 cDNA 序列, 发现在它们 3' 末端 poly(A) 之前的序列具有多样性, 并以此将 GBSSI 基因分为六大类。同时, 他发现在 GBSSI 的 3'-非编码区有一段富含 A、大小为 23 bp 的保守序列, 并推测其 poly(A)信号的近端上游因子在这段序列中。

为了研究 GBSSI 基因是怎样被调控的, Wang 等(2001)发现 GBSSI 基因的 mRNA 和蛋白质的积累都受内部生物钟的控制, 并且甘薯叶片中 GBSSI 基因的表达好像受到两个不同的代谢途径调控。Otani 等(2007)研究发现 RNA 介导的基因沉默技术抑制甘薯中 GBSSI 基因的表达从而降低了甘薯中直链淀粉的含量。同时, 人们也研究了这种转基因甘薯中淀粉的物理化学性质。Kitahara 等(2007)发现抑制 GBSSI 基因表达会导致淀粉分子结构发生改变, 直链淀粉缺失型甘薯中的淀粉表现出很缓慢的回生过程, 并且可以被胰酶快速消化分解, 而高直链型甘薯淀粉却恰恰相反。

如今, 通过对甘薯 GBSS 基因结构和功能的研究, 以及生物技术的利用, 人们获得了直、支链淀粉比例不同的淀粉, 比如直链淀粉缺失型甘薯的淀粉、高直链淀粉等。前者可以用于食品业, 而后者则可用于糖果工业、塑料工业等。因此, 加强对甘薯 GBSS 的研究对提高淀粉的应用价值有着重要的作用。

3 甘薯可溶性淀粉合成酶

3.1 SSS 的结构与功能

SSS(EC 2.4.1.10)主要参与支链淀粉的合成,它能够通过 α -1,4-D-糖苷键将 ADPG 中的葡萄糖残基加到侧链的非还原端。人们已经发现植物叶片和储藏组织存在多种 SSS 同工酶(Kossmann and Lloyd, 2000)。至今为止,人们已经报道了 4 种 SSS 同工酶,分别是 SSSI、SSSII、SSSIII 和 SSSIV(Ball and Morell, 2003)。

3.2 SSS 的研究进展

现今,淀粉生物合成中 SSSI 的功能仍未完全了解,一部分原因是由于还不清楚它的结构。SSSII 是豌豆胚乳中的主要淀粉合成酶,它的缺失将导致淀粉的含量和结构发生很大的变化(Craig et al., 1998)。SSSIII 是马铃薯块根的主要淀粉合成酶,80%的可溶性淀粉合成酶都是 SSSIII 型(Abel et al., 1996; Marshall et al., 1996)。研究表明,SSSI 是延长较短的支链,而 SSSII 和 SSSIII 则是分别延长中间长度和较长的支链(Ball and Morell, 2003)。SSSIV 是最近在拟南芥中发现的,其功能可能是参与淀粉颗粒形成的起始阶段,生成较短的葡聚糖链(Roldan et al., 2007)。尽管在很多植物中都对 SSS 进行了研究,然而在甘薯中却罕有相关报道。因此,开展甘薯 SSS 的相关研究对培育甘薯新品种具有重要意义。

4 甘薯淀粉分支酶

4.1 SBE 的结构与功能

SBE(EC 2.4.1.18)是 α -1,4-D-葡萄糖- α -6-[α -1,4-葡萄糖]-转移酶,水解直链淀粉的 α -1,4-D-糖苷键,将切下的短链转移到相似或者不同的葡聚糖链上形成 α -1,6-糖苷键,从而生成支链淀粉(Pan and Nelson, 1984; Hussain et al., 2003)。根据高等植物中 SBE 的氨基酸序列,SBE 主要分为 A 型(马铃薯 SBEIIa、玉米 SBEIIa 和豌豆 SBEIa 等)和 B 型(马铃薯 SBEIb、玉米 SBEb 和豌豆 SBEIIb 等)。

4.2 SBE 的研究进展

Jobling 等(1999)研究发现 SBE 对淀粉颗粒的分子结构,尤其是支链淀粉的链长有重要影响。Kim 等(2005)成功克隆了甘薯的 SBE 基因(*IbIsal*),并发现其转录水平在块根完全形成后开始增加。这表明 *IbIsal* 基因在淀粉合成过程中发挥了作用。Hamada

等(2006)也从甘薯中克隆了一个 SBEI 基因(*IbSBE*),并对 *IbSBE* 的时空表达进行了研究,发现在甘薯这种六倍体植物中存在多少拷贝,而且在淀粉生物合成的各个组织中都有表达。同时,Shimada 等(2006)将含有编码甘薯 SBEII 基因(*IBSBEII*)的双链 RNA(dsRNA)载体导入甘薯基因组中,使得内源的 *IBSBEII* 基因被沉默,从而导致淀粉中直链淀粉的含量显著增加;另外,*IBSBEII* 基因在甘薯中有多个拷贝,并且也在淀粉生物合成的各个组织中都有表达。Pao 等(2005)对 SBE 基因转录的日变化水平进行了研究,发现其日变化可被自身的生物钟所控制,还发现在 SBE 基因启动子序列中存在若干个与昼夜和光照有关的调控因子。

SBE 是决定支链淀粉结构的关键酶,也是调节直、支链淀粉比例的重要淀粉合成酶,与 GBSS 相比,它主要是修饰支链淀粉的分子结构从而改变淀粉颗粒的形态。因此,继续加强对甘薯 SBE 基因表达调控的研究从而获得不同结构的淀粉颗粒,对改良淀粉品质以及满足人们的不同需求有着重要的作用。

5 甘薯淀粉去分支酶

5.1 DBE 的结构与功能

DBE 作为一种 α -1,6-葡聚糖水解酶能够催化多糖链中的 α -1,6-糖苷键水解,并且是决定支链淀粉结构的重要因素之一。改变 DBE 的活性就可以改变直链淀粉和支链淀粉之间的比例以及支链淀粉的结构,从而形成分支程度不一的支链淀粉,并使淀粉具有新的理化特性。迄今为止,根据 DBE 的氨基酸序列不同和作用的底物差异,人们将其划分为两大类:异淀粉酶(Isoamylase, ISA; EC: 3.2.1.68)和极限糊精酶(limit-dextrinase, LDA; EC: 3.2.1.142)。ISA 含有 3 种同工酶,分别是 ISA1、ISA2 和 ISA3,而 ISA1 和 ISA2 主要参与支链淀粉合成的反应中(Hussain et al., 2003)。

5.2 DBE 的研究进展

在马铃薯块根和拟南芥叶片中,ISA1 与 ISA2 组合在一起,形成一个异源多聚体复合酶。其中 ISA1 活性最高,它作用于较长的外部支链(比如可溶性淀粉),ISA2 则可能起调节作用在反应过程中没有催化活性,而 ISA3 和 LDA 的主要作用是淀粉的降解,并对较短的外部支链有很高活性(比如 β -

极限糊精)(Delatte et al., 2005; Wattedled et al., 2005)。James等(1995)曾报道在玉米 *su1* (*su1* 在水稻、玉米和小麦中编码 *ISA*) 突变体中, 胚乳中支链淀粉的积累显著降低。Burton等(2002)也报道在大麦中, *ISA-1* 基因突变导致胚乳中支链淀粉生物合成受到限制。人们还发现在导入 *ISA* 反义 cDNA 的转基因植株胚乳中, *ISA* 的含量明显下降, 只有原来的 6%, 而疏水性支链淀粉和水溶性聚葡萄糖含量却显著增加(Fujita et al., 2003)。虽然关于 *DBE* 的研究有了不少的进展, 但是在甘薯中却还未查到相关报道。因此, 开展甘薯 *DBE* 基因的研究工作, 了解 *DBE* 同工酶在甘薯中的各自作用对我们提高甘薯淀粉品质和改善食用口味有着重要的作用。

6 小结

6.1 近年来淀粉合成酶的研究成果

近年来, 人们对淀粉合成酶的研究已经取得了很大的进展, 尤其是克隆了不同作物中的淀粉合成酶的相关基因, 并对关键基因的种类和功能及其表达调控研究都进行了较为深入的分析, 大大提高了人们对淀粉生物合成分子机理的认识。同时, 人们利用转基因技术获得了淀粉合成酶基因超量表达的转基因植株, 显著增加了淀粉的含量; 并通过基因缺失、突变、沉默等生物技术改变酶活性, 使淀粉结构和功能都发生了改变, 获得了各种理化性状的淀粉。

6.2 甘薯淀粉合成酶研究亟待解决的问题

虽然前人对淀粉合成酶的结构和功能进行了大量的研究, 但在甘薯领域其相关研究起步较晚, 还需要一段时间去研究淀粉合成酶在甘薯中的具体结构和作用。现在我们仅停留在对甘薯 *AGPase*、*GBSS* 和 *SBE* 这 3 种淀粉合成酶的初步了解中, 对甘薯 *SSS* 和 *DBE* 的研究甚少。另外, 对甘薯 *AGPase* 的大小亚基之间的互作关系、*GBSS* 和 *SBE* 中同工酶之间的相互作用, 以及它们在淀粉生物合成代谢途径中的调控机制还未完全了解, 尤其是对基因转录和翻译的相关研究较少。同时, 甘薯作为异源六倍体植物, 其基因组结构较为复杂, 每个淀粉合成酶基因应该都存在着多个拷贝, 但每个拷贝基因是否都有表达, 对淀粉生物合成的贡献作用是否相同都还不清楚。除此之外, 在不同的环境条件和栽培

措施下相同基因型甘薯品种淀粉合成酶基因的表达差异以及在相同条件下不同基因型甘薯品种淀粉合成酶基因表达差异的研究也较少, 现阶段主要对甘薯淀粉合成关键酶中的 *AGPase* 基因有了初步研究, 发现甘薯基因型的差异是引起 *AGPase* 差异的主要影响因素。

除了这五种酶外, 在淀粉生物合成代谢途径中是否有其他的酶共同参与生化反应, 比如淀粉酶、异化酶、磷酸化酶等, 目前还未得到明确结论(谭彩霞等, 2008)。而 Tanaka等(2009)曾报道将甘薯 *SRF1* 基因转入受体甘薯植株中并使其过量表达, 发现相同鲜重块根中转基因甘薯的淀粉含量高于野生型甘薯, 说明 *SRF1* 基因参与了淀粉合成代谢途径调控。

6.3 甘薯淀粉合成酶研究的意义

综上所述, 既要继续加强甘薯淀粉合成酶基因的相关研究, 又要将此分子生物学研究与甘薯新品种创新和品质改良结合起来, 将理论研究更好的与生产实践挂钩。这样才能培育出农艺综合性状良好、抗病性强的高淀粉新品种, 才能更好的服务于甘薯产业的发展, 对缓解 21 世纪即将面临的能源危机具有重要的作用。

作者贡献

唐维和李强是本综述的设计和研究的执行人; 唐维完成资料分析, 论文初稿的写作; 张允刚、王欣和后猛参与本综述的校对工作; 李强和马代夫是项目的构思者及负责人, 指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家科技支撑计划(2009BADA7B03)、国家高技术研究发展计划 (2009AA10Z102)、国家农业产业技术体系(CARS-11)以及江苏省“六大人才高峰”(2008201)共同资助。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

参考文献

- Abel G.J.W., Springer E., Willmitzer L., and Kossmann J., 1996, Cloning and functional analysis of a cDNA encoding a novel 139 kDa starch synthase from potato (*Solanum tuberosum* L.), *Plant Journal*, 10(6): 981-991
- Bae J.M., and Liu J.R., 1997, Molecular cloning and characterization of two novel isoforms of the small subunit of ADP-glucose pyrophosphorylase from sweet potato, *Molecular & general genetics*, 254(2): 179-185
- Ball S.G., and Morell M.K., 2003, From bacterial glycogen to

- starch: Understanding the biogenesis of the plant starch granule, *Annual Review Plant Biology*, 54: 207-233
- Buleon A., Colonna P., Planchot V., and Ball S., 1998, Starch granules: structure and biosynthesis, *International Journal of Biological Macromolecules*, 23(2): 85-112
- Burton R.A., Jenner H., Carrangis L., Fahy B., Fincher G.B., Hylton C., Laurie D.A., Parker M., Waite D., van Wegen S., Verhoeven T., and Denyer K., 2002, Starch granule initiation and growth are altered in barley mutants that lack isoamylase activity, *Plant Journal*, 31(1): 97-112
- Chen Y.X., 2008, Studies on the effect of the agronomic measures in sweet potato with different dry matter, Master degree dissertation, Southest University, Supervisor: Wang J.C., pp.26-28 (陈宇星, 2008, 干物质差异甘薯的农艺调控效应研究, 硕士学位论文, 西南大学, 导师: 王季春, pp.26-28)
- Craig J., Lloyd J.R., Tomlinson K., Barber L., Edwards A., Wang T.L., Martin C., Hedley C.L., and Smith A.M., 1998, Mutation in the gene encoding starch synthase II profoundly alter amylopectin structure in pea embryos, *Plant Cell*, 10(3): 413-426
- Delatte T., Trevisan M., Parker M.L., and Zeeman S.C., 2005, *Arabidopsis* mutants Atisa1 and Atisa2 have identical phenotypes and lack the same multimeric isoamylase, which influences the branch point distribution of amylopectin during starch synthesis, *Plant Journal*, 41(6): 815-830
- Fujita N., Kubo A., Suh D.S., Wong K.S., Jane J.L., Ozawa K., Takaiwa F., Inaba Y., and Nakamura Y., 2003, Antisense inhibition of isoamylase alters the structure of amylopectin and the physicochemical properties of starch in rice endosperm, *Plant Cell*, 44(6): 607-618
- Hamada T., Kim S.H., and Shimada T., 2006, Starch-branching enzyme I gene (*IbSBEI*) from sweet potato (*Ipomoea batatas*); molecular cloning and expression analysis, *Biotechnology Letters*, 28(16): 1255-1261
- Harn C.H., Bae J.M., Lee S.S., Min S.R., and Liu J.R., 2000, Presence of multiple cDNAs encoding an isoform of ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit from sweet potato and characterization of expression levels, *Plant Cell Physiology*, 41(11): 1235-1242
- Hussain H., Mant A., Seale R., Zeeman S., Hinchliffe E., Edwards A., Hylton C., Bornemann S., Smith A.M., Martin C., and Bustos R., 2003, Three isoforms of isoamylase contribute different catalytic properties for the debranching of potato glucans, *Plant Cell*, 15(1): 133-149
- James M.G., Robertson D.S., and Myers A.M., 1995, Characterization of the maize gene sugary1, a determinant of starch composition in kernels, *Plant Cell*, 7(4): 417-429
- Jobling S.A., Schwall G.P., Westcott R.J., Sidebottom C.M., Debet M., Gidley M.J., Jeffcoat R., and Safford R., 1999, A minor form of starch branching enzyme in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers has a major effect on starch structure: cloning and characterization of multiple forms of SBE A, *Plant Journal*, 18(2): 163-171
- Kim S.H., Hamada T., Otani M., and Shimada T., 2005, Cloning and characterization of sweetpotato *isoamylase* gene (*IbIsa1*) isolated from tuberous root, *Breeding Science*, 55(4): 453-458
- Kim S.H., Mizuno K., Sawada S., Fujimura T., 2002c, Regulation of tuber formation and ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase) in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) by nitrate, *Plant Growth Regulation*, 37(3): 207-213
- Kimura T., and Saito A., 2010, Heterogeneity of poly(A) sites in the granule-bound starch synthase I gene in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam), *Bioscience Biotechnology Biochemistry*, 74(3): 667-669
- Kimura T., Ideta O., and Saito A., 2000, Identification of the gene encoding granule-bound starch synthase I in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), *Plant Biotechnology*, 17(3): 247-252
- Kimura T., Otani M., Noda T., Ideta O., Shimada T., and Saito A., 2001, Absence of amylose in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) following the introduction of granule-bound starch synthase I cDNA, *Plant Cell Reports*, 20(7): 663-666
- Kitahara K., Hamasuna K., Nozuma K., Otani M., Hamada T., Shimada T., Fujita K., and Suganuma T., 2007, Physicochemical properties of amylose-free and high-amylose starches from transgenic sweetpotatoes modified by RNA interference, *Carbohydrate Polymer*, 69(2): 233-240
- Kossmann J., and Lloyd J., 2000, Understanding and Influencing starch biochemistry, *Critical Reviews in Biochemistry Molecular Biology*, 35(3): 141-196
- Kwak M.S., Noh S.A., Oh M.J., Huh G.H., Kim K.N., Lee S.W., Shin J.S., and Bae J.M., 2006, Two sweetpotato ADP-glucose pyrophosphorylase isoforms are regulated antagonistically in response to sucrose content in storage roots, *Gene*, 366(1): 87-96
- Kwak M.S., Oh M.J., Lee S.W., Shin J.S., Paek K.H., and Bae J.M., 2007, A strong constitutive gene expression system derived from *ibAGPI* promoter and its transit peptide, *Plant Cell Reports*, 26(8): 1253-1262

- Kwak M.S., Oh M.J., Paek K.H., Shin J.S., and Bae J.M., 2008, Dissected effect of a transit peptide of the ADP-glucose pyrophosphorylase gene from sweetpotato (*ibAGP2*) in increasing foreign protein accumulation, *Plant Cell Reports*, 27(8): 1359-1367
- Marshall J., Sidebottom C., Debet M., Martin C., Smith A.M., and Edwards A., 1996, Identification of the major starch synthase in the soluble fraction of potato tubers, *Plant Cell*, 8(7): 1121-1135
- Martin C., and Smith A.M., 1995, Starch biosynthesis, 1995, *Plant Cell*, 7(7): 971-985
- Morell M.K., and Myers A.M., 2005, Towards the rational design of cereal starches, *Current Opinion in Plant Biology*, 8(2): 204-210
- Noda T., Kimura T., Otani M., Ideta O., Shimada T., Saito A., and Suda I., 2002, Physicochemical properties of amylase-free starch from transgenic sweet potato, *Carbohydrate Polymers*, 49(3): 253-260
- Noh S.A., Kwak M.S., Lee H.S., Huh G.H., Liu J.R., Shin J.S., and Bae J.M., 2004, Genomic organization of two small subunit ADP-glucose pyrophosphorylase genes from sweetpotato, *Gene*, 339: 173-180
- Otani M., Hamada T., Katayama K., Kitahara K., Kim S.H., Takahata Y., Sukanuma T., and Shimada T., 2007, Inhibition of the gene expression for granule-bound starch synthase I by RNA interference in sweet potato plants, *Plant Cell Reports*, 26(10): 1801-1807
- Pan D., and Nelson O.E., 1984, A debranching enzyme deficiency in endosperms of the *sugary-1* mutants of maize, *Plant Physiology*, 74: 324-328
- Pao W.P., Liu L.F., and Wang S.J., 2005, Circadian expressions of starch branching enzyme gene in sweet potato leaves, *Journal of Genetics and Molecular Biology*, 16(3): 151-157
- Roldan I., Wattedled F., Mercedes Lucas M., Delvalle D., Planchot V., Jimenez S., Perez R., Ball S., D'Hulst C., and Merida A., 2007, The phenotype of soluble starch synthase IV defective mutants of *Arabidopsis thaliana* suggests a novel function of elongation enzymes in the control of starch granule formation, *Plant Journal*, 49(3): 492-504
- Shimada T., Otani M., Hamada T., and Kim S.H., 2006, Increase of amylose content of sweetpotato starch by RNA interference of the starch branching enzyme II gene (*IbSBEII*), *Plant Biotechnology*, 23(1): 85-90
- Sweetlove L.J., Muller-Rober B., Willmitzer L., and Hill S.A., 1999, The contribution of adenosine 5-diphosphoglucose pyrophosphorylase to the control of starch synthesis in potato tuber, *Planta*, 209(3): 330-337
- Tan C.X., Feng C.N., Chen J., Guo J., Guo W.S., Zhu X.K., Li C.Y., and Peng Y.X., 2008, Progress on key enzymes involved in crop starch synthesis and their gene expression, *Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops)*, 28(5): 912-919 (谭彩霞, 封超年, 陈静, 郭静, 郭文善, 朱新开, 李春燕, 彭永欣, 2008, 作物淀粉合成关键酶及其基因表达的研究进展, 麦类作物学报, 28(5): 912-919)
- Tanaka M., Takahata Y., Nakayama H., Nakatani M., and Tahara M., 2009, Altered carbohydrate metabolism in the storage roots of sweetpotato plants overexpressing the *SRF1* gene, which encodes a Dof zinc finger transcription factor, *Planta*, 230(4): 737-746
- Toyota K., Tamura M., Ohdan T., and Nakamura Y., 2006, Expression profiling of starch metabolism-related plastidic translocator genes in rice, *Planta*, 223(2): 248-257
- Wang S.J., Yeh K.W., and Tsai C.Y., 1999, Molecular characterization and expression of starch granule-bound starch synthase in the sink and source tissues of sweet potato, *Physiologia Plantarum*, 106(3): 253-261
- Wang S.J., Yeh K.W., and Tsai C.Y., 2001, Regulation of starch granule-bound starch synthase I gene expression by circadian clock and sucrose in the source tissue of sweet potato, *Plant Science*, 161(4): 635-644
- Wattedled F., Dong Y., Dumez S., Delvallé D., Planchot R., Berbezy P., Vyas D., Colonna P., Chatterjee M., Ball S., and D'Hulst C., 2005, Mutants of *Arabidopsis* lacking a chloroplastic isoamylase accumulate phytylglucosylated and an abnormal form of amylopectin, *Plant Physiology*, 138(1): 184-195
- Zhang C., 2010, Cloning of AGPase gene and transforming in sweetpotato, Master degree dissertation, Southsest University, Supervisor: Li M.Y., pp: 34-42 (张聪, 2010, 甘薯 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶基因的克隆与遗传转化, 硕士学位论文, 西南大学, 导师: 李明杨, pp: 34-42)
- Zhang L.M., Wang Q.M., and He Z.P., 2005, Relationship between starch accumulation and relevant synthetase during thickening of tuberous roots in sweetpotato, *Sweetpotato Breeding and Industrialization in China*, pp.93-96(张立明, 王庆美, 何钟佩, 2005, 甘薯块根膨大过程中淀粉积累与相关合成酶的关系, 中国甘薯育种与产业化, pp.93-96)
- Zhou L.J., Jiang L., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2009, Current status and strategies for improvement of rice grain chalkiness, *Yichuan (Hereditas)*, 31(6): 563-572 (周立军, 江玲, 翟虎渠, 万建民, 2009, 水稻垩白的研究现状与改良策略, 遗传, 31(6): 563-572)