Vegetalika Vol. 15 No. 2, Mei 2026: 141-153
Available online at https://jurnal.ugm.ac.id/jbp
DOI: https://doi.org/10.22146/veg.114798
p-ISSN: 2302-4054 | e-ISSN: 2622-7452

Peningkatan Aktivitas Enzim Metabolisme Sukrosa dan Glikolisis pada Tanaman Padi Transgenik Overekspresi Gen *SoSPS1*

Enhancement of Enzyme Activities for Sucrose Metabolism and Glycolysis in Transgenic Rice Overexpressing the SoSPS1 Gene

Ferdi Hariyanto[1,2)], Bambang Sugiharto[1,2*)], Netty Ermawati[3)], Wahyu Indra Duwi Fanata[1,4)]

[1]Program Studi Magister Bioteknologi, Pascasarjana, Universitas Jember, Jawa Timur, Indonesia
[2]Center for Development of Advanced Science and Technology (CDAST) Universitas Jember, Jawa Timur, Indonesia
[3]Program Studi Produksi Benih, Politeknik Negeri Jember, Jawa Timur, Indonesia
[4]Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Jember, Jawa Timur, Indonesia
[*)]Penulis untuk korespodensi E-mail: sugiharto.fmipa@unej.ac.id
Diajukan: 24 Desember 2025 **Diterima:** 12 Maret 2026 **Dipublikasi:** 31 Mei 2026

ABSTRACT

Sucrose Phosphate Synthase (SPS) is a key enzyme in the sucrose biosynthesis pathway and plays an essential role in regulating sucrose accumulation in plants. Overexpression of the SPS gene has been reported to enhance sucrose accumulation and growth in various plant species. However, its effects on the dynamics of sucrose-metabolising and glycolytic enzymes in rice remain insufficiently explored. This study aimed to analyze the activities of sucrose metabolism enzymes, including SPS, invertases (acid and neutral), sucrose synthase (SuSy), and the glycolytic enzyme hexokinase (HXK) in transgenic rice plants overexpressing the SoSPS1 gene. The experiment was conducted using a completely randomized design with five genotypes, one of which was the wild type, and four transgenic rice lines, T4, T6, T8, and T9, with four replicates. The results showed that overexpression of the SoSPS1 gene led to significant increases in plant height and biomass, as well as markedly enhanced SPS activity in all transgenic rice plants compared to the wild type. Invertase activity (A-INV and N-INV) did not differ significantly among genotypes. In contrast, SuSy activity increased dramatically in transgenic lines T6, T8, and T9, suggesting that sucrose degradation in response to the genetic modification is primarily regulated through SuSy. The increase in SuSy activity was accompanied by the rise in HXK activity in the same lines (T6, T8, and T9). These results indicate that HXK subsequently phosphorylate hexose sugars, which may act as substrates for cellulose synthesis and activate the transcription factors that lead to higher biomass production. Overall, this study demonstrates that overexpression of SoSPS1 influences carbon flux and sugar metabolism, providing deeper insights into the relationship among sucrose biosynthesis, sugar sensing, and biomass enhancement in transgenic rice.

Keywords*: growth; Invertase; sucrose-phosphate synthase; Sucrose Synthase; hexokinase; transgenic rice*

ABSTRAK

Sucrose Phosphate Synthase (SPS) merupakan enzim kunci pada jalur biosintesis sukrosa dan berperan penting dalam regulasi kandungan sukrosa pada tanaman. Overekspresi gen SPS dilaporkan dapat meningkatkan akumulasi sukrosa dan pertumbuhan pada berbagai spesies tanaman, namun pengaruhnya terhadap dinamika enzim metabolisme sukrosa dan glikolisis pada tanaman padi masih belum banyak dikaji. Penelitian ini bertujuan untuk menganalisis aktivitas enzim metabolisme sukrosa, meliputi SPS, *Invertase (acid dan neutral*), *sucrose synthase* (SuSy), serta *hexokinase* (HXK) pada tanaman padi transgenik overekspresi gen *SoSPS1*. Penelitian

menggunakan rancangan acak lengkap dengan lima genotipe (*wild type* dan 4 line transgenik padi T4, T6, T8, T9) masing-masing dengan empat ulangan. Hasil penelitian menunjukkan bahwa Overekspresi Gen *SoSPS1* menyebabkan peningkatan tinggi dan biomassa tanaman, serta aktivitas SPS secara nyata pada seluruh padi transgenik dibandingkan *wild-type*. Hal ini menunjukan terjadinya peningkatan biosintesis dan kandungan sukrosa pada padi transgenik. Aktivitas *Invertase* (A-INV dan N-INV) tidak menunjukkan perubahan signifikan. Namun demikian, aktivitas SuSy menunjukkan peningkatan signifikan pada transgenik T6, T8 dan T9 yang menandakan terjadinya degradasi sukrosa menjadi heksosa. Perubahan aktivitas SuSy diikuti dengan peningkatan aktivitas HXK pada galur padi transgenik yang sama. Hasil ini menunjukkan bahwa HXK akan memfosforilasi gula heksosa, yang dapat bertindak sebagai substrate untuk sintesis selulosa dan mengaktifkan beberapa faktor transkripsi untuk meningkatkan biomassa tanaman. Secara keseluruhan, penelitian ini menunjukkan bahwa overekspresi gen *SoSPS1* memengaruhi aliran karbon dan regulasi metabolisme gula, serta memberikan pemahaman lebih lanjut mengenai hubungan antara biosintesis sukrosa, sensing gula, dan peningkatan biomassa tanaman padi transgenik.

Kata kunci: hexokinase; Invertase; padi transgenik; pertumbuhan; sucrose-phosphate synthase; Sucrose Synthase

PENDAHULUAN

Padi (*Oryza sativa* L.) merupakan pangan utama bagi 20% populasi dunia, khususnya di kawasan Asia termasuk Indonesia, yang menjadikannya komoditas strategis bagi ketahanan pangan nasional dan internasional (Miftahudin, 2024). Indonesia sangat bergantung pada produktivitas padi, sehingga upaya peningkatan varietas unggul menjadi prioritas dalam program pemuliaan modern, termasuk penguatan karakter fisiologis dan genetik yang berkontribusi terhadap hasil (Adiredjo, 2025). Kemampuan padi untuk beradaptasi dan mempertahankan produktivitas sangat ditentukan oleh efisiensi pemanfaatan cahaya dan aliran karbon, yang dikendalikan oleh proses fotosintesis sebagai penggerak utama pembentukan biomassa (Amin *et al.,* 2022).

Fotosintesis merupakan proses fundamental bagi tumbuhan dalam menghasilkan energi kimia melalui pemanfaatan cahaya, air, dan karbon dioksida. Sukrosa merupakan salah satu produk akhir fotosintesis yang berperan sebagai molekul transport energi, sumber karbon, serta sinyal metabolik yang mengatur pertumbuhan dan perkembangan tanaman (Lawson & Flexas, 2020; Leister, 2023). Enzim *Sucrose Phosphate Synthase* (SPS) memegang peranan sentral dalam biosintesis sukrosa, yaitu mengkatalisis pembentukan sukrosa-6-fosfat dari UDP-glukosa dan fruktosa-6-fosfat (Chua *et al.,* 2008; Verma *et al.,* 2011). Produk ini kemudian didefosforilasi oleh *Sucrose Phosphate Phosphatase* (SPP) menjadi sukrosa (Huang *et al*., 2022). Dengan demikian, SPS menjadi titik kontrol utama dalam mengatur akumulasi sukrosa pada jaringan tanaman (Ciereszko, 2018; Ruan, 2012).

Penelitian sebelumnya melaporkan bahwa overekspresi gen SPS meningkatkan sintesis sukrosa, pertumbuhan, serta hasil biomassa pada berbagai tanaman seperti *Arabidopsis*, tembakau, kentang, *Brachypodium* dan tebu (Anur *et al.,* 2020; Falter & Voigt, 2016; Ishimaru *et al*., 2008; Maloney *et al.*, 2015a; Park *et al*., 2008; Suherman *et al*., 2022). Pada tanaman padi, transformasi gen *SoSPS1* telah berhasil dilakukan dan terbukti meningkatkan aktivitas SPS, kandungan sukrosa, pertumbuhan, biomassa serta produksi dibandingkan *wild-type* (Mulyatama *et al.,* 2022; Shidiqi *et al*., 2025). Namun demikian, perubahan yang terjadi pada jaringan tanaman akibat peningkatan biosintesis sukrosa tidak hanya melibatkan SPS saja, melainkan juga enzim-enzim lain yang berperan dalam pemecahan sukrosa maupun metabolisme lanjutan heksosa.

Invertase (Acid dan Neutral) serta *Sucrose Synthase* (SuSy) merupakan dua kelompok enzim utama yang memegang peranan penting dalam degradasi sukrosa menjadi glukosa dan fruktosa (Chibbar *et al*., 2016; Meng *et al.,* 2023). Sementara hexokinase (HXK) memiliki peran penting dalam tahap awal glikolisis dengan mengkatalisis fosforilasi gula dan bertindak sebagai sensor gula yang dapat mengaktifkan gen faktor transkripsi seperti bZIP, NAC, MYB, dan WRKY, yang mengintegrasikan energi berupa karbon dengan regulasi ekspresi gen (Rolland *et al*., 2006; Ruan, 2014). Aktivitas masing-masing enzim tersebut menentukan arah

aliran karbon di dalam sel, apakah menuju pembentukan energi, pembentukan biomassa, atau regulator sinyal metabolik yang memengaruhi fenotip tanaman.

Hingga kini belum diketahui bagaimana overekspresi *SoSPS1* memengaruhi keseluruhan jaringan metabolisme karbon pada padi, terutama terkait mekanisme pemecahan sukrosa dan pensinyalan heksosa yang melibatkan HXK. Kajian mendalam mengenai aktivitas enzim-enzim tersebut diperlukan untuk memahami hubungan antara peningkatan biosintesis sukrosa, aliran metabolik, dan perubahan fisiologi tanaman. Penelitian ini bertujuan untuk mengkaji aktivitas enzim-enzim yang terlibat dalam metabolisme sukrosa pada tanaman padi transgenik overekspresi *SoSPS1* dan mengevaluasi aktivitas enzim HXK yang terkait jalur glikolisis dan sensing gula. Hasil penelitian ini diharapkan dapat memberikan pemahaman baru mengenai keterkaitan antara regulasi sukrosa, pensinyalan gula, serta pertumbuhan tanaman, sehingga dapat menjadi dasar pengembangan padi transgenik dengan produktivitas lebih tinggi.

BAHAN DAN METODE

Tempat dan Bahan Penelitian

Tanaman padi ditumbuhkan di rumah kaca UPA Pengelolaan Limbah dan Laboratorium Terpadu, Universitas Jember. Bahan yang digunakan terdiri atas benih padi varietas Ciherang sebagai *wild-type* dan lima jenis benih padi transgenik overekspresi gen *SoSPS*. Penelitian menggunakan rancangan acak lengkap (RAL) dengan satu faktor berupa jenis padi yang digunakan yaitu padi *wild type* (WT) varietas Ciherang, dan empat jenis padi transgenik overekspresi gen *SoSPS1* yaitu T4, T6, T8, dan T9 (Shidiqi *et al.,* 2025), masing-masing dengan empat ulangan sehingga terdapat 20 unit percobaan. Benih terlebih dahulu diseleksi melalui uji perendaman selama 48 jam untuk memastikan viabilitas, dan kemudian dilakukan penyemaian. Tanaman berumur tiga minggu setelah semai dikonfirmasi status transgeniknya melalui analisa PCR menggunakan gen *nptII* primer *forward* 5′-TGAATGAACTGCAGGACGAG-3′ dan primer *reverse* 5’-AGCCAACGT ATGTCCTGAT-3’ seperti yang dijelaskan oleh (Mulyatama *et al*., 2022), kemudian dipindah tanam pada ember berukuran 25 cm x 30 cm x 27 cm berisi 6 kg tanah. Tanaman dirawat hingga berumur tiga minggu setelah pindah tanam dan diambil sampel daunnya untuk ekstraksi protein. Tanaman selanjutnya dirawat hingga mencapai umur vegetatif maksimum pada umur 6 minggu setelah pindah tanam, untuk dianalisis pertumbuhan dan biomassanya. Tanaman diamati hanya pada fase vegetatif karena fase ini merupakan waktu tanaman memaksimalkan pertumbuhan akar, batang, dan daun.

Pengukuran Tinggi dan Biomassa Tanaman

Tinggi tanaman diukur pada fase pertumbuhan vegetatif maksimum (menjelang pembungaan) dengan metode pengukuran langsung menggunakan penggaris dilakukan dari permukaan tanah (pangkal batang) hingga ujung daun tertinggi (Fageria *et al*., 2010). Biomassa tanaman ditentukan berdasarkan bobot kering total tanaman. Tanaman diambil pada waktu yang sama dengan pengukuran tinggi tanaman, kemudian dipisahkan dari media tanam dan dibersihkan dari sisa tanah. Pengambilan dilakukan pada waktu tanaman mencapai fase vegetatif maksimum (enam minggu setelah pindah tanam). Sampel tanaman selanjutnya dikeringkan dalam oven pada suhu 105°C selama 72 jam hingga mencapai bobot konstan. Setelah proses pengeringan, sampel ditimbang menggunakan neraca analitik untuk memperoleh nilai biomassa kering (g) (Poorter *et al*., 2012).

Ekstraksi Genome DNA dan Analisa PCR

Sebanyak 1 gram daun padi digerus pada mortar serta ditambahkan sebanyak 2 mL buffer ekstraksi (100 mM Tris-HCl pH 8, 50 mM EDTA, 500 mM NaCl, 5% SDS dan 5 mM β-mercaptoethanol). Aliquot ekstrak sampel disentrifuge pada 12.000 rpm selama 10 menit, dan ditambah isopropanol untuk presipitasi DNA. Pelet DNA dilarutkan pada 10 mM buffer TE dan kontaminan RNA dihilangkan menggunakan RNAse (Shidiqi *et al*., 2025).

Analisis PCR dilakukan menggunakan DNA genome daun padi, *GoTaq Green Master Mix* (Promega, USA), dan pasangan primer gen *nptII forward* (5′-TGAATGAACTGCAGGACGAG-3′) dan *reverse* (5’-AGCCAACGTATGTCCTGAT-3’) (Mulyatama *et al*., 2022) sebagai penanda tanaman transgenik padi. Tahapan PCR meliputi pre-denaturasi pada suhu 95°C selama 5 menit, diikuti 30 siklus denaturasi pada suhu 95°C selama 30 detik, annealing pada suhu 58°C selama 30 detik, dan elongation pada suhu 72°C

selama 1 menit, dan final extension pada suhu 72°C selama 5 menit. Mesin PCR menggunakan *Bio-rad T100 Thermal Cycler* (California, USA) dan hasil PCR dipisahkan pada 1% gel agarose menggunakan elektroforesis dan didokumentasikan menggunakan *GelDoc*.

Ekstraksi Protein dan Pengukuran Aktivitas Enzim

Ekstraksi protein dilakukan dengan menggerus 1 g daun dalam nitrogen cair kemudian diekstraksi menggunakan buffer MOPS pH 7,5 yang mengandung $MgCl_2$, EDTA, DTT, PVP, dan *sea sand*. Ekstrak disentrifugasi pada 12.000 rpm selama 5 menit (4°C), dan supernatan selanjutnya dilewatkan melalui kolom Sephadex G-25 untuk menghilangkan senyawa penghambat enzim. Konsentrasi protein total ditentukan menggunakan metode Bradford dengan mengukur absorbansi pada 595 nm menggunakan kurva standar BSA (Bradford, 1976).

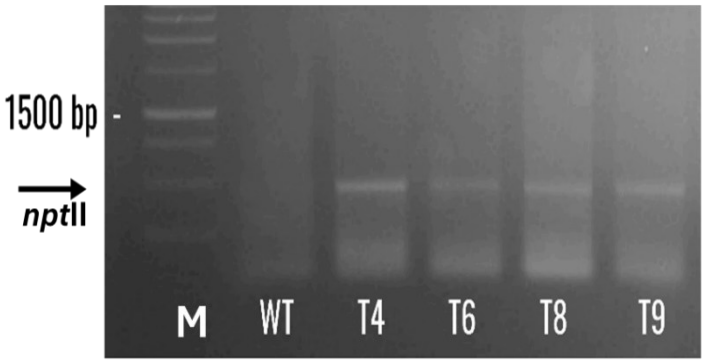
Pengukuran aktivitas enzim dilakukan terhadap SPS, *Invertase* (A-INV dan N-INV), SuSy, dan HXK. Aktivitas SPS diuji melalui reaksi enzimatis selama 10 menit pada 37°C menggunakan campuran reaksi berisi UDP-glukosa, fruktosa-6-fosfat, glukosa-6-fosfat, dan buffer MOPS. Reaksi dihentikan dengan NaOH dan dianalisis menggunakan reagen resorsinol-HCl pada panjang gelombang 520 nm (Anur *et al*., 2020). Aktivitas *Invertase* diukur pada pH optimum masing-masing isoform, yaitu pH 4,5 untuk A-INV (acid invertase) dan pH 7,5 untuk N-INV (neutral invertase), menggunakan substrat sukrosa yang kemudian direaksikan dengan reagen DNS dan diukur pada 540 nm (Zhu *et al*., 2018). Aktivitas SuSy dianalisis dengan menggunakan buffer HEPES pH 5,5 yang mengandung UDP dan sukrosa, diinkubasi selama 30 menit pada 37°C sebelum direaksikan dengan DNS dan diukur pada 540 nm. Aktivitas hexokinase ditentukan melalui metode *coupled assay* menggunakan pembentukan NADH sebagai indikator, dengan pembacaan absorbansi pada 340 nm selama 5 menit (Zhang *et al.,* 2021).

Seluruh data aktivitas enzim dianalisis menggunakan ANOVA dan apabila diperoleh perbedaan nyata maka dilanjutkan dengan uji DMRT pada taraf signifikansi 5%. Visualisasi dilakukan menggunakan software RStudio dengan library ggplot2, agricolae dan dplyr.

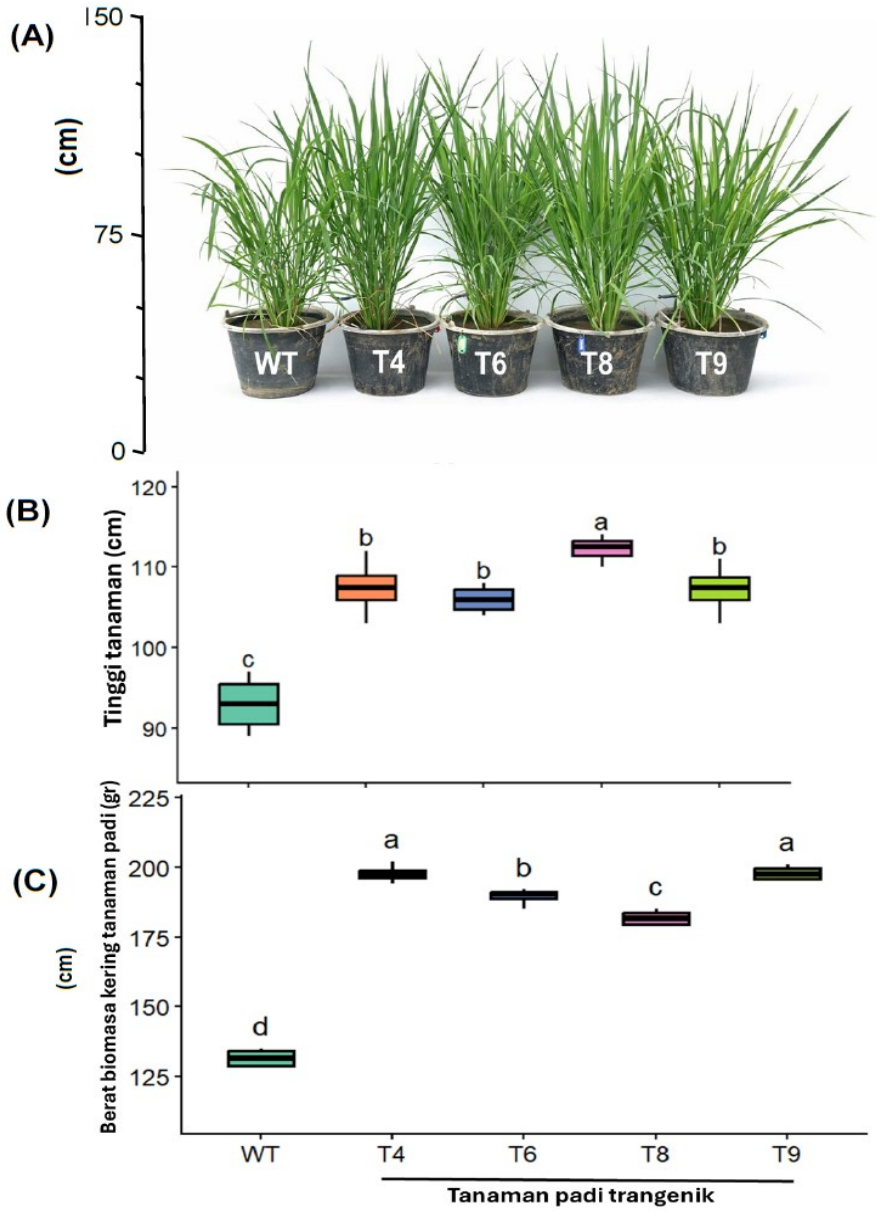
HASIL DAN PEMBAHASAN

Pertumbuhan tanaman transgenik padi

Untuk konfirmasi kebenaran tanaman transgenik padi dilakukan analisa PCR menggunakan DNA genom padi yang diisolasi dari daun padi transgenik dan WT (wildtype – tetua tanaman padi) yaitu padi varietas Ciherang. Analisis PCR dilakukan untuk mendeteksi keberadaan gen penanda antibiotik *nptII* pada tanaman transgenik (T4, T6, T8 dan T9). Hasil elektroforesis produk PCR menunjukkan adanya pita DNA dengan ukuran yang sesuai (750 bp) dengan fragmen gen *nptII* pada seluruh sampel tanaman transgenik yang dianalisis (Gambar 1). Sebaliknya, pada tanaman non-transgenik (*wild-type*) tidak terdeteksi adanya pita DNA pada ukuran yang sama. Ketiadaan pita DNA pada WT mengindikasikan bahwa gen *nptII* tidak terdapat secara alami pada tanaman tersebut dan mengonfirmasi spesifisitas amplifikasi PCR yang dilakukan.



Gambar 1. Hasil analisa PCR menggunakan primer *nptII* menunjukan bahwa tanaman padi transgenik positif membawa gen ketahanan antibiotic *nptII* sebagai gen penanda. M, marker DNA ladder, WT-wild-type, T4 – T9 galur tanaman transgenik padi.



Gambar 2. Pertumbuhan padi fase vegetatif (A), perbandingan tinggi tanaman (B) dan biomassa kering tanaman padi WT dan transgenik (T4, T6, T8, T9). Box plot menunjukkan nilai rata-rata (tengah), nilai maksimum (garis ke atas) dan nilai minimum (garis ke bawah) dari empat replikasi tiap taraf. Notasi huruf kecil yang berbeda menunjukkan signifikansi pada DMRT 5%.

Hasil pengamatan pertumbuhan vegetatif padi umur enam minggu setelah tanam menunjukkan ada perbedaan nyata antara WT dan padi transgenik (Gambar 2A). Padi WT memiliki tinggi tanaman terendah dengan nilai rata-rata 93 cm dan berada pada kelompok statistik c. Seluruh padi transgenik menunjukkan peningkatan tinggi tanaman dibandingkan WT, meskipun dengan tingkat yang berbeda (Gambar 2B). Padi transgenik T4, T6 dan T9 memiliki tinggi rata-rata masing-masing 107 cm, 105 cm, 107 cm. Seluruhnya termasuk dalam kelompok statistik b, menandakan peningkatan yang signifikan dibandingkan WT. Padi transgenik T8 menunjukkan tinggi tanaman tertinggi, yaitu 112 cm, dan berada pada kelompok statistik a, sehingga berbeda nyata dibandingkan semua perlakuan lainnya.

Biomassa tanaman kering tanaman diukur setelah tanaman mencapai umur vegetatif maksimum dipanen dan dikeringkan dalam oven selama 72 jam. Pengukuran biomassa kering tanaman menunjukkan perbedaan yang sangat nyata antara tanaman WT dengan seluruh padi

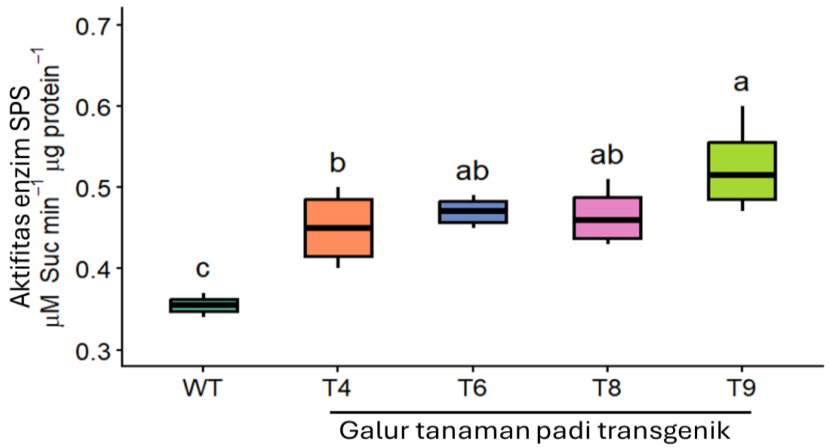
transgenik (Gambar 2C). Padi WT memiliki biomassa terendah dengan nilai rata-rata 132 g dan berada pada kelompok statistik d, menandakan perbedaan signifikan dibandingkan dengan semua padi transgenik. Padi transgenik T4 dan T9 menunjukkan biomassa tertinggi dengan rata-rata 198 g, dan termasuk dalam kelompok statistika. Lebih lanjut padi T6 memiliki biomassa rata-rata 188 g dan berada pada kelompok b, sedangkan T8 menunjukkan biomassa rata-rata 182 g dan berada pada kelompok c, keduanya lebih tinggi dibandingkan tanaman padi WT.

Aktivitas metabolisme sukrosa dan glikolisis

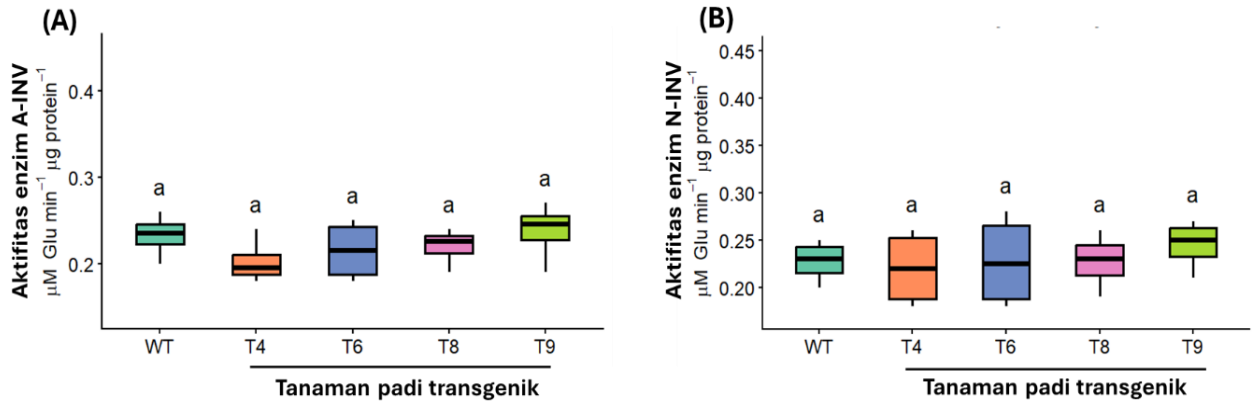
Untuk melihat perubahan aktivitas enzim metabolisme sukrosa dilakukan pengukuran aktivitas sucrose-phosphate synthase (SPS), neutral Invertase (N-INV), acid invertase (A-INV), dan sucrose synthase (SuSy) pada daun tanaman padi. Pengukuran aktivitas enzim SPS menunjukkan perbedaan yang signifikan antara tanaman padi WT dengan tanaman padi transgenik (Gambar 3). Nilai aktivitas SPS pada WT terukur paling rendah, yaitu dengan nilai rata-rata 0,35 µM Suc min^{-1} µg $protein^{-1}$ (notasi c), sedangkan padi T4 meningkat menjadi 0,45 (b), T6 rata-rata 0,46 (ab), T8 rata-rata 0,46 (ab) dan T9 dengan nilai tertinggi yaitu 0,52 (a). Hasil menunjukkan bahwa peningkatan aktivitas SPS dapat mencapai 1,5 kali lipat pada padi transgenik dibandingkan dengan WT. Namun demikian, peningkatan ini sedikit berbeda dari penelitian Mulyatama *et al.* (2022) yang menyebutkan bahwa Overekspresi *SoSPS1* dapat meningkatkan aktivitas SPS hingga mendekati 3 kali lipat dibandingkan WT, mungkin disebabkan karena adanya perbedaan umur pengambilan sampel jaringan tanaman.

Aktivitas enzim A-INV pada tanaman padi WT maupun seluruh transgenik *(*T4, T6, T8, dan T9) tidak menunjukkan perbedaan signifikan, yaitu berada pada kisaran 0,20–0,26 µM Gluc. min^{-1} µg $protein^{-1}$(Gambar 4A). Seluruh perlakuan memiliki notasi statistik yang sama (a) sehingga tidak terdapat perbedaan signifikan. Tanaman padi WT memiliki nilai rata-rata 0,24, dan tanaman transgenik T4, T6, T8, T9 masing-masing mempunyai nilai rata-rata aktivitas 0,20, 0,23, 0,22, dan 0,25 µM Gluc. min^{-1} µg $protein^{-1}$. Secara keseluruhan, aktivitas A-INV tidak menunjukkan perbedaan aktivitas secara nyata akibat modifikasi genetik yang mengindikasikan bahwa enzim ini tidak dipengaruhi oleh overekspresi gen *SoSPS1*.

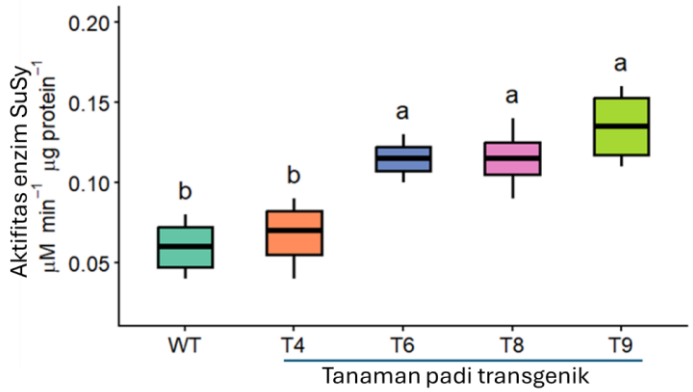
Aktivitas enzim N-INV pada padi WT dan seluruh padi transgenik menunjukkan pola yang relatif serupa, dengan rentang nilai sekitar 0,20–0,27 µM Glu min^{-1} µg $protein^{-1}$ (Gambar 4B). Semua perlakuan memiliki notasi statistik yang sama (a), yang menandakan bahwa tidak terdapat perbedaan signifikan. Padi WT memiliki nilai rata-rata 0,23, dan tanaman transgenik T4, T6, T8, T9 masing-masing mempunyai nilai rata-rata aktivitas 0,22, 0,22, 0,24, dan 0,25 µM Gluc. min^{-1} µg $protein^{-1}$. Secara keseluruhan, aktivitas N-INV tidak mengalami perbedaan nyata akibat modifikasi genetik mengindikasikan bahwa enzim ini tetap stabil dan tidak menunjukkan respons berbeda.



Gambar 3. Perbandingan aktivitas Enzim SPS pada padi WT dengan padi transgenik. *Box plot* menunjukkan nilai rata-rata (tengah), nilai maksimum (garis ke atas) dan nilai minimum (garis ke bawah) dari empat replikasi tiap taraf. Notasi huruf kecil yang berbeda menunjukkan signifikansi pada DMRT 5%.



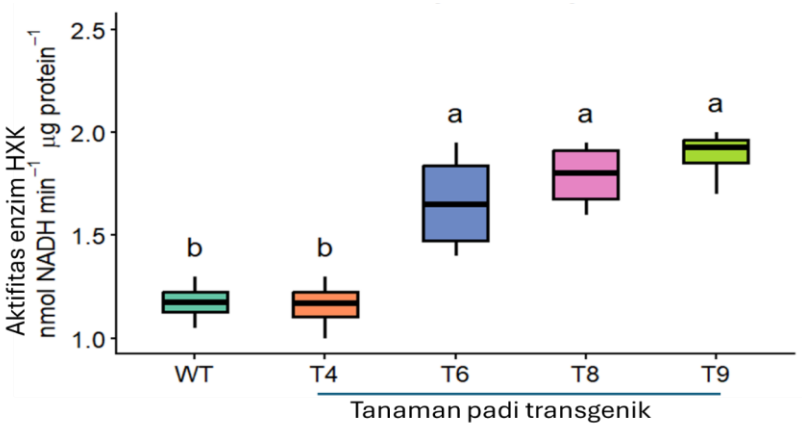
Gambar 4. Perbandingan aktivitas enzim A-INV (A) dan N-INV (B) pada tanaman padi WT dengan tanaman padi transgenik. *Box plot* menunjukkan nilai rata-rata (tengah), nilai maksimum (garis ke atas) dan nilai minimum (garis ke bawah) dari empat replikasi tiap taraf. Notasi huruf kecil yang berbeda menunjukkan signifikansi pada DMRT 5%.



Gambar 5. Aktivitas Enzim SuSy pada padi WT dibandingkan dengan padi transgenik. *Box plot* menunjukkan nilai rata-rata (tengah), nilai maksimum (garis ke atas) dan nilai minimum (garis ke bawah) dari empat replikasi tiap taraf. Notasi huruf kecil yang berbeda menunjukkan signifikansi pada DMRT 5%.

Aktivitas enzim SuSy menunjukkan peningkatan yang nyata pada beberapa padi transgenik dibandingkan WT (Gambar 5). Padi WT memiliki aktivitas rata-rata 0,06 µM min^{-1} µg $protein^{-1}$, sedangkan T4 berada sedikit lebih tinggi pada kisaran 0,07, namun keduanya berada dalam kelompok statistik yang sama (b). Peningkatan terlihat pada T6 dan T8, masing-masing dengan nilai rata-rata 0,12 dan 0,11, serta T9 yang memiliki nilai tertinggi dengan nilai 0,14. Ketiganya berada dalam kelompok statistik (a) yang menandakan adanya perbedaan signifikan dibanding dengan WT dan T4. Jika dihitung *fold-change* relatif terhadap padi WT, maka padi T9 yang memiliki nilai tertinggi mengalami peningkatan sekitar 2,3 kali lipat. Hasil ini menunjukkan bahwa modifikasi genetik pada T6, T8, dan T9, secara signifikan meningkatkan aktivitas SuSy.

Aktivitas enzim HXK menunjukkan peningkatan pada padi transgenik dibandingkan WT (Gambar 6). Padi WT memiliki aktivitas sekitar 1,15 nmol NADH min^{-1} µg $protein^{-1}$, dan padi T4 memiliki rata-rata 1,18, keduanya berada dalam kelompok statistik yang sama (b). Sedangkan aktivitasnya pada padi T6 mengalami peningkatan dengan nilai rata-rata 1,65, diikuti T8 1,80, dan T9 1,90. Ketiganya berada dalam kelompok statistik yang sama (a), menandakan perbedaan signifikan dibanding WT dan T4. Berdasarkan perhitungan *fold-change* terhadap padi WT, T9 meningkat sekitar 1,65 kali lipat dibandingkan WT. Hasil ini menunjukkan bahwa beberapa padi transgenik mengalami peningkatan aktivitas HXK, yang mengindikasikan adanya penguatan metabolisme glukosa melalui jalur hexokinase pada tanaman tersebut.



Gambar 6. Aktivitas Enzim HXK pada padi WT dibandingkan dengan padi transgenik. *Box plot* menunjukkan nilai rata-rata (tengah), nilai maksimum (garis ke atas) dan nilai minimum (garis ke bawah) dari empat replikasi tiap taraf. Diikuti dengan notasi yang menunjukkan signifikansi pada DMRT 5%.

Pembahasan

Aktivitas SPS pada tanaman transgenik overekspresi Gen *SoSPS1* menunjukkan peningkatan nyata dibandingkan tanaman padi WT tetuanya (Ciherang). Hal ini mengindikasikan bahwa modifikasi genetik berhasil meningkatkan kapasitas biosintesis sukrosa, seperti yang telah dilaporkan sebelumnya (Mulyatama *et al*., 2022). SPS merupakan enzim penentu laju (*rate-limiting step*) dalam jalur pembentukan sukrosa, dan peningkatan aktivitasnya mempengaruhi transport dan akumulasi karbohidrat pada jaringan *source* (Lunn, 2008). Penelitian Huber & Huber (1996), juga menunjukkan bahwa aktivitas SPS yang lebih tinggi ditemukan pada tanaman dengan efisiensi fotosintesis yang baik. Bahaji *et al.*, (2014), menegaskan bahwa peningkatan SPS sering ditemukan pada tanaman yang mengalami peningkatan pertumbuhan akibat manipulasi genetik pada jalur sukrosa. Peningkatan aktivitas SPS pada tanaman padi transgenik menunjukkan bahwa aliran karbon menuju sintesis sukrosa meningkat, menyediakan pasokan karbon yang lebih besar bagi jalur metabolik selanjutnya (Maloney *et al.,* 2015). Hasil ini sejalan dengan penelitian sebelumnya pada tanaman padi (Shidiqi *et al*., 2025) dan pada tanaman tebu (Anur et al., 2020; Suherman *et al.,* 2022), bahwa overekspresi gen *SoSPS1* meningkatkan aktivitas SPS, kandungan sukrosa, hingga ke tinggi tanaman maupun biomassanya.

Berbeda dengan SPS, aktivitas *Acid Invertase* (A-INV) dan *Neutral Invertase* (N-INV) tidak menunjukkan perubahan signifikan antara tanaman padi WT dan transgenik. *Invertase* berperan dalam pemecahan sukrosa menjadi glukosa dan fruktosa, dan merupakan komponen penting dalam regulasi keseimbangan *source–sink*. *Invertase* dikenal lebih responsif terhadap stres dan pengaturan osmotik bukan biomassa (Liu *et al.,* 2025; Ruan, 2014). Menurut Koch (2004), *Invertase* dikendalikan oleh sinyal perkembangan dan perubahannya terjadi pada fase diferensiasi jaringan *sink*. *Invertase* pada penelitian ini menunjukkan bahwa jalur pemecahan sukrosa tetap berjalan pada tingkat normal tanpa dipengaruhi modifikasi genetik. Hal ini konsisten dengan penelitian (Roitsch & González, 2004), yang menyebutkan bahwa *Invertase* cenderung mempertahankan aktivitas jika tidak ada perubahan intensitas *sink*.

Perubahan signifikan terlihat pada aktivitas enzim *Sucrose Synthase* (SuSy), yang meningkat pada sebagian besar padi transgenik dibandingkan WT. SuSy merupakan penyedia utama UDP-glukosa, bahan baku utama untuk sintesis pati, selulosa dan komponen dinding sel (Li *et al*., 2024). Fungsi SuSy dalam pembentukan dinding sel telah dibuktikan di banyak penelitian. Penelitian Amor *et al.* (1995) menunjukkan bahwa SuSy berhubungan dengan proses sintesis selulosa, memasok UDP-glukosa secara langsung untuk pembentukan mikrofibril selulosa. Haigler *et al.* (2007) dan Fujii *et al*. (2010), juga melaporkan bahwa pengurangan ekspresi SuSy berdampak pada penipisan dinding sel serta menurunkan kekuatan jaringan dan biomasa tanaman.

Penelitian overekspresi SuSy menunjukkan sebaliknya, yaitu peningkatan sintesis selulosa dan biomassa lebih tinggi (Coleman *et al*., 2009). Peningkatan aktivitas

SuSy dalam penelitian ini memungkinkan peningkatan suplai UDP-glukosa, sehingga tanaman transgenik memiliki pertumbuhan dan biomassa yang lebih tinggi seperti pada penelitian (Wei *et al*., 2015; Xu *et al.,* 2012). Biomassa tanaman transgenik meningkat dibandingkan padi WT sejalan dengan padi transgenik yang memiliki aktivitas SuSy tinggi seperti pada T6, T8 dan T9. Tingginya aktivitas SuSy memperkuat pertumbuhan vegetatif melalui peningkatan aliran karbon ke jalur biosintesis selulosa.

Aktivitas Hexokinase (HXK) pada beberapa padi transgenik T6, T8, T9 juga meningkat signifikan dibandingkan padi WT, menunjukkan peningkatan metabolisme glukosa dan pensinyalan gula. HXK tidak hanya berfungsi sebagai enzim glikolisis, tetapi juga berperan sebagai sensor gula yang mengatur ekspresi gen fotosintetik dan gen terkait pertumbuhan (Cho *et al.*, 2006; Moore *et al*., 2003). HXK memicu interaksi dengan berbagai keluarga *transcription factor* (bZIP, NAC, MYB, bHLH, WRKY) untuk mengontrol keseimbangan antara pertumbuhan, akumulasi cadangan, dan respons terhadap stres (Lincoln, 2024). Menurut Li & Zhao (2024), HXK, *Sucrose Non-Fermenting-1-Related Protein Kinase 1 (SnRK1)* dan *Target of Rapamycin (TOR)* merupakan tiga protein pusat dalam pensinyalan gula. Glukosa yang dihasilkan dari pemecahan sukrosa mengaktivasi HXK1 dan TOR, serta menginduksi faktor transkripsi sehingga memicu pembelahan dan pembesaran sel serta akumulasi biomassa. Penelitian Granot *et al.* (2014) menunjukkan bahwa tanaman dengan aktivitas HXK tinggi memiliki pertumbuhan lebih tinggi akibat percepatan metabolisme glukosa. Dalam penelitian ini, padi transgenik T6, T8 dan T9 juga menunjukkan aktivitas HXK yang lebih tinggi signifikan dibanding WT, diikuti dengan memiliki pertumbuhan serta biomassa yang lebih tinggi, memperkuat bukti bahwa jalur metabolisme glukosa sangat aktif pada tanaman transgenik.

Secara keseluruhan, kombinasi pola aktivitas enzim SPS meningkat untuk menaikkan suplai sukrosa dari *source*, SuSy meningkat dan HXK meningkat untuk mempercepat pemecahan sukrosa dan fosforilasi gula sehingga masuk jalur glikolisis yang memicu terjadinya sintesis dinding sel dan respirasi untuk pertumbuhan. Hasil ini juga mungkin menjelaskan perubahan aktivitas enzim HXK yang berhubungan dengan faktor transkripsi, di dalamnya dapat mengakumulasi biomassa tanaman (Li *et al.,* 2024). Penelitian ini sejalan dengan Lunn & MacRae (2003) dan Wan *et al.* (2018), yang menekankan bahwa tanaman dengan koordinasi enzimatik yang baik pada jalur sukrosa cenderung menunjukkan pertumbuhan dan biomassa lebih tinggi.

KESIMPULAN

Overekspresi Gen *SoSPS1* memengaruhi jalur metabolisme sukrosa dan glikolisis pada tanaman. Peningkatan aktivitas SPS pada seluruh galur padi transgenik mengindikasikan peningkatan kapasitas biosintesis sukrosa di daun (*source*). Aktivitas A-INV dan N-INV yang tetap stabil menunjukkan bahwa tanaman tidak menyalurkan sukrosa ke jalur *Invertase*. Kenaikan signifikan aktivitas SuSy dan HXK pada padi transgenik menegaskan bahwa pemecahan sukrosa dan fosforilasi glukosa meningkat.

Peran HXK sebagai enzim sinyal gula dihipotesiskan memiliki interaksi dengan berbagai faktor transkripsi (seperti bZIP, NAC, MYB, dan WRKY), yang mungkin juga mendukung pembelahan sel dan peningkatan biomassa. Kombinasi peningkatan SPS, SuSy dan HXK tanpa perubahan *Invertase* menghasilkan pola metabolisme yang konsisten dengan tanaman berorientasi pertumbuhan, di mana karbon dialokasikan secara efisien untuk pembesaran dan pembangunan biomassa.

UCAPAN TERIMA KASIH

Penelitian ini didukung oleh hibah dari Universitas Jember melalui Program Penelitian Visi Universitas Nomor Hibah: 7575/UN25/KP/2023.

DAFTAR PUSTAKA

Adiredjo, A. L. 2025. Preliminary Yield Assessment of The Rice (*Oryza Sativa* L.) F7 Promising Lines at a Low Altitude. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, *57*(5). https://doi.org/10.54910/sabrao2025.57.5.14

Amin, M. W., Aryan, S., Habibi, N., Kakar, K., & Zahid, T. 2022. Elucidation of photosynthesis and yield performance of rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress conditions. *Plant Physiology Reports*, *27*(1): 143–151.

https://doi.org/10.1007/s40502-021-00613-0

Amor, Y., Haigler, C. H., Johnson, S., Wainscott, M., & Delmer, D. P. 1995. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *92*(20): 9353–9357. https://doi.org/10.1073/pnas.92.20.9353

Anur, R. M., Mufithah, N., Sawitri, W. D., Sakakibara, H., & Sugiharto, B. 2020. Overexpression of Sucrose Phosphate Synthase Enhanced Sucrose Content and Biomass Production in Transgenic Sugarcane. *Plants (Basel, Switzerland)*, *9*(2): 200. https://doi.org/10.3390/plants9020200

Bahaji, A., Li, J., Sánchez-López, Á. M., Baroja-Fernández, E., Muñoz, F. J., Ovecka, M., Almagro, G., Montero, M., Ezquer, I., Etxeberria, E., & Pozueta-Romero, J. 2014. Starch biosynthesis, its regulation and biotechnological approaches to improve crop yields. *Biotechnology Advances*, *32*(1): 87–106. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.06.006

Baroja-Fernández, E., Muñoz, F. J., Montero, M., Etxeberria, E., Sesma, M. T., Ovecka, M., Bahaji, A., Ezquer, I., Li, J., Prat, S., & Pozueta-Romero, J. 2009. Enhancing Sucrose Synthase Activity in Transgenic Potato (*Solanum tuberosum* L.) Tubers Results in Increased Levels of Starch, ADPglucose and UDPglucose and Total Yield. *Plant and Cell Physiology*, *50*(9): 1651–1662. https://doi.org/10.1093/pcp/pcp108

Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, *72*(1): 248–254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Chibbar, R. N., Jaiswal, S., Gangola, M., & Båga, M. 2016. Carbohydrate Metabolism. In *Encyclopedia of Food Grains*. 161–173. Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394437-5.00089-9

Cho, Y.-H., Yoo, S.-D., & Sheen, J. 2006. Regulatory Functions of Nuclear Hexokinase1 Complex in Glucose Signaling. *Cell*, *127*(3): 579–589. https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.09.028

Chua, T. K., Bujnicki, J. M., Tan, T.-C., Huynh, F., Patel, B. K., & Sivaraman, J. 2008. The Structure of Sucrose Phosphate Synthase from Halothermothrix orenii Reveals Its Mechanism of Action and Binding Mode. *The Plant Cell*, *20*(4): 1059–1072. https://doi.org/10.1105/tpc.107.051193

Ciereszko, I. 2018. Regulatory roles of sugars in plant growth and development. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *87*(2): Article 2. https://doi.org/10.5586/asbp.3583

Coleman, H. D., Yan, J., & Mansfield, S. D. 2009. Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(31): 13118–13123. https://doi.org/10.1073/pnas.0900188106

Fageria, N., Baligar, V., & Jones, C. A. 2010. Growth and mineral nutrition of field crops, third edition. In *Growth and Mineral Nutrition of Field Crops, Third Edition*. 550. https://doi.org/10.1201/b10160

Falter, C., & Voigt, C. A. 2016. Improving biomass production and saccharification in Brachypodium distachyon through overexpression of a sucrose-phosphate synthase from sugarcane. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, *25*(3): 311–318. https://doi.org/10.1007/s13562-015-0343-5

Fujii, S., Hayashi, T., & Mizuno, K. 2010. Sucrose synthase is an integral component of the cellulose synthesis machinery. *Plant & Cell Physiology*, *51*(2): 294–301. https://doi.org/10.1093/pcp/pcp190

Granot, D., Kelly, G., Stein, O., & David-Schwartz, R. 2014. Substantial roles of hexokinase and fructokinase in the effects of sugars on plant physiology and

development. *Journal of Experimental Botany*, *65*(3): 809–819. https://doi.org/10.1093/jxb/ert400

Haigler, C. H., Singh, B., Zhang, D., Hwang, S., Wu, C., Cai, W. X., Hozain, M., Kang, W., Kiedaisch, B., Strauss, R. E., Hequet, E. F., Wyatt, B. G., Jividen, G. M., & Holaday, A. S. 2007. Transgenic cotton over-producing spinach sucrose phosphate synthase showed enhanced leaf sucrose synthesis and improved fiber quality under controlled environmental conditions. *Plant Molecular Biology*, *63*(6): 815–832. https://doi.org/10.1007/s11103-006-9127-6

Huang, Z., Liu, L., Jian, L., Xu, W., Wang, J., Li, Y., & Jiang, C.-Z. 2022. Heterologous Expression of MfWRKY7 of Resurrection Plant Myrothamnus flabellifolia Enhances Salt and Drought Tolerance in Arabidopsis. *International Journal of Molecular Sciences*, *23*(14): 7890. https://doi.org/10.3390/ijms23147890

Huber, S. C., & Huber, J. L. 1996. ROLE AND REGULATION OF SUCROSE-PHOSPHATE SYNTHASE IN HIGHER PLANTS. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *47*(1), 431–444. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.431

Ishimaru, K., Hirotsu, N., Kashiwagi, T., Madoka, Y., Nagasuga, K., Ono, K., & Ohsugi, R. 2008. Overexpression of a Maize SPS Gene Improves Yield Characters of Potato under Field Conditions. *Plant Production Science*, *11*(1): 104–107. https://doi.org/10.1626/pps.11.104

Koch, K. 2004. Sucrose metabolism: Regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, *7*(3): 235–246. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014

Lawson, T., & Flexas, J. 2020. Fuelling life: Recent advances in photosynthesis research. *The Plant Journal*, *101*(4): 753–755. https://doi.org/10.1111/tpj.14698

Leister, D. 2023. Enhancing the light reactions of photosynthesis: Strategies, controversies, and perspectives. *Molecular Plant, "Celebrating 15 Years of Publication" Special Issue*, *16*(1): 4–22. https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.08.005

Li, G., & Zhao, Y. 2024. The critical roles of three sugar-related proteins (HXK, SnRK1, TOR) in regulating plant growth and stress responses. *Horticulture Research*, *11*(6): uhae099. https://doi.org/10.1093/hr/uhae099

Li, J., Hu, Y., Hu, J., Xie, Q., Chen, X., & Qi, X. (2024). Sucrose synthase: An enzyme with multiple roles in plant physiology. *Journal of Plant Physiology*, *303*: 154352. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2024.154352

Lincoln, M. 2024. *Understanding the role of glucose-sensor HEXOKINASE in seedling establishment in Arabidopsis thaliana*. https://doi.org/10.7488/era/4802

Liu, J., Cheng, Y., Ruan, M., Ye, Q., Wang, R., Yao, Z., Zhou, G., Li, Z., Liu, C., & Wan, H. (2025). Roles and Regulations of Acid Invertases in Plants: Current Knowledge and Future Perspectives. *Plants*, *14*(3): 320. https://doi.org/10.3390/plants14030320

Lunn, J. E. 2008. Sucrose Metabolism. In *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021259

Lunn, J. E., & MacRae, E. 2003. New complexities in the synthesis of sucrose. *Current Opinion in Plant Biology*, *6*(3): 208–214. https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00033-5

Maloney, V. J., Park, J.-Y., Unda, F., & Mansfield, S. D. 2015a. Sucrose phosphate synthase and sucrose phosphate phosphatase interact *in planta* and promote plant growth and biomass accumulation. *Journal of Experimental Botany*, *66*(14): 4383–4394. https://doi.org/10.1093/jxb/erv101

Maloney, V. J., Park, J.-Y., Unda, F., & Mansfield, S. D. 2015b. Sucrose phosphate synthase and sucrose phosphate phosphatase interact in planta and promote plant growth and biomass

accumulation. *Journal of Experimental Botany*, *66*(14): 4383–4394.

Meng, F., Feng, N., Zheng, D., Liu, M., Zhang, R., Huang, X., Huang, A., & Chen, Z. 2023. Exogenous Hemin alleviates NaCl stress by promoting photosynthesis and carbon metabolism in rice seedlings. *Scientific Reports*, *13*(1): 3497. https://doi.org/10.1038/s41598-023-30619-7

Miftahudin, M. 2024. Correlation And Path Analyses for Shoot Architecture, Photosynthesis, and Yield-Related Traits In Recombinant Inbred Lines of. *Sabrao Journal of Breeding and Genetics*, *56*(4): 1609–1620. https://doi.org/10.54910/sabrao2024.56.4.26

Moore, B., Zhou, L., Rolland, F., Hall, Q., Cheng, W.-H., Liu, Y.-X., Hwang, I., Jones, T., & Sheen, J. 2003. Role of the *Arabidopsis* Glucose Sensor HXK1 in Nutrient, Light, and Hormonal Signaling. *Science*, *300*(5617): 332–336. https://doi.org/10.1126/science.1080585

Mulyatama, R. A., Neliana, I. R., Sawitri, W. D., Sakakibara, H., Kim, K.-M., & Sugiharto, B. 2022. Increasing the Activity of Sugarcane Sucrose Phosphate Synthase Enhanced Growth and Grain Yields in Transgenic Indica Rice. *Agronomy*, *12*(12): Article 12. https://doi.org/10.3390/agronomy12122949

Park, J.-Y., Canam, T., Kang, K.-Y., Ellis, D. D., & Mansfield, S. D. 2008. Over-expression of an arabidopsis family A sucrose phosphate synthase (SPS) gene alters plant growth and fibre development. *Transgenic Research*, *17*(2): 181–192. https://doi.org/10.1007/s11248-007-9090-2

Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *The New Phytologist*, *193*(1): 30–50. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x

Roitsch, T., & González, M.-C. 2004. Function and regulation of plant invertases: Sweet sensations. *Trends in Plant Science*, *9*(12): 606–613. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.10.009

Rolland, F., Baena-Gonzalez, E., & Sheen, J. 2006. Sugar sensing and signaling in plants: Conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, *57*: 675–709. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441

Ruan, Y.-L. 2012. Signaling Role of Sucrose Metabolism in Development. *Molecular Plant*, *5*(4): 763–765. https://doi.org/10.1093/mp/sss046

Ruan, Y.-L. 2014. Sucrose Metabolism: Gateway to Diverse Carbon Use and Sugar Signaling. *Annual Review of Plant Biology*, *65*(1): 33–67. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040251

Shidiqi, M. H. A., Hariyanto, F., Sugiharto, B., Ermawati, N., & Handoyo, T. 2025. Phenotypic characterization and evaluation of transgenic indica rice overexpressing SoSPS1 gene in greenhouse trials. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, *28*(1): 49–56. https://doi.org/10.1007/s12892-024-00262-3

Suherman, Wijayanto, S. I., Anur, R. M., Neliana, I. R., Dewanti, P., & Sugiharto, B. 2022. Field Evaluation on Growth and Productivity of the Transgenic Sugarcane Lines Overexpressing Sucrose-Phosphate Synthase. *Sugar Tech*, *24*(6): 1689–1698. https://doi.org/10.1007/s12355-022-01121-7

Verma, A. K., Upadhyay, S. K., Verma, P. C., Solomon, S., & Singh, S. B. (2011). Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (Saccharum) cultivars. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, *13*(2): 325–332. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00379.x

Wan, H., Wu, L., Yang, Y., Zhou, G., & Ruan, Y.-L. 2018. Evolution of Sucrose Metabolism: The Dichotomy of Invertases and Beyond. *Trends in Plant Science*, *23*(2): 163–177. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.001

Wei, Z., Qu, Z., Zhang, L., Zhao, S., Bi, Z., Ji, X., Wang, X., & Wei, H. 2015. Overexpression of poplar xylem sucrose synthase in tobacco leads to a thickened cell wall and increased height. *PloS One*, *10*(3): e0120669. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120669

Xu, S.-M., Brill, E., Llewellyn, D. J., Furbank, R. T., & Ruan, Y.-L. 2012. Overexpression of a potato sucrose synthase gene in cotton accelerates leaf expansion, reduces seed abortion, and enhances fiber production. *Molecular Plant*, *5*(2): 430–441. https://doi.org/10.1093/mp/ssr090

Zhang, L., Sun, S., Liang, Y., Li, B., Ma, S., Wang, Z., Ma, B., & Li, M. 2021. Nitrogen Levels Regulate Sugar Metabolism and Transport in the Shoot Tips of Crabapple Plants. *Frontiers in Plant Science*, *12*: 626149. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.626149

Zhu, J., Qi, J., Fang, Y., Xiao, X., Li, J., Lan, J., & Tang, C. 2018. Characterization of Sugar Contents and Sucrose Metabolizing Enzymes in Developing Leaves of Hevea brasiliensis. *Frontiers in Plant Science*, *9*. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00058