

葡萄果实中的糖分积累和调控

谢兆森, 王世平*, 许文平

上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240

Accumulation of Sugars and Their Regulation in Grape Berries

XIE Zhao-Sen, WANG Shi-Ping*, XU Wen-Ping

School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200240, China

摘要: 文章介绍葡萄果实不同发育期糖分积累的特点、糖分积累的细胞学途径、共质体到质外体的转变过程和这两种途径的调控机制, 以及根域限制栽培措施对葡萄果实糖分积累的影响和机制的研究进展。

关键词: 葡萄; 果实; 卸载; 根域限制; ASR蛋白

葡萄(*Vitis vinifera* L.)是世界上栽培面积最大的一种果树。对葡萄果实品质研究一直是国内外果树研究领域的热点, 而决定葡萄果实品质的主要因素是果实内糖的种类及糖分含量。葡萄除幼果时积累少量淀粉、有机酸外, 其他时期主要以积累葡萄糖和果糖为主, 蔗糖含量极微或无(潘照明和罗中光 1990)。葡萄果实糖分的积累过程决定糖含量的高低。葡萄果实糖分积累就是叶中光合产物经韧皮部运输卸载到果实的过程, 而调控这一过程的关键步骤就是糖分通过韧皮部在果实端的卸载, 这包括糖分在果实韧皮部的卸载途径及其调控因子。

1 葡萄果实的构造、发育与糖分积累

1.1 葡萄果实的结构 葡萄浆果由25~52层细胞组成, 其结构可分为外表皮、中果皮和内果皮。其中中果皮由16~18层大型薄壁细胞组成, 形成了具有浆果特性的柔软多汁部分, 是主要的食用部分(饶景萍等 1998)。维管束分布在果皮内, 按其分布位置可分为主级维管束(major vascular bundle)、次级维管束(minor vascular bundle)、中央维管束(central vascular bundle)(Zhang等 2006)。主级维管束外侧为外表皮, 内侧为中果皮; 次级维管束与主级维管束相连分布在中果皮内; 中央维管束沿葡萄果实的径向中轴分布在果肉中。维管束是糖运输的主要器官, 不同品种的葡萄果实的维管束数量也不同, 同一品种葡萄的维管束数量在果实发育不同时期也不同(潘照明和罗国光 1990)。

1.2 葡萄果实的发育期与糖分积累 葡萄果实发育呈典型的双S型, 可划分为3个时期。第I期和第III期为迅速生长期, 2个快速生长期之间为第II期,

是果实生长的滞后期(Fillion等 1999)。第I期, 花后迅速生长, 有稍短的细胞分裂期, 随之在液胞中储藏大量的有机酸引起液胞膨大, 导致细胞体积扩大, 在这一时期结束时葡萄酸度达到最大。第II期, 开花后7~10周, 是生长滞后期。第III期开始时伴随着果实软化, 糖和氨基酸快速积累, 酸度下降果肉细胞的扩张。第II期至第III期的转变在24h内就完成(Coombe 1992), 这一时期称之为转化期(veraison), 标志着成熟的开始。转化期, 有机酸含量下降, 可溶性糖浓度增加。在转化期之前, 果实硬, 果实颜色为绿色, 酸度大, 不甜, 已糖含量少于150 mmol·L⁻¹, 葡萄糖(Glu)和果糖(Fru)的比例为2。转熟20d后, 已糖浓度接近1 mol·L⁻¹, 葡萄糖果糖比例为1(Findlay等 1987)。Zhang等(2006)发现在第I期果实细胞之间存在少量胞间连丝, 而且在胞间连丝的通道中有成列的小囊胞。这些小囊胞是共质体运输的营养物质。第II期果肉细胞的有些细胞质膜发生凹陷, 使得壁膜界面积增大, 促进胞间物质的运输。果实发育的第III期果实体积迅速增大, 增量达到总体积的1/2左右(张大鹏等 1997)。

2 葡萄果实中糖积累途径

果实整个发育和成熟过程要积累大量的干物质, 是植物体一个强大的代谢库。葡萄是果树中果实中糖分积累较高的品种, 达到25%~80%。按照果实糖分来源和积累特点, 可以将果实划分为3种

收稿 2008-05-12 修定 2008-07-04

资助 国家自然科学基金(30571287)。

* 通讯作者(E-mail: fruit@sjtu.edu.cn; Tel: 021-34205956)。

类型。(1)糖直接积累型,如葡萄、柑橘、草莓、荔枝等。这类果实在果实生长发育期内,光合产物主要以可溶性糖的形式在果实内积累。(2)淀粉转化型,如香蕉、猕猴桃、芒果等。这类果实积累的光合产物主要以淀粉形式存在,采后再由淀粉转化成可溶性糖。(3)中间类型,如番茄、苹果、桃、梨等。这类果实在果实发育早期和中期主要以积累淀粉为主,后期淀粉含量下降,可溶性糖含量增加。葡萄果实积累的糖分主要为果糖、葡萄糖,还有少量蔗糖。有研究证明葡萄浆果中蔗糖浓度很低,其含量不足总糖的4%,且主要集中在维管束组织区(Zhang等2006)。始熟期前果皮和果肉中央果糖葡萄糖含量最高,之后果肉中央和周围维管束的下部果糖和葡萄糖含量最高,这说明蔗糖离开维管束组织后即快速分解。糖在葡萄韧皮部的运输形式为蔗糖。葡萄果实糖积累的主要在果实发育的转熟期,如果在未成熟前采摘葡萄果实则不能变甜。

葡萄果实糖分以蔗糖的形式从源器官(叶)经韧皮部长距离运输到果实维管束韧皮部。糖到达果实韧皮部的筛管伴胞(sieve element/companion cell, SE/CC)复合体后经由2条细胞学途径进入库细胞:一条为共质体途径,即糖通过筛管伴胞复合体与周围韧皮部薄壁细胞间的胞间连丝运输到库细胞;另一条为质外体途径,即糖分从筛管伴胞复合体卸载到质外体空间,然后通过库细胞质膜上的载体或质子泵(H^+ -ATPase)进入库细胞;同时葡萄在果实发育的不同时期卸载途径也有区别,存在2种途径的转换,即由共质体途径转变成质外体途径(Lalonde 2003)。

2.1 共质体途径 许多库器官中筛管伴胞复合体与周围薄壁细胞之间以胞间连丝相连,光合产物可以通过胞间连丝进行共质体卸载。绝大多数库组织都是以共质体卸载为主,比如在叶库、根、种子的胚珠以及果实上都得到证明(Patrick 1997; Oparka和Cruz 2000; Lalonde等2003)。葡萄果实筛管伴胞复合体和韧皮部薄壁细胞之间以及薄壁细胞之间都存在着大量胞间连丝。这些胞间连丝把相邻的细胞连接起来,形成一个共质体区域。葡萄果实的糖分经韧皮部长距离运输后可经胞间连丝进行共质体卸载和卸载后运输。

通过胞间连丝的共质体运输是一个被动扩散

过程,是不需要能量的光合产物运输过程。共质体途径免除了跨膜运输对能量的依赖,可以提供比跨膜运输更大的转运能力(Murphy 1986)。许多研究证明可溶性糖可以通过被动扩散和集流的方式通过胞间连丝进行运输(Tucker和Tucker 1993)。Pritchard等(2000)发现根尖糖在胞间连丝的被动扩散是由胞间连丝两端的压力差驱动。同时胞间连丝的糖集流运输可以驱散进入韧皮部的水分,降低筛分子处的水势(Murphy 1989)。从整体上来看,共质体系统内溶质浓度的不平衡是造成糖分沿共质体运输的动力(Cleland等1986)。在研究根尖共质体卸载时发现膨压梯度和溶质浓度梯度是推动共质体运输的主要动力(Cleland等1994)。

胞间连丝对通过它运输的糖分还可以起到一定的调控作用。在共质体运输过程中,影响共质体运输的重要因子有细胞大小、胞间连丝频率以及胞间连丝通道的数量和大小等(张凌云和张大鹏2003)。胞间连丝通道大小极限(size exclusion limit, SEL)是决定不同细胞之间物质转移的重要因子(Terry和Robards 1987),并且是估算共质体运输能力的定量指标(Van Bel等1988)。正常植物细胞间胞间连丝通透性大小极限为分子量800~1 000 Da的物质(Terry和Robards 1987)。

2.2 质外体途径 蔗糖是葡萄韧皮部糖运输的主要形式,但是有实验证明葡萄果实内蔗糖含量很低,而且葡萄糖分积累主要在果实的成熟期,这一生长期葡萄卸载以质外体卸载为主。蔗糖从筛管经质外体卸载后就快速被分解成葡萄糖和果糖。夏国海(1999)的实验证明:在葡萄果实的成熟期,葡萄浆果的质外体空间有高浓度的可溶性糖的存在,而且韧皮部细胞与相邻的果肉库细胞之间、以及果肉库细胞相互之间几乎不存在胞间连丝,说明韧皮部与周围果肉库细胞之间、以及果肉库细胞相互之间形成共质体隔离。据此可以认为,在葡萄果实发育前期,一方面,筛管中糖分可通过共质体途径卸载到伴胞或韧皮薄壁细胞中,糖分可以在韧皮部连为一体的共质体空间内方便地运转,而糖分由韧皮部向果肉库细胞的卸载则转为质外体途径为主;另一方面,糖分在果肉中的卸载后运输、以及向库细胞的装载主要是通过质外体途径。韧皮部糖分卸载后主要依靠质外体途径进行运输已经得到证明(Patrick 1997)。

在葡萄浆果质外体空间含有可溶性的、与细胞壁结合的蔗糖转化酶,这些转化酶把蔗糖转化为葡萄糖和果糖,从而导致韧皮部至浆果质外体空间中蔗糖的浓度梯度增加(Davis 和 Robinson 1996)。卸载到质外体空间的糖分依赖特异的运输蛋白,从质外体空间跨膜进入果肉薄壁细胞中。

2.3 共质体与质外体途径的转变 光合产物的卸载途径会随着有些库器官的发育过程发生变化。用共质体荧光染料示踪方法证实,马铃薯在块茎形成期光合产物卸载途径会从质外体途径转变成共质体途径(Viola 等 2001)。在番茄果实发育早期,光合产物卸载是以共质体途径为主,到了果实发育后期卸载方式则转变成质外体途径(Patrick 1997)。这种途径的不同转变与其积累物质相关。番茄和马铃薯在以积累淀粉为主的发育期内,都采用共质体途径进行积累;而在积累己糖为主的发育期内,积累途径则都转变为质外体途径(Lalonde 等 2003)。

葡萄果实共质体运输能力会随着果实发育的不同阶段发生变化。随着果实转熟期开始,葡萄果实共质体运输能力不断下降,这一时期果实糖分卸载是以质外体途径进行的。Zhang 等(2006)的研究证明葡萄果实发育的第 I 期和第 II 期,光合产物是以共质体途径运输;在转熟期开始,共质体运输开始转变成质外体运输;在第 III 期,糖分卸载主要以质外体途径进行。

葡萄转熟期是葡萄果实卸载途径发生转变的关键期。对葡萄果实超微结构观察的结果表明,葡萄果实转熟后筛管伴胞复合体与周围薄壁细胞之间以及薄壁细胞之间的胞间连丝发生堵塞,许多伴胞也发生质壁分离。这些特征标志着筛管伴胞复合体与周围薄壁细胞间的共质体联系被阻断,果实发育前期的整个韧皮部与周围同化物库细胞之间的共质体隔离,演变为韧皮部内部筛管伴胞复合体与周围细胞之间的共质体隔离。Zhang 等(2006)通过在韧皮部中注入共质体荧光染料示踪剂(carboxy fluorescein, CF)、绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)、GFP 标记运动蛋白(3a green fluorescent protein, 3a GFP)等物质,采用活细胞示踪和激光共聚焦扫描显微技术(confocal laser scanning microscope, CLSM)研究了这些示踪剂和荧光标记物在果实组织内的运动,证实了糖分卸载途径的转变。在果实发育的前期,CF、GFP 和 3a GFP 都可以通过共质体运输

到果实细胞中,但是在果实成熟期这些示踪剂和荧光标记物被限制在韧皮部内。由此证实了葡萄果实糖卸载途径在果实发育后期由共质体途径转变为质外体途径(Zhang 等 2006)。

葡萄果实糖卸载途径的转变对于葡萄果实中糖分积累很重要。葡萄果梗韧皮部在果实发育早期糖的浓度低于 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,但是在转熟期开始便超过 $500 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$;果实成熟期果肉细胞的细胞质和液胞中的糖浓度达到 $1\ 000 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,而质外体空间糖浓度只有 $2\ 000 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (Patrick 1997; Zhang 等 2006)。这种糖浓度的差异导致果肉细胞膨压增大,高膨压会引起韧皮部通过胞间连丝运输的集流,不利于果实高糖分的积累。胞间连丝被打断后,共质体隔离,筛管与周围细胞之间的膨压差被打断,韧皮部两端的压力梯度得到维持,韧皮部长距离运输得以高效进行(Patrick 1997)。还有研究表明,果实转熟期开始后,果实维管束木质部的传导下降,果实吸收水分主要通过韧皮部运输(During 等 1987)。这样质外体中糖流出果实受到阻止。在转熟期开始后,果实细胞壁上的酸性转化酶(acid invertase)活性和数量都迅速增加,因而质外体卸载能力便可有序进行。

3 葡萄果实糖积累的调控

从表面上看,库卸载机制与库的发育和功能紧密相连,是一个动态过程。查明葡萄果实糖卸载的调控机制可以更进一步理解糖韧皮部卸载这一现象。如前所述,葡萄果实糖卸载有 2 条途径:共质体途径和质外体途径。因此调控果实中糖卸载就体现在这两种途径的调控上。

3.1 共质体卸载调控 共质体卸载的实质就是光合产物通过胞间连丝在卸出部位进行卸载。共质体卸载的主要调控因子有胞间连丝结构、胞间连丝两侧的压力以及两侧浓度梯度(Lucas 等 1993)。物质通过胞间连丝的方式有扩散和集流两种方式,这两种方式的驱动力是两端的浓度梯度和压力差。胞间连丝的导度和超微结构受生理条件、发育阶段和环境的影响。现已证明胞内 Ca^{2+} 水平上升可诱导胞间连丝通道的关闭,降低其对物质的通透性(Shepherd 和 Goodwin 1992)。低温和水分胁迫也会降低胞间连丝的通透性。

在葡萄果实发育前期,韧皮部中筛分子与伴胞之间、筛管伴胞复合体之间、筛管伴胞复合体与

韧皮部薄壁细胞之间、以及韧皮部薄壁细胞相互之间都有十分丰富的胞间连丝,因此,韧皮部内细胞之间形成一个共质体紧密联系的整体(夏国海和张大鹏2000)。观察葡萄果实发育期间果实中胞间连丝密度变化表明,在整个果实发育期间,胞间连丝的密度并没有大的变化。从其超微结构来看,70%的胞间连丝结构保持正常(Zhang等2006)。由此推测调控葡萄果实共质体途径的主要因子为胞间连丝的导度。果实发育后期胞间连丝的导度下降是导致共质体隔离的主要原因。

激素在调控共质体卸载中也起一定的作用。现已证实,IAA和GA促进幼果的蔗糖输入,而对成熟期的糖积累完全不起作用(夏国海1999)。因此认为GA和IAA主要是对共质体卸载起调控作用。夏国海等(2000)研究还表明果实发育前期IAA明显加速蔗糖分解为还原糖(葡萄糖和果糖)的速率;GA使果糖含量增加更明显。

3.2 质外体卸载调控 质外体卸载主要涉及到蔗糖跨膜运输从筛管卸载到质外体空间,这一过程是需要能量主动运输过程。在质外体卸载过程中,蔗糖由载体介导跨膜卸出到质外体空间,一方面可以被酸性转化酶分解成葡萄糖和果糖,然后由己糖载体运输到库细胞;另一方面蔗糖不分解而直接由蔗糖载体介导从筛管到质外体,然后进入库细胞(Lalonde等2003)。葡萄果实质外体空间的蔗糖浓度很低,蔗糖多数分解成葡萄糖和果糖后进行跨膜运输

库器官质外体空间中酸性转化酶不可逆地分解蔗糖成果糖和葡萄糖(Sturm和Tang1999)。葡萄果实内的酸性转化酶以2种形式存在,一是可溶性酸性转化酶(soluble acid invertase, SAI),主要存在于液胞中;另一种是细胞壁束缚型转化酶,它以不溶形式存在于细胞壁上。过去有报道认为在葡萄果实发育的转熟期开始,可溶性酸性转化酶的活性下降(Davies和Robinson1996)。Pan等(2005)研究证实了这一点,并观察到果实转熟过程中细胞壁结合型转化酶活性增强。Zhang等(2006)用胶体金免疫标记技术观察到果实发育前期和中期,酸性转化酶主要分布在伴胞和薄壁细胞的液胞里,以可溶性酸性转化酶为主,转熟期开始以后,转化酶存在于筛管伴胞复合体和薄壁细胞的细胞壁上。

Zhang等(2006)研究还表明与蔗糖代谢相关的另一个代谢酶蔗糖合成酶在果实发育过程中的活性

变化不大,并不随着质外体糖浓度的增加而增强,因此推测质外体调控的主要蔗糖代谢酶为酸性转化酶。

激素中的ABA是调控质外体卸载的又一种物质。虽然GA和IAA可在果实发育前期可促进葡萄果实对¹⁴C蔗糖的吸收,但在果实成熟期间则否。ABA与此相反,成熟期间对促进蔗糖的吸收效果明显,因此认为ABA是调控果实质外体卸载的关键激素(夏国海1999)。葡萄果实成熟期是果实糖积累的快速时期,而且这一时期并伴随着细胞的膨大。因此认为ABA是调控葡萄果实质外体卸载的关键激素。至于ABA促进库器官糖分积累的原因,主要有4种说法(Davis和Robinson1996): (1) ABA调节蔗糖-质子共运输体相联的ATPase活性,直接促进糖分的韧皮部卸载; (2) ABA增强转化酶活性而促进蔗糖的分解; (3) ABA可防止库组织储藏细胞糖分外渗; (4) ABA可启动和促进与成熟相关物质的代谢过程。对于葡萄果实来说,转熟开始后,葡萄糖分以质外体卸载,因此可以推测ABA可能是直接加速蔗糖从筛分子卸出到质外体。

4 根域限制与葡萄果实中糖积累

果树根域限制栽培是在根系修剪、矮化密植栽培技术基础上发展起来的一种新的栽培模式。这一技术是用物理或生态的手段将果树的根域控制在一定的范围内,以限制其无序生长,一改“根深叶茂”、“深耕多肥”的传统观念,通过控制根系生长、营养吸收和代谢来调节地上部的营养生长和生殖生长。

4.1 限制根域影响葡萄果实品质和糖积累的机制

Okamoto和Imai(1989)和Wang等(1998)的研究表明,限制根域可以克服传统栽培中的不足,如果树徒旺生长,成花则少,投产年晚,产量低,品质差。而根系分布深广则难以调控肥水,提高品质又难。土壤过湿条件下吸水过多引起的旺长会导致果实品质低和裂果。几乎所有的研究都认为,根域限制在控制地上部营养生长、促进花芽形成、提高早期产量和果实品质都非常有效(王世平等2002;吕德国2000)。

根域限制可降低果实中苹果酸和酒石酸含量,并且可提高果皮中花青素含量和果实的糖度。一般认为根域限制可以提高果实品质的原因有3点: (1)根系分布在一定的范围内可以克服传统栽培条

件下施肥的盲目性, 可以能有的放矢地施肥, 这样即可避免肥效的后延对树体生长和果实品质的不良影响; (2)根系密集, 根域狭小, 叶片蒸腾可促使根域土壤中水分很快降低, 这样就可避免土壤过湿造成的贪青旺长和果实成熟不良的现象, 而且重复不断的水分胁迫, 不仅能导致新梢生长适时停止, 减少光合产物的浪费, 而且还能促进果实上色和糖积累; (3)根域限制抑制新梢的旺盛生长, 树体变得矮小后有利于密植, 同时可改变光合产物的分配, 增加成花数, 从而可以提高产量。

4.2 限制根域中 ABA 胁迫和成熟(ABA stress and ripening, ASR)蛋白信号转导对糖积累的调控 近年来的研究表明, 葡萄的糖运转和ASR蛋白关系密切(Carrari 等 2004)。ASR 是在果实发育过程中由蔗糖、胁迫和 ABA 等诱导产生的蛋白质, 起信号转导作用。VvMSA (葡萄 ASR 蛋白基因)结合到 VvHT1 (己糖转运子基因)启动子的一个 160 bp 区间(这个区间包含 2 个糖调节元件), 通过调节 VvHT1 的表达进而调控糖的运转。有研究表明, VvHT1 活性受 VvMSA 的正调节; VvMSA 作为一个转录调节因子, 位于己糖启动子的上游, 调节糖的运输, 参与糖和 ABA 的信号转导。在葡萄果实成熟过程中, VvMSA 和 VvHT1 表达模式相同, 在成熟期表达丰度上升。

在葡萄浆果组织中, VvMSA 和 VvHT1 都受蔗糖/葡萄糖的诱导, ABA 能强烈促进蔗糖对 VvMSA 的诱导效果; ABA 对 VvMSA 的诱导需要糖的存在, 只有 ABA 存在时, ABA 对 VvMSA 的诱导效果不明显, 表明 VvMSA 参与 ABA 和糖的信号转导途径, 糖可能位于 ABA 诱导 VvMSA 的上游(Cakir 等 2003)。葡萄浆果是非跃变型果实, ABA 和糖是促进葡萄果实成熟的 2 个重要影响因子(Coombe 1992), 从硬核期至成熟期, 葡萄果实中 ABA 水平上升与糖积累相平行(Blouin 和 Guimberteau 2000), 无论是开花期和硬核期, 还是软化期和成熟期, 根域受到限制的葡萄树的树液、根、母枝、茎、叶片和果(花)穗中的 ABA 含量显著高于根域不受限制的树(王世平等的未发表资料)。葡萄筛管内的糖运转虽然以蔗糖为主, 但葡萄果汁中则以己糖为主, 蔗糖仅是微量的。这就是说蔗糖在进入果粒过程中已经转化为己糖, 己糖进入库组织(浆果)可能是在己糖转运子的参与下完成的, 己糖转运子在葡萄果粒积累

糖过程中也可能是起作用的。因此认为, 根域限制的糖积累增加可能与 ABA 和 ASR 的信号转导有关。

5 结束语

葡萄果实中糖积累过程是影响其品质形成的关键环节。研究葡萄果中实糖分积累机制和过程如何对外界环境发生响应, 以及果实中糖分积累的途径和调控机制, 对于采用栽培措施和传统的育种方法以及转基因等手段以提高果实品质来说很重要。迄今, 人们对葡萄果实中糖积累动态, 相关酶活性以及糖和酶在细胞内的定位已做了大量的研究, 但对于果实中糖分积累调控的分子机制、信号转导(包括糖信号、激素信号及外界环境信号)还需进一步研究。

参考文献

- 吕德国(2000). 限根对果树生长发育的影响. 沈阳农业大学学报, 31 (4): 361~364
- 潘照明, 罗国光(1990). 玫瑰香葡萄浆果的解剖学研究. 见: 艺学会编. 中国园艺学会成立六十周年纪念暨六届年会论文集. I. 果树. 北京: 万国学术出版社, 114~116
- 饶景萍, 任小林, 童斌(1998). 葡萄果实生长发育中形态组织结构及生理变化. 西北农业大学学报, 26 (2): 98~103
- 王世平, 张才喜, 罗菊花(2002). 果树根域限制栽培研究进展. 果树学报, 19 (5): 298~231
- 夏国海(1999). 葡萄果实糖分卸载与代谢机制研究[博士学位论文]. 北京: 中国农业大学
- 夏国海, 张大鹏(2000). 葡萄果肉同化物卸载区细胞间的共质体联系与隔离. 植物学报, 42 (9): 898~904
- 夏国海, 张大鹏, 贾文锁(2000). IAA、GA 和 ABA 对葡萄果实¹⁴C 蔗糖输入与代谢的调控. 园艺学报, 27 (1): 6~10
- 张大鹏, 李珉, 王毅(1997). 葡萄果实发育过程中果肉细胞超微结构的观察. 植物学报, 39 (5): 389~396
- 张凌云, 张大鹏(2003). 光合同化物韧皮部卸载途径和机制. 植物生理学通讯, 39 (4): 399~403
- Blouin J, Guimberteau G (2000). Maturation et maturité des raisins. Bordeaux: Féret, 29~31
- Carrari F, Fernie AR, Iusem ND (2004). Heard it through the grapevine? ABA and sugar cross-talk: the ASR story. Trends Plant Sci, 9 (2): 57~59
- Cleland RE (1986). The role of hormones in wall loosening and plant growth. Austr J Plant Physiol, 13: 93~103
- Cleland RE, Fujiwara T, Lucas WJ (1994). Plasmodesmal-mediated cell-to-cell transport in wheat roots is modulated by anaerobic stress. Protoplasma, 178: 81~85
- Coombe BG (1992). Research on development and ripening of the grape berry. Am J Enol Vitic, 43: 101~110
- Davis C, Robinson SP (1996). Sugar accumulation in grape berries. Cloning of two putative vacuolar invertase cDNA and their expression in grapevine tissue. Plant Physiol, 111: 275~

283

- During H, Lang A, Oggionni F (1987). Patterns of water flow in riesling berries in relation to developmental changes in their xylem morphology. *Vitis*, 26: 123~131
- Fillion L, Ageorges A, Picaud S, Coutos-Thévenot P, Lemoine R, Romieu C, Delrot S (1999). Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry. *Plant Physiol*, 120: 1083~1093
- Findlay N, Oliver KJ, Nil N, Coombe BG (1987). Solute accumulation by grape pericarp cells. IV. Perfusion of pericarp apoplast via the pedicel and evidence for xylem malfunction in ripening berries. *J Exp Bot*, 38: 668~679
- Lalonde S, Tegeder M, Throne-Holst M, Frommer WB, Patrick JW (2003). Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell Environ*, 26: 37~56
- Lucas WJ, Ding B, Van der Schoot C (1993). Plasmodesmata and the supracellular nature of plants. *New Phytol*, 125: 435~476
- Murphy R (1986). Phloem transport plant biology. New York, Berlin: Springer-Verlag, 259~262
- Murphy R (1989). Water flow across the sieve-tube boundary: estimating turgor and some implications for phloem loading and unloading. IV. Root tips and seed coats. *Ann Bot*, 63: 571~579
- Okamoto G, Imai S (1989). Promotion of seeded berry set of 'Pione' grape by restricting root zone. *Rep Agricul Okayama Univ*, 74: 15~20
- Oparka KJ, Cruz SS (2000). The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 51: 323~347
- Pan QH, Li MJ, Peng CC, Zhang N, Zou X, Zou KQ, Wang XL, Yu XC, Wang XF, Zhang DP (2005). Abscisic acid activates acid invertases in developing grape berry. *Physiol Plant*, 125: 157~170
- Patrick JW (1997). Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 191~222
- Pritchard J, Winch SK, Gould N (2000). Phloem water relations and root growth. *Aust J Plant Physiol*, 27: 539~548
- Shepherd VA, Goodwin PB (1992). Seasonal patterns of cell-to-cell communication in *Chara corallina* Klein ex will. II. Cell to cell communication during the development of antheridia. *Plant Cell Environ*, 15: 151~162
- Terry BR, Robards AW (1987). Hydrodynamic radius alone governs the mobility of molecules through plasmodesmata. *Planta*, 171: 145~157
- Tucker EB, Tucker JE (1993). Cell-to-cell diffusion selectivity in staminal hairs of *Setcreasea purpurea*. *Protoplasma*, 174: 36~44
- Van Bel AJE, Van Kesteren WJP, Papenhuijzen C (1988). Ultrastructural indications for coexistence of symplastic and apoplastic phloem loading in *Commelina benghalensis* leaves. *Planta*, 176: 159~172
- Viola R, Roberts AG, Haupt S, Gazzani S, Hancock RD, Marmioli N, Machray GC, Oparka KJ (2001). Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *Plant Cell*, 13: 385~398
- Wang S, Okamoto G, Hirano K (1998). Effect of rooting-zone restriction on the change in carbohydrates and nitrogenous compounds in 'Kyoho' grapevines during winter dormancy and early shoot growth. *J Japan Soc Hort Sci*, 67: 577~582
- Zhang X-Y, Wang X-L, Wang X-F, Xia G-H, Pan Q-H, Fan R-C, Wu F-Q, Yu X-C, Zhang D-P (2006). A shift of phloem unloading from symplastic to apoplastic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol*, 142: 220~232