

专题介绍 Special Topics

甘蔗的蔗糖代谢

黄东杰 张树珍* 范海阔 蔡文伟

中国热带农业科学院热带生物技术研究所热带作物生物技术国家重点实验室, 海口 571101

Sucrose Metabolism in *Saccharum officinarum* L.

HUANG Dong-Jie, ZHANG Shu-Zhen*, FAN Hai-Kuo, CAI Wen-Wei

State Key Laboratory of Tropical Crop Biotechnology, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China

提要 文章从生理学和生物化学角度对甘蔗中蔗糖的合成、运输以及降解过程的研究进展进行概述。

关键词 甘蔗; 蔗糖; 合成; 运输; 降解

甘蔗(*Saccharum officinarum* L.)生长于热带和亚热带,是人类最早利用的C₄光合途径的高光效植物,主要用于蔗糖生产。上个世纪,与其它作物一样,甘蔗中蔗糖含量的提高主要通过常规育种调节有机碳的分配实现的。Moore等(1997)将甘蔗产量和蔗糖含量的增加归结为源库关系的协调。50年来,在保持甘蔗抗病性和糖品质特定的情况下,澳大利亚通过品种改良使得蔗糖产量每年增加1%~1.5%。但其增加的比例与其它主要作物如玉米、水稻和小麦相比仍较低(Moore 1989),主要原因是甘蔗的遗传基础狭窄,必然限制常规育种中茎中蔗糖含量的提高。

Moore (1995)曾对甘蔗生理生化的研究情况作过阐述,现在人们采用的遗传操作方法,其最直接的目的是企图增强光合同化产物向甘蔗茎中蔗糖的转化。这对于农学家和环境学家来说,很有参考价值。Moore等(1997)根据理论上甘蔗茎能给蔗糖含量提供的物理容量作出蔗糖可占甘蔗鲜重25%以上的估计,这一估计与Bull和Glaszion (1963)的推断是一致的,而目前甘蔗中蔗糖的含量约为理论值的一半。由此可见,采用转基因技术增加甘蔗的蔗糖产量具有相当大的潜力。通过对蔗糖代谢限速途径的基因调控来提高现有优良品种的蔗糖含量已经提上日程。目前,蔗糖合成过程中关键酶的基因调控的研究已经有了重大的进展,在模式植物中已经可以通过调节关键酶的作用来调控植物的代谢途径。

近年来,甘蔗中编码蔗糖代谢与糖运输的大量酶基因已得到鉴定(Zhu等2000; Carson和Botha 2002; Carson等2002; Grivet和Arruda 2002; Casu等2003)。根据这些酶的功能定位和活性分析,人们可对糖运输并贮藏到库的途径建立一个模型,从而为进一步提高甘蔗蔗糖含量提供参考。

1 甘蔗茎叶中蔗糖的合成及调控

蔗糖是光合作用的主要终产物之一,光合代谢形成的磷酸丙糖的去向直接决定了有机碳的分配。磷酸丙糖或者继续参与卡尔文循环的运转;或者滞留在叶绿体内,并在一系列酶作用下合成淀粉;或者通过位于叶绿体被膜上的磷酸丙糖转运器(triose phosphate translocator, TPT)进入细胞质,再在一系列酶的作用下合成蔗糖。合成的蔗糖或者临时贮藏于液泡内,或者输出光合细胞,经韧皮部装载通过长距离运输运向库细胞。

1.1 蔗糖合成部位和途径 光合细胞中参与蔗糖生物合成的所有酶都位于细胞质中,据此认为,蔗糖合成是在甘蔗的叶肉细胞质中进行的。磷酸丙糖从叶绿体中运出之后,在细胞质中参与氨基酸、脂肪酸和蔗糖的合成反应。在大多数植物中蔗糖是碳水同化产物运输的主要形式。在蔗糖合

收稿 2005-12-14 修定 2006-05-08

资助 国家自然科学基金(30560081)和中国热带农业科学院校基金(Rky0525)。

*通讯作者(E-mail: zhangsz@public.hk.hi.cn, Tel: 0989-66892735)。

成过程中,主要限速酶有细胞质型果糖-1,6-二磷酸酯酶(FBPase)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)。FBPase催化果糖1,6-二磷酸分解为6-磷酸果糖(F6P)和无机磷酸,FBPase与磷酸果糖激酶(PFK)及焦磷酸:果糖-1,6-二磷酸转移酶(PFP)共同作用,调控蔗糖合成途径中的一个必需单糖的生成(Huber和Huber 1992)。在甘蔗叶片中已经鉴定出对蔗糖合成有限速作用的SPS是一种关键目标酶(Stitt和Quick 1989)。SPS催化尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)与F6P结合形成磷酸蔗糖。这是蔗糖合成的倒数第2步反应,且不可逆的,接着蔗糖磷酸酯酶催化最后一步反应,生成蔗糖。因此,在细胞质中增加蔗糖的合成途径之一就是打破这些反应的平衡,使反应向增加蔗糖合成的方向移动。其合成途径如图1。

1.2 甘蔗茎叶中蔗糖合成的调控 在大多数甘蔗品种中,叶中SPS活性与蔗糖含量密切相关(Grof等1998)。Glasziou和Gayler (1972)建立的甘蔗蔗糖积累模型,直到最近才被接受。叶片光合作用产生的蔗糖通过质子-蔗糖共载体在韧皮部装载,随单糖的运输穿过质膜,卸载到茎的薄壁组织。其中一部分蔗糖为细胞壁转化酶降解,而后在细胞中重新合成并贮藏在液泡中。但在事实上也有韧皮部共质体运输的(Jacobsen等1992; Welbaum等1992)。在甘蔗细胞培养中,蔗糖在质外体、细胞质和液泡之间的快速转化有助于甘蔗迅速适应

环境的改变,同时也说明共质体运输是存在的(Moore 1995)。

Zhu等(1997)证实,组成型表达启动子泛素可以提高SPS活性及其在茎中的表达。甘蔗茎中蔗糖的含量依赖于SPS的活性,即SPS活性越高,蔗糖积累得越多(刘凌霄等2005)。Huber和Huber(1992)也曾指出SPS活性与淀粉积累呈负相关,而与蔗糖积累呈正相关,SPS的活性直接影响光合产物在淀粉与蔗糖之间的分配。Huber和Huber(1996)的研究支持这一观点。因此认为,SPS可能是蔗糖合成途径中的一个重要控制点,它的活性反映生物合成途径的能力。陈俊伟等(2004)提出,SPS在蔗糖积累型库组织中起作用,许多果实成熟过程中蔗糖积累均与SPS活性升高密切相关。SPS参与调控蔗糖长距离运输与库组织的蔗糖代谢。此外,Botha和Black(2000)也证明在甘蔗‘Nco376’的茎中SPS活性与蔗糖浓度密切相关。

Glasziou和Gayler(1972)根据高糖和低糖型甘蔗品种(母本*S. officinarum* Louisiana Purple和父本*S. robustum* Molokai 5829)杂交后代的结果,推断可溶性酸性转化酶(SAI)活性达到一定的限度时可限制茎中蔗糖积累。Moore(1995)建立的甘蔗蔗糖合成与降解的动态循环模型也得到部分证实,即随着甘蔗成熟度增加的SPS/SAI比例的变化可显示出蔗糖积累动态过程和最终含量。因此,为了得到高糖型品种的蔗糖存贮水平,激发SPS的高

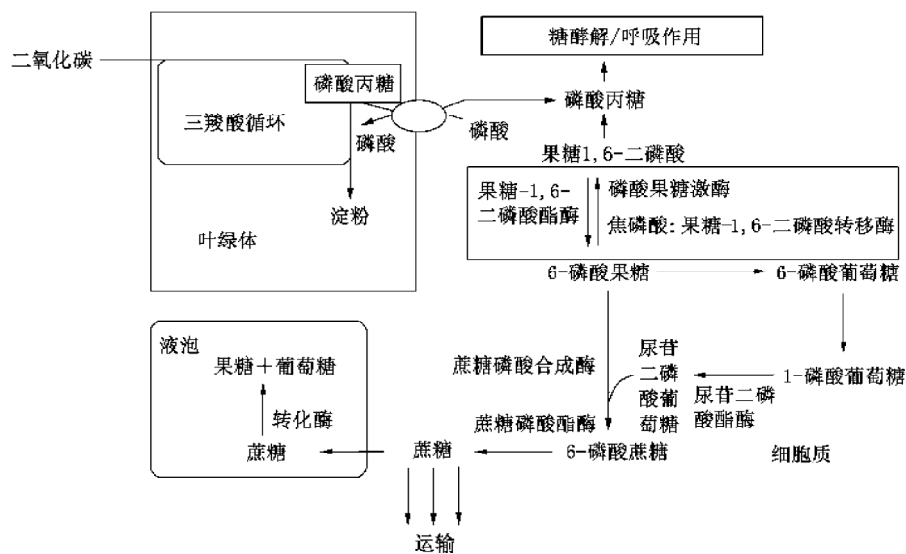


图1 叶肉细胞质中的蔗糖合成(司丽珍和储成才2003)

活性是非常必要的。

2 甘蔗中蔗糖的运输

甘蔗叶中由光合作用形成的蔗糖运输到韧皮部进行装载, 然后进入筛管进行长距离运输, 最后经韧皮部卸出后进入甘蔗茎中的薄壁细胞贮藏。在整个运输过程中, 其中一部分蔗糖在甘蔗的生长部位水解成果糖和葡萄糖, 供甘蔗生长之需; 另一部分蔗糖则在甘蔗的贮藏薄壁组织的液泡中积累。蔗糖从甘蔗叶肉细胞合成到薄壁组织中贮藏需经历以下几个复杂步骤:

(1) 蔗糖运送到韧皮部装载区。在甘蔗中, 韧皮部的传导细胞与叶片中的其它细胞不是通过胞间连丝相连, 因此, 韧皮部装载途径仅发生在甘蔗叶片的质外体中。在甘蔗叶肉细胞的光合组织中合成的蔗糖, 经质膜上的质子-蔗糖共运载体进入质外体, 运至伴胞; 质外体的质子-蔗糖共运载体在 H^+ 梯度驱动下, 进入伴胞, 然后经胞间连丝进入筛管。在源组织中, 蔗糖装载引起水的流入, 并且引起细胞膨胀, 驱动源组织中蔗糖的运输。反之, 韧皮部蔗糖的去除引起韧皮部库组织渗透压的减小(Van Bel 2003; Rae等2005a)。蔗糖运载体继续在韧皮部表达, 而且还可能促使质外体渗漏中丢失的蔗糖得到恢复。现已证实, 位于膜上的蔗糖运载体在介导蔗糖向韧皮部装载的运输过程中起作用(Lalonde等2003)。

(2) 蔗糖在筛管中长距离运输。蔗糖在筛管内运输是一种集体流, 它是由源库两侧筛管-半胞复合体(SE-CC)内渗透作用所形成的压力梯度所驱动的。而压力梯度的形成则是由于源端蔗糖不断向SE-CC复合体进行装载, 库端蔗糖不断从SE-CC复合体卸出, 以及韧皮部和木质部之间水分的不断再循环所致(Vaughn等2002)。即光合细胞制造的蔗糖在能量的驱动下主动装载进入筛管分子, 从而降低源端筛管内的水势, 而筛管分子又从邻近的木质部吸收水分, 以引起筛管膨压的增加; 与此同时, 库端筛管中的蔗糖不断卸出并进入周围的库细胞, 这样就使筛管内水势提高, 水分可流向邻近的木质部, 从而引起库端筛管内膨压的降低(Moore和Cosgrove 1991)。因此, 只要源端蔗糖的韧皮部装载和库端蔗糖的卸出过程不断进行, 源库间就能维持一定的压力梯度, 在此梯度

下, 蔗糖可源源不断地由源端向库端运输。

(3) 蔗糖从韧皮部卸出。甘蔗中蔗糖从韧皮部运输到贮藏薄壁组织受贮藏组织结构的影响。甘蔗茎的维管束为一层在发育中木质化和木栓化的厚壁细胞所包围(Moore和Cosgrove 1991)。这一层厚壁细胞可在蔗糖质外体运输过程中形成一个屏障。这样仅通过质外体途径并不能使蔗糖从韧皮部运向薄壁细胞。大量胞间连丝的存在表明维管束中所有细胞都是共质相连的。而共质体染色示踪剂可以从韧皮部运输到维管薄壁细胞, 然后通过厚壁细胞进入维管束周围薄壁细胞的第一层(Rae等2005a)。但为了维持蔗糖流量梯度, 蔗糖可能是从共质体运向质外体或液泡的, 贮藏薄壁组织的质外体中发现高浓度蔗糖, 表明蔗糖输出到维管束周围厚壁细胞外的质外体机制是存在的(Welbaum等1992)。

蔗糖运载体在韧皮部装载途径中的作用已得到证实, 但是否在卸载途径和韧皮部后途径中起作用还不清楚。有证据显示, 甘蔗中质子的活化潜能让其穿过质膜, 促使蔗糖、葡萄糖和果糖通过质子-蔗糖同向运输系统运输到茎中薄壁细胞(Moore等1997)。编码葡萄糖运载体的基因已经从甘蔗中分离到(Moore 1995), 但是它们是否定位在甘蔗茎中薄壁组织的质膜中仍在探讨中。Chiou和Bush (1996)根据易化超家族(MFS)基因的第6个和第12个跨膜保守区设计的简便引物从甜菜中鉴定出一个公认的蔗糖运载蛋白, 并能在酵母和烟草中表达。采用蔗糖梯度和差速离心法分析合成的蛋白质与液泡膜标记(marker)共迁移技术已在甘蔗茎中鉴定出一个蔗糖运载体, 命名为ShSUT1, 定位在茎中维管束周围的组织中(Rae等2005b)。这个运载体可能在蔗糖从质外体向共质体的逆过程中起作用, 也可能涉及贮藏组织中质外体的蔗糖流量, 但此问题还需进一步研究。

(4) 蔗糖输出到质外体。卸载途径中包括一个质外体运输, 即在质外体中积累的蔗糖可能转化为其它形式的糖。正在发育的大麦种子, 从母本组织中卸载的蔗糖可为转化酶降解, 并且, 蔗糖运载体和己糖运载体在胚乳表面的传导细胞中表达以利于吸收。这是从转化酶和运载体的协同表达作为信号调控己糖与蔗糖的比例的实验中得到证实

(Weschke 等 2003)。胞外转化酶的活性在甘蔗茎组织中已经检测到, 它控制质外体中蔗糖向己糖转化的比例(Glasziou和Gayler 1972)。这表明转化酶活性可维持一定的蔗糖梯度以推动连续卸载。但有人检测, 转化酶活性与己糖含量是随着甘蔗茎节间成熟度增加而下降的(Rose和Botha 2000; Albertson等 2001)。这表明这个途径可能在幼嫩的节间更有意义, 在幼嫩的组织中以葡萄糖作为纤维合成和呼吸作用的供体可能比成熟组织高。

甘蔗薄壁细胞吸收的糖转化为蔗糖或己糖或是两者都有这一问题还未肯定。最近, 在甘蔗中鉴定出 1 个在薄壁细胞表达的己糖运载体, 它所吸收的葡萄糖和果糖能为胞外酶重新合成蔗糖(Whittaker和Botha 1997)。其中的细节及其原因还不太清楚。但蔗糖运输途径中成员的定位为支持或反驳这个假说提供了依据。例如, 这个途径需要薄壁细胞中的己糖运载体和蔗糖合成酶或蔗糖磷酸合成酶共同表达, 而且编码这些代谢酶的基因在甘蔗中已得到分离鉴定, 这可能会成为阐述蔗糖运输途径的一个证据。

(5) 蔗糖经韧皮部卸出后进入贮藏薄壁细胞。甘蔗茎中薄壁细胞的液泡占很大比例, 贮藏的蔗糖大部分位于液泡内。进入液泡中的蔗糖有助于维持细胞质的低浓度, 这可为蔗糖向薄壁细胞的连续运输提供驱动力, 或从质外体摄取, 或通过共质体相连(Casu等 2003)。但液泡和细胞质中蔗糖的相对浓度是多少, 在甘蔗组织中还未测定。

已经知道, 其它物种中的质膜 H^+ -ATPase 和焦磷酸酶活性在液泡内可维持一个低的 pH 值, 并可为依赖浓度梯度穿过质膜的主动运输提供能量(Maeshima 2001)。

3 甘蔗茎中蔗糖的降解与再合成

蔗糖可为蔗糖转化酶的 3 种异构体和蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)分解, 同时, 又可为 SPS 的异构体和 SS 重新合成。

3.1 蔗糖转化酶 蔗糖转化酶(invertase, Ivr)又称 β -呋喃果糖酶或蔗糖酶, 催化蔗糖水解为葡萄糖和果糖。根据亚细胞位置、可溶性和最适 pH 值的不同, 蔗糖转化酶分为酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)。AI 的最适 pH 值范围为 4.5~5.0, 并且以可溶性的和不溶

性的 2 种状态存在(Sturm 1999)。近年来, 从分子水平上研究的结果表明, 这 2 种形态的蔗糖转化酶是由 2 类完全不同的基因家族编码的。NI 的最适 pH 值在 7.0 左右, 大多认为是一种胞质酶。

可溶性 AI 主要存在于液泡中。液泡型酸性转化酶(VAI)的活性在未成熟的和生长旺盛的茎组织中很高, 并且随着茎成熟度的增加而下降(Lingle 1999)。VAI 的这种变化不仅表明细胞伸长过程中需要将蔗糖转化为单糖, 同时也表明细胞增殖过程中也需要蔗糖作为代谢底物。由此可见, 在植物生长过程中通过 VAI 调控蔗糖积累非常重要。此外, VAI 对逆境条件下维持细胞的正常功能也起一定的作用, 例如非季节性的降雨、高温、延迟收获等都可导致蔗糖的重新分配, 以适应外界环境的变化(Zhu等 1997)。

不溶性 AI (也称为细胞壁型转化酶, CWI) 定位于质外体, 以离子键的形式与细胞壁结合。Vorster和Botha (1998)提出, 甘蔗中存在 CWI 的可溶性形式。蔗糖从甘蔗茎的韧皮部卸出后进入质外体中水解为葡萄糖和果糖, 以维持韧皮部和质外体的蔗糖浓度梯度, 因此认为 CWI 是蔗糖从韧皮部卸出的驱动力(Roitsch和González2004)。目前蔗糖转化酶的基因已在甘蔗中得到克隆(Sturm 1999)。同时, AI 调控源-库关系所起的作用已经在 C_3 模式植物如烟草、拟南芥、马铃薯和番茄中得到证明。

3.2 蔗糖合成酶 SS 是一种存在于细胞质中的可溶性酶, 有些不溶性的 SS 附着在细胞膜上; 在植物生长发育过程中, SS 既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解, 但主要起分解作用(Schäfer等 2005), 催化可逆反应如下:



SPS 和 SS 分别驱动蔗糖的合成或降解反应的热力学已非常明确, SS 既可降解蔗糖又可合成蔗糖, 因此, 它的功能变得更加复杂。SS 在甘蔗中的重要性不能忽视。它对库组织中蔗糖的卸出途径起作用(Martin等 1993), 同时也可作为“库强”的一个指示器(Farrar 1993)。蔗糖降解过程中的 SS 活性与甘蔗节间伸长有相关性(Lingle 1999), 也可为细胞壁合成提供 UDPG (Moore 1995)。但 SS 活性在合成过程中的作用还不明

确。Botha 和 Black (2000)报道, SS 在合成过程的活性是随着茎的成熟而下降的, 14 节间的 SS 活性达到最高。

SS 的 2 种同工酶已鉴定, 它们受 2 个非等位基因 SS1 和 SS2 编码(Chourey 1981)。同时, 2 个非等位基因在甘蔗中的分布是不同的。单克隆抗体反应的研究结果表明, SS1 存在于甘蔗的所有组织中, 而 SS2 存在除了甘蔗的绿色叶片或老的节间之外的组织中(Buczynski 等1993)。

4 展望

甘蔗中的蔗糖代谢是复杂的过程。SPS、SS 和 Ivr 3 种关键酶在甘蔗体内都有分布, 它们在蔗糖代谢过程中的动态变化已研究得比较清晰, 但尚需用分子生物学手段和反向遗传学手段对三者的基因克隆、DNA 转录、mRNA 表达、蛋白质翻译以及各个水平上的调控等一系列相关的过程作进一步研究, 从而最终建立一个模型, 可以精确模拟蔗糖代谢与 3 种酶的关系。以提高甘蔗体内的含糖量, 为制糖业、生产酒精、纤维和饲料提供原料, 为人类带来更高的经济效益。

蔗糖不仅为植物的生长发育提供物质和能量, 也可作为一种调控源库代谢的信号分子, 进而影响甘蔗的生长和发育。植物中的糖感受蛋白对不同种类的糖的感受, 产生的糖信号在胞内以各自不同的途径进行转导, 最终调控许多相关基因的表达及酶活性(Koch 2004)。但糖信号从何时开始作用, 以何种方式作用, 目前尚不清楚, 也待进一步研究。

参考文献

- 陈俊伟, 张上隆, 张良诚(2004). 果实中糖的运输、代谢与积累及其调控. 植物生理与分子生物学报, 30 (1): 1~10
- 刘凌霄, 沈法富, 卢合全, 韩庆点, 刘云国(2005). 蔗糖代谢中蔗糖磷酸合成酶(SPS)的研究进展. 分子植物育种, 3 (2): 275~281
- 司丽珍, 储成才(2003). 植物蔗糖合成的分子机制. 中国生物工程杂志, 23 (1): 11~29
- Albertson PL, Peters KF, Grof CPL (2001). An improved method for the measurement of cell wall invertase activity in sugarcane tissue. Aust J Plant Physiol, 28: 323~328
- Botha FC, Black KG (2000). Sucrose phosphate synthase and sucrose synthase activity during maturation of internodal tissue in sugarcane. Aust J Plant Physiol, 27: 81~85
- Buczynski SR, Thom M, Chourey P, Maretzki A (1993). Tissue distribution and characterisation of sucrose synthase isozymes in sugarcane. J Plant Physiol, 142: 641~646
- Bull TA, Glasziou KT (1963). The evolutionary significance of sugar accumulation in *Saccharum*. Aust J Biol Sci, 16: 737~742
- Carson DL, Botha FC (2002). Genes expressed in sugarcane maturing internodal tissue. Plant Cell Rep, 20: 1075~1081
- Carson DL, Hockett BI, Botha FC (2002). Sugarcane ESTs differentially expressed in immature and maturing internodal tissue. Plant Sci, 162: 289~300
- Casu RE, Grof CPL, Rae AL, McIntyre CL, Dimmock CM, Manners JM (2003). Identification of a novel sugar transporter homologue strongly expressed in maturing stem vascular tissues of sugarcane by expressed sequence tag and microarray analysis. Plant Mol Biol, 52: 371~386
- Chiou TJ, Bush DR (1996). Molecular cloning, immunochemical localization to the vacuole, and expression in transgenic yeast and tobacco of a putative sugar transporter from sugar beet. Plant Physiol, 110: 511~520
- Chourey PS (1981). Genetic control of sucrose synthetase in maize endosperm. Mol Gen Genet, 184: 372~376
- Farrar JF (1993). Sink strength: what is it and how do we measure it? Plant Cell Environ, 16: 1013~1046
- Glasziou KT, Gayler KR (1972). Sugar accumulation in sugarcane: role of cell walls in sucrose transport. Plant Physiol, 49: 912~913
- Grivet L, Arruda P (2002). Sugarcane genomics: depicting the complex genome of an important tropical crop. Curr Opin Plant Biol, 5: 122~127
- Grof CPL, Knight DP, McNeil SD, Lunn JE, Campbell JA (1998). A modified assay method shows leaf sucrose phosphate synthase activity is correlated with leaf sucrose content across a range of sugarcane varieties. Aust J Plant Physiol, 25: 499~502
- Huber SC, Huber JL (1992). Role of sucrose-phosphate synthase in sucrose metabolism in leaves. Plant Physiol, 99: 1275~1278
- Huber SC, Huber JL (1996). Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 47: 431~444
- Jacobsen KR, Fisher DG, Maretzki A, Moore PH (1992). Developmental changes in the anatomy of the sugarcane stem in relation to phloem unloading and sucrose storage. Bot Acta, 105: 70~80
- Koch K (2004). Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. Curr Opin Plant Biol, 7: 235~246
- 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
- Lingle SE (1999). Sugar metabolism during growth and development in sugarcane internodes. Crop Sci, 39: 480~486
- Maeshima M (2001). Tonoplast transporters: organization and function. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 52: 469~497
- Martin T, Frommer WB, Salanoubat M, Willmitzer L (1993). Expression of an Arabidopsis sucrose synthase gene indicates a role in metabolization of sucrose both during phloem loading and in sink organs. Plant J, 4: 367~377

- Moore PH (1989). Physiological basis for varietal improvement in sugarcane. In: Naidu KM, Sreenivasan TV, Premachandran MN (eds). *Sugarcane Varietal Improvement*. Coimbatore: Sugarcane Breeding Institute, 19~55
- Moore PH (1995). Temporal and spatial regulation of sucrose accumulation in the sugarcane stem. *Aust J Plant Physiol*, 22: 661~679
- Moore PH, Botha FC, Furbank RT, Grof CPL (1997). Potential for overcoming physico-biochemical limits to sucrose accumulation. In: Keating BA, Wilson JR (eds). *Intensive Sugarcane Production: Meeting the Challenges Beyond 2000*. Wallingford: CAB Int, 141~155
- Moore PH, Cosgrove DJ (1991). Developmental changes in cell and tissue water relations parameters in storage parenchyma of sugarcane. *Plant Physiol*, 96: 794~801
- Rae AL, Grof CPL, Casu RE, Bonnett GD (2005a). Sucrose accumulation in the sugarcane stem: pathways and control points for transport and compartmentation. *Field Crops Res*, 92: 159~168
- Rae AL, Perroux J, Grof CPL (2005b). Sucrose partitioning between vascular bundles and storage parenchyma in the sugarcane stem: a potential role for the ShSUT1 sucrose transporter. *Planta*, 220: 817~825
- Roitsch T, González MC (2004). Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci*, 9 (12): 606~613
- Rose S, Botha FC (2000). Distribution patterns of neutral invertase and sugar content in sugarcane internodal tissue. *Plant Physiol Biochem*, 38: 819~824
- Schäfer WE, Rohwer JM, Botha FC (2005). Partial purification and characterisation of sucrose synthase in sugarcane. *J Plant Physiol*, 162: 11~20
- Stitt M, Quick WP (1989). Photosynthetic carbon partitioning: its regulation and possibilities for manipulation. *Physiol Plant*, 77: 633~641
- Sturm A (1999). Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning. *Plant Physiol*, 121: 1~7
- Van Bel AJE (2003). The phloem, a miracle of ingenuity. *Plant Cell Environ*, 26: 125~149
- Vaughn MW, Harrington GN, Bush DR (2002). Sucrose-mediated transcriptional regulation of sucrose symporter activity in the phloem. *Plant Biol*, 99 (16): 10876~10880
- Vorster DJ, Botha FC (1998). Partial purification and characterisation of sugarcane neutral invertase. *Phytochemistry*, 49 (3): 651~655
- Welbaum GE, Meinzer FC, Grayson RL, Thornham KT (1992). Evidence for the consequences of a barrier to solute diffusion between the apoplast and vascular bundles in sugarcane stalk tissue. *Aust J Plant Physiol*, 19: 611~623
- Weschke W, Panitz R, Gubatz S, Wang Q, Radchuk R, Weber H, Wobus U (2003). The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development. *Plant J*, 33: 395~411
- Whittaker A, Botha FC (1997). Carbon partitioning during sucrose accumulation in sugarcane internodal tissue. *Plant Physiol*, 115: 1651~1659
- Zhu YJ, Albert HH, Moore PH (2000). Differential expression of soluble acid invertase genes in the shoots of high-sucrose and low-sucrose species of *Saccharum* and their hybrids. *Aust J Plant Physiol*, 27: 193~199
- Zhu YJ, Komor E, Moore PH (1997). Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase. *Plant Physiol*, 115: 609~616