

## 水稻蔗糖转运及其与产量形成的关系

李国辉, 崔克辉\*

华中农业大学植物科学技术学院, 农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 武汉430070

**摘要:** 蔗糖是植物体内主要的光合产物和运输形式, 在叶片中合成并经过维管组织向库器官转运, 在库组织中水解并用于合成淀粉、蛋白质和纤维素等有机物。水稻蔗糖转运对调控作物生长发育和产量形成, 特别是在逆境条件下的产量稳定, 都具有十分重要的作用。本文重点综述了水稻蔗糖韧皮部装载、运输和卸载机制以及关键酶的活性和基因表达调控, 并讨论了其与水稻产量形成的关系。

**关键词:** 水稻; 蔗糖转运; 韧皮部装载-卸载; 基因表达

## Sucrose Translocation and Its Relationship with Grain Yield Formation in Rice

LI Guo-Hui, CUI Ke-Hui\*

Key Laboratory of Corp Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture, College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

**Abstract:** Sucrose is the main form of plant photosynthetic product and transportation, and it's produced in, and translocated from leaves to sinks by vein. Sucrose is often degraded for biosynthesis of starch, protein and cellulose and so on. The translocation of sucrose is critical for crop growth and development as well as enhancing crop yield, especially in adverse environments. This article focuses on the mechanism for phloem loading, transporting and phloem unloading of sucrose, also on the key enzymes regulating sucrose translocation and utilization. We discuss the relationship of sucrose translocation with grain yield formation in rice.

**Key words:** rice; sucrose translocation; phloem loading and unloading; gene expression

水稻等禾谷类作物籽粒是人类粮食的主要来源。预计到2050年世界人口将增长到90亿, 必须大幅提高作物产量以满足人类食物需求(Fedoroff等2010; Godfray等2010)。当前水稻产量的增加已不能再依赖种植面积增加, 同时水稻生产面临着气候环境的变化、水资源缺乏、氮肥和农药等投入增加的困境(Beddington 2010), 因此, 依靠作物自身生产能力的提高是增加粮食总产量的必由之路。蔗糖是光合作用的主要产物, 也是同化物运输的主要形式, 由叶片(源)合成的蔗糖经维管组织向籽粒(库)转运, 是作物产量形成的同化物的主要来源。此外, 水稻茎鞘中贮藏的非结构性碳水化合物也对产量形成有较大贡献(Cock和Yoshida 1972; Pan等2011)。保持功能叶片较强的光合能力, 积累丰足的蔗糖并在抽穗后更多地向籽粒再分配是水稻获得高产的途径之一。本文重点综述了蔗糖转运的生理和分子机理, 以及蔗糖转运与水稻产量形成的关系。

### 1 蔗糖转运的过程

蔗糖从叶片和茎鞘向籽粒运输经历如下3个

主要过程: 源端韧皮部装载、韧皮部运输和库端韧皮部卸载。

#### 1.1 韧皮部装载

充足的蔗糖合成和积累是装载的前提。蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)是蔗糖合成过程中一个重要酶(Lunn和MacRae 2003), 其活性高低在一定程度上反映源器官向库提供光合产物的能力。在水稻中导入玉米SPS基因Zm-SPS1能提高叶片SPS活性(Ishimaru等2004)。通过合理调节水分、温度、光照和CO<sub>2</sub>浓度等, 有利于SPS活性提高, 增加蔗糖积累(Hirano等1997; Hussain等1999; Gesch等2002)。

高等植物韧皮部装载主要有两种策略, 即共质体和质外体途径(图1-A、B) (Rennie和Turgeon 2009)。蔗糖通过质外体或共质体途径进入韧皮部

收稿 2014-03-17 修定 2014-05-03

资助 国家自然科学基金(31371548)和国家科技支撑计划(2013BAD20B06)。

\* 通讯作者(E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn; Tel: 027-87288380)。

薄壁细胞,然后经这两种途径进入筛管-伴胞复合体。目前,仅在少数植物中进行了韧皮部装载机制研究,通过解剖学和 $^{14}\text{C}$ 同位素放射自显影等方法可以对韧皮部装载途径进行观察。

植物可以通过质外体途径来装载蔗糖。质膜上的蔗糖转运蛋白(sucrose transporter, SUT)是重要载体,装载过程由质子动力势所驱动(Sauer 2007)。不久前,发现了一类新的蔗糖载体,即SWEET蛋白,主要参与韧皮部装载,它将蔗糖分子运输到细胞壁,再由SUT转运至筛管-伴胞复合体(Braun 2012)。

共质体装载是被动过程,由叶肉细胞和韧皮部间高浓度梯度所驱动,不需要消耗能量,但要求细胞间有较高的胞间连丝密度(Turgeon和Ayre 2005; Schulz 2005)。近几年,发现一种特殊的共质体装载形式,即聚合物陷阱(图1-C)。在这一运输方式中,蔗糖被转化成棉子糖、水苏四糖等低聚

糖,合成过程需消耗代谢能量;低聚糖不能通过胞间连丝从筛管细胞扩散回叶肉细胞,但可以通过大的胞间连丝转入筛管细胞,从而维持韧皮部中高的糖浓度(Rennie和Turgeon 2009; Nie等2010; Slewinski和Braun 2010; Chen等2012; Eom等2012; Slewinski 2012)。

在探讨植物装载机制时,必须认识到某一途径可能是植物当前所采取的装载策略,但并不是唯一的,因为在同一植物甚至单个维管束中蔗糖的装载可同时利用不同装载机制(Slewinski和Braun 2010; Slewinski等2013)。植物同化物装载机制表现出可塑性,装载途径和各途径的贡献会随着生长发育、生物和非生物胁迫以及不同基因型而发生改变(Slewinski等2009; Gil等2011; Lemoine等2013)。超微结构研究表明,水稻叶片中蔗糖可能以共质体途径装载(Eom等2012),但还需要更多的生理和分子实验予以证明。

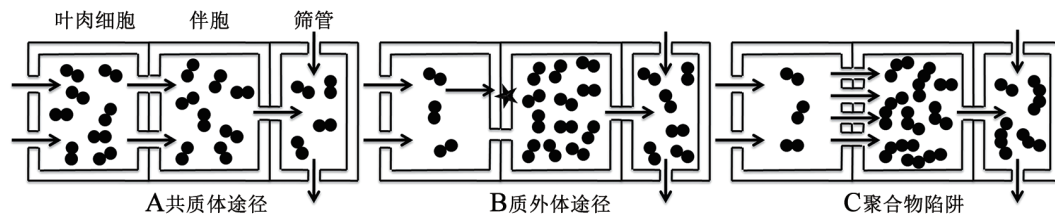


图1 蔗糖在韧皮部的装载途径

Fig.1 The pathway for phloem loading of sucrose

参考Rennie和Turgeon (2009)文献并作修改。图中双圆点(●●)表示蔗糖;三圆点(●●●)代表棉子糖;四圆点(●●●●)表示水苏糖;B中五角星(★)表示质膜上的转运蛋白。

## 1.2 韧皮部运输

水稻穗颈维管束是源器官向穗部输送水分、矿物质和有机物的唯一通道。维管束由木质部和韧皮部构成,由筛管和伴胞组成的韧皮部主要输送有机物(Lalonde等2003)。压力流动模型能很好地解释韧皮部运输机制,当前,越来越多的研究为该学说的几个重要推测提供了直接证据。采用快速冷冻技术制备的筛管分子电镜图片能清楚地再现筛孔的开放特征(Mullendore等2010),筛板孔不是堵塞的。利用激光共聚焦扫描显微镜可直接监测活体筛分子的物质转运,单个筛分子中不会同时发生双向运输(Knoblauch和van Bel 1998; Truernit 2014)。冷处理甜菜叶柄抑制了ATP的产生,但转运仍能进行,表明韧皮部运输几乎不消耗能量

(陈晓亚和薛红卫2012)。此外,在大豆中源、库之间观测到的压力差达0.41 MPa,足以驱动韧皮部溶质的运输(Fisher 1978)。肖应辉等(2001)也发现提高库端的转化贮藏能力,能提高源库两端压力势,从而提高转运速率。上述研究结果都与压力流动假说的解释相一致。

穗颈节间结构特征与结实率、籽粒充实和产量密切相关(Liu等2008),发达的维管束结构有利于提高同化物向籽粒转运的效率,从而提高收获指数(Terao等2010)。最近,于晓刚等(2010)发现颖果维管束通过调控同化物的运输与卸载影响颖果形成和稻米品质。有关穗颈节间特征与光合同化物转运的关系,目前报道较少。

大、小维管束在植物体内同化物(如蔗糖)的

运输过程中起着不同的作用。研究表明, 水稻小维管束对茎鞘非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)转运量、转运率和NSC对产量的表观贡献率具有大的正直接效应, 而大维管束表现出负的直接效应。小维管束数量分别与NSC转运量、千粒重、结实率和收获指数表现出高的正相关, 而大维管束分别与这3个产量性状相关性不显著或相关性较小(Pan等2011), 且与产量负相关(Cui等2003)。由此可见, 大、小维管束在同化物转运中的作用不同, 其功能差异及其与产量形成的关系值得深入研究。

### 1.3 韧皮部卸载

蔗糖从韧皮部卸载是通过质外体和共质体两种途径(图2)。质外体卸载途径中, 细胞壁转化酶(cell wall invertase, CWI)和SUT起着关键作用, 蔗糖在质体外通过CWI分解成葡萄糖和果糖后进入库细胞或直接从SUT跨膜转入库细胞(Patrick等2013)。除SUT外, 还有单糖转运蛋白参与卸载, 如

葡萄糖转运蛋白等(Ayre 2011)。受生育进程的影响, 卸载途径表现出可塑性, 不同的发育时期可采取不同的卸载途径(Zhang等2004, 2006)。Nie等(2010)在研究枣树的果实形成时发现, 在果实膨大中期, 韧皮部存在大量的胞间连丝, 而在果实生长后期, 胞间连丝数量下降, 通道受阻, 韧皮部卸载由共质体途径向质外体途径转变。与枣树不同, 在葡萄果实形成过程中, 韧皮部胞间连丝的数量不会发生较大的变异, 但胞间连丝通道仍会受到阻碍, 卸载途径也会发生转变(Zhang等2006)。水稻籽粒灌浆过程中同化物主要以质外体途径进入籽粒(Hirose等2002)。同化物卸载直接影响光合产物的分配及产量的形成, 抽穗前茎鞘中积累多的同化物, 并在抽穗后较多转运到籽粒, 是提高籽粒产量的一种途径。最近, 笔者研究发现, 水稻灌浆期籽粒胞间连丝数量少和CWI活性低是结实率和产量提高的限制因素(数据未发表)。

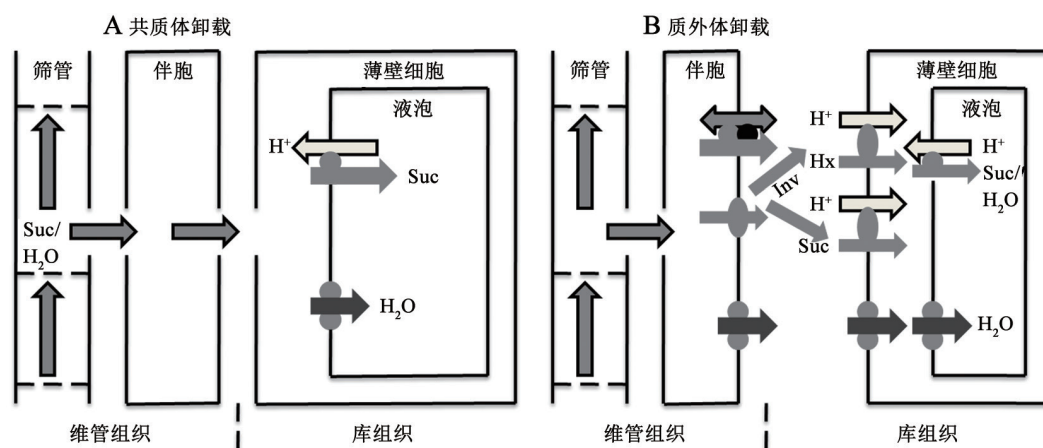


图2 蔗糖在韧皮部的卸载途径

Fig.2 The pathway for phloem unloading of sucrose

参考Patrick等(2013)文献并作修改。Suc: 蔗糖; Inv: 蔗糖转化酶; Hx: 己糖。

## 2 蔗糖转运蛋白及其基因表达

SUT在韧皮部装载和卸载过程中都起着重要作用。Hirose等(1997)首次在水稻中鉴定出了SUT的编码基因, 即*OsSUT1*, 随后在水稻中鉴定出其他4个SUT的编码基因(即*OsSUT2*、*OsSUT3*、*OsSUT4*和*OsSUT5*)。Aoki等(2003)研究了它们在水稻组织中的时空表达, 发现萌发的种子、根、叶片、叶鞘、穗以及开花后不同天数的颖花中5个

成员都有表达。*OsSUT1*蛋白的表达在所有SUT成员里占主导地位(Sun等2012), 它主要在叶片和叶鞘韧皮部筛管和伴胞中表达, 表明*OsSUT1*的功能可能主要是参与蔗糖的装载。敲除基因*OsSUT1*后, 水稻籽粒淀粉积累减少, 结实率下降, 但植株生长和叶片碳水化合物积累没有变化(Scofield等2002), 可能原因是有另外的SUT基因成员代替*OsSUT1*的功能, 或者水稻采用共质体或聚合物陷阱

装载途径。研究表明*OsSUT2*、*OsSUT3*、*OsSUT4*和*OsSUT5*在水稻籽粒灌浆早期(1~4 d)表达量高,然后*OsSUT1*表达量增加,表明在灌浆的不同阶段,不同的*OsSUT*起作用(Aoki等2003; Scofield等2007)。尽管水稻蔗糖转运蛋白表达特征已有研究,然而在水稻中其表达活性与同化物卸载和产量形成的关系未见报道。此外,*SUT*基因成员的具体功能还需要进一步的实验来揭示。

### 3 蔗糖转化酶及其基因表达

蔗糖转化酶(invertase, Inv)是参与质外体卸载的关键酶,它催化蔗糖分解为果糖和葡萄糖。根据亚细胞定位不同,Inv可以分为3种,即CWI、细胞质转化酶(CIN)和液泡转化酶(VIN),水稻的线粒体和质体中也发现转化酶的分布(Murayama和Handa 2007),不同的Inv由不同的基因编码(陈晓亚和薛红卫2012)。Inv在源叶中活性一般较低,这样有利于蔗糖的积累并向贮藏器官如茎鞘和籽粒转运;在贮藏器官中,Inv活性较高,有利于蔗糖水解并转化为淀粉。Inv活性存在品种间差异,水稻氮高效品种叶片和根部的Inv活性均高于氮低效品种,这也表明Inv在提供用于氮素同化的碳骨架方面发挥作用(孙新等2008)。环境与栽培措施影响Inv活性,高温条件下Inv活性降低(李天等2006b),弱光条件下Inv活性提高(李天等2006a)。通过ABA可调节水稻籽粒Inv活性,促进弱势粒对蔗糖的转化,提高结实率和粒重(潘晓华等2000)。

越来越多的试验表明CWI对种子和果实的发育至关重要。在番茄中,提高CWI的活性显著增加了种子重量和果实己糖含量(Jin等2009);在水稻中CWI的过量表达也增加了粒重,提高了籽粒中淀粉含量(Wang等2008)。这些发现提出了有关CWI作用的更多思考,也展示了CWI在提高作物产量和品质上广阔的应用前景。

目前,水稻中已鉴定7个CWI基因(*OsCIN1*、*OsCIN2*、*OsCIN3*、*OsCIN4*、*OsCIN5*、*OsCIN6*和*OsCIN7*)。对它们的时空表达模式的研究表明,*OsCIN1*、*OsCIN2*、*OsCIN4*和*OsCIN7*在库组织中表达,可能参与蔗糖卸载;*OsCIN1*、*OsCIN4*和*OsCIN5*在水稻受到病害侵袭后的表达量提高,表明这些基因可能参与非生物胁迫响应,在水稻抵抗病原危害中起到相应的作用(Cho等2005)。

### 4 蔗糖合成酶及其基因表达

蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)活跃于库组织,其活性对籽粒、叶片等库器官的发育至关重要。研究表明抑制棉花种子SS的表达,胚乳和胚的发育受阻(Ruan等2008);一个马铃薯SS的编码基因在棉花中的过表达促进了叶片扩展,减少了种子败育,增加了棉花纤维产量(Xu等2012)。在玉米中,SS基因的缺失导致胚乳退化,形成瘪粒(Chourey等1998)。水稻籽粒SS活性对提高产量具有重要作用,主要表现在加速籽粒中淀粉合成,促进同化物卸载和提高库强(sink strength)。Hirose等(2008)研究表明水稻籽粒灌浆期间,SS活性升高,淀粉的合成加速,有利于籽粒灌浆;另一方面,籽粒中蔗糖快速转化为淀粉,促使源-库端糖浓度梯度增加,从而促进同化物转运与卸载(Slewinski 2012),提高结实率。此外,Liang等(2001)发现SS活性与籽粒灌浆过程有直接联系,籽粒干重与SS活性呈显著正相关,因此SS活性的提高有利于增加库强。通过一些栽培措施,如灌浆期避免高温和弱光,灌浆初期喷施外源ABA,结实期控制土壤水分等,可以提高SS活性,从而促进茎鞘同化物转运,增加籽粒充实率和粒重(靳德明等2002;唐璐等2011;王志琴等2004)。

水稻中至少有6种SS基因(*Sus1*、*Sus2*、*Sus3*、*Sus4*、*Sus5*和*Sus6*),分别位于第3、6、7、3、6和2号染色体。根据基因表达特异性可将其分为3大类,*Sus1*组(*Sus1*, 2和3),*SusA*组(*Sus4*),新类型组(NG; *Sus5*和6)。*Sus1*主要在发育颖果的糊粉层中表达,*Sus2*在除胚乳细胞外的颖果其他部位均有表达,*Sus3*主要在胚乳细胞中表达,*Sus4*的表达量随着籽粒干重的增加而增加,新类型组的*Sus5*和*Sus6*除了叶鞘以外,其他组织都有表达,但表达量低于其他组类成员(Baud等2004; Hirose等2008)。*Sus1*组和*SusA*组在籽粒中表达,可能在籽粒灌浆过程发挥重要作用。各基因具体功能有待深入研究。

### 5 展望

充分利用水稻茎鞘中贮藏的非结构性碳水化合物,使其更多的向籽粒中运输,是水稻增产的重要途径。蔗糖的装载、运输、卸载以及籽粒中的储藏和利用等过程及机理的深入研究对充分利用

这一增产途径十分必要。目前研究表明禾谷类作物如小麦、大麦和玉米等蔗糖的装载主要通过质外体途径(Evert等1978, 1996; Aoki等2004), 水稻蔗糖的装载和卸载过程中, 共质体和质外体途径对蔗糖转运的贡献及其调节机理并不十分明确, 还需要更多的解剖学、生理学和分子证据。快速冷冻技术、高质量的电镜成像技术和基因表达分析技术等已趋于成熟, 这些先进技术的应用将有利于水稻同化物运输途径和相关基因与蛋白功能的阐明。

### 参考文献

- 陈晓亚, 薛红卫(2012). 植物生理与分子生物学(第4版). 北京: 高等教育出版社
- 靳德明, 王维金, 蓝盛银, 徐珍秀, 杨书化(2002). 重穗型杂交水稻籽粒灌浆过程中强势和弱势颖花内源IAA、ABA和GA水平的动态状况. 植物生理与分子生物学学报, 28 (3): 215~220
- 李天, 大彬力, 山岸彻, 佐佐木治人(2006a). 灌浆结实期弱光对水稻籽粒蔗糖及其降解酶活性的影响. 作物学报, 32 (6): 943~945
- 李天, 刘奇华, 大彬力, 山岸彻, 佐佐木治人(2006b). 灌浆结实期高温对水稻籽粒蔗糖及降解酶活性的影响. 中国水稻科学, 20 (6): 626~630
- 潘晓华, 李木英, 熊伟, 曹黎明(2000). 蔗糖和谷氨酰胺及植物激素对水稻离体培养穗淀粉积累的影响. 江西农业大学学报, 22 (1): 1~5
- 孙新, 赵学强, 施卫明(2008). 不同氮吸收效率水稻品种蔗糖代谢酶的活性比较. 安徽农业科学, 36 (14): 5750~5753
- 唐璐, 谢红, 吕冰, 梁建生(2011). 植物激素对杂交稻籽粒灌浆及蔗糖合酶活性的影响. 中国水稻科学, 25 (2): 182~188
- 王志琴, 叶玉秀, 杨建昌, 袁莉民, 王学明, 朱庆森(2004). 水稻灌浆期籽粒中蔗糖合成酶活性的变化与调节. 作物学报, 30 (7): 634~643
- 肖应辉, 陈立云, 余铁桥, 唐湘如, 罗利华(2001). 亚种间杂交稻穗颖节间组织与物质运转关系的研究. 作物学报, 27 (3): 392~396
- 于晓刚, 张文忠, 韩亚东, 黄丽丽, 徐海, 赵明辉, 高东昌, 徐正进, 陈温福(2010). 粳稻颖果维管束结构粒位间差异及其与品质性状的关系. 作物学报, 36 (7): 1198~1208
- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfield PR, Furbank RT (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol*, 44 (3): 223~232
- Aoki N, Scofield GN, Wang XD, Patrick JW, Offler CE, Furbank RT (2004). Expression and localisation analysis of the wheat sucrose transporter *TaSUT1* in vegetative tissues. *Planta*, 219 (1): 176~184
- Ayre BG (2011). Membrane-transport systems for sucrose in relation to whole-plant carbon partitioning. *Mol Plant*, 4 (3): 377~394
- Baud S, Vaultier MN, Rochat C (2004). Structure and expression profile of sucrose synthase multigene family in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 55 (396): 396~409
- Beddington J (2010). Food security: contributions from science to a new and greener revolution. *Phil Trans R Soc B*, 365 (1537): 61~71
- Braun DM (2012). SWEET! The pathway is complete. *Science*, 335 (6065): 173~174
- Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, Sosso D, Osorio S, Fernie AR, Frommer WB (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335 (6065): 207~211
- Cho JI, Lee SK, Ko S, Kim HK, Jun SH, Lee YH, Bhoo SH, Lee KW, An G, Hahn TR, Jean JS (2005). Molecular cloning and expression analysis of the cell wall invertase gene family in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 24 (4): 225~236
- Chourey PS, Taliencio EW, Carlson SJ, Ruan YL (1998). Genetic evidence that the two isozymes of sucrose synthase present in developing maize endosperm are critical, one for cell wall integrity and the other for starch biosynthesis. *Mol Gen Genet*, 259 (1): 88~96
- Cock JH, Yoshida S (1972). Accumulation of  $^{14}\text{C}$ -labelled carbohydrate before flowering and its subsequent redistribution and respiration in the rice plant. *Proc Crop Sci Soc Jpn*, 41 (2): 226~234
- Cui K, Peng S, Xing Y, Yu S, Xu C, Zhang Q (2003). Molecular dissection of the genetic relationships of source, sink and transport tissue with yield traits in rice. *Theor Appl Genet*, 106 (4): 649~658
- Eom JS, Choi SB, Ward JM, Jeon JS (2012). The mechanism of phloem loading in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Cells*, 33 (5): 431~438
- Evert RF, Eschrich W, Heyser W (1978). Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays* L. *Planta*, 138 (3): 279~294
- Evert RF, Russin WA, Botha CEJ (1996). Distribution and frequency of plasmodesmata in relation to photoassimilate pathways and phloem loading in the barley leaf. *Planta*, 198 (4): 572~579
- Fedoroff NV, Battisti DS, Beachy RN, Cooper PJM, Fischhoff DA, Hodges CN, Zhu JK (2010). Radically rethinking agriculture for the 21st century. *Science*, 327 (5967): 833~834
- Fisher DB (1978). An evaluation of the Munch hypothesis for phloem transport in soybean. *Planta*, 139 (1): 25~28
- Gesch RW, Vu JCV, Boote KJ, Allen LH, Bowes G (2002). Sucrose-phosphate synthase activity in mature rice leaves following changes in growth  $\text{CO}_2$  is unrelated to sucrose pool size. *New Phytol*, 154 (1): 77~84
- Gil L, Yaron I, Shalitin D, Sauer N, Turgeon R, Wolf S (2011). Sucrose transporter plays a role in phloem loading in CMV-infected melon plants that are defined as symplastic loaders. *Plant J*, 66 (2): 366~374
- Godfray H CJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Toulmin C (2010). Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 327 (5967): 812~818
- Hirano T, Uchida N, Azuma T, Yasuda T (1997). Relationship between export rate of photoassimilates and activation state of sucrose phosphate synthase in submerged floating rice. *Jpn J Crop Sci*, 66 (4): 675~681
- Hirose T, Imaizumi N, Scofield GN, Furbank RT, Ohsugi R (1997). cDNA cloning and tissue-specific expression of a gene for sucrose transporter from rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 38 (12): 1389~1396
- Hirose T, Scofield GN, Terao T (2008). An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice. *Plant Sci*, 174 (5): 534~543

- Hirose T, Takano M, Terao T (2002). Cell wall invertase in developing rice caryopsis: molecular cloning of *OsCINI* and analysis of its expression in relation to its role in grain filling. *Plant Cell Physiol*, 43 (4): 452~459
- Hussain MW, Allen LH Jr, Bowes G (1999). Up-regulation of sucrose phosphate synthase in rice grown under elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Photosynth Res*, 60 (2~3): 199~208
- Ishimaru K, Ono K, Kashiwagi T (2004). Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate gene strategy. *Planta*, 218 (3): 388~395
- Jin Y, Ni DA, Ruan YL (2009). Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level. *Plant Cell*, 21 (7): 2072~2089
- Knoblauch M, van Bel AJE (1998). Sieve tubes in action. *Plant Cell*, 10 (1): 35~50
- 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 (1): 37~56
- Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, Dédaldéchamp F, Allario T, Pourtau N, Bonnemain J, Laloi M, Coutos-Thévenot P, Maurousset L et al (2013). Source-to-sink transport and regulation by environmental factors. *Front Plant Sci*, 4: 272, doi: 10.3389/fpls.2013.00272
- Liang J, Zhang J, Cao X (2001). Grain sink strength may be related to the poor grain filling of *indica* × *japonica* rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiol Plant*, 112 (4): 470~477
- Liu GL, Mei HW, Yu XQ, Zou GH, Liu HY, Hu SP, Li MS, Wu JH, Chen L, Luo LJ (2008). QTL analysis of panicle neck diameter, a trait highly correlated with panicle size, under well-watered and drought conditions in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*, 174 (1): 71~77
- Lunn JE, MacRae E (2003). New complexities in the synthesis of sucrose. *Curr Opin Plant Biol*, 6 (3): 208~214
- Mullendore DL, Windt CW, Van As H, Knoblauch M (2010). Sieve tube geometry in relation to phloem flow. *Plant Cell*, 22 (3): 579~593
- Murayama S, Handa H (2007). Genes for alkaline/neutral invertase in rice: alkaline/neutral invertases are located in plant mitochondria and also in plastids. *Planta*, 225 (5): 1193~1203
- Nie P, Wang X, Hu L, Zhang H, Zhang J, Zhang Z, Zhang L (2010). The predominance of the apoplasmic phloem-unloading pathway is interrupted by a symplasmic pathway during Chinese jujube fruit development. *Plant Cell Physiol*, 51 (6): 1007~1018
- Pan JF, Cui KH, Wei D, Huang JL, Xiang J, Nie LX (2011). Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels. *Physiol Plant*, 141 (4): 321~331
- Patrick JW, Botha FC, Birch RG (2013). Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivations in plant. *Plant Biotechnol J*, 11 (2): 142~156
- Rennie EA, Turgeon R (2009). A comprehensive picture of phloem loading strategies. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (33): 14162~14167
- Ruan YL, Llewellyn DJ, Liu Q, Xu SM, Wu LM, Wang L, Furbank RT (2008). Expression of sucrose synthase in the developing endosperm is essential for early seed development in cotton. *Funct Plant Biol*, 35 (5): 382~393
- Sauer N (2007). Molecular physiology of higher plant sucrose transporters. *FEBS Lett*, 581 (12): 2309~2317
- Schulz A (2005). Role of plasmodesmata in solute loading and unloading. In: Oparka KJ (ed). *Plasmodesmata*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 135~161
- Scofield GN, Hirose T, Aoki N, Furbank RT (2007). Involvement of the sucrose transporter, *OsSUT1*, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *J Exp Bot*, 58 (12): 3155~3169
- Scofield GN, Hirose T, Gaudron JA, Furbank RT, Upadhyaya NM, Ohsugi R, Furbank RT (2002). Antisense suppression of the rice transporter gene, *OsSUT1*, leads to impaired grain filling and germination but does not affect photosynthesis. *Funct Plant Biol*, 29 (7): 815~826
- Slewinski TL (2012). Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *J Exp Bot*, 63 (13): 4647~4670
- Slewinski TL, Braun DM (2010). Current perspectives on the regulation of whole-plant carbohydrate partitioning. *Plant Sci*, 178 (4): 341~349
- Slewinski TL, Meeley R, Braun DM (2009). *Sucrose transporter1* functions in phloem loading in maize leaves. *J Exp Bot*, 60 (3): 881~892
- Slewinski TL, Zhang C, Turgeon R (2013). Structural and functional heterogeneity in phloem loading and transport. *Front Plant Sci*, 4: 244
- Sun Y, Lin Z, Reinders A, Ward JM (2012). Functionally important amino acids in rice sucrose transporter *OsSUT1*. *Biochemistry*, 51 (15): 3284~3291
- Terao T, Nagata K, Morino K, Hirose T (2010). A gene controlling the number of primary rachis branches also controls the vascular bundle formation and hence is responsible to increase the harvest index and grain yield in rice. *Theor Appl Genet*, 120 (5): 875~893
- Truernit E (2014). Phloem imaging. *J Exp Bot*, 65 (7): 1681~1688
- Turgeon R, Ayre BG (2005). Pathways and mechanisms of phloem loading. In: Holbrook NM, Zwieniecki MA (eds). *Vascular Transport in Plants*. Oxford: Elsevier/Academic, 45~67
- Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, He Z (2008). Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 40 (11): 1370~1374
- Xu SM, Brill E, Llewellyn DJ, Furbank RT, Ruan YL (2012). Over expression of a potato sucrose synthase gene in cotton accelerates leaf expansion, reduces seed abortion, and enhances fiber production. *Mol Plant*, 5 (2): 430~441
- Zhang LY, Peng YB, Sandrine PT, Fan Y, Lu YF, Lu YM, Gao XP, Shen YY, Delrot S, Zhang DP (2004). Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiol*, 135 (1): 574~586
- Zhang XY, Wang XL, Wang XF, Xia GH, Pan QH, Fan RC, Wu FQ, Yu XC, Zhang DP (2006). A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol*, 142 (1): 220~232