

水稻颖果灌浆过程中蔗糖运输的分子机制

朱玉昌¹, 马来², 缪其松³, 郑小江¹, 张德春⁴, 胡一兵^{2,*}

¹湖北民族学院生物科学与技术学院, 湖北恩施445000; ²南京农业大学资源与环境科学学院, 南京210095; ³河海大学水利水电学院, 南京210098; ⁴三峡大学生物技术研究中心, 湖北宜昌443002

摘要: 水稻灌浆是关系到品质和产量的重要生物学过程, 其颖果形态变化和蕴含的生理生化过程受到了广泛的关注和详细的研究。然而, 这些形态、生理生化过程背后的分子机制特别是对形成颖果最关键的原料蔗糖的运输过程还有很多问题需要回答。最近一些研究显示运输寡糖的SWEET蛋白和蔗糖-质子同向运输蛋白SUT一起在水稻颖果灌浆过程中的蔗糖运输环节发挥了重要作用, 特别是它们在母体与子代细胞之间的蔗糖传递方面有不可替代的功能。这些研究为彻底阐明水稻颖果形成中的同化物运输途径和机制提供了关键证据, 同时也为将来利用相关基因并调控其表达以提高水稻产量和品质奠定了分子基础。

关键词: 水稻; 灌浆; 蔗糖; 运输蛋白

1 引言

水稻籽粒(颖果)的营养主要以淀粉的形式贮存在胚乳中, 其淀粉含量约为籽粒重量的70%~80%。因此, 颖果灌浆的过程及结果是水稻产量和品质的决定性因素(Yoshida 1972)。

蔗糖不仅是高等植物体内光合产物运输的主要形式, 也是水稻等谷物类粮食作物籽粒内合成淀粉的主要原料。研究显示水稻授粉后颖果内蔗糖等可溶性糖的浓度快速增加, 子房授粉后约9 d, 颖果内蔗糖的含量达到顶峰, 随后逐渐下降(Singh和Juliano 1977)。谷物颖果胚乳内蔗糖在胚乳胞质溶液中形成腺嘌呤二核苷酸磷酸葡萄糖(ADP-G)和葡萄糖-6-磷酸(G-6-P)后被运入质体, 在质体内ADP-G (部分由G-6-P转化形成)合成直链或支链淀粉(Comparot-Moss和Denyer 2009)。与蔗糖含量从颖果发育早期达到顶峰开始逐渐下降相反, 淀粉含量则不断增加直至颖果发育成熟, 反映出胚乳内蔗糖转变成淀粉的生理过程。

2 蔗糖在胚珠维管束中运输

尽管已有的研究对水稻灌浆期间颖果内主要生理生化变化已经有较为透彻的阐述, 但长期以来对合成淀粉的原料蔗糖在发育的颖果中如何运输一直缺乏详细的了解。

首先一个问题是, 水稻叶片及其他绿色组织光合作用生成的同化产物以蔗糖的形式通过长距离运输到达子房胚珠维管束以后怎样传递到子代细胞, 特别是胚乳组织细胞。电镜观察显示, 水稻胚珠维管束的筛管和伴胞之间, 以及伴胞和相邻的薄壁细胞之间存在大量的胞间连丝(Oparka和

Gates 1981a, b), 因此, 胞间连丝是筛管和伴胞以及薄壁细胞间共质体运输的主要通道(Turgeon和Wolf 2009)。同时, 很多证据表明, 营养物质在胚珠维管束卸载时也存在质外体运输途径(Wang等2008; Zhang等2007)。不过, 这种质外体途径究竟是通过渗漏还是通过协助扩散来完成仍然没有可靠的依据和明确的结论。

3 蔗糖在母体和子代细胞间运输

除胚珠维管束外, 蔗糖如何从母体细胞由外向内运输直至进入子代细胞的问题也一直没有得到解决。研究显示, 同哺乳动物的胎儿与母体除了脐带联系胎盘以外彼此隔离一样, 被子植物亲代细胞和子代(胚和胚乳)细胞之间除了发育最初可以通过胚柄细胞联系以外也无其他共质体联系途径(Chen等2012)。这意味着其后营养物质在亲代和子代细胞之间必须依赖质外体途径运输。

电镜观察显示, 在水稻颖果发育的早期, 大部分珠心组织细胞退化并被吸收, 只有珠心表皮细胞留存下来。尽管最终这些细胞也将被吸收而消失, 但在颖果发育早期的蔗糖集中运输阶段, 留存的珠心表皮细胞和其内侧的糊粉层细胞直接接触。值得注意的是, 这两类细胞之间并无胞间连丝联系(Oparka和Gates 1981b; Bai等2015; Wu等2016)。因此, 蔗糖等营养物质的运输必须通过跨膜的方式才能完成在两类细胞间的运输(图1和

收稿 2017-03-21 修定 2017-06-12

资助 国家自然科学基金(31371596)和湖北省自然科学基金(2015CFC879)。

* 通讯作者(E-mail: huyb@njau.edu.cn)。

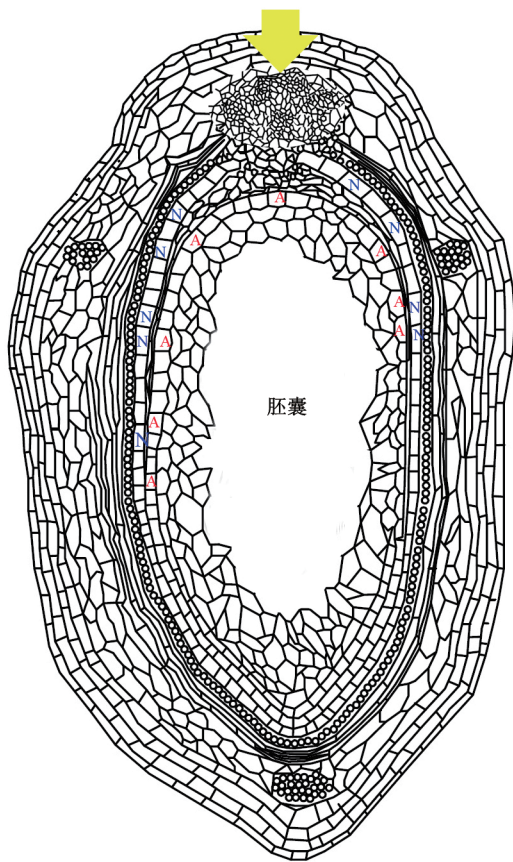


图1 水稻‘日本晴’发育的颖果(开花后5 d)中部横切面示意图

Fig.1 A schematic diagram of a developing rice caryopsis ('Nipponbare') at 5 d after pollination (traversed at the middle position of the caryopsis)

黄色箭头所指区域为胚珠维管束; N: 珠心表皮细胞; A: 糊粉层细胞。

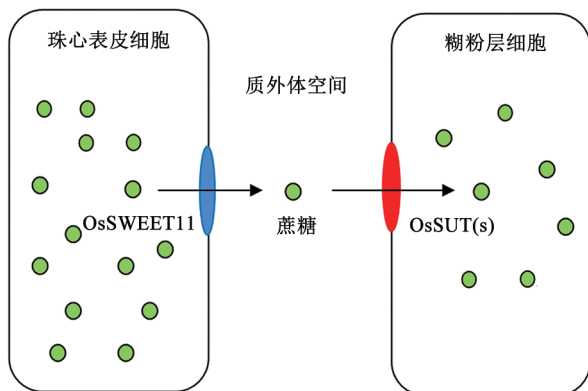


图2 SWEET和SUT蛋白运输蔗糖分子跨越水稻颖果内亲代-子代细胞之间的质外体示意图

Fig.2 A schematic figure to show SWEET and SUT members transport sucrose across the maternal-filial interface in rice caryopsis

2)。由于珠心表皮细胞是母体组织细胞,而糊粉层细胞则是子代细胞,营养物质包括蔗糖在这两种细胞间的运输代表了亲代-子代细胞之间的物质运输。实际上这个过程是分两步完成的。首先,蔗糖等分子需要从母体细胞即珠心表皮细胞运输出来,进入质外体空间。Oparka和Gates (1981b)提出珠心表皮细胞通过渗透或渗漏的方式将蔗糖卸载出来,供其内侧的糊粉层细胞(胚乳组织)吸收和利用。然而,对小麦颖果内蔗糖运输的研究提示此过程是以协助扩散方式进行的(Wang和Fisher 1995),而且蔗糖在此处顺着细胞内外浓度梯度运输,不需要消耗能量。不过,究竟是何种分子协助蔗糖扩散一直没有相关报道(Kühn和Grof 2010; De Schepper等2013; Braun等2014)。

蔗糖在母体和子代细胞间运输的第二阶段就是与母体细胞(珠心表皮细胞)相邻的子代细胞(糊粉层细胞)膜上的载体蛋白通过主动运输吸收质外体空间的蔗糖,从而完成蔗糖从母体组织细胞向亲代细胞转运的过程。以前就推测这个过程与SUT有关,因为在母体-子代细胞界面质外体空间的子代细胞一侧细胞膜上发现有蔗糖/质子及氨基酸/质子同向运输蛋白和质子-ATP酶共表达(Patrick和Offler 1995, 2001)。最近更多相关的详细证据使这个过程逐渐变得清晰起来(后面详述)。

4 SWEET、SUT蛋白的功能及其在颖果发育中的生理作用

细胞膜上寡糖(己糖和蔗糖)运输蛋白SWEET的发现为解决蔗糖由细胞内侧向细胞外侧质外体空间的协助运输问题提供了解决方案。SWEET是一类具有七次跨膜 α -螺旋的蛋白分子。这些蛋白在细胞水平上的功能是Chen等(2010)通过对拟南芥细胞膜上的功能未知蛋白进行筛选时发现的。值得注意的是, SWEET蛋白在运输寡糖时是顺着膜内外的寡糖浓度梯度进行的,在运输过程中不需要消耗能量,因此是一类协助运输的载体蛋白。这个特点也决定了这些蛋白运输底物的方向: 即当膜外寡糖浓度高于膜内的寡糖的浓度时,它们表现为Influx蛋白; 当膜内寡糖浓度高于膜外寡糖的浓度时,它们表现为Efflux蛋白(Chen等2010)。

2012年, Chen等发现拟南芥的AtSWEET11/12分布于叶片细小维管束的薄壁细胞内,其作用是

将叶片光合细胞通过胞间连丝运输到韧皮部的蔗糖从薄壁细胞中卸载,使之进入质外体空间,以便邻近的筛管细胞通过主动运输吸收蔗糖进入长距离运输通道。此后,他们进一步研究发现, *AtSWEET11/12*也在拟南芥种子形成过程中发挥作用。尽管敲除单个*SWEET*基因并未产生明显表型,但同时敲除*AtSWEET11/12/15*,导致种子发育的严重缺陷。不仅如此,他们的研究还显示*AtSWEET11*在拟南芥种子珠心表皮细胞内表达,但其功能并未得到明确的界定,因为单独敲除该基因无明显表型(Chen等2015)。尽管如此,这些的研究还是为探索*SWEET*蛋白在种子发育过程中的作用提供了重要的线索。

最近, Ma等(2017)在研究*AtSWEET11*的水稻同源基因*OsSWEET11*功能时发现,利用CRISPR-Cas9编辑敲除该基因后突变体水稻植株表现出种子灌浆明显不足、结实率、粒重下降的特点(Ma等2017)。实际上,以前就有学者在研究*Xa13*和*Os8N3* (*Xa13*和*Os8N3*为*OsSWEET11*的别名)的RNAi干扰植株时报道其结实率下降,种子发育不良,以及部分花粉败育的表型。不过,当时发现*Xa13*和*Os8N3*与水稻感染微生物病害相关,并且这个蛋白的功能涉及水稻花粉发育(Yang等2006; Chu等2006)。

Ma等(2017)通过GUS和GFP对*OsSWEET11*表达部位的详细研究显示该蛋白在颖果发育早期的珠心表皮细胞、胚珠维管束和横细胞内有强烈的表达。需要指出的是,这些细胞是颖果发育时蔗糖质外体运输的关键场所。除此之外,该蛋白还在胚珠维管束薄壁细胞、胚乳细胞、小穗的维管束和幼根内表达。通过对*OsSWEET11*三个不同突变体株系的颖果发育早期胚囊溶液的蔗糖及葡萄糖和果糖浓度进行HPLC测定,发现授粉以后5 d和7 d这两个时间点上颖果胚囊溶液中主要成分为蔗糖,并且突变体颖果胚囊溶液中蔗糖浓度明显低于野生型植株。此外,无论是野生型还是突变体,其颖果胚囊溶液中葡萄糖和果糖含量非常低,以至于在有的样品中检测不到。水稻成熟以后, *OsSWEET11*突变体株系颖果粒重下降,颖果内淀粉含量降低,并且结实率下降。扫描电镜观察显示,突变体颖果横断面上淀粉粒排列明显比野生型的疏松。同时突变体水稻的发育也受到轻微的推迟。

由于此前Chu等(2006)研究显示沉默*OsSWEET11*影响花粉活性,而敲除*OsSWEET11*后也导致突变体的结实率降低。为判断*OsSWEET11*突变体颖果发育不良的性状是突变体的花粉导致的还是子房导致的,或者是两者共同作用的结果, Ma等(2017)用野生型和*OsSWEET11*突变体分别作为父本和母本进行了杂交。结果显示以突变体做父本、野生型做母本的杂交颖果灌浆饱满;而以突变体做母本、野生型做父本的杂交颖果灌浆严重不足。这个结果说明*OsSWEET11*突变体颖果灌浆缺陷主要由子房引起。考虑到*OsSWEET11*在颖果内强烈表达,特别是在珠心表皮细胞内的表达,结合在异源系统人胚肾细胞和非洲爪蟾卵母细胞检测到的*OsSWEET11*运输蔗糖和葡萄糖的功能(Chen等2012), Ma等(2017)提出*OsSWEET11*蛋白在水稻颖果发育的早期对蔗糖从珠心表皮细胞向其内侧的质外体空间卸载中发挥了关键作用。必须说明的是,与*OsSWEET11*表达有部分重叠的*SWEET*同家族成员在此过程中也可能有一定的作用,因为敲除*OsSWEET11*后突变体内一些*SWEET*基因的表达量发生了变化。更重要的是,突变体颖果发育虽然受到严重影响,但仍然能够形成部分能育的种子(Ma等2017)。

值得注意的是, *OsSWEET11*在围绕胚珠维管束筛管和伴胞的薄壁细胞中表达提示它也负责将一部分蔗糖运输出来进入质外体空间(Ma等2017),即此前认为很可能是由渗透作用扩散到质外体空间的蔗糖。对于此处运输出来的蔗糖的作用及意义,目前还不清楚。考虑到这一区域内也有*OsCIN*等转化酶的表达(Hirose等2002),似乎可以这样设想,质外体空间的这些蔗糖随即被转化酶水解成葡萄糖和果糖,随后葡萄糖和果糖再被运输进入处于细胞分裂期的颖果胚囊中,为细胞的形成提供原料。因为细胞壁等纤维素类物质的结构单元即为葡萄糖,另一方面,葡萄糖和果糖还可以直接参与分解代谢,为细胞的发育提供能量(Comparot-Moss和Denyer 2012)。不仅如此, *OsSWEET11*蛋白还可能在蔗糖从胚乳细胞由外向内运输过程中发挥作用(Ma等2017)。

在颖果内母体与子代细胞接触的界面上,与蔗糖从珠心表皮细胞顺着浓度梯度卸载进入质外体空间不同,它们从质外体空间进入子代组织

胞(糊粉层细胞)是逆着蔗糖浓度梯度进行的,因此这个过程是一种需要消耗能量的主动运输。最近, Bai等(2015)通过对水稻SUT家族基因在颖果组织中表达的原位杂交分析发现, *OsSUT1/2/3/4*在正在形成的颖果糊粉层中表达,而且授粉后5 d *OsSUT1/3/4*这3个基因的表达受到糊粉层特异表达的转录因子NF-YB1调控。SUT蛋白具有蔗糖-质子同向运输的特点,并且这些SUT基因表达的蛋白也定位于细胞质膜上(Scofield等2002; Siao等2011; Sun等2012)。此外, Aiko等(2003)发现水稻SUT基因在颖果发育早期特别是从子房授粉开始到授粉后的5~7 d内表达量最高,其表达量随后下降以至到授粉20 d后几乎检测不到SUT表达。考虑到先前报道的沉默这些基因的植株相关表型(Ishimaru等2001; Scofield等2002, 2007), Bai等(2015)提出这些SUT蛋白在将蔗糖向胚乳装载过程中发挥作用。虽然目前还没有直接的实验证据,因为单独沉默*OsSUT1*或其他SUT基因并没有导致明显的灌浆缺陷,但将来构建水稻SUT基因的双基因突变以及多基因突变体有望观察到更多明确和有价值的结果。

综合SWEET和SUT蛋白的功能及其在水稻颖果形成早期的表达特点以及敲除或沉默这些基因产生的表型,可以得出这样的结论,即这两类载体蛋白共同完成了蔗糖在发育早期颖果中跨质外体运输的过程(图1和2)。虽然很多证据表明在母体组织中共质体运输是蔗糖运输的最常见的途径,甚至在从胚珠维管束向周围薄壁细胞运输过程中共质体运输是主要途径(Turgeon和Wolf 2009),但质外体途径是不可或缺的。因为编码胚珠维管束细胞壁上蔗糖转化酶OsCIN的基因被敲除后颖果发育异常(Hirose等2002; Wang等2008)。原因可能是发育早期的颖果内的细胞分裂需要有利于细胞分裂的己糖,随后细胞的分化和成熟则需要更多的有利于细胞分化的蔗糖(Weber等1997)。更重要的是,在蔗糖跨越母体和子代细胞之间运输时只有质外体途径,所以SWEET和SUT这两类蛋白的作用是不可替代的。

5 总结和展望

由于水稻OsSWEET11蛋白在颖果发育中生理功能的鉴定(Ma等2017),结合此前对SUT家族基因表达的分析(Bai等2015)和沉默SUT基因的表型,水稻发育早期的颖果中蔗糖运输的过程目前大体

上已经清楚。即在颖果发育早期,通过长距离运输到颖果胚珠维管束的蔗糖一部分从筛管伴胞复合体胞间连丝运输到胚珠维管束周围的薄壁细胞,随后在珠心突起部位进入珠心表皮细胞,在珠心表皮细胞与胚乳糊粉层连接的界面上(即母体-子代细胞界面),蔗糖先经OsSWEET11协助从细胞膜内运输出来进入质外体空间,在此过程中可能还有其他SWEET蛋白协同发挥作用(Ma等2017)。随后,位于糊粉层细胞膜上的OsSUTs以主动运输的方式将质外体空间的蔗糖与质子运入子代细胞(Bai等2015)。尽管如此,目前关于颖果发育过程中蔗糖运输的途径仍有部分细节尚待阐明,例如横细胞围绕在珠心表皮细胞之外,横细胞和珠心表皮细胞之间被一层不透水的角质层所隔离。在横细胞之间蔗糖由靠近胚珠维管束的区域向远离胚珠维管束的区域传递时是通过胞间连丝为主的共质体途径还是需要经质外体途径运输还不清楚。考虑到横细胞所处的位置与珠心表皮细胞的相似性,它们是否与珠心表皮细胞之间一样利用共质体途径传递蔗糖?将来电镜观察应该能够辨别这一点。另外,如前所述,在胚乳细胞之间蔗糖的运输是否也存在质外体途径还需要进一步的证据支持。更重要的是,虽然SWEET蛋白在水稻灌浆过程中的作用十分突出,但SWEET基因的表达受什么因素调控以及怎样调控目前还没有线索,将来如何在农业生产中有效利用这些蔗糖运输蛋白基因还有很多的工作要做。

参考文献

- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfield PR, Furbank RT (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol*, 44: 223–232
- Bai AN, Lu XD, Li DQ, Liu JX, Liu CM (2015). NF-YB1-regulated expression of sucrose transporters in aleurone facilitates sugar loading to rice endosperm. *Cell Res*, 25: 1–5
- Braun DM, Wang L, Ruan YL (2014). Understanding and manipulating sucrose phloem loading, unloading, metabolism, and signalling to enhance crop yield and food security. *J Exp Bot*, 65: 1713–1735
- Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, Takanaga H, Hartung ML, Qu XQ, Guo WJ, Kim JG, Underwood W, Chaudhuri B, et al (2010). Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 468: 527–532
- Chen LQ, Lin IW, Qu XQ, Sosso D, McFarlane HE, Londoño A, Samuels AL, Frommer WB (2015). A cascade of sequentially expressed sucrose transporters in the seed coat and endosperm

- provides nutrition for the Arabidopsis embryo. *Plant Cell*, 27: 607–619
- 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: 207–211
- Chu Z, Yuan M, Yao J, Ge X, Yuan B, Xu C, Li X, Fu B, Li Z, Benetzen JL, et al (2006). Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. *Genes Dev*, 20: 1250–1255
- Comparot-Moss S, Denyer K (2009). The evolution of the starch biosynthetic pathway in cereals and other grasses. *J Exp Bot*, 60: 2481–2492
- De Schepper V, De Swaef T, Bauweraerts I, Steppe K (2013). Phloem transport: a review of mechanisms and controls. *J Exp Bot*, 64: 4839–4850
- 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: 452–459
- Ishimaru K, Hirose T, Aoki N, Takahashi S, Ono K, Yamamoto S, Wu J, Saji S, Baba T, Ugaki M, et al (2001). Antisense expression of a rice sucrose transporter *OsSUT1* in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 42: 1181–1185
- Kühn C, Grof CP (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 288–298
- Ma L, Zhang D, Miao Q, Yang J, Xuan Y, Hu Y (2017). Essential role of sugar transporter *OsSWEET11* during the early stage of rice grain filling. *Plant Cell Physiol*, 58: 863–873
- Oparka KJ, Gates P (1981a). Transport of assimilates in the developing caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.): Ultrastructure of the pericarp vascular bundle and its connections with the aleurone layer. *Planta*, 151: 561–573
- Oparka KJ, Gates P (1981b). Transport of assimilates in the developing caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.): The pathways of water and assimilated carbon. *Planta*, 152: 388–396
- Patrick JW, Offler CE (1995). Post-sieve element transport of sucrose in developing seeds. *Aust J Plant Physiol*, 22: 681–702
- Patrick JW, Offler CE (2001). Compartmentation of transport and transfer events in developing seeds. *J Exp Bot*, 52: 551–564
- Scofield GN, Hirose T, Gaudron JA, Upadhyaya NM, Ohsugi R, Furbank RT (2002). Antisense suppression of the rice sucrose transporter gene, *OsSUT1*, leads to impaired grain filling and germination but does not affect photosynthesis. *Funct Plant Biol*, 29: 815–826
- 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: 3155–3169
- Siao W, Chen JY, Hsiao HH, Chung P, Wang SJ (2011). Characterization of *OsSUT2* expression and regulation in germinating embryos of rice seeds. *Rice*, 4: 39–49
- Singh R, Juliano BO (1977). Free sugars in relation to starch accumulation in developing rice grain. *Plant Physiol*, 59: 417–421
- Sun Y, Lin Z, Reinders A, Ward JM (2012). Functionally important amino acids in rice sucrose transporter *OsSUT1*. *Biochem*, 51: 3284–3291
- Turgeon R, Wolf S (2009). Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking. *Ann Rev Plant Biol*, 60: 207–221
- Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, Zhang L, He W, Lu B, Lin H, et al (2008). Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 40: 1370–1374
- Wang N, Fisher DB (1995). Sucrose release into the endosperm cavity of wheat grains apparently occurs by facilitated diffusion across the nucellar cell membranes. *Plant Physiol*, 109: 579–585
- Weber H, Borisjuk L, Heim U, Sauer N, Wobus U (1997). A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell*, 9: 895–908
- Wu X, Liu J, Li D, Liu CM (2016). Rice caryopsis development: Dynamic changes in different cell layers. *J Integr Plant Biol*, 58: 772–785
- Yang B, Sugio A, White FF (2006). *Os8N3* is a host disease-susceptibility gene for bacterial blight of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 10503–10508
- Yoshida S (1972). Physiological aspects of grain yield. *Ann Rev Plant Physiol*, 23: 437–464
- Zhang W-H, Zhou Y, Dibley KE, Tyerman SD, Furbank RT, Patrick JW (2007). Review: Nutrient loading of developing seeds. *Funct Plant Biol*, 34: 314–331

Molecular mechanism of sucrose transport in rice caryopsis during grain filling

ZHU Yu-Chang¹, MA Lai², MIAO Qi-Song³, ZHENG Xiao-Jiang¹, ZHANG De-Chun⁴, HU Yi-Bing^{2,*}

¹College of Biological Science and Technology, Hubei University for Nationalities, Enshi, Hubei 445000, China; ²College of Resources & Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ³College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, HoHai University, Nanjing 210098, China; ⁴Bio-technology Research Center, China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China

Abstract: Grain filling is a biological process essential for rice quality and productivity. The physiological and biochemical processes underlying the morphological variation of caryopsis during grain filling have been intensively investigated. The molecular mechanism of these processes, particular the mechanism of sugar transport for morphogenesis of the caryopsis, however, remains to be elucidated. Recently, several studies demonstrated that the sugar transporter protein SWEET and sucrose-proton symporter (SUT) collectively participated and played important and indispensable roles in sugar transport during rice grain filling, particularly in the transfer of sucrose from the maternal tissue to the filial tissue at the maternal-filial interface. These studies provided key evidence to elucidate the sugar transport mechanism during the caryopsis development. They also laid the molecular foundation for the improvement of rice quality and productivity in the future by adjusting the expression of these protein encoding genes.

Key words: rice; grain filling; sucrose; transporter

Received 2017-03-21 Accepted 2017-06-12

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31371596), and Natural Science Foundation of Hubei Province (Grant No. 2015CFC879).

*Corresponding author (E-mail: huyb@njau.edu.cn).