

综述 Reviews

水稻蔗糖韧皮部装载及其与产量形成的关系

李国辉, 周驰燕, 郭保卫, 魏海燕, 霍中洋, 戴其根, 张洪程, 许轲*

农业部长江流域稻作技术创新中心, 江苏省作物栽培生理重点实验室, 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 扬州大学水稻产业工程技术研究院, 江苏扬州225009

摘要: 水稻灌浆期叶片光合产物和花前茎鞘储存的非结构性碳水化合物以蔗糖的形式向穗转运, 是籽粒灌浆的物质来源。韧皮部装载是水稻叶片和茎鞘蔗糖向籽粒转运的第一个关键步骤。增强韧皮部装载有利于促进叶片和茎鞘蔗糖向籽粒高效转运, 是提高水稻产量的重要途径。本文重点综述了水稻蔗糖韧皮部装载策略、生理过程和关键蔗糖载体蛋白的基因表达及调控等研究进展, 并探讨了其与水稻产量形成的关系。

关键词: 水稻; 蔗糖; 韧皮部装载; 基因表达

水稻(*Oryza sativa*)是我国最重要的粮食作物之一, 当前人口增长、耕地面积减少和资源环境恶化给水稻增产带来巨大压力; 绿色增长已成为水稻生产的新趋势, 通过高投入和扩大种植面积来提高水稻产量已不现实(彭少兵2014; Cui等2018; 徐春春等2018)。进一步挖掘水稻自身的产量潜力来增加单产是保障水稻可持续增长的主要途径。从生物学上讲, 水稻高产途径有两条: 提高生物产量和提高收获指数。水稻产量形成的同化物来源于当前叶片的光合作用和抽穗前茎鞘储存的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC) (Yoshida 1972)。因此, 提高叶片和茎鞘中碳水化合物向籽粒高效转运进而提高收获指数是水稻高产的重要途径。

蔗糖是植物体内同化物运输的主要形式, 源端蔗糖经韧皮部装载、维管束长距离运输和韧皮部卸载三个步骤转运至库器官(如水稻籽粒) (李国辉和崔克辉2014)。蔗糖从薄壁细胞转移至韧皮部筛管的过程称为韧皮部装载(Zhang和Turgeon 2018)。韧皮部装载提高源库两端压力势差驱动蔗糖长距离运输是蔗糖向库器官转运的第一个关键步骤(Eom等2012)。研究表明增强水稻叶片蔗糖韧皮部装载, 能使更多的叶片光合产物转运到籽粒, 显著提高粒重和产量(Wang等2015)。茎鞘储存的同化物作为籽粒灌浆物质的另一重要来源, 对水稻产量的表观贡献率为0~40%, 受品种以及氮和水分等环境条件的影响而变化(Yang和Zhang

2010; Pan等2011; Li等2018), 但生产上部分品种茎鞘中同化物向籽粒转运低, 限制了产量潜力的发挥(Yang等2002), 其内在原因仍需进一步研究。最近Li等(2018)研究表明, 茎鞘中淀粉-蔗糖转变关键酶(α -淀粉酶、 β -淀粉酶和蔗糖磷酸合成酶的活性)与茎鞘同化物转运显著正相关, 这些酶为韧皮部装载提供前提物质准备。茎鞘中韧皮部装载机理及其与同化物转运和产量形成的关系目前缺乏足够信息。因此, 理解水稻叶片和茎鞘蔗糖韧皮部装载机理及调控途径, 是进一步挖掘水稻产量潜力、提高单产水平和选育高产品种的重要理论储备。

1 水稻叶片和茎鞘蔗糖韧皮部装载与同化物转运和产量形成

在维管束植物中, 韧皮部运输贡献了绝大部分植株生长和产量形成的物质需求。水稻中抽穗前茎鞘是临时库, 叶片光合产物在保障植株正常生长需求后主要以淀粉的形式储存在茎鞘中; 抽穗后, 茎鞘转变为源, 与功能叶片一起向籽粒供应同化物。叶片和茎鞘同化物首先装载进入韧皮部筛管, 然后在源库两端压力势差的驱动下以集流的形式从叶片和茎鞘(源)向籽粒(库)转运, 韧皮部

收稿 2019-04-01 修订 2019-07-01

资助 国家重点研发计划(2017YFD0301201和2018YFD0300802)、江苏省重点研发计划(BE2017343)和江苏高校优势学科建设工程。

* 通讯作者(xuke@yzu.edu.cn)。

的结构和功能特征影响集流。集流速率(R_f)与韧皮部水力导度(L_p)、横截面积(A)、同化物浓度(C)和源库两端压力势差($P_{source} - P_{sink}$)成正比, 即 $R_f = L_p AC(P_{source} - P_{sink})$, 水力导度(L_p)可用下述公式计算, 即 $L_p = \pi r^4 / 8\eta L$, 其中 r 和 L 分别为胞间连丝半径和长度, η 通过胞间连丝的溶液粘度(Lalonde等2003)。研究表明韧皮部水力传导能力($L_p A$)不是韧皮部运输速率的限制因素(Wardlaw 1990), 那么韧皮部装载在水稻叶片和茎鞘同化物转运过程中的作用就显得尤为重要, 高效的韧皮部装载一方面有利于提高源端的同化物浓度, 另一方面有利于增加源库两端的压力势差, 从而提高集流速率, 促进同化物向籽粒转运, 提高收获指数和产量。

2 水稻叶片和茎鞘蔗糖韧皮部装载的生理基础

水稻叶片和茎鞘同化物以蔗糖的形式装载和运输, 充足的蔗糖合成和积累是韧皮部装载的前提。蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS, EC 2.3.1.14)是蔗糖生物合成的关键限速酶(Okamura等2011), 其活性高低在一定程度上反映了源向库供应同化物的能力。花前茎鞘中储存的淀粉先水解成单糖, 然后再合成蔗糖向籽粒转运。淀粉水解主要由 α -淀粉酶(α -amylase, EC 3.2.1.1)和 β -淀粉酶(β -amylase, EC 3.2.1.2)催化完成。SPS和蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS, EC 2.4.1.13)共同参与了蔗糖合成。SS同时也具有水解蔗糖的功能。SS和转化酶(invertase, EC 3.2.1.26), 包括酸性转化酶(acid invertase, AI)和中性转化酶(neutral invertase, NI)主要参与蔗糖水解。研究表明, 低氮处理或在水稻中导入玉米(*Zea mays*) *ZmSPS*基因均提高了叶片SPS活性, 有利于产量形成(Ishimaru等2004; 李国辉和崔克辉2018); 低氮和适度土壤干旱可以提高水稻茎鞘 α -淀粉酶、 β -淀粉酶和SPS活性, 加速茎鞘淀粉水解和向蔗糖转变, 促进茎鞘同化物向籽粒转运(Yang等2001; Li等2018), 而氮水平对茎鞘SS、AI和NI活性均没有影响(Li等2018)。由此可见, α -淀粉酶、 β -淀粉酶、SPS、SS、AI和NI等关键酶共同调节叶片和茎鞘蔗糖含量, 尤其

是 α -淀粉酶、 β -淀粉酶和SPS的活性受水分和氮水平等栽培环境的调节, 它们在同化物向籽粒分配过程中起重要作用, 为韧皮部装载提供前提物质准备。

3 水稻蔗糖韧皮部装载策略及生理和分子机理

3.1 水稻叶片和茎鞘蔗糖韧皮部装载部位

叶片中小叶脉被认为是蔗糖韧皮部装载的主要部位, 而大(主)叶脉主要作为韧皮部长距离运输的通路(Bel 1993)。小叶脉的形态结构特征提供了重要证据: (1)小叶脉占整个叶片维管系统的80%~90%; (2)小叶脉更靠近叶肉细胞; (3)小叶脉的单位叶面积长度比大叶脉高一个数量级; (4)小叶脉韧皮部伴胞直径较大(Lalonde等2003)。生理和分子实验也提供了有力证据, 如用 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂小麦后叶片中 ^{14}C 标记的同化物主要从小叶脉装载(Altus和Canny 1982); 高蔗糖转运能力的蔗糖转运蛋白在小叶脉表达高(Weise等2000)。此外, 研究发现甜瓜中肌醇半乳糖苷合成酶(galactinol synthase)是小叶脉伴胞中特异表达酶(Haritatos等2000)。肌醇半乳糖苷是棉子糖族植物中一种常见的成分, 是合成低聚糖的半乳糖供体, 这些特征与韧皮部聚合物陷阱装载机理吻合。

水稻茎秆中维管束根据其形态分为大维管束(large vascular bundle, LVB)和小维管束(small vascular bundle, SVB)。LVB和SVB数量与茎鞘NSC转运、结实率、收获指数和产量密切相关(Terao等2010; 马均等2002; 王锋尖等2004)。Pan等(2011)研究发现SVB对茎鞘NSC转运和产量的贡献比LVB大。大、小维管束在茎鞘同化物转运中贡献差异的机理是什么? 茎鞘蔗糖韧皮部装载对大、小维管束是否具有选择性? 这些问题目前无法回答, 未来的研究需要在这方面进一步深入。李国辉等(2019)分析了不同水稻材料穗颈LVB和SVB的形态解剖结构特征及其与茎鞘同化物转运的关系, 表明LVB和SVB韧皮部的功能差异可能是它们对茎鞘同化物转运贡献差异的主要原因。Zhang等(2004, 2006)分别在苹果(*Malus domestica*)

和葡萄(*Vitis vinifera*)发育的早期和中期观察到小维管束(minor bundle)中筛管与伴胞间的胞间连丝密度和频率高于大维管束(major bundle)的, 因此, 小维管束中同化物共质体运输效率高于大维管束。在水稻中, 穗颈LVB和SVB是否存在类似的现象? 或者类似于叶片大、小叶脉存在功能分化? 这些问题需要更多的生理和分子实验予以证明, 例如在LVB和SVB的超微结构特征、LVB和SVB筛管-伴胞及其与周围薄壁细胞间的胞间连丝数量和结构、蔗糖转运蛋白的表达、LVB和SVB中蔗糖运输速率等方面展开深入研究。

3.2 水稻蔗糖韧皮部装载途径

目前植物中已经发现三种韧皮部装载途径: 聚合物陷阱途径、共质体途径和质外体途径(Zhang和Turgeon 2018)。聚合物陷阱途径中蔗糖通过胞间连丝从维管束鞘细胞进入居间细胞并在

其中转化为棉子糖和水苏糖等低聚糖, 再通过较大的胞间连丝进入筛管, 这一过程需要消耗能量(图1-A)。共质体途径也是通过胞间连丝运输, 这一途径中蔗糖从韧皮部薄壁细胞以被动扩散的方式进入筛管-伴胞复合体(sieve element-companion cell, SE-CC)(图1-B)。质外体途径是主动运输过程, 蔗糖在SWEET(sugar will eventually be exported transporters)蛋白协助下跨膜运输到细胞间隙, 再由蔗糖转运蛋白(sucrose transporter, SUT)跨膜转运到SE-CC(图1-C)。质外体运输速率(R_v)可以利用米氏方程计算得出(Lalonde等2003), 即 $R_v = [V_{max}C / (K_M + C)] + kC$, 其中 V_{max} 为最大运输速率, K_M 为米氏常数, C 为溶质浓度, k 为一级反应常数。对于质外体运输, 最大运输速率 V_{max} 由跨膜电化学梯度决定。

韧皮部装载具有可塑性, 不同的装载途径可以相互转变以适应生育进程和环境条件的变化, 保证植株内蔗糖转运畅通(Zhang等2006; Lemoine等2013)。不同氮水平会影响韧皮部装载, 玉米中发现氮亏缺条件的叶片韧皮部装载低于氮充足条件的, 氮亏缺条件下玉米叶片蔗糖共质体装载不受影响(胞间连丝数量和结构相似, 无闭塞), 但蔗糖转运蛋白表达下降; 另一方面, 氮亏缺条件下库容减小(籽粒数量和粒重下降)反馈抑制叶片蔗糖输出, 因此, 最终导致玉米叶片蔗糖韧皮部装载下降(Ning等2018)。而氮对水稻叶片和茎鞘中蔗糖韧皮部装载的影响及机理还需进一步研究。

禾谷类作物玉米的叶片蔗糖韧皮部装载采用质外体途径, 主要证据为: 第一, 叶片韧皮部SE-CC与周围细胞间几乎不存在胞间连丝(Evert等1978); 第二, 叶片筛管中蔗糖浓度显著高于光合细胞中蔗糖浓度(Weiner等1991); 第三, 蔗糖韧皮部装载受缺氧抑制, 是一个需要能量的过程(Thorpe和Minchin 1988); 第四, 与野生型相比, 玉米 $zmsut1$ 突变体植株叶片中 ^{14}C 标记的蔗糖在韧皮部装载降低(Slewinski等2009)。这些结果与主动装载的机理一致。其他植物如甘蔗(*Saccharum officinarum*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、小麦(*Triticum aestivum*)和黑麦草(*Lolium perenne*)等叶片中蔗糖韧皮部装载也采用质外体途径(Robinson-Beers和Evert 1991; Evert等1996; Aoki等2004; Berthier等2009)。

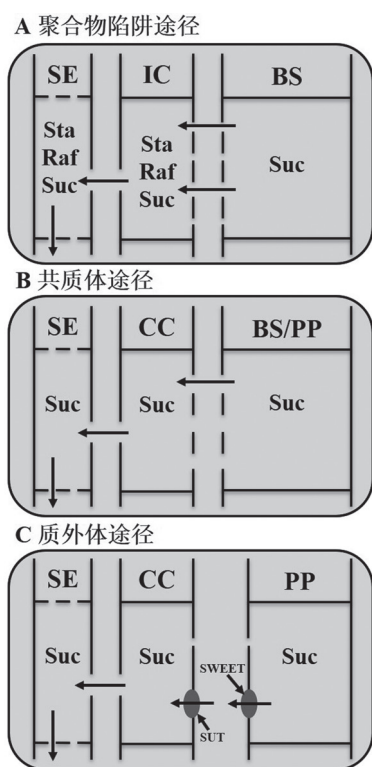


图1 植物蔗糖韧皮部装载途径

Fig.1 The pathway for phloem loading of sucrose in plant

参考Zhang和Turgeon (2018)并作修改。SE: 筛管; IC: 居间细胞; BS: 维管束鞘细胞; Sta: 水苏糖; Raf: 棉子糖; Suc: 蔗糖; CC: 伴胞; PP: 韧皮部薄壁细胞。

与玉米等其他作物不同, 水稻叶片蔗糖装载可利用共质体途径, 一方面叶片维管束薄壁细胞与伴胞之间存在胞间连丝(Botha等2008; Eom等2012), 另一方面采用荧光染料示踪实验发现羧基荧光素二醋酸酯[5(6)-carboxyfluorescein diacetate, CFDA] (CFDA进入植物体后只能在质体内运输)可以在韧皮部与周围的薄壁细胞间自由移动(Scofield等2007b), 进一步支持了水稻叶片共质体装载的可能性。然而, 研究表明水稻叶片中连接薄壁细胞和伴胞的胞间连丝频率仅为各类细胞间胞间连丝总频率的1.4%, 因此, 水稻叶片蔗糖韧皮部装载不能全部依赖于胞间连丝连接的共质体途径(Liesche和Schulz 2012), 其他装载途径是可能的。前人测定水稻叶片韧皮部汁液的化学组分时发现蔗糖是唯一鉴定到的糖类(Hayashi和Chino 1990), 因此, 水稻蔗糖韧皮部装载不采用聚合物陷阱途径。Hayashi和Chino (1990)测得韧皮部汁液中蔗糖浓度为205~754 mmol·L⁻¹, 但叶肉细胞中蔗糖的浓度并未被测定。如果同时测定的叶肉细胞中蔗糖浓度高于SE-CC, 那么叶片蔗糖韧皮部装载可能采用共质体途径, 反之, 则采用质外体途径。对氯汞苯磺酸(*p*-chloromercuribenzenesulfonic acid, PCMBs)是蔗糖跨膜运输的抑制剂, 能抑制蔗糖载体的活性(Wu等2017)。有学者建议对水稻叶片进行PCMBs敏感性检测来观察蔗糖韧皮部装载是否被抑制来证明水稻叶片是否采用质外体途径(Braun等2014)。SUT是质外体途径中蔗糖逆浓度梯度转运的必需载体, 前人采用免疫定位和基因表达等方法研究水稻SUT1基因的定位和功能表明其参与叶片韧皮部质外体装载(Scofield等2007a, b)。综上所述, 水稻叶片中蔗糖韧皮部装载可采用共质体途径或质外体途径, 或同时采用这两种途径, 而叶片蔗糖韧皮部装载的主要策略及内在机理仍不明确。研究表明水稻叶片中具有相对较高的蔗糖-淀粉浓度比(Winder等1998; Murchie等2002), 而植株叶片中高的蔗糖浓度是被动装载的一个判断特征(Rennie和Turgeon 2009), 因此, 在水稻叶片中, 蔗糖韧皮部装载更有可能是通过胞间连丝的被动扩散(Eom等2012), 但Braun等(2014)的综述文章持不同观点, 认为水稻可能主要利用质

外体途径装载蔗糖。因此, 阐明水稻叶片蔗糖主要装载策略仍需要更多结构、生理和分子实验的直接证据。此外, 目前对于水稻茎鞘中蔗糖韧皮部装载的研究尚未见报道, 有必要深入研究。

3.3 胞间连丝在蔗糖韧皮部装载中的作用

胞间连丝是聚合物陷阱途径和共质体途径中蔗糖运输的通道。蔗糖分子穿过胞间连丝是通过集流和扩散两种形式, 扩散和集流速率取决于胞间连丝的传导能力、胞间连丝两端的浓度梯度和压力梯度(Patrick 1997)。胞间连丝的传导能力与其水力导度密切相关(Lalonde等2003)。通过胞间连丝的扩散速率(R_d)可利用Fick第一定律进行计算, 即 $R_d=n[DA(C_1-C_2)/L]$, 其中 n 为韧皮部横截面上胞间连丝数量, D 为扩散系数, A 为韧皮部横截面积, C 为相连细胞间蔗糖浓度(C_1 和 C_2), L 为胞间连丝长度(Lalonde等2003)。胞间连丝的传导能力、数量、长度以及细胞间的浓度梯度等特征与植物种类、组织类型及其发育阶段有关, 对胞间连丝运输蔗糖的调节具有长期效应(Turgeon和Wolf 2009)。短期的调节则通过胞间连丝两端的浓度梯度实现。最近的研究表明活性氧(reactive oxygen species, ROS)是调控胞间连丝传导能力的重要因子, 低浓度H₂O₂降低ROS水平增加胞间连丝的通透性, 而高浓度H₂O₂增加ROS水平抑制了胞间连丝的传导能力(Bobik等2019; Sun等2019)。此外, Tylewicz等(2018)研究发现脱落酸(ABA)信号与胞间连丝的功能直接相关, ABA正调节胞间连丝的关闭, 从而影响蔗糖运输。因此, 通过H₂O₂和ABA调节胞间连丝开放-关闭和传导能力的可塑性是调控共质体运输的可行方法, 这为实现水稻产量和品质的改良提供了新的思路。胞间连丝特征的变化还与韧皮部运输途径的可塑性相关, 如在果实发育过程中韧皮部胞间连丝的数量会发生变化或胞间连丝通道会被阻塞, 共质体可以向质外体途径转变(Zhang等2006; Nie等2010)。胼胝质被认为是胞间连丝的重要组成部分, 在植株的不同生长阶段通过调控胞间连丝的开放-闭合来调节胞间连丝的结构和功能(Wu等2018; Sun等2019), 而水稻叶片和茎鞘韧皮部胼胝质的合成、动态调节机制及其对蔗糖装载的影响并不清楚。此外, 水稻叶

片和茎鞘韧皮部胞间连丝特征和变化规律及其与蔗糖韧皮部装载、同化物转运和产量形成的关系如何? 是否受栽培条件的影响? 这些问题仍需进一步研究。

3.4 水稻SWEET的功能及其在蔗糖韧皮部装载中的作用

SWEET蛋白在蔗糖质外体装载途径中扮演重要角色(图1-C)。SWEET是一类新型糖转运蛋白, 它将韧皮部薄壁细胞中蔗糖转运至质体外, 为SUT将蔗糖从质体外运输至SE-CC提供前提准备(Braun 2012; Chen 2014)。目前对SWEET功能的研究主要集中在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻等植物(胡丽萍等2017)。SWEET通过调控植物体内糖类化合物的运输、分配和贮藏, 参与植物生长发育的多个重要生理过程(Chen 2014; Chandran 2015)。研究表明拟南芥、水稻和玉米等植物基因组中分别包含17、21和23个SWEET基因(Braun 2012; Sosso等2015)。不同基因成员具有不同的组织表达特征, 可以调控不同糖的转运, 如拟南芥中*AtSWEET2*调控2-脱氧葡萄糖转运(Chen等2015), *AtSWEET17*调控果糖转运(Guo等2014), 而*AtSWEET11*、*AtSWEET12*和*AtSWEET16*可同时调控蔗糖、果糖和葡萄糖转运(Klemens等2013; Hir等2015)。在玉米和水稻中, *SWEET4*编码己糖转运蛋白, 是玉米和水稻驯化过程中的一个与糖转运调控相关的位点, 它在细胞壁转化酶下游起作用, 细胞壁转化酶将韧皮部来源的蔗糖水解为葡萄糖和果糖, 再由己糖转运蛋白运输到周围细胞(Sosso等2015)。近年来, 大量研究不断揭示各SWEET基因家族成员的功能。玉米中敲除*ZmSWEET13*后韧皮部装载受到抑制, 导致可溶性糖和淀粉在叶片中积累(Bezruczyk等2018)。拟南芥*AtSWEET11*和*AtSWEET12*定位于韧皮部薄壁细胞质膜, 被证明在蔗糖韧皮部质外体装载中起关键作用(Chen等2012)。水稻中*OsSWEET11*和*OsSWEET14*是拟南芥*AtSWEET11*和*AtSWEET12*的同源蛋白, 也是蔗糖转运载体, 在维管束细胞内表达(Chen等2012)。*OsSWEET11*和*OsSWEET14*的表达水平影响水稻叶片蔗糖输出速率(Wu等2018), 进而影响产量。敲除基因*OsSWEET11*后水稻籽粒变小, 在*ossweet14*

突变体植株中也发现籽粒变小的现象(Antony等2010; Ma等2017)。水稻SWEET还与植株抗病性密切相关, 白叶枯病原菌入侵水稻植株能诱导*OsSWEET11*表达上调, 利用其糖外排功能把更多的蔗糖转运到质体外, 为病菌增殖提供养分, 导致水稻发生白叶枯病(Yuan和Wang 2013; Chandran 2015)。目前的研究还不能确定水稻*OsSWEET11*和*OsSWEET14*在韧皮部薄壁细胞中表达, 但可以推测它们在蔗糖韧皮部装载过程中起重要作用。水稻SWEET基因家族各成员的功能和在蔗糖韧皮部装载中的作用、调控途径及其与产量形成的关系还需要更多的实验来阐明。进一步分析水稻SWEET基因家族的时空表达特征, 并结合基因敲除和转基因等方法研究各基因成员功能的重要手段。

3.5 水稻SUT的功能及其在蔗糖韧皮部装载中的作用

SUT是蔗糖质外体装载的重要载体, 定位于SE-CC质膜上(Kühn等1997), 将SWEET转运到质体外的蔗糖回收至SE-CC(图1-C)。例如, 玉米中SUT1在韧皮部伴胞中起装载蔗糖的作用, 也在其他类型细胞中负责从质体外回收蔗糖(Baker等2016)。SUT运输蔗糖由质膜 H^+ /ATPase产生的跨膜质子电化学势提供能量(Roitsch等2003)。因此, SUT参与的蔗糖运输过程对解偶联剂碳酰氰基间氯苯腙(carbonyl cyanidem-chlorophenylhydrazone, CCCP)和2,4-二硝基苯酚(2,4-dinitrophenol, DNP)敏感(Kühn等1999; Lemoine 2000)。水稻基因组中已经鉴定了5个SUT编码基因, 即*OsSUT1*、*OsSUT2*、*OsSUT3*、*OsSUT4*和*OsSUT5*, 它们在源叶都有表达(Aoki等2003)。Furbank等(2001)研究表明, 水稻结实期, 在发育的籽粒中*SUT1*基因及其编码蛋白有较高的表达, 该蛋白定位于糊粉层细胞和维管束薄壁细胞, 参与蔗糖卸载, 在蔗糖从韧皮部向库细胞运输过程中起重要作用。在成熟的水稻植株中, *OsSUT1*存在于所有的营养组织韧皮部, 包括叶片、叶鞘和节间到籽粒的整个同化物运输路径, 在灌浆期蔗糖长距离运输过程中*OsSUT1*从质体外回收蔗糖参与蔗糖韧皮部装载(Scofield等2007b)。此外, Sun等(2012)研究表明*OsSUT1*蛋白主要在叶片和叶鞘韧皮部筛管和伴胞中表达, 在

蔗糖韧皮部装载过程中扮演重要角色。然而, Eom等(2016)指出OsSUT1并不是叶片蔗糖质外体装载所必需的。敲除基因*OsSUT1*的水稻结实率下降, 而叶片碳水化合物含量没有变化(Scofield等2002), 表明可能有另外的SUT成员替代OsSUT1的功能。OsSUT5对蔗糖的亲合力高于OsSUT1, 对底物的特异性低于OsSUT1, 因此, 它有可能在蔗糖韧皮部装载中替代OsSUT1 (Sun等2010)。OsSUT2处于不同于OsSUT1的系统发育分支上(Reinders等2012), 定位于液泡膜(Schneider等2012), 在叶肉细胞中表达较高, 不在叶片韧皮部细胞表达, 因此不能弥补OsSUT1功能缺失带来的影响。OsSUT2在蔗糖从液泡向叶肉细胞转运过程中扮演重要角色, 为韧皮部装载提供蔗糖来源, 在*ossut2*突变体植株中发现其光合作用正常, 但叶片可溶性糖向外输出减少, 产量下降(Eom等2011)。研究发现*OsSUT3*在发育的花粉中大量表达, 利用OsSUT3启动子:GUS转基因水稻植株研究证实*OsSUT3*优先在花粉中表达, 这表明OsSUT3的功能是向发育的花粉转运蔗糖, 而不是在源器官装载蔗糖(Eom等2012)。OsSUT4和OsSUT5的功能目前尚不清楚(Lim等2006; Kühn和Grof 2010), 但不能排除它们在源器官韧皮部质外体装载过程中起作用。栽培环境可影响蔗糖质外体装载, 最近一项研究表明大豆(*Glycine max*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)和番茄(*Solanum lycopersicum*)等双子叶作物和水稻、小麦、玉米等单子叶作物在干旱、高温和盐胁迫等不同环境条件下能通过调节SUT转录水平来调控叶片蔗糖韧皮部装载和向外输出(Xu等2018)。因此, 不同栽培条件可作为水稻叶片和茎鞘蔗糖韧皮部装载的调控措施。运用细胞定位技术有助于阐明SUT在蔗糖韧皮部装载中的作用及调控途径, 如Nie等(2010)在研究枣(*Zizyphus jujuba*)果实发育过程中蔗糖卸载时, 利用免疫胶体金技术定位到细胞壁转化酶存在于韧皮部筛管、伴胞和薄壁细胞的细胞壁中, 并且随果实的发育进程其数量增加, 表明枣果实发育后期蔗糖以质外体卸载为主, 细胞壁转化酶发挥重要作用。此外, SUT与水稻产量形成的关系还需进一步研究。

4 展望

水稻绿色发展是未来的发展趋势, 在较少的投入背景下获得更高的产量是水稻科学家面临的巨大挑战。近年来的研究表明提高蔗糖韧皮部装载, 促进叶片和茎鞘同化物向籽粒高效转运成为水稻增产的有效途径(Wang等2015; Pan等2011; Li等2018), 因此, 深入研究并阐明水稻蔗糖韧皮部装载机理及调控途径具有重要意义。Wang等(2015)研究表明提高水稻叶片蔗糖装载改善产量源于库容增加(粒长、粒宽和粒重显著增加); 另外, 该研究还发现改善叶片的光合作用能增加蔗糖向籽粒分配, 并且增加叶片蔗糖韧皮部装载促进了叶片中蔗糖的生物合成, 从而在叶片蔗糖向外输出增加情况下维持蔗糖水平的稳定, 因此, 增加水稻叶片蔗糖韧皮部装载可以同时改善源库特征进而增加产量。然而, 水稻叶片蔗糖韧皮部装载的内在机理和调控机制仍需要进一步阐明。

尽管相关研究在多种作物中已经开展, 但在水稻中蔗糖韧皮部装载的研究仍有很多工作要做。首先, 水稻叶片中蔗糖韧皮部装载的主要策略及调控途径并不明确, 同时茎鞘中蔗糖韧皮部装载机理的研究仍然缺乏; 叶片和茎鞘在水稻灌浆期都作为源, 它们的韧皮部装载途径及机理是否存在差异, 这些问题亟待解决。第二, 水稻维管束韧皮部超微结构的研究仍需深入, 胞间连丝作为共质体装载途径中蔗糖的运输通道, 其结构、数量和运输能力随生育期的变化规律及其与产量形成的关系如何, 需要进一步研究。第三, SWEET和SUT都是质外体装载途径中重要的蔗糖载体, 它们的基因及蛋白的功能解析是重要的研究内容, 目前为止对于SUT的研究较多, 然而OsSUT4和OsSUT5在蔗糖韧皮部装载中的功能仍不清楚; SWEET是新型糖转运蛋白, 其基因及蛋白家族成员多, 对它们生理和分子功能的解析是近年来水稻及其他作物中的研究热点, 更多深入的研究是必要的。第四, 栽培环境是影响水稻生产的重要因素, 对水稻蔗糖韧皮部装载的影响及机理也需要给予足够的重视和研究, 进一步的研究可选用不同基因型水稻品种, 采用单一变量控制法研究

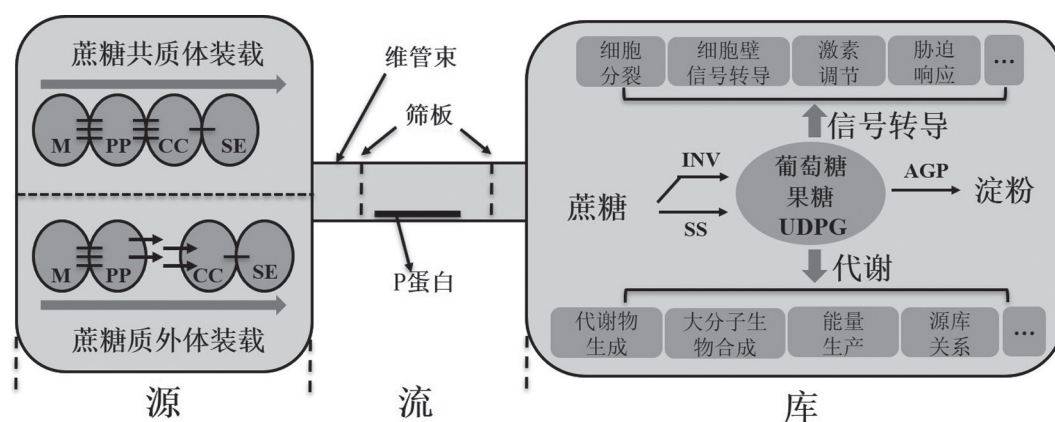


图2 水稻植株蔗糖运输、分配、代谢和信号调控途径

Fig.2 The regulation pathway for translocation, distribution, metabolism and signaling of sucrose in rice

参考Braun等(2014)并作修改。M: 叶肉细胞; PP: 韧皮部薄壁细胞; CC: 伴胞; SE: 筛管; INV: 转化酶; SS: 蔗糖合成酶; AGP: 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶。

各种环境条件对蔗糖共质体和质外体装载途径的影响及机理。

蔗糖的运输和分配是水稻产量形成的物质基础, 这个过程包括源端韧皮部装载、维管束运输和库端韧皮部卸载, 改善水稻产量必须从细胞到整个植株的水平上来理解蔗糖运输和分配的机理和调控途径。要实现调控水稻韧皮部装载, 首先要阐明蔗糖进入维管束的主要途径。水稻茎鞘维管束分化为大、小维管束两种类型, 并且它们对蔗糖转运具有显著的功能差异(Pan等2011; 李国辉等2019), 蔗糖如何利用大、小维管束进行高效运输, 进一步的研究可从超微结构和分子水平进行, 如阐明大、小维管束筛板孔的大小、数量和阻塞情况(Mullendore等2010)、韧皮部特异蛋白(P蛋白)的表达和功能等(Lee等2014)。库端蔗糖的快速利用和储存有利于促进蔗糖的运输, 阐明籽粒中蔗糖代谢和信号调控途径十分必要。由此可见, 理解并调控蔗糖韧皮部装载、运输、卸载、代谢和信号调控是实现水稻增产和保证粮食安全的重要途径(图2)。

参考文献(References)

- Altus DP, Canny MJ (1982). Loading of assimilates in wheat leaves. I. The specialization of vein types for separate activities. *Funct Plant Biol*, 9: 571–581
- Antony G, Zhou J, Huang S, et al (2010). Rice *xa13* recessive

resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene *Os-11N3*. *Plant Cell*, 22: 3864–3876

- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, et al (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol*, 44: 223–232
- Aoki N, Scofield GN, Wang XD, et al (2004). Expression and localisation analysis of the wheat sucrose transporter *Ta-SUT1* in vegetative tissues. *Planta*, 219: 176–184
- Baker RF, Leach KA, Boyer NR, et al (2016). Sucrose transporter *ZmSut1* expression and localization uncover new insights into sucrose phloem loading. *Plant Physiol*, 172: 1876–1898
- Bel AJEV (1993). Strategies of phloem loading. *Annu Rev Physiol*, 44: 253–281
- Berthier A, Marie D, Véronique A, et al (2009). Activation of sucrose transport in defoliated *Lolium perenne* L.: an example of apoplastic phloem loading plasticity. *Plant Cell Physiol*, 50: 1329–1344
- Bezruczyk M, Hartwig T, Horschman M, et al (2018). Impaired phloem loading in *zmsweet13a, b, c* sucrose transporter triple knock-out mutants in *Zea mays*. *New Phytol*, 218: 594–603
- Bobik K, Fernandez JC, Hardin SR, et al (2019). The essential chloroplast ribosomal protein uL15c interacts with the chloroplast RNA helicase ISE2 and affects intercellular trafficking through plasmodesmata. *New Phytol*, 221: 850–865
- Botha CEJ, Aoki N, Scofield GN, et al (2008). A xylem sap retrieval pathway in rice leaf blades: evidence of a role for endocytosis? *J Exp Bot*, 59: 2945–2954

- Braun DM (2012). Plant science. SWEET! The pathway is complete. *Science*, 335: 173–174
- 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
- Chandran D (2015). Co-option of developmentally regulated plant SWEET transporters for pathogen nutrition and abiotic stress tolerance. *IUBMB Life*, 67: 461–471
- Chen H, Huh JH, Yu Y, et al (2015). The Arabidopsis vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection. *Plant J*, 2: 1046–1058
- Chen L (2014). SWEET sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition. *New Phytol*, 201: 1150–1155
- Chen L, Qu X, Hou B, et al (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335: 207–211
- Cui Z, Zhang H, Chen X, et al (2018). Pursuing sustainable productivity with millions of smallholder farmers. *Nature*, 555: 363–366
- Eom JS, Cho JI, Reinders A, et al (2011). Impaired function of the tonoplast-localized sucrose transporter in rice, OsSUT2, limits the transport of vacuolar reserve sucrose and affects plant growth. *Plant Physiol*, 157: 109–119
- Eom JS, Choi SB, Ward JM, et al (2012). The mechanism of phloem loading in rice (*Oryza sativa*). *Mol Cells*, 33: 431–438
- Eom JS, Nguyen CD, Lee DW, et al (2016). Genetic complementation analysis of rice sucrose transporter genes in Arabidopsis *SUC2* mutant *atsuc2*. *J Plant Biol*, 59: 231–237
- Evert RF, Eschrich W, Heyser W (1978). Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays* L. *Planta*, 138: 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: 572–579
- Furbank RT, Scofield GN, Hirose T, et al (2001). Cellular localisation and function of a sucrose transporter *OsSUT1* in developing rice grains. *Aust J Plant Physiol*, 28: 1187–1196
- Guo W, Reka N, HsinYC, et al (2014). SWEET17, a facilitative transporter, mediates fructose transport across the tonoplast of Arabidopsis roots and leaves. *Plant Physiol*, 164: 777–789
- Haritatos E, Ayre BG, Turgeon R (2000). Identification of phloem involved in assimilate loading in leaves by the activity of the galactinol synthase promoter. *Plant Physiol*, 123: 929–937
- Hayashi H, Chino M (1990). Chemical composition of phloem sap from the uppermost internode of the rice plant. *Plant Cell Physiol*, 31: 247–251
- Hir RL, Spinner L, Klemens PAW, et al (2015). Disruption of the sugar transporters AtSWEET11 and AtSWEET12 affects vascular development and freezing tolerance in Arabidopsis. *Mol Plant*, 8: 1687–1690
- Hu L, Zhang F, Xu H, et al (2017). Research advances in the structure, function and regulation of *SWEET* gene family in plants. *Biotech Bull*, 33: 27–37 (in Chinese with English abstract) [胡丽萍, 张峰, 徐惠等(2017). 植物 *SWEET* 基因家族结构、功能及调控研究进展. *生物技术通报*, 33: 27–37]
- Ishimaru K, Ono K, Kashiwagi T (2004). Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate-gene strategy. *Planta*, 218: 388–395
- Klemens PA, Patzke K, Deitmer J, et al (2013). Overexpression of the vacuolar sugar carrier AtSWEET16 modifies germination, growth, and stress tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 163: 1338–1352
- Kühn C, Berker L, Burkle L, et al (1999). Update on sucrose transport in higher plants. *J Exp Bot*, 50: 935–953
- Kühn C, Franceschi VR, Schulz A, et al (1997). Macromolecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements. *Science*, 275: 1298–1300
- Kühn C, Grof CPL (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 288–298
- Lalonde S, Tegeder M, Throne-Holst M, et al (2003). Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell Environ*, 26: 37–56
- Lee JR, Boltz KA, Lee SY (2014). Molecular chaperone function of *Arabidopsis thaliana* phloem protein 2-A1, encodes a protein similar to phloem lectin. *Biochem Biophys Res Commun*, 443: 18–21
- Lemoine R (2000). Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *Biochim Biophys Acta*, 1465: 246–262
- Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, et al (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Front Plant Sci*, 4: 272
- Li G, Cui K (2014). Sucrose translocation and its relationship with grain yield formation in rice. *Plant Physiol J*, 50: 735–740 (in Chinese with English abstract) [李国辉, 崔克辉(2014). 水稻蔗糖转运与产量形成的关系. *植物生理学报*, 50: 735–740]
- Li G, Cui K (2018). The effect of nitrogen on leaf sucrose phosphate synthase and its relationships with assimilate accumulation and yield in rice. *Plant Physiol J*, 54: 1195–1204 (in Chinese with English abstract) [李国辉,

- 崔克辉(2018). 氮对水稻叶蔗糖磷酸合成酶的影响及其与同化物积累和产量的关系. *植物生理学报*, 54: 1195–1204]
- Li G, Hu Q, Shi Y, et al (2018). Low nitrogen application enhances starch-metabolizing enzyme activity and improves accumulation and translocation of non-structural carbohydrates in rice stems. *Front Plant Sci*, 9: 1128
- Li G, Zhang G, Cui K (2019). Characteristics of vascular bundles of peduncle and its relationship with translocation of stem assimilates and yield in rice. *Plant Physiol J*, 55: 329–341 (in Chinese with English abstract) [李国辉, 张国, 崔克辉(2019). 水稻穗颈维管束特征及其与茎鞘同化物转运和产量的关系. *植物生理学报*, 55: 329–341]
- Liesche J, Schulz A (2012). In vivo quantification of cell coupling in plants with different phloem-loading strategies. *Plant Physiol*, 159: 355–365
- Lim JD, Cho JI, Park YI, et al (2006). Sucrose transport from source to sink seeds in rice. *Physiol Plantarum*, 126: 572–584
- Ma J, Ma W, Zhou K, et al (2002). The characteristics of the tissues of the first internode and their relations to the grain-filling for the different panicle types of rice. *Acta Agron Sin*, 28: 215–220 (in Chinese with English abstract) [马均, 马文波, 周开达等(2002). 水稻不同穗型品种穗颈节间组织与籽粒充实特性的研究. *作物学报*, 28: 215–220]
- Ma L, Zhang D, Miao Q, et al (2017). Essential role of sugar transporter OsSWEET11 during the early stage of rice grain filling. *Plant Cell Physiol*, 58: 863–873
- Mullendore DL, Windt CW, Van As H, et al (2010). Sieve tube geometry in relation to phloem flow. *Plant Cell*, 22: 579–593
- Murchie EH, Yang J, Hubbart S, et al (2002). Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? *J Exp Bot*, 53: 2217–2224
- Nie P, Wang X, Hu L, et al (2010). The predominance of the apoplasmic phloem-unloading pathway is interrupted by a symplasmic pathway during Chinese jujube fruit development. *Plant Cell Physiol*, 51: 1007–1018
- Ning P, Yang L, Li C, et al (2018). Post-silking carbon partitioning under nitrogen deficiency revealed sink limitation of grain yield in maize. *J Exp Bot*, 69: 1707–1719
- Okamura M, Aoki N, Hirose T, et al (2011). Tissue specificity and diurnal change in gene expression of the sucrose phosphate synthase gene family in rice. *Plant Sci*, 181: 159–166
- Pan J, Cui K, Wei D, et al (2011). Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels. *Physiol Plantarum*, 141: 321–331
- Patrick JW (1997). Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 191–222
- Peng S (2014). Reflection on China's rice production strategies during the transition period. *Sci Sin Vitae*, 44: 845–850 (in Chinese with English abstract) [彭少兵(2014). 对转型时期水稻生产的战略思考. *中国科学: 生命科学*, 44: 845–850]
- Reinders A, Sivitz AB, Ward JM (2012). Evolution of plant sucrose uptake transporters. *Front Plant Sci*, 3: 22
- Rennie EA, Turgeon R (2009). A comprehensive picture of phloem loading strategies. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 14162–14167
- Robinson-Beers K, Evert RF (1991). Ultrastructure of and plasmodesmatal frequency in mature leaves of sugarcane. *Planta*, 184: 291–306
- Roitsch T, Balibrea ME, Hofmann M, et al (2003). Extracellular invertase: key metabolic enzyme and PR protein. *J Exp Bot*, 54: 513–524
- Schneider S, Hulpke S, Schulz A, et al (2012). Vacuoles release sucrose via tonoplast-localised SUC4-type transporters. *Plant Biol*, 14: 325–336
- Scofield GN, Aoki N, Hirose T, et al (2007a). The role of the sucrose transporter, OsSUT1, in germination and early seeding growth and development of rice plants. *J Exp Bot*, 58: 483–495
- Scofield GN, Hirose T, Aoki N, et al (2007b). Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *J Exp Bot*, 58: 3155–3169
- Scofield GN, Hirose T, Gaudron JA, et al (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
- Slewiniski TL, Meeley R, Braun DM (2009). Sucrose transporter1 functions in phloem loading in maize leaves. *J Exp Bot*, 60: 881–892
- Sosso D, Dangping L, Qin-Bao L, et al (2015). Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat Genet*, 47: 1489–1493
- Sun Y, Huang D, Chen X (2019). Dynamic regulation of plasmodesmatal permeability and its application to horticultural research. *Hortic Res*, 6: 47
- Sun Y, Lin Z, Reinders A, et al (2012). Functionally important amino acids in rice sucrose transporter OsSUT1. *Biochemistry*, 51: 3284–3291
- Sun Y, Reinders A, LaFleur KR, et al (2010). Transport activity of rice sucrose transporters OsSUT1 and OsSUT5. *Plant Cell Physiol*, 51: 114–122
- Terao T, Nagata K, Morino K, et al (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: 875–893
- Thorpe MR, Minchin PEH (1988). Phloem loading and transport of endogenously or exogenously labelled photo-assimilate in bean, beet, maize and cucurbit. *J Exp Bot*, 39: 1709–1721
- Turgeon R, Wolf S (2009). Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 207–221
- Tylewicz S, Petterle A, Marttila S, et al (2018). Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA acting on cell-cell communication. *Science*, 360: 212–215
- Wang F, Huang Y, Li D, et al (2004). Analysis on the correlation among morphological anatomic traits in rice. *Acta Agric Univ Jiangxiensis*, 26: 477–484 (in Chinese with English abstract) [王锋尖, 黄英金, 李德荣等(2004). 水稻形态解剖结构性状间的相关分析研究. *江西农业大学学报*, 26: 477–484]
- Wang L, Lu Q, Wen X, et al (2015). Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size. *Plant Physiol*, 169: 2848–2862
- Wardlaw IF (1990). The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol*, 116: 341–381
- Weiner H, Blechschmidt-Schneider S, Mohme H, et al (1991). Phloem transport of amino acids, comparison of amino acid contents of maize leaves and of the sieve tube exudates. *Plant Physiol Bioch*, 29: 19–23
- Weise A, Barker L, Kühn C, et al (2000). A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants. *Plant Cell*, 12: 1345–1355
- Winder TL, Sun J, Okita TW, et al (1998). Evidence for the occurrence of feedback inhibition of photosynthesis in rice. *Plant Cell Physiol*, 154: 665–677
- Wu H, Marhadour S, Lei Z, et al (2017). Use of D-glucose-fenpiclonil conjugate as a potent and specific inhibitor of sucrose carriers. *J Exp Bot*, 68: 5599–5613
- Wu S, Ritesh K, Bagus B, et al (2018). Callose balancing at plasmodesmata. *J Exp Bot*, 69: 5325–5339
- Wu YF, Lee SK, Yoo YC, et al (2018). Rice transcription factor OsDOF11 modulates sugar transport by promoting expression of *sucrose transporter* and *SWEET* genes. *Mol Plant*, 11: 833–845
- Xu C, Ji L, Chen Z, et al (2018). Trends of green development of rice production in China. *Chin Bull Life Sci*, 30: 1146–1154 (in Chinese with English abstract) [徐春春, 纪龙, 陈中督等(2018). 中国水稻生产发展的绿色趋势. *生命科学*, 30: 1146–1154]
- Xu Q, Chen S, Ren Y, et al (2018). Regulation of sucrose transporters and phloem loading in response to environmental cues. *Plant Physiol*, 176: 930–945
- Yang J, Zhang J (2010). Crop management techniques to enhance harvest index in rice. *J Exp Bot*, 61: 3177–3189
- Yang J, Zhang J, Liu L, et al (2002). Carbon remobilization and grain filling Japonica/Indica hybrid rice subjected to postanthesis water deficits. *Agron J*, 94: 102–109
- Yang J, Zhang J, Wang Z, et al (2001). Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling. *J Exp Bot*, 52: 2169–2179
- Yoshida S (1972). Physiological aspects of grain yield. *Annu Rev Plant Physiol*, 23: 437–464
- Yuan M, Wang S (2013). Rice MtN3/Saliva/SWEET family genes and their homologs in cellular organisms. *Mol Plant*, 6: 665–674
- Zhang CK, Turgeon R (2018). Mechanisms of phloem loading. *Curr Opin Plant Biol*, 43: 71–75
- Zhang L, Peng Y, Pelleschi-Travier, et al (2004). Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiol*, 135: 574–586
- Zhang X, Wang X, Wang X, et al (2006). A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol*, 142: 220–232

Sucrose phloem loading and its relationship with grain yield formation in rice

LI Guo-Hui, ZHOU Chi-Yan, GUO Bao-Wei, WEI Hai-Yan, HUO Zhong-Yang, DAI Qi-Gen, ZHANG Hong-Cheng, XU Ke*

Innovation Center of Rice Cultivation Technology in Yangtze River Valley of Ministry of Agriculture, Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology, Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Research Institute of Rice Industrial Engineering Technology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstract: Yield formation of rice depend on sucrose that produced in, and translocated from photosynthetically active leaves and stems with non-structural carbohydrates stored prior to heading. Phloem loading of sucrose is the first crucial step for transporting of sucrose to grains. Enhancing phloem loading is beneficial for improving the translocation of sucrose from leaves and stems to grains, which is important way for increasing rice yield. This article reviews the research advances in strategies of phloem loading, physiological process and gene expressions of key sucrose transporters in rice, and we discuss the relationship of sucrose phloem loading with grain yield formation in rice.

Key word: rice; sucrose; phloem loading; gene expression

Received 2019-04-01 Accepted 2019-07-01

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0301201 and 2018YFD0300802), the Key Research and Development Program of Jiangsu Province (BE2017343), and the Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD).

*Corresponding author (xuke@yzu.edu.cn).