

DOI: 10.13376/j.cblls/2021013

文章编号: 1004-0374(2021)01-0111-10

水稻茎鞘非结构性碳水化合物转运机理及栽培调控研究进展

周驰燕, 李国辉*, 许轲*, 郭保卫, 戴其根, 霍中洋, 魏海燕, 张洪程
(扬州大学水稻产业工程技术研究院, 农业农村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225009)

摘要: 非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是参与水稻能量代谢的主要物质和维持水稻生长发育及响应环境调控的重要因子。蔗糖作为水稻茎鞘NSC代谢中心物质,是水稻灌浆期叶片光合产物和花前茎鞘中储存的NSC向穗部转运的主要形式,是籽粒灌浆的主要同化物来源。理解水稻蔗糖分配、转运机理及栽培环境调控途径对充分利用茎鞘NSC提高水稻产量具有重要意义。该文重点综述了水稻茎鞘NSC再分配及关键酶、蔗糖转运机理和调控,以及温度、水分和氮素等栽培环境对茎鞘NSC调控的研究进展,并对未来研究方向进行了展望。

关键词: 水稻; 非结构性碳水化合物; 蔗糖; 转运; 茎鞘

中图分类号: Q945.78; S511.01 文献标志码: A

Advances in translocation mechanism and cultivation regulation of non-structural carbohydrate in rice stem and sheath

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

(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 225009, China)

Abstract: Non-structural carbohydrate (NSC) is the main substance involved in rice energy metabolism, and also an important factor in maintaining rice development and responding to environmental regulation. Sucrose is not only the metabolic center of NSC in rice stem and sheath, but also the main transport form of photosynthetic products in leaves and NSC stored in stems and sheaths before anthesis to panicle, and the main assimilate source of grain filling. Therefore, it is of great significance to understand the sucrose metabolism, transport mechanism and cultivation environment regulation of rice to make full use of stem and sheath NSC to improve rice yield. This article reviewed the research advances in redistribution and key enzymes of stem and sheath NSC in rice, mechanism and regulation of sucrose transport, and the regulation of cultivation environment including temperature, water and nitrogen on stem and sheath NSC, and discussed the future research directions.

Key words: rice; non-structural carbohydrate; sucrose; translocation; stem and sheath

收稿日期: 2020-07-21; 修回日期: 2020-08-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31901425); 江苏省重点研发计划(BE2017343)

*通信作者: E-mail: xuke@yzu.edu.cn (许轲); lgh@yzu.edu.cn (李国辉)

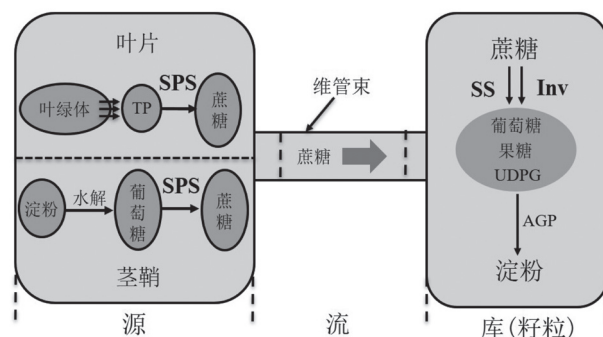
水稻是世界三大粮食作物之一，全球超过1/3人口以稻米为主食^[1]。据估计，在未来40年内全世界人口将超过90亿，同时水稻生产也面临着可耕地面积减少、极端气候频发、水资源缺乏、氮肥和农药等投入增加的巨大压力^[2-4]。因此，进一步挖掘水稻自身产量潜力，以较少的投入来提高产量，是保证粮食生产可持续发展的主要途径。水稻产量形成的同化物来源是叶片光合产物和花前茎鞘中储存的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)。抽穗前，水稻茎鞘是NSC的临时贮存器官，抽穗后转变为源，向穗部输出同化物，参与水稻“源-库”关系调节。研究表明茎鞘NSC对水稻产量的贡献可达30%，且库容增加，其表现贡献随之增加^[5]；在逆境胁迫下，水稻光合作用减弱，茎鞘NSC成为籽粒灌浆的主要同化物来源。20世纪绿色革命实际上也是通过植株矮化，降低了水稻生长发育对碳水化合物的需求，增加了穗部同化物分配，从而提高了收获指数，水稻产量大幅上升。因此，水稻茎鞘NSC对产量形成具有重要作用。水稻茎鞘中NSC组分主要是蔗糖和淀粉，蔗糖是同化物韧皮部转运的主要形式，也是水稻籽粒内合成淀粉的主要原料。籽粒灌浆开启后，叶片和茎鞘中NSC以蔗糖的形式经过韧皮部装载、维管束运输、韧皮部卸载等过程运输至籽粒。增加水稻茎鞘NSC的积累，同时提高叶片和茎鞘NSC向穗部转运效率是提高水稻产量水平的重要途径。水稻中蔗糖代谢和转运过程会受环境因素和栽培条件的影响，如高温抑制蔗糖转运、代谢以及淀粉合成，影响同化物运输途径，导致水稻同化物分配受阻^[6]。但目前有关水稻茎鞘中同化物代谢、转运机理和调控途径的研究并不系统，仍需要进一步探索。理解水稻茎鞘蔗糖代谢、转运机理及调控途径，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、茎鞘和籽粒中蔗糖分配及其关键酶

1.1 蔗糖在源库间的分配过程

碳水化合物是植物生长发育所必需的基础能量物质，根据其在植物体内的不同功能，可以分为结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC)和非结构性碳水化合物(NSC)。SC包括木质素、纤维素等，主要用于植物形态建成；NSC包括可溶性糖、蔗糖、淀粉等，为植物提供生长发育所需的能

量^[7]。其中，蔗糖是光合作用的主要产物，同时也是植株体内同化物运输的主要形式。水稻抽穗前叶片中合成的蔗糖运输至茎鞘转化为淀粉，水稻茎鞘是临时贮存库^[8]；抽穗后茎鞘转变为临时源，其中贮存的淀粉水解并再合成蔗糖向籽粒转运，进入籽粒后重新合成淀粉^[9](图1)。叶片和茎鞘中的蔗糖在细胞质中合成，包括1,6-二磷酸醛缩酶、果糖-1,6-二磷酸酯酶、蔗糖磷酸合成酶等在内的一系列酶参与蔗糖合成，其中蔗糖磷酸合成酶是蔗糖合成的关键限速酶^[10]。蔗糖进入籽粒后在蔗糖合成酶的作用下可逆地水解为葡萄糖和果糖，或者在蔗糖转化酶的作用下不可逆地转化为葡萄糖和果糖，为淀粉合成提供前体物质，并在胚乳细胞中合成淀粉，从而形成产量^[11]。由此可见，蔗糖的合成、运输和分配调控水稻“源”和“库”之间的关系，进而影响水稻产量形成^[12]。



SPS: 蔗糖磷酸合成酶; SS: 蔗糖合成酶; TP: 磷酸丙糖; Inv: 转化酶; UDPG: 尿苷二磷酸葡萄糖; AGP: 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶

图1 水稻灌浆期蔗糖分配及关键代谢过程

1.2 蔗糖代谢关键酶

1.2.1 蔗糖磷酸合成酶

蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS, EC 2.4.1.14)活性是反映植物体蔗糖合成能力强弱的重要指标，其活性与蔗糖积累显著正相关，与茎鞘中淀粉积累负相关^[13]。从胚芽期至五叶期，超甜玉米和普通玉米SPS活性增强，且超甜玉米中SPS的活性高于普通玉米^[14]。在小麦胚芽中首先发现了SPS基因，后来在水稻种子和萌发的小麦中也发现了SPS基因^[15]。植物SPS基因至少可以分为A、B、C、D四个家族，禾本科植物至少存在A、B、C、D_{III}、D_{IV}五个家族的SPS。例如，在玉米中已经发现了至少7个SPS基因，水稻中有5个SPS基因，分别是SPS1、SPS2、SPS6、SPS8、SPS11^[16]。SPS基

因在植物体内的表达具有空间及时间特异性, Okamura等^[17]利用实时荧光定量PCR技术分析水稻中同源SPS基因的表达, 发现SPS1在源组织中大量表达, SPS2、SPS6、SPS8在源、库组织中均有表达。李国辉和崔克辉^[18]研究发现, 随着植株生育进程的推进, SPS基因的表达和酶活性以及叶片NSC的浓度均呈现下降趋势, 并且SPS基因表达及酶活性与叶片NSC浓度显著正相关。叶珍^[19]的研究也发现, 水稻茎鞘中蔗糖浓度变化与SPS活性变化一致, 灌浆初期茎鞘中蔗糖含量与SPS活性迅速上升, 有利于茎鞘中NSC转运。SPS在植物抗逆过程中也发挥重要作用, 在遭遇环境胁迫渗透失水时, SPS通过改变蛋白质中几个丝氨酸残基的磷酸化状态而被激活, 其活性迅速提高, 大量合成蔗糖并促进淀粉水解合成蔗糖, 通过调控蔗糖-淀粉代谢过程, 提高可溶性糖含量从而抵抗逆境^[17,20]。

1.2.2 蔗糖合成酶

蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS, EC 2.4.1.13)是水稻蔗糖代谢关键酶之一, 其活性与籽粒灌浆速率、籽粒充实率和粒重均呈显著正相关, 能增强水稻库活, 促进光合同化物向籽粒转运^[21]。SS在植物各组织中普遍存在, 在库器官中的活性尤其高。SS首先在小麦胚芽中发现, 目前在水稻、小麦等多种植物中均已发现SS基因。高等植物中SS基因可分为SUS I、SUS II、SUS III三种类型, 不同植物种类中SS基因家族成员的数量和分布存在差异。例如, 玉米SUS家族包含ZmSUS1、ZmSUS2、ZmSUS3、ZmSUS4、ZmSUS5等5个成员; 水稻中已发现了6个SS基因, 分别是SUS1、SUS2、SUS3、SUS4、SUS5、SUS6^[22]。SS基因的表达调控具有时空性, 以水稻为例, SUS1在根、幼叶、节间表达; SUS2在颖果多数部位均有表达; SUS3、SUS4主要在颖果中表达, 这表明在水稻灌浆过程中, 这两个基因在同化物分配过程中具有调控作用; SUS5、SUS6在除叶鞘外的其他组织均有表达, 但是表达水平都低于其他SS基因^[23-24]。研究表明, SS同时具有合成与分解蔗糖的作用, 在籽粒中主要是分解蔗糖, 提供淀粉生物合成的前体物质UDP-葡萄糖; 同时, SS与库器官的生长发育以及提高植株抗逆性等方面均存在密切关系^[25-26]。李和平等^[27]在玉米中导入马铃薯StSUS4基因后, 发现转基因植株中SS活性增强, 淀粉含量增加, 但如果玉米中SUS1缺失就会导致种子胚乳中淀粉含量减少, 并且出现褶皱表型。小麦、水稻中关于SS活性的研究也表明, SS在颖果

中的活性可以决定籽粒最终大小以及产量, 转基因水稻中OsSUS3过量表达可导致籽粒胚乳体积增大, 淀粉含量增加, 显著改善水稻颖壳大小和粒重^[28]。在库器官蔗糖-淀粉代谢途径中, 除SS外, 酸性转化酶(acid invertase, AI, EC 3.2.1.26)也参与了蔗糖降解及淀粉合成的代谢过程。因此, 这两个酶的活性与库强大小密切相关。王志琴等^[29]研究表明, 在水稻灌浆前和中期籽粒中SS活性显著高于AI活性, 说明SS在水稻籽粒蔗糖-淀粉的催化反应中起主要作用。SS催化蔗糖分解所需要的能量较少, 所以, 当植物遭遇环境胁迫时, 更倾向于采用SS来水解蔗糖以维持植物正常发育。刘建超^[30]关于高温对水稻籽粒蔗糖降解影响的研究发现, 高温处理导致果糖含量上升, SS基因表达上调, Inv基因表达下调, 也表明SS在高温胁迫下蔗糖降解过程中发挥主要作用。

1.2.3 蔗糖转化酶

蔗糖转化酶(invertase, Inv, EC 3.2.1.26)参与植物的生长、器官建成, 调节韧皮部卸载糖分及库组织中糖的浓度。根据亚细胞定位不同, Inv可以分为液泡蔗糖转化酶(vacuolar invertase, VIN)、细胞质蔗糖转化酶(cytoplasmic invertase, CIN)和细胞壁蔗糖转化酶(cell wall invertase, CWI), 不同转化酶基因表达在组织器官和发育时期中具有特异性^[31-32]。研究表明CWI在蔗糖韧皮部卸载部位或者共质体隔离特性的组织中高水平表达, 是库端质外体卸载途径中的关键酶, 影响籽粒粒重, 它将质体外的蔗糖转化为葡萄糖和果糖后, 再由己糖转运蛋白运输至库组织细胞内, 从而保证源-库之间的蔗糖浓度梯度, 以驱动库组织胞质外的韧皮部卸载^[33]。在水稻中已经鉴定了9个CWI基因, Cho等^[34]对水稻CWI基因的时空分布研究表明, OsCWI1、OsCWI2、OsCWI4、OsCWI7在库组织中表达可能与韧皮部卸载有关。一般而言, Inv的活性在源叶中较低, 有利于蔗糖的积累、转运; 而库器官中Inv活性较高, 有利于蔗糖水解, 为植物其他生长发育提供能量, 同时也降低了库端蔗糖浓度, 保持源-库两端浓度差, 促进蔗糖转运。Inv活性与淀粉含量正相关, 水稻中过量表达CWI会导致粒重提高, 籽粒中淀粉含量也会增加^[35]。李淑君^[36]研究发现, Incw2在玉米籽粒中过量表达, 转基因植株百粒重增加, 说明玉米Incw2基因是籽粒灌浆过程中的关键调控因子, 能够促进籽粒灌浆, 增加产量。

2 水稻茎鞘非结构性碳水化合物的转运机理

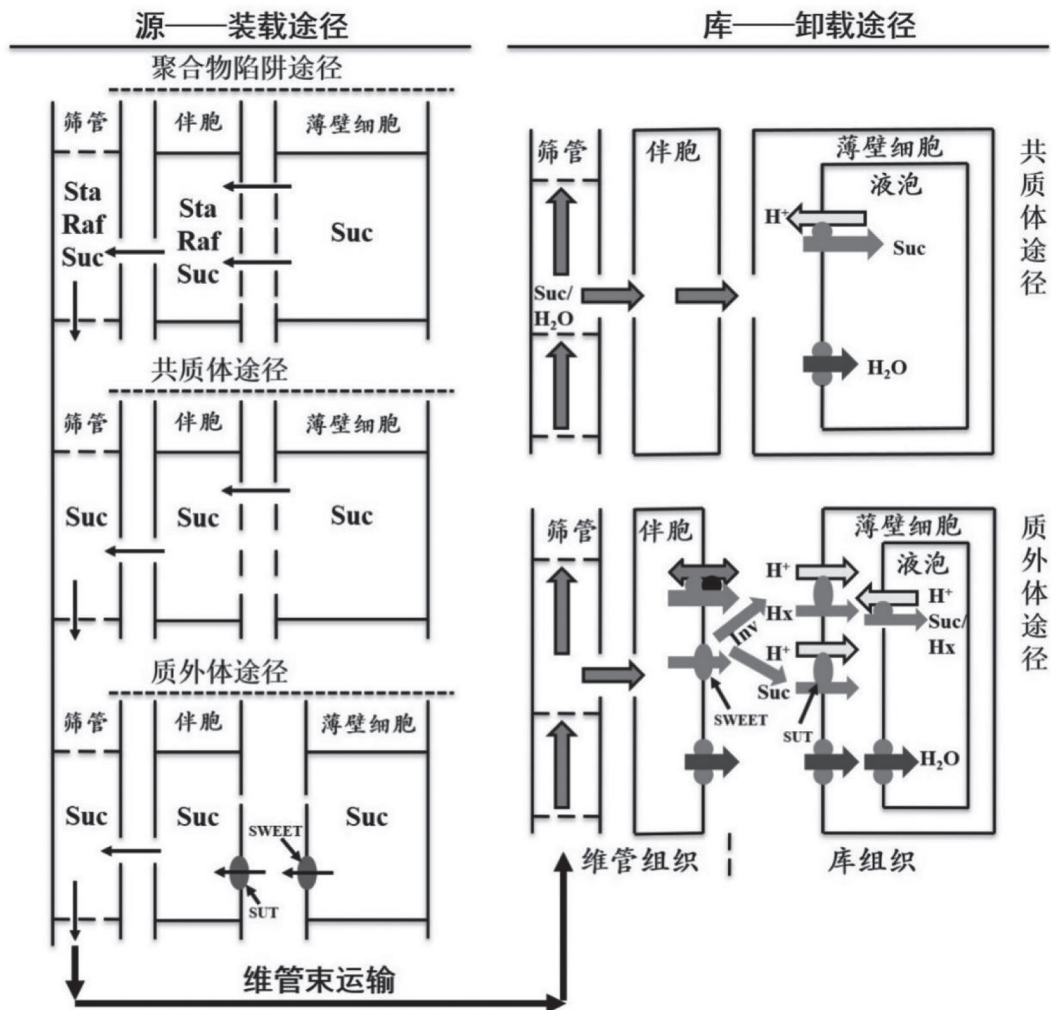
2.1 非结构性碳水化合物的转运过程

蔗糖从源器官到库器官需经历韧皮部装载、维管束运输、韧皮部卸载等三个关键步骤。

2.1.1 韧皮部装载

韧皮部装载是指蔗糖从韧皮部薄壁细胞运输至筛管的过程，是水稻茎叶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茎叶蔗糖向籽粒高效转运，并可通过显著增加库容(粒长、粒宽和粒重)提高产量^[37-38]。目前，植物体内韧皮部装载途径主要有共质体途径、质外体途径以及聚合物陷阱途径(图2)。共质体途径就是通过胞间连丝进行蔗糖运输，合成的蔗糖通过胞间连丝以被动扩散的形式顺浓度梯度进入韧皮部筛管-伴胞(sieve element-companion cell, SE-CC)复合体。因此，共质体途径

无需蔗糖转运载体蛋白跨膜运输，不需要消耗能量^[39]。Braun等^[11]认为，由于蔗糖在韧皮部运输过程中会发生渗漏，必须将蔗糖回收以维持运输过程中较高的化学浓度梯度，所以，即使是在采用共质体途径运输的植物中，其运输韧皮部也需要存在蔗糖转运载体。SE-CC复合体与周围细胞缺少胞间连丝的植物可以采用质外体途径进行蔗糖韧皮部装载，SWEET (sugars will eventually be exported transporters)和蔗糖转运蛋白(sucrose transport或sucrose carrier, SUT/SUC)是质外体装载途径蔗糖转运的重要载体。蔗糖在SWEET的协助下跨膜转运至细胞间隙，再由SUT蛋白跨膜运输至SE-CC复合体，该过程是逆浓度梯度的主动运输，因此，质外体途径需要消耗能量。聚合物陷阱途径除了可以运输蔗糖外，还可以运输水苏糖、棉子糖等低聚糖，维管束鞘细胞中的蔗糖通过胞间连丝进入居间细



Suc: 蔗糖; Sta: 水苏糖; Raf: 棉子糖; SUT: 蔗糖转运蛋白; Inv: 转化酶; Hx: 己糖

图2 植物源端韧皮部装载和库端韧皮部卸载途径

胞, 蔗糖在居间细胞中转化为水苏糖、棉子糖等低聚糖, 再通过较大的胞间连丝进入韧皮部SE-CC复合体, 该过程中棉子糖、水苏糖等低聚糖因为其较大并不会再反向扩散至叶肉细胞中, 且该装载过程需要质子动力势驱动^[40-41]。研究表明, 禾本科作物中的小麦、大麦和玉米的蔗糖装载均采用了质外体途径, 水稻的装载途径还没有确切的研究结果。水稻叶片中胞间连丝较为发达, 但是, 有研究表明筛管薄壁细胞与伴胞之间的胞间连丝仅占总胞间连丝的1.4%, 说明水稻韧皮部装载可能采用共质体途径, 但这可能不是蔗糖运输的主要途径^[11]。而Julius等^[42]研究认为, 水稻和其他已检测过的单子叶植物同样采用质外体途径运输蔗糖。因此, 水稻蔗糖韧皮部装载的具体机制以及当水稻共质体途径受阻的情况下, 质外体途径能否作为一个补充途径进行韧皮部装载仍需要深入研究。

2.1.2 维管束运输

蔗糖在源端装载后经维管束进行长距离运输。维管束是由木质部和韧皮部成束状排列的结构, 木质部主要以导管为主, 输送水分、无机盐等; 韧皮部主要以筛管和伴胞为主, 负责运输同化物。维管束韧皮部在水稻植株内呈连续的网络分布, 叶片、叶鞘、茎秆中细致地分布了大、小维管束, 并延续至穗部枝梗, 再与籽粒背部维管束相连^[43-44]。水稻源器官与穗部连接的唯一通道是穗颈维管束, 对产量形成具有关键作用, 穗颈维管束的结构特征与结实率、籽粒充实程度和产量密切相关。研究表明, 水稻穗颈节间维管束数量与NSC转运显著正相关^[37], 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。李国辉等^[45]在水稻穗颈维管束特征及其与NSC转运和产量关系的研究中也发现, 维管束数量与产量显著正相关, 多的维管束数量有利于茎鞘NSC向籽粒转运, 并且增施氮肥能增加大、小维管束的数量以及横截面积和韧皮部面积。周红英等^[46]研究发现, 穗颈节间茎秆越粗, 茎壁越厚, 其维管束数目越多, 维管束面积越大, 而维管束数目、韧皮部面积与单穗重和谷粒充实率正相关。Pan等^[47]研究发现, 小维管束对NSC的转运贡献要大于大维管束。在采用¹⁴C标记玉米叶片研究玉米叶片维管束装载及功能的研究中也发现, 无论是装载区域还是运输区域, 小维管束中的¹⁴C含量远高于大维管束^[48-49]。然而, 大、小维管束在同化物转运中的贡献差异机理还不清楚, 需要进一步研究。维管束在水稻颖果发育中也具有重要作用, 王

敏等^[50]研究发现, 单子叶植物颖果中的营养物质主要通过颖果背部维管束进入胚乳, 并且果皮背部维管束对籽粒灌浆影响较大。于晓刚等^[51]研究发现, 颖果背部维管束截面面积、长轴长度、短轴长度、筛管区域宽度和导管数与颖果干质量、颖果充实度和谷粒充实度显著正相关, 与最大灌浆速率显著或极显著正相关。这表明颖果背部维管束结构差异是颖果充实程度差异和其他与同化物积累有关的性状产生差异的重要形态学和解剖学基础。因此, 改善水稻维管束性状是促进茎鞘NSC转运和提高产量的有效途径之一。

2.1.3 韧皮部卸载

蔗糖在经过维管束长距离运输后到达库器官, 进行韧皮部卸载。卸载途径包括共质体途径、质外体途径或者两者相结合的途径(图2), 共质体途径是蔗糖通过胞间连丝从SE-CC复合体运输至周围薄壁细胞, 而在质外体卸载途径中, 蔗糖可以在质体外通过CWI分解成葡萄糖和果糖再进入库细胞, 也可以直接利用SWEET和SUT蛋白跨膜转运至库细胞^[52]。韧皮部卸载途径具有可塑性, 在同种植物的不同的组织器官中, 韧皮部卸载途径可以相互转化, 互相补充^[53]。SE-CC复合体与周围韧皮部薄壁细胞间的共质体连续/隔离的变化决定了卸载途径的变化^[54]。葡萄果实中韧皮部卸载途径的研究比较全面系统, 利用超微结构观察、酸性转化酶定位等技术发现葡萄果实在成熟前采用共质体途径进行蔗糖运输, 成熟之后则转变为质外体途径, 两种途径相互转换^[55-56]。某些植物的韧皮部卸载途径也会随着发育信号的变化而产生改变, 如李春丽等^[57]对无花果5个时期的果实采用透射电镜观察及荧光染料示踪技术研究其韧皮部卸载途径的变化, 发现无花果SE-CC复合体与周围薄壁细胞在始熟期前为共质体连续, 始熟期后则变为共质体隔离, 这表明在果实始熟期同化物卸载方式由共质体途径向质外体途径转变。水稻颖果中蔗糖卸载途径是否有类似的转变及其调控途径仍需深入研究。卸载与产量形成密切相关, 韧皮部卸载障碍可能会导致水稻茎鞘NSC向籽粒转运显著下降, 从而造成水稻结实率、收获指数和产量下降^[58]。因此, 进一步的研究应聚焦于系统地阐明水稻颖果蔗糖韧皮部卸载机理以及卸载的遗传和栽培调控等方面。

2.2 蔗糖转运载体蛋白及其基因表达调控

2.2.1 SWEET蛋白及其基因表达

SWEET是一类新发现的广泛存在于不同类型

真核生物、高等植物中的糖运输蛋白。研究发现,拟南芥、水稻、玉米中分别包含了17、21、23个*SWEET*基因,它们参与调控韧皮部装载、卸载、胁迫反应、植物育性以及宿主-病原菌互作等一系列生理过程^[59]。

*SWEET*在不同组织或器官同化物的交换和运输过程中具有关键作用。以拟南芥*SWEET*基因为例,*AtSWEET1*具有向膜外运输葡萄糖的能力,*AtSWEET8*参与花粉发育,*AtSWEET15*参与对低温胁迫的应答,*AtSWEET11*、*AtSWEET12*参与韧皮部装载,可以将蔗糖从韧皮部薄壁细胞向外运输至细胞间隙,为*SUT*将蔗糖运输至SE-CC复合体做好前提准备^[60]。*AtSWEET11/12*基因的双重突变会抑制韧皮部运输,并且导致叶片中淀粉积累^[61]。水稻*OsSWEET11*和*OsSWEET14*是拟南芥*AtSWEET11*和*AtSWEET12*的同源基因,也被认为参与了水稻体内蔗糖韧皮部装载的质外体途径,敲除*OsSWEET11*基因的水稻植株与野生型水稻植株相比,其胚囊蔗糖浓度显著降低并且会导致籽粒灌浆不良,这表明*OsSWEET11*在水稻颖果发育早期蔗糖转运过程中发挥重要作用^[62]。

*SWEET*基因同时也是植物病原微生物获取宿主糖类营养过程中重要的调控对象。Chen等^[63]对拟南芥*SWEET*基因的研究表明,*AtSWEET4*、*AtSWEET5*、*AtSWEET7*、*AtSWEET8*、*AtSWEET10*、*AtSWEET12*、*AtSWEET15*均与植物和病原菌微生物的互作有关,其中*AtSWEET4*、*AtSWEET15*、*AtSWEET17*的表达在真菌病原菌的诱导下增强。水稻中*OsSWEET11* (*Xa13*或*Os8N3*)和*OsSWEET14* (*Os11N3*)与水稻病害发生有关,是水稻病原微生物影响宿主的重要靶基因。Yuan等^[64]研究发现, Cu^{2+} 可以抑制植物体内微生物的生长繁殖,*Xa13*与水稻木质部液流中 Cu^{2+} 运输密切相关。*Xa13*与 Cu^{2+} 载体蛋白编码基因*COPT1/5*协同表达导致木质部液流中 Cu^{2+} 浓度降低,同时*Xa13*运输蔗糖为微生物的生长繁殖提供了碳源,从而促进了微生物的繁殖与扩散。*Xa13*还与水稻感染病原微生物*Xoo*有关,后者通过劫持*Xa13*来维持生存^[65]。*OsSWEET12*突变也会导致水稻植株对白叶枯病菌的易感^[66]。Gao等^[67]研究认为,*OsSWEET11*与水稻条纹枯病发病机制有关,过量表达*OsSWEET11*的植株更易感病,反之抑制*OsSWEET11*表达则会提高水稻对条纹枯病的抗性。因此,*SWEET*的表达调控是水稻蔗糖转运分配的重要分子基础。

2.2.2 SUT蛋白及其基因表达

*SUT*蛋白的主要功能包括参与蔗糖的质外体装载、运输以及库端卸载,调控蔗糖韧皮部卸载后的贮藏、分配以及参与蔗糖信号感应,调控蔗糖转运载体活性。根据蔗糖转运蛋白氨基酸序列同源性以及对蔗糖的亲合力的比较分析,可将高等植物*SUT*分为*SUT1*、*SUT2*、*SUT3*、*SUT4*和*SUT5*五个亚家族。*SUT1*亚族是高亲和-低转运能力载体,参与了韧皮部装卸、库细胞的分化发育;*SUT2*是蔗糖信号感应器;*SUT4*是低亲和-高转运能力载体,参与次生维管组织韧皮部装载^[68]。2020年,一项研究表明,拟南芥叶片通过蔗糖转运蛋白(*SUT2*)的泛素化和磷酸化来调控叶片蔗糖输出,这为通过生物技术手段提高水稻源强提供了有应用前景的靶点^[69]。目前,在水稻中已经鉴定出5个*SUT*蛋白基因,这5个*OsSUT*基因在不同器官、不同生育时期中的表达模式存在差异。*OsSUT1*在叶片和叶鞘韧皮部筛管和伴胞中高水平表达,通过长距离运输影响水稻早期发育、花粉发育、籽粒灌浆充实及逆境适应等功能^[70]。*SUT*基因表达与源强度存在直接关系,降低或者敲除*SUT*基因会导致蔗糖积累,而*SUT*基因过量表达会增加源强度^[71]。水稻*OsSUT1*在蔗糖运输中占据主导地位,敲除该基因后,水稻籽粒淀粉积累减少,结实率降低,但碳水化合物积累无显著变化,这说明*OsSUT1*表达受阻时会有其他的*SUT*基因替代其功能或蔗糖通过其他途径运输^[72]。*OsSUT2*主要定位在液泡膜上,负责蔗糖从液泡向叶肉细胞转运。洪海强^[73]研究发现,抑制*OsSUT2*的表达会造成源端大量积累蔗糖、籽粒蔗糖供应不足,最终导致水稻结实率差、结实不饱满等问题,这表明*OsSUT2*在蔗糖从源叶运输至库器官的过程中发挥重要作用。*OsSUT3*在发育的花粉中大量表达,*OsSUT4*在萌发胚和成熟的花粉粒中表达^[74]。王旭等^[75]研究发现,*SUT5*类蛋白不存在于拟南芥和玉米中,仅存在于小麦和水稻中。*OsSUT5*在幼叶中表达量较高,在土豆中过表达*OsSUT5*也会提高单株土豆的产量^[76]。虽然水稻中5个*OsSUT*基因的功能和表达存在差异,但是,彼此之间相互配合协调,共同维持水稻的整个生长发育过程。

3 栽培环境对茎鞘NSC转运的调控

水稻籽粒灌浆物质来源于灌浆期叶片合成的光合产物和花前茎鞘中储存的NSC,这其中涉及到水稻的光合同化物生产能力和同化物向库器官的合理

转运能力, 而水稻生长环境对干物质的积累、转运和分配具有重要影响, 尤其是遭遇环境胁迫后, 光合能力减弱, 水稻茎鞘NSC转运在产量形成及对抗逆境方面的作用更加重要。事实上, 环境条件包括温度、水分、养分等均影响同化物运输^[47,77-78], 因此, 了解栽培环境对蔗糖转运的影响对进一步采取合理栽培措施提高产量具有重要意义。

3.1 温度

水稻是热带亚热带作物, 对温度敏感, 近年来作物单产水平难以得到提高可能与NSC转运在温度胁迫下受到抑制有关。Zhen等^[79]研究发现, 茎鞘NSC转运速率与热胁迫温度及持续时间呈负相关: 水稻孕穗期遭遇短期热胁迫时, 茎鞘中NSC向籽粒的转运会受到抑制; 而遭遇严重热胁迫时, NSC会在茎鞘中积累, 从而导致籽粒结实率、粒重及产量下降。水稻韧皮部装载或者卸载的主要策略目前还不清楚, 但不论是共质体途径还是质外体途径均会受到温度影响。在韧皮部共质体途径中, 胞间连丝的频率、大小、数量以及生理活性都是同化物运输的限制因素。Bilska和Sowinski^[80]研究发现, 玉米叶片在低温胁迫下处理4 h, 其胞间连丝存在闭合现象; 在低温胁迫下处理28 h, 玉米叶片维管束鞘与维管薄壁细胞之间的胞间连丝因胼胝质堵塞而关闭。这表明胞间连丝的状态容易受到环境因素的影响, 那么高温胁迫很可能也会导致胞间连丝关闭, 从而使韧皮部装载或卸载过程受到影响。参与韧皮部质外体运输途径的*SWEET*、*SUT*基因的表达受到温度胁迫时, 也会抑制茎鞘NSC转运。水稻在30~40 °C的高温环境条件下, 其负责韧皮部装载的*SUT1*的表达随温度升高而降低, 从而抑制NSC转运^[78]。同样, 在符冠富^[81]的研究中, 花期高温热害显著降低了水稻干物质积累, 茎鞘中*SUT*基因受高温影响不大, 但籽粒中的*OsSUT1*和*OsSUT2*相对表达量下降, 库端韧皮部卸载受阻, 导致水稻千粒重下降。低温胁迫同样显著影响同化物的分配, 当植物遇到低温胁迫时, 叶片向生殖组织的NSC输出下降, 导致绒毡层和胚乳养分供应不足, 造成产量下降^[82]。低温胁迫下籽粒蔗糖合成酶活性下降, 蔗糖合成酶编码基因下调, 从而导致千粒重下降^[83]。

3.2 水分

不同水分管理会影响水稻同化物分配, 干旱胁迫会造成叶片同化物输出下降, 进而影响水稻产量^[84-85]。徐云姬等^[86]关于干湿交替灌溉对水稻同化

物转运和籽粒灌浆影响的研究发现, 与常规灌溉相比, 轻干-湿交替灌溉和重干-湿交替灌溉都能够促进同化物再运转和分配, 并且提高了茎鞘贮存物质对粒重的贡献率。同样, 石颜鸽^[87]的研究也表明, 适度的干旱胁迫可以促进水稻茎鞘中储存的NSC向籽粒转运, 提高其转运量、转运率及表观贡献率。适度干旱提高茎鞘NSC转运的生理原因, 一方面是适度土壤干旱增强了茎鞘和籽粒中 α -淀粉酶、SPS等蔗糖代谢关键酶活性, 提高了茎鞘NSC活化能力, 有利于增强同化物在源端装载^[88]; 另一方面, 适度干旱提高了细胞壁转化酶活性及其基因表达以及*SUT*基因的表达, 对韧皮部卸载具有促进作用, 从而促进同化物向籽粒转运, 提高收获指数和产量^[87]。在小麦中也有类似发现, 小麦*TaSUT1*与穗粒数和千粒重显著正相关, 花后干旱处理条件下茎鞘和籽粒中*SUT*表达增强, 韧皮部卸载增加, 促进了茎鞘NSC向籽粒的转运^[89]。

3.3 氮素

氮元素是水稻生长发育过程中一种重要的营养元素, 对根、茎、叶等营养器官的生长具有促进作用, 生产中合理施用氮肥对NSC向籽粒转运具有重要作用。氮肥用量在0~225 kg/hm²时对水稻茎鞘中可溶性糖和淀粉积累为正效应, 但对茎鞘中NSC转运率和贡献率则为负效应^[90]。随着施氮量增加, 茎鞘NSC浓度、积累量、转运量下降^[91-92]。氮供应不足时, 叶面积指数下降, 水稻生长受到抑制, 源端同化物积累受到限制, 长期低氮更会导致水稻植株矮小, 分蘖减少, 同化物合成减少, 不利于高产^[93]。然而, 在低氮条件下, 水稻叶片SPS活性及其基因表达增加, 有利于花前茎鞘NSC的积累, 提高了源强^[18,94]; 同样在低氮条件下, 茎鞘中包括SPS在内的淀粉-蔗糖代谢相关酶的活性增加, 促进了茎叶NSC向籽粒转运, 提高了籽粒灌浆速率^[95]。因此, 过高或过低的施氮量都不利于水稻茎鞘NSC的积累和转运, 合理的施氮量能提高花前茎鞘NSC积累和花后NSC分配, 从而提高水稻产量潜力。董桂春等^[96]对122个籼稻品系进行了不同氮素籽粒生产效率类型籼稻品种的氮素分配与运转的差异研究, 结果表明氮高效类型品种茎鞘叶中的氮素转运量和氮素运转率大于氮低效类型品种, 并且茎鞘叶中氮素转运量大有利于茎鞘中NSC向穗部转运。因此, 通过育种或栽培手段协同提高氮利用效率、茎鞘NSC转运和产量是可行的。

4 展望

水稻生产的必然趋势是通过较少的投入来满足持续增长人口的粮食需求,这也意味着如何进一步提高水稻产量将是科学家面临的主要挑战。NSC是植物生长发育的重要能量和代谢调控物质,目前,已有多项研究表明,提高水稻茎鞘NSC向籽粒转运是水稻增产的重要途径,因此,深入研究并阐明水稻茎鞘NSC转运机理及调控途径是必要的。以下相关研究仍需进一步开展:(1)小麦、大麦、玉米等禾本科作物采用质外体途径进行韧皮部装载,但是,关于水稻茎鞘NSC的装载、卸载途径并不十分明确,有待进一步研究;(2)大量研究表明,水稻茎鞘NSC转运对产量的贡献存在显著的基因型差异,其内在机理不明,茎鞘NSC装载、运输和卸载是否存在基因型差异并导致茎鞘NSC转运差异,值得深入研究;(3)参与茎鞘NSC转运的SWEET、SUT的生理、分子功能仍需进一步研究;(4)环境因素和栽培条件是水稻生长发育的重要影响因素,茎鞘NSC代谢的相关酶、转运蛋白及其基因对环境因素和栽培条件响应的调控机理需要更多的实验证据来阐明。维管束运输涉及到叶片光合产物和茎鞘NSC向籽粒转运,对籽粒灌浆有决定性影响,水稻茎鞘的大、小维管束对茎鞘NSC转运有不同的贡献,而目前的研究对水稻茎鞘NSC维管束长距离运输关注较少,缺乏系统深入的研究。进一步的研究可从韧皮部微观结构和分子水平展开,如采用电镜技术等分析筛分子与相连细胞间的胞间连丝数量和频率,以及大、小维管束中连接筛细胞的筛板孔大小和数量。此外,阐明大、小维管束中韧皮部特异蛋白P蛋白的表达和功能差异等,从而明确大、小维管束与同化物运输量和速率间的关系,对合理调控水稻茎鞘NSC转运,加强畅流和提高水稻产量具有重要意义。

[参 考 文 献]

- [1] 朱红. 抽穗后低温胁迫对水稻若干生理特性的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015
- [2] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 845-50
- [3] Cui Z, Zhang H, Chen X, et al. Pursuing sustainable productivity with millions of smallholder farmers. *Nature*, 2018, 555: 363-6
- [4] 徐春春, 纪龙, 陈中督, 等. 中国水稻生产发展的绿色趋势. 生命科学, 2018, 30: 1146-54
- [5] 潘俊峰, 崔克辉, 向镜, 等. 不同库容量类型基因型水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累转运特征. 华中农业大学学报, 2015, 34: 9-15
- [6] 张彩霞. 高温影响水稻韧皮部同化物转运及代谢的作用机制及调控[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018
- [7] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 等. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展. 植物生理学报, 2018, 54: 25-35
- [8] Yang J, Zhang J, Wang Z, et al. Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling. *J Exp Bot*, 2001, 52: 2169-79
- [9] 王义杰, 张绍杰, 赖艳, 等. 水稻糖代谢相关酶和糖类转运蛋白编码基因的鉴定和表达分析. 湖北农业科学, 2019, 58: 185-93, 197
- [10] Winter H, Huber SC. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes. *Crit Rev Biochem Mol Biol*. 2000, 35: 253-89
- [11] Braun DM, Wang L, Ruan YL. Understanding and manipulating sucrose phloem loading, unloading, metabolism, and signalling to enhance crop yield and food security. *J Exp Bot*, 2014, 65: 1713-35
- [12] 张建波. 温度和水分对烟草非结构性碳水化合物代谢的影响[D]. 昆明: 云南师范大学, 2015
- [13] 张国, 崔克辉. 水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累与转运研究进展. 植物生理学报, 2020, 56: 1127-36
- [14] 高向阳, 徐凤彩, 赵亚华, 等. 普通玉米和超甜玉米苗期蔗糖合成酶与磷酸蔗糖合成酶的活力比较. 华南农业大学学报, 2001, 22: 46-8
- [15] 陈志彤, 王俊宏, 陈恩, 等. 蔗糖磷酸合成酶基因在作物上的应用研究进展. 闽西职业技术学院学报, 2016, 18: 101-6
- [16] 黄东亮, 李双喜, 廖青, 等. 植物蔗糖磷酸合成酶研究进展. 中国生物工程杂志, 2012, 32: 109-19
- [17] Okamura M, Aoki N, Hirose T, et al. Tissue specificity and diurnal change in gene expression of the sucrose phosphate synthase gene family in rice. *Plant Sci*, 2011, 181: 159-66
- [18] 李国辉, 崔克辉. 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, 2018, 54: 1195-204
- [19] 叶珍. 杂交水稻蔗糖淀粉代谢与产量关系的研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2005
- [20] Nemati F, Ghanati F, Gavlighi HA, et al. Comparison of sucrose metabolism in wheat seedlings during drought stress and subsequent recovery. *Biol Plant*, 2018, 62: 595-9
- [21] 施伟, 朱国永, 孙明法, 等. 水稻籽粒灌浆的影响因子及其机制研究进展. 中国农学通报, 2020, 36: 1-7
- [22] 陈曙, 赵秋芳, 陈宏良, 等. 玉米蔗糖合成酶基因家族的全基因组鉴定及表达分析. 西南农业学报, 2019, 32: 2479-85
- [23] 秦翠鲜, 桂意云, 陈忠良, 等. 植物蔗糖合成酶基因研究进展. 分子植物育种, 2018, 16: 3907-14
- [24] 房经贵, 朱旭东, 贾海锋, 等. 植物蔗糖合酶生理功能研究进展. 南京农业大学学报, 2017, 40: 759-68
- [25] Nakamura Y, Yuki K, Park SY. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30: 833-9
- [26] Panda BB, Badoghar AK, Das K, et al. Compact panicle

- architecture is detrimental for growth as well as sucrose synthase activity of developing rice kernels. *Funct Plant Biol*, 2015, 42: 875-7
- [27] 李和平, 李海明, 潘世明. 甘蔗热带种Badila蔗糖合成酶基因的克隆及表达分析. *生物技术通报*, 2013, 29: 58-62
- [28] Fan C, Wang G, Wang Y, et al. Sucrose synthase enhances hull size and grain weight by regulating cell division and starch accumulation in transgenic rice. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 4971
- [29] 王志琴, 叶玉秀, 杨建昌, 等. 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*, 2004, 30: 634-43
- [30] 刘建超. 高温对水稻籽粒淀粉粒径分布以及蔗糖降解、贮藏蛋白积累代谢的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2017
- [31] 王连军. 高等植物中蔗糖转化酶的研究进展. *安徽农业科学*, 2014, 42: 8108-11
- [32] 石永春, 王旭, 王潇然, 等. 蔗糖信号调控植物生长和发育的研究进展. *植物生理学报*, 2019, 55: 1579-86
- [33] 赵杰堂. 蔗糖转化酶在高等植物生长发育及胁迫响应中的功能研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2016, 24: 352-8
- [34] Cho JI, Lee SK, Ko S, et al. Molecular cloning and expression analysis of the cell wall invertase gene family in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 2005, 24: 225-36
- [35] Wang E, Wang J, Zhu X, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40: 1370-4
- [36] 李淑君. 玉米细胞壁转化酶基因*Incw2*在玉米籽粒中的过量表达[D]. 成都: 四川农业大学, 2011
- [37] 李国辉, 周驰燕, 郭保卫, 等. 水稻蔗糖韧皮部装载及其与产量形成的关系. *植物生理学报*, 2019, 55: 891-901
- [38] Wang L, Lu Q, Wen X, et al. Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size. *Plant Physiol*, 2015, 169: 2848-62
- [39] Slewinski TL, Braun DM. Current perspectives on the regulation of whole-plant carbohydrate partitioning. *Plant Sci*, 2010, 178: 341-9
- [40] 李国辉, 崔克辉. 水稻蔗糖转运及其与产量形成的关系. *植物生理学报*, 2014, 50: 735-40
- [41] Comtet J, Turgeon R, Stroock AD. Phloem loading through plasmodesmata: a biophysical analysis. *Plant Physiol*, 2017, 175: 904-15
- [42] Julius BT, Leach KA, Tran TM, et al. Sugar transporters in plants: new insights and discoveries. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58: 1442-60
- [43] Scofield GN, Hirose T, Aoki N, et al. Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *J Exp Bot*, 2007, 58: 3155-69
- [44] 李梦阳, 彭冠云, 邓彪, 等. 水稻维管束的研究进展. *植物生理学报*, 2017, 53: 1586-90
- [45] 李国辉, 张国, 崔克辉. 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*, 2019, 55: 329-41
- [46] 周红英, 张桂莲, 肖应辉, 等. 超大穗型水稻R1126及其组合穗颈输导组织与籽粒灌浆结实的关系. *中国水稻科学*, 2014, 28: 411-8
- [47] Pan J, Cui K, Wei D, et al. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels. *Physiol Plantarum*, 2011, 141: 321-31
- [48] Fritz E, Evert RF, Nasse H. Loading and transport of assimilates in different maize leaf bundles: digital image analysis of ¹⁴C-microautoradiographs. *Planta*, 1989, 178: 1-9
- [49] 王娜, 李凤海, 王志斌, 等. 玉米维管束性状的研究进展. *玉米科学*, 2011, 19: 148-52
- [50] 王敏. 关于水稻颖果发育的研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2011
- [51] 于晓刚. 粳稻颖果维管束结构特征及其与品质和灌浆特性的关系[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2010
- [52] Patrick JW, Botha FC, Brich RG. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants. *Plant Biotech J*, 2013, 11: 142-56
- [53] 岳胜钱, 栗燕, 杨秋生. 植物光合同化物韧皮部卸载途径研究进展. *河南农业科学*, 2016, 45: 1-6
- [54] 聂佩显, 李晨, 高艳, 等. 光合同化物韧皮部卸载途径的研究进展. *植物生理学报*, 2019, 55: 697-702
- [55] Sun Y, Huang D, Chen X. Dynamic regulation of plasmodesmatal permeability and its application to horticultural research. *Hortic Res*, 2019, 6: 47
- [56] 张宏平, 张晋元, 赵艳华. 北方果树果实韧皮部卸载的研究进展. *现代园艺*, 2012, 19: 5-6, 8
- [57] 李春丽, 侯柄竹, 张晓燕, 等. 无花果果实韧皮部卸载路径由共质体向质外体途径转变. *科学通报*, 2016, 61: 835-43
- [58] Li G, Pan J, Cui K, et al. Limitation of unloading in the developing grains is a possible cause responsible for low stem non-structural carbohydrate translocation and poor grain yield formation in rice through verification of recombinant inbred lines. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1369
- [59] 李艳娇, 李文才, 孙琦, 等. SWEET转运蛋白在作物中的功能研究及前景展望. *山东农业科学*, 2019, 51: 154-9
- [60] 代玥, 刘林娅, 杨那, 等. 植物中SWEET蛋白的研究进展. *分子植物育种*, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20200220.1502.004.html>
- [61] Zhang C, Turgeon R. Mechanisms of phloem loading. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 43: 71-5
- [62] Ma L, Zhang D, Miao Q, et al. Essential role of sugar transporter OsSWEET11 during the early stage of rice grain filling. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58: 863-73
- [63] Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 2010, 468: 527-32
- [64] Yuan M, Chu Z, Li X, et al. The bacterial pathogen *Xanthomonas oryzae* overcomes rice defenses by regulating host copper redistribution. *Plant Cell*, 2010, 22: 3164-76
- [65] 玄元虎, 朱毅勇, 胡一兵. SWEET蛋白家族研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44: 676-84
- [66] Li T, Huang S, Zhou J, et al. Designer TAL effectors induce disease susceptibility and resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice. *Mol Plant*, 2013, 6: 781-9
- [67] Gao Y, Zhang C, Han X, et al. Inhibition of OsSWEET11 function in mesophyll cells improves resistance of rice to

- sheath blight disease. *Mol Plant Pathol*, 2018, 19: 2149-61
- [68] 巩慧玲, 田泽, 徐进, 等. 茄科植物蔗糖转运蛋白研究进展. *植物生理学报*, 2017, 53: 1819-23
- [69] Xu Q, Yin S, Ma Y, et al. Carbon export from leaves is controlled via ubiquitination and phosphorylation of sucrose transporter SUC2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 6223-30
- [70] 孙学武, 谭炎宁, 孙志忠, 等. 水稻蔗糖转运蛋白研究进展. *生命科学研究*, 2014, 18: 157-61
- [71] Dasgupta K, Khadilkar AS, Sulpice R, et al. Expression of sucrose transporter cDNAs specifically in companion cells enhances phloem loading and long-distance transport of sucrose but leads to an inhibition of growth and the perception of a phosphate limitation. *Plant Physiol*, 2014, 165: 715-31
- [72] Sun Y, Lin Z, Reinders A, et al. Functionally important amino acids in rice sucrose transporter OsSUT1. *Biochemistry*, 2012, 51: 3284-91
- [73] 洪海强. 过表达OsSUT2和OsSUT5籼稻的灌浆生理[D]. 福州: 福建农林大学, 2008
- [74] Wu Y, Lee SK, Yoo Y, et al. Rice Transcription factor OsDOF11 modulates sugar transport by promoting expression of sucrose transporter and SWEET genes. *Mol Plant*, 2018, 11: 833-45
- [75] 王旭, 白龙阁, 曹园园, 等. 小麦蔗糖转运蛋白5的生物信息学分析. *分子植物育种*, 2019, 17: 7990-5
- [76] Sun A, Dai Y, Zhang X, et al. A transgenic study on affecting potato tuber yield by expressing the rice sucrose transporter genes OsSUT5Z and OsSUT2M. *J Integr Plant Biol*, 2011, 53: 586-95
- [77] Knox K, Paterlini A, Thomson S, et al. The coumarin glucoside, esculin, reveals rapid changes in phloem-transport velocity in response to environmental cues. *Plant Physiol*, 2018, 178: 795-807
- [78] Xu Q, Chen S, Ren Y, et al. Regulation of sucrose transporters and phloem loading in response to environmental cues. *Plant Physiol*. 2018, 176: 930-45
- [79] Zhen FX, Zhou JJ, Mahmood A, et al. Quantifying the effects of short-term heat stress at booting stage on nonstructural carbohydrates remobilization in rice. *Crop J*, 2020, 8: 194-212
- [80] Bilska A, Sowinski P. Closure of plasmodesmata in maize (*Zea mays*) at low temperature: a new mechanism for inhibition of photosynthesis. *Ann Bot*, 2010, 106: 675-86
- [81] 符冠富. 花期高温热害影响水稻颖花育性及同化物转运的机理研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2015
- [82] Nayyar H, Bains TS, Kumar S, et al. Chilling effects during seed filling on accumulation of seed reserves and yield of chickpea. *J Sci Food Agric*, 2005, 85: 1925-30
- [83] Zhang W, Wang J, Huang Z, et al. Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 498
- [84] Hummel I, Pantin F, Sulpice R, et al. *Arabidopsis* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiol*, 2010, 154: 357-72
- [85] Durand M, Porcheron B, Hennion N, et al. Water deficit enhances C export to the roots in *Arabidopsis thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. *Plant Physiol*, 2016, 170: 1460-79
- [86] 徐云姬, 许阳东, 李银银, 等. 干湿交替灌溉对水稻花后同化物转运和籽粒灌浆的影响. *作物学报*, 2018, 44: 554-68
- [87] 石颜鸽. 适度干旱调控水稻茎鞘非结构性碳水化合物转运及其对弱势粒灌浆的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018
- [88] 杨建昌, 张建华. 促进稻麦同化物转运和籽粒灌浆的途径与机制. *科学通报*, 2018, 63: 2932-43
- [89] Ahmed SAS, Zhang J, Ma W, et al. Contributions of TaSUTs to grain weight in wheat under drought. *Plant Mol Biol*, 2018, 98: 333-47
- [90] 陈宾宾, 邹德堂, 赵宏伟, 等. 水、氮互作对水稻碳水化合物形成、运转和累积的影响. *灌溉排水学报*, 2015, 34: 34-39
- [91] 潘俊峰, 王博, 崔克辉, 等. 氮肥对水稻节间和叶鞘非结构性碳水化合物积累转运特征的影响. *中国水稻科学*, 2016, 30: 273-82
- [92] Cao PP, Sun WJ, Huang Y, et al. Effects of elevated CO₂ concentration and nitrogen application levels on the accumulation and translocation of non-structural carbohydrates in japonica rice. *Sustainability*, 2020, 12: 5386
- [93] 张彩霞, 符冠富, 奉保华, 等. 水稻同化物转运及其对逆境胁迫响应的机理. *中国农业气象*, 2018, 39: 73-83
- [94] Fu J, Huang ZH, Wang ZQ, et al. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice. *Field Crop Res*, 2011, 123: 170-82
- [95] Li G, Hu Q, Shi Y, et al. Low nitrogen application enhances starch-metabolizing enzyme activity and improves accumulation and translocation of non-structural carbohydrates in rice stems. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1128
- [96] 董桂春, 王余龙, 周娟, 等. 不同氮素籽粒生产效率类型籼稻品种氮素分配与运转的差异. *作物学报*, 2009, 35: 149-55