

FACTORES INVOLUCRADOS EN LA DISTRIBUCIÓN DE AZÚCARES EN LAS PLANTAS VASCULARES: COMUNICACIÓN ENTRE LOS TEJIDOS FUENTE Y TEJIDOS DEMANDA*

Daniel Padilla Chacón y Eleazar Martínez Barajas

RESUMEN

El estudio de las características que diferencian a los órganos fuente o fotosintéticos (hojas maduras) de los tejidos demanda (semillas, flores, raíces, hojas jóvenes, tubérculos, etc.) y de las relaciones que se establecen entre ellos, ha abierto la posibilidad de modificar la distribución de fotosintatos en cultivos de interés comercial. La forma en que son cargados y descargados del floema (vías simplástica y apoplástica) es uno de los factores que definen la cantidad de azúcares que son exportados desde los órganos fuente hacia los tejidos de demanda. Sin embargo, la magnitud de los flujos de carbono está sujeta a una regulación muy compleja, en la que participan elementos internos y factores ambientales que en su conjunto permiten que la distribución pueda ajustarse para satisfacer las necesidades fisiológicas de cada órgano en respuesta al desarrollo y cambios en el ambiente.

PALABRAS CLAVE: Vía simplástica, vía apoplástica, floema, transportadores de sacarosa y hexosas.

ABSTRACT

The study of the characteristics that differentiate to the source tissues (mature leaves) from the sink tissues (seeds, flowers, roots, young leaves, tubers, etc) and of the relations among them, it has opened the possibility to modify the distribution of photosynthates in cultivars of commercial interest. The pathway in which they are loaded and unloaded from the phloem (routes symplastic and apoplastic) is one of the factors that defines the amount of sugars that are exported from the source tissues towards sink tissues. However, the magnitude of the flows of carbon is subject to a very complex regulation in which internal elements and environmental factors participate as a whole, allowing that the distribution of the photosynthates can adjust to satisfy the physiological necessities of each organ in response to its development and to changes in the environment.

KEY WORDS: Symplastic route, apoplastic route, phloem, transporters of sucrose and hexoses.

INTRODUCCIÓN

Las plantas vasculares tienen un mecanismo complejo que regula la cantidad de nutrimentos que se exportan desde las hojas (tejidos fuente) hacia tejidos de poca o nula actividad fotosintética como raíces, flores, semillas, hojas jóvenes, meristemos, etc. (tejidos demanda) (1). Se llama carga del floema al proceso por el cual los fotosintatos sintetizados en las hojas son concentrados en el floema. Por su parte, su liberación controlada en los

tejidos demanda se conoce como descarga del floema (Fig. 1). Ambos procesos son afectados por factores ambientales, bioquímicos, fisiológicos y de desarrollo que en conjunto determinan la cantidad de fotosintatos que pueden ser descargados en los tejidos demanda (2).

Un aspecto de gran importancia en la distribución de los nutrimentos es la forma en que las células del mesófilo de las hojas y las del tejido demanda están comunicadas con el

floema. En algunos casos la carga del floema se lleva a cabo por movimiento transmembranal (carga apoplástica) o por plasmodesmata (carga simplástica). Debido a la gran variedad de especies que se han estudiado, la carga del floema se ha clasificado en 2 tipos: los del Tipo 1 se caracterizan porque se realiza por cargadores simplasto (Fig. 1b y d) y los del Tipo 2 se presentan cuando las células del complejo elementos cribosos/células acompañantes (EC/CAs) se encuen-

*Recibido: 12 de marzo de 2007 Aceptado: 11 de septiembre de 2007

Departamento de Bioquímica. Conjunto E. Facultad de Química. Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Institutos s/n. Ciudad Universitaria. México D.F. C.P. 04510. Teléfono 5622-5276. Correo E: danielpadilla30@yahoo.com.mx

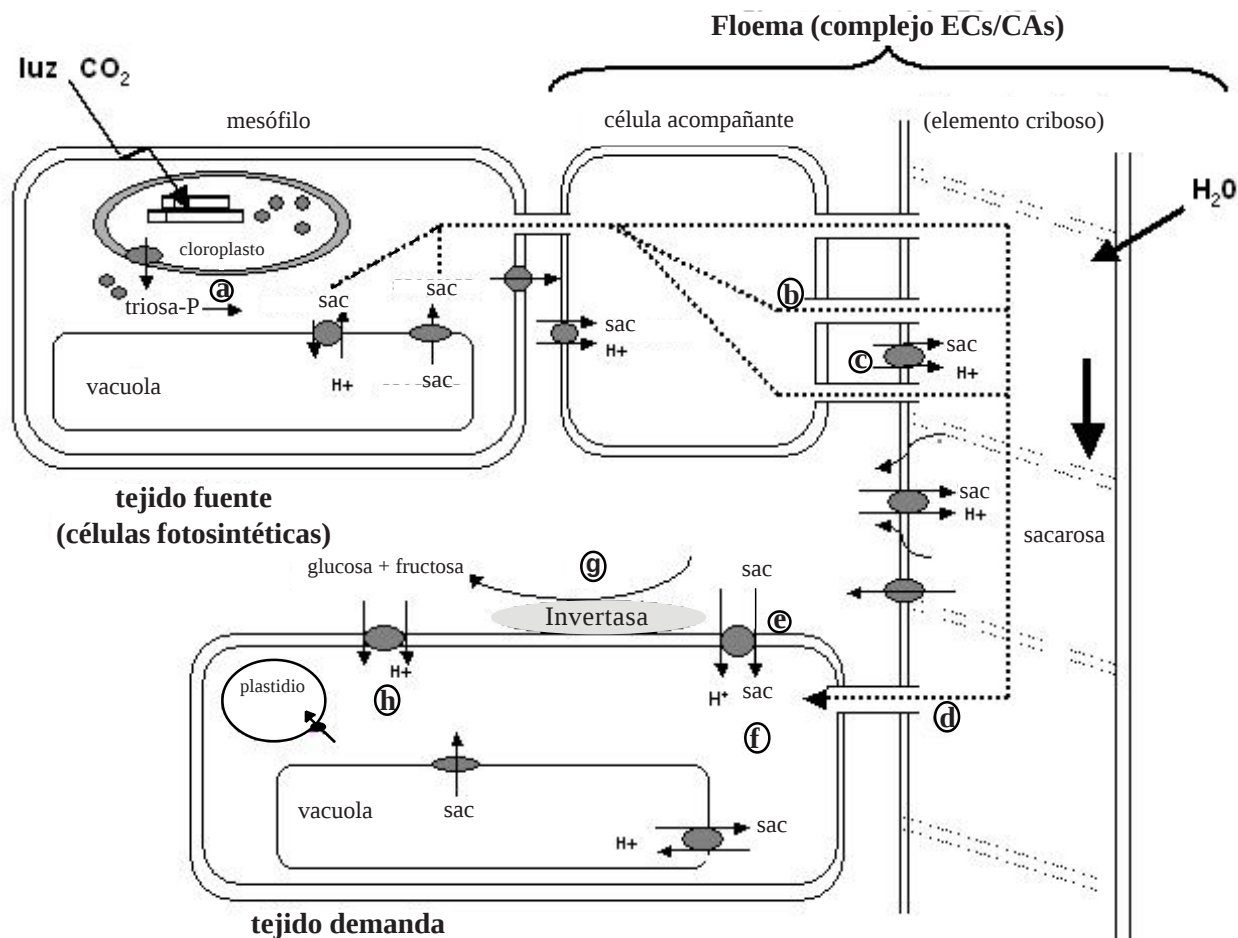


Figura 1. Ruta de fotosintatos desde el tejido fuente hacia el tejido demanda. En las hojas se realiza la fotosíntesis y síntesis de sacarosa (a). Mecanismos de carga y descarga del floema vía simplasto, la sacarosa (sac) viaja a través de conductos llamados plasmodesmos (b, d). Mecanismos de carga y descarga vía apoplasto, la sacarosa es liberada al apoplasto y transportadores (H^+ /sacarosa) cargan y descargan la sacarosa del floema (c, e). La sacarosa puede ser incorporada por un transportador (H^+ /sacarosa) (f) o puede ser hidrolizada por una invertasa de pared (g). Los productos glucosa y fructosa son incorporados por transportadores (H^+ /hexosa) (h). Modificado de la referencia 3.

tran simplásticamente aislados y la carga del floema la realizan en el apoplasto por transportadores de azúcares (Fig. 1c y e). Dentro de este grupo existen otros dos subtipos 2a y 2b y las diferencias están dadas por la morfología de las células (3).

De igual manera, en la descarga del floema están presentes las dos vías antes mencionadas (simplástica y apoplástica). En la ruta simplástica, los plasmodesmos y el gradiente de concentración determinan la magnitud y la dirección del flujo de fotosintatos. La ruta apoplástica se caracteriza porque los azúcares que viajan por el floema se liberan al espacio intercelular de las células que forman los órganos de

demanda. En este caso, la cantidad de azúcares que dichas células asimilen dependerá de la actividad de los transportadores ubicados en la membrana plasmática (4).

La sacarosa que se descarga en el apoplasto puede ser incorporada por las células del tejido de demanda mediante un transportador específico (Fig. 1f) y/o puede ser hidrolizada por la invertasa de pared celular (Fig. 1g). En las células de los órganos de demanda también se expresan genes que codifican a transportadores de hexosas ubicados en la membrana plasmática, que permiten la entrada de la glucosa y fructosa producidas por la invertasa de pared celular (Fig. 1h).

Algunos de los transportadores de azúcares en plantas superiores han sido caracterizados en sistemas heterólogos. Se ha determinado que funcionan como "simporter" (H^+ /sacarosa o H^+ /hexosas) y su actividad permite el movimiento de azúcares en contra del gradiente de concentración. Se ha sugerido que la predominancia de las rutas de descarga de fotosintatos simplástica y apoplástica está relacionada con la forma en que se usan los fotosintatos. En tejidos que acumulan almidón la descarga es por vía simplástica, pues el almidón además de ser osmóticamente menos activo que la sacarosa, se compartamentaliza en los amiloplastos, lo cual ayuda a

que se mantenga el gradiente de concentración, que favorece la asimilación de fotosintatos desde el floema (5). Por otro lado, en tejidos con descarga apoplástica los azúcares libres generalmente se acumulan en la vacuola, si bien esto favorece la formación de un gradiente de concentración que facilita la asimilación de azúcares, la participación de los transportadores ubicados en la membrana celular es fundamental para transportar los azúcares (6).

ESTRUCTURA DEL FLOEMA

El floema es un tejido especializado en transportar nutrimentos a larga distancia. Está formado por dos tipos celulares relacionados ontogenéticamente: elementos cribosos (ECs) y células acompañantes (CAs) (Fig. 2). Los ECs son células altamente modificadas que durante la maduración pierden el núcleo y las mitocondrias. Poseen abundantes perforaciones en las paredes celulares de la zona donde se unen a otros ECs para formar conductos co-

nocidos como tubos cribosos por donde viajan los nutrimentos. Las CAs se caracterizan por tener un protoplasma denso, núcleo y numerosas mitocondrias, se encuentran conectadas a los ECs por un conjunto de plasmodesmos, de tal forma que la funcionalidad metabólica de los ECs depende de los procesos que ocurren en las CAs (Fig. 2).

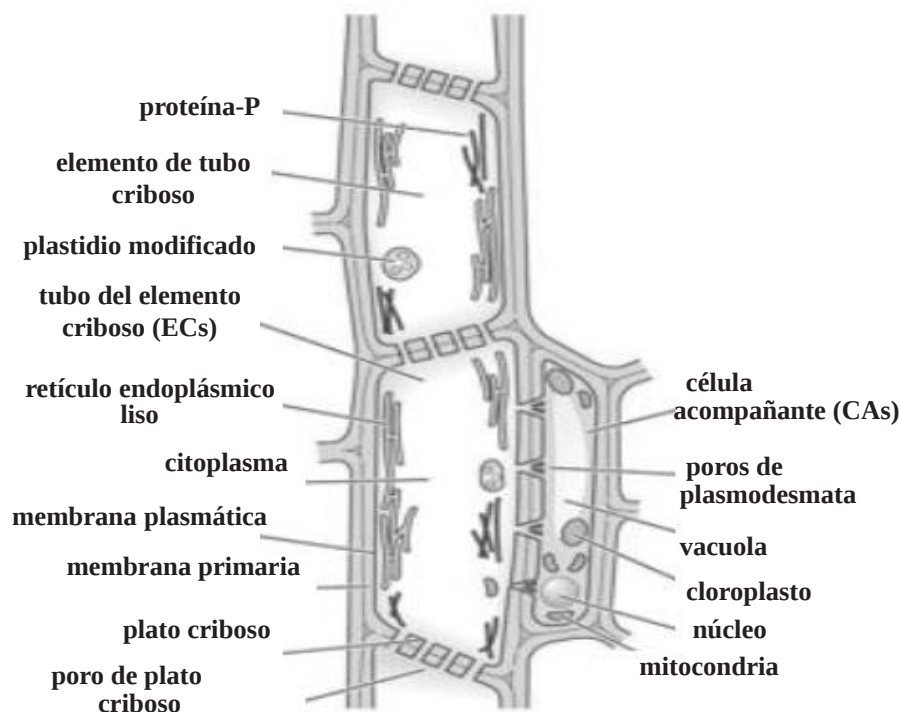
Los ECs de la mayoría de las plantas contienen proteínas específicas conocidas como proteínas-P, las cuales pueden formar filamentos, túbulos y agregados cristalinos. Las proteínas-P de la familia *Cucurbitaceae* son las que mejor se han caracterizado, pues se les puede purificar fácilmente a partir del exudado del floema. En *Cucurbita maxima* se han encontrado a dos polipéptidos: PP1 de 96 KDa que forma filamentos y la PP2 de 48 KDa que funciona como una lectina. La transcripción y traducción de la PP1 y PP2 ocurre en la CAs y son responsables de formar un sello cuando los ECs sufren heridas (7).

CARGA DEL FLOEMA

La sacarosa es el compuesto preferido por las plantas para proveer de azúcares a los órganos demanda. Durante el día se sintetiza en el citoplasma a partir de triosas fosfato provenientes del cloroplasto, por la noche se elabora como producto derivado de la degradación de almidón. La vía que sigue la sacarosa para llegar al floema puede ser vía simplástica (Fig. 3a) o vía apoplástica (Fig. 3b). Y por lo tanto, se puede clasificar en dos tipos dependiendo de la influencia sobre la carga o ausencia a nivel del floema debido al número de las venas menores que comunican entre sí a las células. Las especies de Tipo 1, presentan una configuración "abierta" con numerosas interconexiones entre las células acompañantes y las células de la vaina, las especies que tienen este tipo son la calabaza (*Cucurbita pepo*) y uva (*Vitis vinifera*). En especies donde la carga del floema es vía apoplástica se le ha clasificado como de Tipo 2 y se caracteriza por tener una configuración "cerrada" en que las venas menores no tiene una relación directa y el complejo EC/CAs aparece simplásticamente aislado. Este tipo se clasifica en dos subgrupos: Tipo 2a y Tipo 2b. Ambos tipos se diferencian por la morfología que presentan las células, en las de Tipo 2a, las células acompañantes pierden las invaginaciones en la pared celular y en las de Tipo 2b la morfología de las células acompañantes conserva las invaginaciones. Entre las especies que se caracterizan por ser de Tipo 2a se encuentra la papa (*Solanum tuberosum*) y el tabaco (*Nicotiana tabacum*) y entre las de Tipo 2b, el chícharo (*Pisum sativum*) y la lechuga (*Lactuca sativa*) (3).

En estos casos es importante la participación de diferentes transportadores de sacarosa que pertenecen a la familia SUTs (sucrose transporters), miembros de la familia catión glicósido-

Figura 2. Esquema del complejo formado por las células acompañantes (CAs) y elementos cribosos (ECs). En la imagen se muestran las diferentes estructuras entre los tipos celulares que forman el floema. Modificado de la referencia 31.



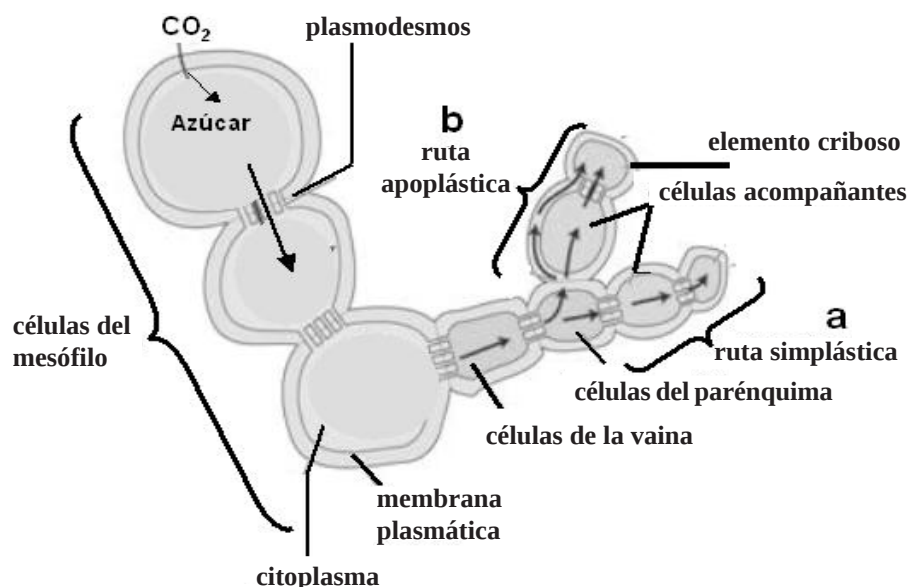


Figura 3. Esquema de la ruta de los azúcares en la carga del floema. La carga del floema vía simplástica (a). La Carga del floema vía apoplástica (b). Modificado de la referencia 31.

pentósido-hexurónico (GPH), la cual a su vez forma parte de la superfamilia (MSF) (8,9). En algunos casos las dos vías de carga pueden coexistir, generalmente esto está altamente relacionado con el estado fisiológico de la hoja. En cotiledones de Ricino (*Ricinus communis*) se ha demostrado que la carga del floema puede cambiar de simplástica a apoplástica en respuesta al ajuste osmótico en las células, aunque aparentemente la vía simplástica es la más importante (10).

DESCARGA DEL FLOEMA

El flujo de la sacarosa hacia el tejido que lo demanda se explica por la hipótesis de Münch que se resume en las siguientes ecuaciones:

$$R_f = J_v AC \quad (1)$$

$$R_f = L_p (P_{EC \text{ fuente}} - P_{EC \text{ demanda}}) AC \quad (2)$$

De acuerdo con este planteamiento, el flujo de los solutos a través de los ECs (J_v) en un área (A) y la concentración (C) de fotosintatos asimilados determina la velocidad del flujo (R_f) (ecuación 1). J_v es dirigido por el gradiente de presiones hidrostáticas

(L_p) que existe entre los elementos cribosos (EC) de los tejido fuente y demanda, modulado por la conductividad hidráulica (L_p) de la interconexión axial (ecuación 2) (11).

La eficiencia de descarga en los órganos demanda está determinada por su capacidad para remover los azúcares liberados. En ese sentido, la velocidad de hidrólisis de la sacarosa o de la síntesis de oligosacáridos de la serie de la rafinosa, así como de compuestos de alto peso molecular (almidón o triacilglicérol) ayudan a generar el gradiente de concentración que favorece la descarga de azúcares y la compartimentalización de los fotosintatos incorporados (12).

Si bien el gradiente de concentración existente entre el floema y el tejido demanda es fundamental para que la descarga de fotosintatos ocurra, la ruta de descarga es un factor que puede facilitar el proceso. Al igual que en la carga del floema, la descarga del floema también puede darse por vía simplástica y apoplástica. La descarga vía simplasto que se caracteriza por la facilidad con la que se movilizan grandes cantidades de sacarosa, es común en ápices de raíz, hojas en ex-

pansión y tubérculos de papa en desarrollo. En las membranas celulares de los tejidos demanda donde opera la vía apoplástica, se expresan genes que transcriben a transportadores que permiten importar tanto sacarosa como las hexosas resultantes de la actividad de la invertasa de pared celular (13).

REGULACIÓN EN LA DESCARGA VÍA DEL SIMPLASTO

Si bien la presencia de una red de plasmodesmos que comunican al floema con los tejidos demanda permite la liberación de grandes cantidades de sacarosa, la descarga vía del simplasto es afectada por la actividad metabólica de los tejidos (5). La velocidad con que la sacarosa se metaboliza y la compartimentalización de los productos sintetizados también influyen sobre la velocidad de descarga, por lo cual, enzimas que participan en el metabolismo de la sacarosa han resultado ser piezas clave para la asimilación de fotosintatos. Por ejemplo, reducir la actividad de la sacarosa sintasa (SuSy) disminuye en un 50% el peso seco del tubérculo de papa (14). En cuanto al tomate, al disminuir la actividad de SuSy, la importación de sacarosa por frutos de siete días después de la antesis se redujo en un 90% (15). No se conocen a profundidad los factores que determinan la formación de plasmodesmos, sin embargo, observaciones en ápices de la raíz y hojas jóvenes de tabaco sugieren que la sacarosa por sí misma podría controlar la cantidad de plasmodesmos lo que a su vez definiría su velocidad de descarga (16). Tampoco se conocen los factores que regulan su actividad, pero se ha observado que el aumento en la osmolaridad de las células que forman las fibras de algodón bloquea de manera reversible el plasmodesmata, sugiriendo que la turgencia celular es otro elemento que puede influir en el proceso de descarga del floema (17).

Por otro lado, en experimentos con estambres de *Stecreaea* se redujo la capacidad de conducir solutos en el plasmodesmata incrementando la concentración de Ca^{+2} en el citosol, sugiriendo que dentro del mecanismo podría funcionar como un segundo mensajero que permite el paso por estos conductos (3).

REGULACIÓN EN LA DESCARGA VÍA DEL APOPLASTO

Cuando los fotosintatos son descargados por vía apoplástica, su asimilación depende de la actividad de transportadores de sacarosa y monosacáridos ubicados en la membrana plasmática.

Los transportadores de sacarosa tienen doce regiones transmembranales. En el genoma de *Arabidopsis*, se han identificado muchas secuencias que potencialmente codifican para transportadores de sacarosa. Todos ellos comparten alto grado de homología, que ha permitido clasificarlos dentro de la familia GPH, que como se mencionó anteriormente forman parte de la mayor superfamilia de facilitadores de azúcares (MSF) (18). En estudios basados en análisis de filogenética y de comparación de secuencias de péptidos recientemente se logró clasificar a los SUTs de dicotiledóneas en tres grupos: SUT1, SUT2 y SUT4. Sin embargo, no está totalmente comprendido si cada tipo de SUT tiene un papel fisiológico diferente dentro de las especies de dicotiledóneas (19).

Por otro lado, es probable que algunos transportadores de sacarosa como SUT2 que se expresa preferencialmente en las CAs de *Arabidopsis* (20) participan en la carga del floema. Otros como AtSUC3 que se expresan en tejidos demanda (21) probablemente permitan la entrada de sacarosa a los tejidos que la metabolizan. La afinidad de los transportadores por la sacarosa es variable, por ejemplo los

transportadores SUT1 y SUT2 presentan una alta afinidad (K_M entre 0.5-2 mM). Por otro lado, el transportador de sacarosa SUT4 posee una K_M 11.6 mM que es diez veces mayor al de SUT2 (22).

Una parte de las moléculas de sacarosa que se liberan al apoplasto es hidrolizada por la invertasa asociada a la pared celular, la cual juega un papel muy importante, ya que puede controlar la composición de azúcares solubles que pueden ser asimilados (23).

La actividad de la invertasa de pared se incrementa en tejidos donde la expansión celular es alta, su actividad ayuda a mantener grandes diferencias entre las concentraciones de sacarosa del floema y la de células de los tejidos demanda. Al mismo tiempo impide que los transportadores de sacarosa (SUTs) localizados en la membrana del complejo ECs/CAs recarguen al floema (18). Estudios con plantas transgénicas han permitido establecer la importancia de la actividad la invertasa de pared en la fisiología de las plantas (24). En plantas de zana-horia su represión por RNAm antisentido produjo una marcada disminución en el crecimiento de la raíz y un aumento en el número de hojas (25).

Muchos de los transportadores de monosacáridos estudiados se expresan preferencialmente en las membranas plasmáticas de las células de los tejidos demanda y se ha propuesto que son los responsables de incorporar glucosa y fructosa resultantes de la hidrólisis de sacarosa por invertasas (26).

Los transportadores de hexosas pertenecen a familias génicas de muchos miembros, por ejemplo, en *Arabidopsis* se han identificado 26 secuencias, algunos de los cuales son llamados transportadores de azúcares (AtSTPs) (3). De igual forma, sus secuencias de aminoácidos han permi-

tido clasificarlos como miembros MFS. Igual que los transportadores de sacarosa (SUTs) los miembros de esta familia se caracterizan por tener una estructura con doce regiones transmembranales (19). Algunos de ellos han sido clonados y expresados en sistemas heterólogos como levadura u oocitos de *Xenopus*, donde se ha caracterizado su funcionalidad. Todos los que se han estudiado tienen un mecanismo que es dependiente de energía (H^+ /simporter) (26).

El análisis de estos transportadores ha puesto de manifiesto la importancia del transporte de sacarosa y hexosas en la fisiología de las plantas. La sobreexpresión del transportador de sacarosa de papa StSUT1 bajo el control de promotor de vicilina en el parénquima de cotiledones de chícharo duplicó el transporte de sacarosa e incrementó la cantidad de fotosintatos almacenados en las semillas (27). En tabaco se sobreexpresó el transportador de hexosas VvHT1 proveniente de uva, lo cual produjo un aumento significativo en la relación parte aérea/raíz (28).

CAMBIOS DE LAS RUTAS DE DESCARGA DE FOTOSINTATOS

Durante el desarrollo de las plantas la ruta de descarga puede sufrir cambios y adecuarse a las necesidades de los tejidos demanda.

En *A. thaliana* el colorante 5(6)-carboxifluoresceína (CD) que es incapaz de cruzar membranas, difunde libremente en el ápice de la raíz, sugiriendo que allí la descarga es fundamentalmente vía simplasto mientras que en otras regiones la descarga del floema es fundamentalmente vía apoplástica (29). En tubérculo de papa y en frutos de jitomate la vía de descarga del floema presenta cambios ligados al desarrollo. En etapas iniciales del desarrollo del tubérculo de papa la descarga del floema es predominante vía apoplasto. A medida que

el tubérculo se expande, comienzan a aparecer plasmodesmos, de tal forma que durante el periodo de máxima acumulación de almidón la descarga del floema es fundamentalmente por la vía simplasto (13). En el fruto del jitomate sucede lo contrario, durante las primeras etapas del desarrollo la descarga del floema hacia las células del parénquima del fruto es por vía simplasto, cuando alcanza la etapa verde maduro, el plasmodesmata comienza a desaparecer y la descarga vía apoplasto se vuelve predominante (30).

Se ha sugerido que la vía de descarga predominante y los cambios que ésta pudiera sufrir, están relacionados con el tipo de metabolitos que se acumulan. Así por ejemplo, en el fruto de jitomate el cambio de la vía simplástica a apoplástica coincide con

la acumulación de grandes cantidades de glucosa, fructosa, sacarosa y agua, lo cual puede hacer que las diferencias en presiones hidrostáticas entre el floema y las células demanda disminuyan o se inviertan, reduciendo la capacidad de asimilación de las células del fruto. La separación anatómica o la eliminación de los plasmodesmos que comunican los tejidos vasculares y de demanda representan una solución que garantiza que la asimilación de azúcares continúe (30). En tubérculo de papa se ha observado el efecto contrario, la vía apoplástica cambia a vía simplástica para satisfacer la gran demanda de carbono que se requiere para la síntesis de almidón el cual a pesar de que se acumulan grandes cantidades modifica poco el potencial osmótico y favorece la descarga vía simplasto (13).

PERSPECTIVAS

El uso de herramientas bioquímicas y moleculares ha permitido ubicar una serie de factores clave en la regulación de las relaciones entre los tejidos fuente y demanda. Sin embargo, hay experimentos que demuestran la importancia de diversas hormonas (citocininas, ABA, giberelinas, auxinas y brasinoesteroides) sobre la actividad de ciertas enzimas clave del metabolismo de los azúcares, por lo que es necesario realizar estudios que permitan establecer su papel en la distribución de fotosintatos. Además, la forma en que los tejidos demanda asimilan fotosintatos sufre transiciones durante el desarrollo, por lo que será necesario estudiar las diferentes etapas de crecimiento para entender cómo se ajusta el metabolismo a dichos cambios.

REFERENCIAS

1. Eschrich W (1980) Free space invertase, its possible role in phloem unloading. *Berichte der Deut. Botan. Gesell.* 93: 363-378.
2. Rolland F, Moore B, Sheen J (2002) Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell*, S185-S205, supplement 2002.
3. Buchanan B, Gruisen W, Jones R (2000) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Amer. Soc. Plant Physiol. Rockville, USA, p 730-784.
4. Lalonde S, Boles E, Hellmann H, Baker L, Patrick JW, Frommer WB, Ward JM (1999) The dual function of sugar carriers: Transport and sugar sensing. *Plant Cell*. 11: 707-726.
5. Patrick JW (1997) Phloem unloading: Sieve element unloading and post-sieve element transport. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 28: 165-190.
6. Sonnewald U, Hebers K (1998) Molecular determinants of sink strength. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1: 207-216.
7. Oparka KJ, Santa Cruz S (2000) The great escape: Phloem transport and unloading of macromolecules. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 323-347.
8. Lalonde S, Tegeder M, Throne-Holtst M, Frommer WB, Patrick JW (2003) Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell and Environment*. 26: 37-56.
9. Chang AB, Lin R, Studley WK, Trand and Milton. CV (2004) Phylogeny as a guide to structure and function of membrane transport proteins. *Mol. Mem. Biol.* 21: 171-181.
10. Orlich G, Hofbrück M and Schulz A (1998) A symplastic flow of sucrose contributes to phloem loading in *Ricinus cotyledons*. *Planta*. 206: 108-116.
11. Münch E (1930) *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Fisher, Jena, Germany.
12. Viola R, Roberts AG, Haupt S, Gazzani S, Hancock RD, Marmioli N, Macharay GC, Oparka KJ (2001) Tuberisation in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *Plant Cell*. 13: 385-398.
13. Koch K (2004) Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7: 235-246.
14. Zrenner R, Salanoubat M, Willmitzer L, Sonnewald U (1995) Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* L.). *Plant J.* 7: 97-107.

15. D' aoust MA, Yelle S, Nguyen-Quoc B (1999) Antisense inhibition of tomato fruit sucrose synthase decreases fruit setting and the sucrose unloading capacity of young fruit. *Plant Cell*. 11: 2407-2418.
16. Imlau A, Truernit E, Sauer N (1999) Cell-to-cell and long-distance trafficking of the green fluorescent protein in the phloem and symplastic unloading of the protein into sink tissues. *Plant Cell*. 11: 309-322.
17. Ruan YL, Patrick JW, Furbank RT (2001) The control of single-celled cotton fiber elongation by developmentally reversible gating of plasmodesmata and coordinated expression of sucrose and K⁺ transporters and expansin. *Plant Cell*. 13: 47-60.
18. Lalonde S, Wipf D, Frommer WB (2004) Transport mechanism for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55: 341-372.
19. Aoki N, Hirose T, Scofield EN, Whitfield PR, Furbank RT (2003) The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol.* 44: 223-234.
20. Truernit E, Sauer N (1995) The promoter of the *Arabidopsis thaliana* SUC 2- sucrose-H⁺ symporter gene directs expression of β -glucuronidase to the phloem: evidence for phloem loading by SUC2. *Planta*. 196: 564-570.
21. Meyer S, Melzar M, Truernit EH, Hümmer C, Besenbeck R, Stadler R, Sauer N (2000) AtSUC3, a gene encoding a new *Arabidopsis* sucrose transporter, is expressed in cell adjacent to the vascular tissue and in a carpel cell layer. *Plant Journal*. 24: 869-882.
22. Wiese A, Baker L, Kühn C, Lalonde S, Bushmann H, Frommer WB, Ward JM (2000) A New subfamily sucrose transporter, SUC4, with low affinity /high capacity localized in enucleated sieve elements of plant. *Plant Cell*. 12:1345-1355.
23. Roitsch T, Ehness R, Goetz M, Hause B, Hofmann M, Sinha AK (2000) Regulation and function of extracellular invertase from higher plants in relation to assimilate partitioning, stress responses and sugar signalling. *Aus. J. Plant Physiol.* 27: 815-825.
24. Roitsch T, Gonzales MC (2004) Function and regulation of plant invertases: sweets sensations. *Trends in Plant Science*. 9: 606-613.
25. Tang GQ, Lüscher M, Sturm A (1999) Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrots alters early plant development and sucrose partitioning. *Plant Cell*. 11: 177-189.
26. Tanner E, Caspari T (1996) Membrane transport carriers. *Ann Rev. Plant Mol. Biol.* 47: 595-626.
27. Rosche E, Blackmore D, Tegeder M, Richardson T, Schroeder H, Higgins TJ, Frommer WB, Offler CE, Patrick JW (2002) Seed-specific overexpression of a potato sucrose transporter increases sucrose uptake and growth rates of developing pea cotyledons. *Plant J.* 30: 165-175.
28. Letterier M, Atanassova R, Laquittaine L, Gaillard C, Coutus-Thévenot P, Delrot S (2003) Expression of a putative grapevine hexose transporter in tobacco alters morphogenesis and assimilate partitioning. *J. Exp. Bot.* 54: 1193-1204.
29. Oparka KJ, Duckett CM, Prior DAM, Fisher DB (1994) Real-time imaging of phloem unloading in the root tip of *Arabidopsis*. *Plant J.* 6: 759-766.
30. Ruan YL, Patrick JW (1995) The cellular pathway of postphloem sugar transport in developing tomato fruit. *Planta*. 196:434-444.
31. Taiz L, Zeiger E (2002) *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts, USA, p 287-293.