

## 综述 Reviews

## 光合同化物韧皮部卸载途径的研究进展

聂佩显<sup>1,2</sup>, 李晨<sup>1</sup>, 高艳<sup>2</sup>, 杜国栋<sup>2</sup>, 吕德国<sup>2</sup>, 关秋竹<sup>1,\*</sup><sup>1</sup>山东省果树研究所, 山东泰安271000<sup>2</sup>沈阳农业大学园艺学院/辽宁省果树品质发育与调控重点实验室, 沈阳110866

**摘要:** 韧皮部卸载包括同化物从筛分子伴胞(SE/CC)复合体卸出的筛分子卸载和韧皮部后运输两个密切相联的过程, 对光合产物的运输和分配起着重要的作用。本文综述了库器官韧皮部卸载途径的研究进展, 旨在为本领域的研究作为参考和借鉴。

**关键词:** 光合同化物; 韧皮部; 共质体卸载; 质外体卸载

自上世纪80年代开始, 同化物在韧皮部卸载途径的研究一直受到科研工作者的重视。同化物韧皮部卸载途径在甜菜(*Beta vulgaris*)根(Godt和Roitsch 2006)、高粱(*Sorghum bicolor*)茎(Milne等2017)、大麦(*Hordeum vulgare*)库叶(Haupt等2001)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子(Werner等2011)和苹果(*Malus domestica*, Zhang等2004)、核桃(*Juglans regia*, Wu等2004)、葡萄(*Vitis vinifera*, Zhang等2006)、枣(*Ziziphus jujuba*, Nie等2010)、黄瓜(*Cucumis sativus*, Hu等2011)、梨(*Pyrus communis*, Zhang等2014)、桃(*Prunus persica*, Zanon等2015)、无花果(*Ficus carica*, 李春丽等2016)、猕猴桃(*Actinidia arguta*, Chen等2017)、蓝莓(*Vaccinium corymbosum*, 张鹤华等2017)和油茶(*Camellia oleifera*, Wang等2018)等果实上得到验证。

韧皮部卸载途径的研究方法多种多样, 如前期多以空种皮杯法、“卸载穴法”、“组织圆片法”和“浆果杯法”研究为主, 随着放射性自显影技术、荧光物质示踪技术、激光共聚焦扫描显微技术以及双光子乃至多光子技术等现代技术的应用, 同化物卸载途径的研究方法也有了很大地改进和发展, 对物质运输的研究已经从细胞、亚细胞水平进入分子水平。本文对韧皮部卸载途径的研究进展加以总结, 旨在为本领域的研究提供参考和借鉴。

## 1 同化物的主要运输形式

大多数高等植物以蔗糖作为光合产物的主要

运输形式, 但自然界也存在以其他形式的糖作为光合产物主要运输形式的植物。如葫芦科(*Cucurbitaceae*)以水苏糖为主要运输形式(Hu等2011), 蔷薇科(*Rosaceae*)以山梨醇为主要运输形式(Loescher 1987)等, 明确韧皮部主要运输糖的卸载方式在韧皮部卸载途径的研究中具有重要意义。但就研究现状而言, 其他形式的糖较蔗糖研究相对滞后, 限制了本研究的开展, 因此以次要运输糖——蔗糖为研究对象, 同样可以阐明同化物在韧皮部卸载的方式。如黄瓜被称为水苏糖运输型植物, 黄瓜果实韧皮部卸载途径的研究是以蔗糖卸载为研究对象开展的(Hu等2011)。

在研究中需要注意的是区分同化物的贮藏形式和运输形式。通常情况下, 测定果实可溶性糖得到的是贮藏形式的糖, 运输形式的糖主要从韧皮部液流中获得。如苹果果实可溶性糖中山梨醇的比例很低, 却占了韧皮部运输糖的70%以上, 所以苹果韧皮部主要运输糖是山梨醇。提取韧皮部液流的理想方法是蚜虫吻针法, 但不易操作, 很少用此方法。研究中一般采用EDTA法, 即切割韧皮部, 吸取韧皮部渗出液, 用EDTA法进行提取(Klages等2001)。

收稿 2019-01-23 修定 2019-05-31

资助 山东省自然科学基金(ZR2015YL055)和山东省重点研发计划(2017CXGC0210)。

\* 通讯作者(guanqiuzhu@163.com)。

## 2 超微结构观察

韧皮部卸载途径一般分为质外体途径、共质体途径及两者交替途径。筛分子伴胞(sieve element/companion cell, SE/CC)复合体与周围韧皮薄壁细胞(phloem parenchyma cell, PP)共质体连续/隔离的变化决定着卸载途径的变化。共质体连续与隔离的重要标志是SE/CC复合体与周围PP间是否存在有功能性的胞间连丝(plasmodesmata, PD)。共质体是否连续主要通过两种方法判断: 统计SE/CC复合体与周围PP交界的细胞壁上功能性胞间连丝的数量和辨别伴胞的类型。

### 2.1 胞间连丝的数量与功能

对目标维管束组织进行超薄切片, 在电镜下, 统计SE/CC复合体与周围PP间PD的数量和观察PD的状态, 为同化物卸载方式提供重要的细胞学依据。在植物库器官中, SE/CC复合体和PP之间存在大量的PD, 丰富的PD为光合同化物以共质体方式卸载提供通道。这已在以共质体卸载为主要途径的库器官中得到证明。如发育前期的葡萄(Zhang等2006)和发育中期的枣(Nie等2010)等。

胞间连丝结构复杂, 简单的单通道胞间连丝和带分枝的胞间连丝在功能上有重要差异, 且在不同发育时期, 分为三种状态: 闭合态、开放态和可控态(段茜茜和王冬梅2017)。因此, 即使观察到SE/CC复合体与周围PP间存在胞间连丝, 也不能简单地认为SE/CC复合体与周围PP是共质连续体, 还需要通过判断PD的状态及其他证据共同验证。如发育后期的枣(Nie等2010)和黄瓜果实(Hu等2011)中的PD被堵塞, 失去运输功能, 这为质外体卸载途径提供重要证据。

### 2.2 伴胞的类型

筛分子和伴胞来源于同一母细胞, 二者在结构和功能上联系密切, 而伴胞至少有三种类型(Patrick 1990)。中间细胞: 此类伴胞的典型特征是与周围薄壁细胞界面加厚处的细胞壁上通常存在大量的PD, 如果此类伴胞大量存在, 韧皮部卸载的方式很可能是采取共质体卸载途径; 转移细胞: 此类伴胞形状不规则, 细胞壁多处发生内突和转折, 质膜也随细胞壁内陷和转折, 细胞的这种生理结构变化

显著增加了质膜和质外体溶液间接接触的表面积, 提高了物质跨膜运输的效率, 这类细胞与周围的薄壁细胞间通常不存在胞间连丝; 普通细胞: 此类细胞形状规则, 细胞壁既没有发生内突和转折, 与周围薄壁细胞之间又缺乏胞间连丝。因此, 转移细胞和普通细胞的出现, 是质外体卸载的重要标志。

## 3 卸载途径示踪

### 3.1 $^{14}\text{CO}_2$ 标记与放射自显影技术

选择正常发育的结果短枝, 将叶片用透明塑料袋密封, 在短枝与侧枝连接中间部位, 进行环剥处理, 以阻止叶片产生的光合同化物向下运输, 使短枝上的叶片和果实之间形成一个“独立的源-库单位”。然后, 向塑料袋内充满 $^{14}\text{CO}_2$ , 经过一段时间, 取回果实, 徒手切片, 迅速用液氮冻干,  $-80^\circ\text{C}$ 下X光压片, 然后显影定影观察同化物在库器官中的运输和分配情况(Zhang等2004)。

$^{14}\text{CO}_2$ 标记与放射自显影技术在马铃薯(*Solanum tuberosum*, Viola等2001)、苹果(Zhang等2004)、葡萄(Zhang等2006)和黄瓜(Hu等2011)的韧皮部卸载研究中都有应用, 验证了维管束韧皮部的运输功能。研究证明,  $^{14}\text{CO}_2$ 标记同化物与羧基荧光素(carboxyfluorescein, CF)在韧皮部卸载方式类似, 由于CF的引入与检测方法简单安全可靠, 在韧皮部卸载的研究中应用的更广泛。

### 3.2 荧光物质示踪

自首先观察到钾荧光素在植物体内移动以来, 荧光物质示踪同化物在植物体内的运输已有近90年的历史了。在这期间, 开发了很多荧光探针, 经常用作共质体标记物的有: 荧光素(fluorescein)、CF、LY (lucifer yellow); 用作质外体标记物的有: PYS (procion yellow)和SRG (sulforhodamine G)。到目前为止, 应用最广泛的是CF, CF是一个比较理想的共质体标记物, 可长距离运输, 与 $^{14}\text{C}$ 标记的蔗糖运输途径类似, 被认为是“膜不透性”探针。引入韧皮部方法简单, 不需要特殊的设备。已成功地应用于苹果(Zhang等2004)、葡萄(Zhang等2006)、枣(Nie等2010)、黄瓜(Hu等2011)、梨(Zhang等2014)、猕猴桃(Chen等2017)和油茶(Wang等2018)的果实韧皮部卸载的研究中。

值得注意的是, 尽管CF被认为是“膜不透性”探针, 但会受到质外体微环境pH和液泡区隔化的限制。当质外体微环境中pH较低时, 会以未解离形式跨膜, 而液泡区隔化也可能会阻碍CF沿韧皮部后运输的移动(Wright和Oparka 1994)。因此, 单一通过CF染料的物理化学性质不能完全确定光合同化物在细胞中的移动和区隔化情况, 需要结合 $^{14}\text{CO}_2$ 标记技术和绿色荧光蛋白示踪技术进行验证。

### 3.3 绿色荧光蛋白

绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)是一个直观性很强的遗传标记物, 被认为是一个共质体探针。与CF相比, GFP可以避免荧光染料扩散而导致不准确的示踪结果。如Zhang等(2006)将GFP与病毒运动蛋白融合用于研究葡萄果实韧皮部卸载途径, 3a MP:GFP在果实发育前期从韧皮部卸出, 成熟期被限制在韧皮部内, 成为证明在葡萄果实转熟期发生由共质体卸载向质外体卸载转变的重要证据。

## 4 相关转运蛋白和代谢酶的研究

通过上述研究结果可以推测同化物在韧皮部的卸载方式, 但为了让研究结果更有说服力, 特别是有载体介导的质外体途径参与的情况下, 对主要运输糖相关转运蛋白和代谢酶的研究尤为重要, 是证明卸载途径的重要证据。

### 4.1 相关转运蛋白的研究

高等植物光合作用产生的蔗糖, 通过韧皮部运输到库器官中, 其运输和分配的结果直接影响植物的生长过程及产量和品质(Braun等2014)。蔗糖转运蛋白(sucrose transporter或sucrose carrier, SUT或SUC)在蔗糖的质外体运输、库器官卸载中扮演着重要的角色(巩慧玲等2017; Liesche 2017), 根据SUT序列同源性及对蔗糖亲和力特性的不同, SUT分为5个亚族(Kühn和Grof 2010)。现已在黄瓜果实韧皮部卸载途径的研究中发现, CsSUC4在果实发育整个过程中均被限制在韧皮部内, 作为证明黄瓜果实韧皮部采取质外体卸载的重要证据(Hu等2011); CsSUC2主要在伴胞和筛分子上表达, 具有运输蔗糖的功能(Ma等2019); 拟南芥AtSUC3

在韧皮部和多种库器官的维管束组织中都有表达, 在库器官中具有卸载蔗糖的功能(Meyer等2004)。

蔷薇科植物中, 山梨醇和蔗糖是同化物运输的主要形式, 且山梨醇的含量高于蔗糖含量, 如苹果果实中, 山梨醇含量在整个发育期处于较低的水平。因此, 推测山梨醇的转运过程可能分为两步, 即山梨醇一部分被跨膜转运的同时, 另一部分先分解为果糖, 然后由己糖转运蛋白介导跨膜。通过对己糖转运蛋白的胶体金免疫电镜定位技术和免疫杂交技术, 确定其定位在质膜上, 且在果实发育中大量表达, 为苹果果实韧皮部质外体卸载途径提供了关键的证据(Zhang等2004); 陆续在甘蔗(*Saccharum officinarum*, 马晓雯等2016)、木薯(*Manihot esculenta*, 武军政等2017)、酿酒酵母(*Candida glycerinogenes*, Liang等2018)等发现多个己糖转运蛋白, 均定位在质膜上, 且能够跨膜转运葡萄糖、果糖等己糖。

PCMBs (parachloromercuribenzenesulfonic acid)是巯基偶联剂, 可以使膜上的载体变性失活, 能够抑制载体介导的糖运输途径; CCCP (carbonyl cyanide m-chlorophenylhydrazone)是ATPase的解偶联剂, 可以抑制质膜上H-ATPase的活性。通过胞间连丝的共质体运输是一个被动扩散的过程, 该过程不依赖能量和载体的介导, 对PCMBs和CCCP不敏感, 质外体卸载涉及到同化物的跨膜运输, 需要由位于膜上的载体介导和能量供应, 受到PCMBs和CCCP的抑制(Turgeon 1996)。在黄瓜果实韧皮部卸载方式的研究中, 用PCMBs和CCCP进行处理, 显著降低了蔗糖和葡萄糖的吸收速率, 证明了黄瓜果实同化物的韧皮部卸载需要能量和载体介导, 为黄瓜果实韧皮部质外体卸载途径提供了关键的证据(Hu等2011)。与前期在苹果(Zhang等2004)果实韧皮部卸载的研究结果一致。

### 4.2 相关代谢酶的研究

蔗糖是长距离运输的主要糖类之一, 在酸性转化酶的催化下可分解为葡萄糖和果糖, 对酸性转化酶的定位定量研究有着重要的意义。在葡萄果实韧皮部卸载途径的研究中, 转熟期有大量的细胞壁酸性转化酶(cell wall acid invertase, CWI)定位在细胞壁上, 其表达量和活性相比前期有了显

著地升高, CWI的变化和韧皮部卸载途径由共质体向质外体的变化时间节点一致, 为葡萄果实韧皮部卸载方式的转变提供了重要的证据(Zhang等2006); 蔗糖酸性转化酶的定位与定量也作为研究枣(Nie等2010)和黄瓜(Hu等2011)果实韧皮部卸载途径的重要证据。

## 5 展望

由于发生卸载的末端韧皮部深埋组织内部, 加之筛分子卸载和韧皮部后运输途径联系紧密且难以区分, 很大程度上限制了韧皮部卸载机制的研究, 虽然研究历史较长, 但目前大部分的研究依然主要集中在卸载细胞学路径的区分及卸载途径转变的位点上。虽然近几年有学者试图从分子水平解释韧皮部的卸载机制, 如开展了对果实中糖转运蛋白的定位及功能验证(Zhang等2018)、根的韧皮部中柱鞘对卸载的调节作用(Ross-Elliott等2017)等研究, 但依然不够深入。

特别是新型转运蛋白SWEET的出现, 可能会给积累高浓度糖的果实后期采取质外体卸载途径的解释带来新的认识。SWEET蛋白是在溶质势驱动下顺浓度梯度即可将糖分从胞内运输到胞外又可将糖分从胞外运输到胞内的双向运输蛋白, 与现有的转运蛋白相比, SWEET蛋白在转运过程中不需要依靠质子动力势, 它在韧皮部运输中起着重要作用(Chen等2010, 2012)。传统的观点认为, 果实发育后期通过减少PD数量或者堵塞PD通道导致PD运输功能的丧失, 使SE/CC复合体与周围PP组织形成共质体隔离, 即有利于糖分的积累, 又能阻止积累的高浓度糖发生回流。水稻颖果SWEET基因表达分析表明, *OsSWEET11*和*15*在灌浆期起着重要的作用, 表达模式上看, 糖可能经两条平行的质外体途径进入胚乳(Yang等2018)。而苹果上发现的25个SWEET基因, 有9个在果实发育过程中高度表达, 其中*MdSWEET15a*和*MdSWEET9b*与果实中含糖量有直接相关(Zhen等2018)。所以, 以积累高浓度糖为特征的果实中, 其韧皮部卸载模式是否存在平行的质外体卸载路径呢? 特别是采取在以质外体为主要卸载途径的组织/器官中, SWEET蛋白介导的质外体卸载途径扮演什么

角色呢? 与之相关的研究方法是否需要改变呢? 相信随着相关研究的深入进行, 这些问题的答案都将被揭示。

## 参考文献(References)

- 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 C, Yuan YL, Zhang C, et al (2017). Sucrose phloem unloading follows an apoplastic pathway with high sucrose synthase in *Actinidia* fruit. *Plant Sci*, 255: 40–50
- Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, et al (2010). Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 468: 527–532
- Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, et al (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335: 207–211
- Duan XX, Wang DM (2017). Plasmodesmata—the nanotubes for intercellular communication of plants. *Plant Physiol J*, 53: 1159–1170 (in Chinese with English abstract) [段茜茜, 王冬梅(2017). 胞间连丝——植物细胞间交流的纳米通道. *植物生理学报*, 53: 1159–1170]
- Godt D, Roitsch T (2006). The developmental and organ specific expression of sucrose cleaving enzymes in sugar beet suggests a transition between apoplasmic and symplasmic phloem unloading in the tap roots. *Plant Physiol Biochem*, 44: 656–665
- Gong HL, Tian Z, Xu J, et al (2017). Progress of sucrose transporters in Solanaceae plants. *Plant Physiol J*, 53: 1819–1823 (in Chinese with English abstract) [巩慧玲, 田泽, 徐进等(2017). 茄科植物蔗糖转运蛋白研究进展. *植物生理学报*, 53: 1819–1823]
- Haupt S, Duncan GH, Holzberg S, et al (2001). Evidence for symplastic phloem unloading in sink leaves of barley. *Plant Physiol*, 125: 209–218
- Hu LP, Sun HH, Li R, et al (2011). Phloem unloading follows an extensive apoplasmic pathway in cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit from anthesis to marketable maturing stage. *Plant Cell Environ*, 34: 1835–1848
- Klages K, Donnison H, Wünsche J, et al (2001). Diurnal changes in non-structural carbohydrates in leaves, phloem exudate and fruit in ‘Braeburn’ apple. *Aust J Plant Physiol*, 28: 131–139
- Kühn C, Grof CP (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 288–298
- Li CL, Hou BZ, Zhang XY, et al (2016). A shift of phloem unloading from symplasmic to apoplasmic pathway during fig fruit development. *Chin Sci Bull*, 61: 835–843 (in

- Chinese with English abstract) [李春丽, 侯柄竹, 张晓燕等(2016). 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, 61: 835–843]
- Liang ZB, Liu D, Lu XY, et al (2018). Identification and characterization from *Candida glycerinogenes* of hexose transporters having high efficiency at high glucose concentrations. *Appl Microbiol Biotechnol*, 102: 5557–5567
- Liesche J (2017). Sucrose transporters and plasmodesmal regulation in passive phloem loading. *J Integr Plant Biol*, 59: 311–321
- Loescher WH (1987). Physiology and metabolism of sugar alcohols in higher plants. *Physiol Plantarum*, 70: 553–557
- Ma S, Sun LL, Sui XL, et al (2019). Phloem loading in cucumber: combined symplastic and apoplastic strategies. *Plant J*, 98: 391–404
- Ma XW, Zhao TT, Wang JG, et al (2016). Subcellular localization and expression analysis of hexose transporter gene *ShHXT6* in sugarcane. *Biotechnol Bull*, 32: 79–86 (in Chinese with English abstract) [马晓雯, 赵婷婷, 王俊刚等(2016). 甘蔗己糖转运蛋白基因*ShHXT6*的亚细胞定位及表达. 生物技术通报, 32: 79–86]
- Meyer S, Lauterbach C, Niedermeier M, et al (2004). Wounding enhances expression of AtSUC3, a sucrose transporter from *Arabidopsis* sieve elements and sink tissues. *Plant Physiol*, 134: 684–693
- Milne RJ, Perroux JM, Rae AL, et al (2017). Sucrose transporter localization and function in phloem unloading in developing stems. *Plant Physiol*, 173: 1330–1341
- Nie PX, Wang XY, Hu LP, et al (2010). The predominance of the apoplastic phloem-unloading pathway is interrupted by a symplastic pathway during Chinese jujube fruit development. *Plant Cell Physiol*, 51: 1007–1018
- Patrick JW (1990). Sieve element unloading: Cellular pathway, mechanism and control. *Plant Physiol*, 78: 298–308
- Ross-Elliott TJ, Jensen KH, Haaning KS, et al (2017). Phloem unloading in *Arabidopsis* roots is convective and regulated by the phloem-pole pericycle. *Elife*, 6: e24125
- Turgeon R (1996). Phloem loading and plasmodesmata. *Trends Plant Sci*, 1: 418–423
- Viola R, Roberts AG, Haupt S, et al (2001). Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *Plant Cell*, 13: 385–398
- Wang XY, You HL, Yuan YH, et al (2018). The cellular pathway and enzymatic activity for phloem-unloading transition in developing *Camellia oleifera* Abel. fruit. *Acta Physiol Plant*, 40: 23
- Werner D, Gerlitz N, Stadler R (2011). A dual switch in phloem unloading during ovule development in *Arabidopsis*. *Protoplasma*, 248: 225–235
- Wright KM, Oparka KJ (1994). Physicochemical properties alone do not predict the movement and compartmentation of fluorescent xenobiotics. *J Exp Bot*, 45: 35–44
- Wu GL, Zhang XY, Zhang LY, et al (2004). Phloem unloading in developing walnut fruit is symplastic in the seed pericarp and apoplastic in the fleshy pericarp. *Plant Cell Physiol*, 45: 1461–1470
- Wu JZ, Liu Q, Dang HJ, et al (2017). Cloning and functional identification of hexose transporter gene *MeSTP7* in cassava (*Manihot esculenta*). *Genom Appl Biol*, 36: 2032–2039 (in Chinese with English abstract) [武军政, 刘秦, 党会杰等(2017). 木薯己糖载体基因*MeSTP7*的克隆与功能验证. 基因组学与应用生物学, 36: 2032–2039]
- Yang J, Luo D, Yang B, et al (2018). SWEET11 and 15 as key players in seed filling in rice. *New Phytol*, 218: 604–615
- Zanon L, Falchi R, Santi S, et al (2015). Sucrose transport and phloem unloading in peach fruit: Potential role of two transporters localized in different cell types. *Physiol Plant*, 154: 179–193
- Zhang CM, Bian Y, Hou SH, et al (2018). Sugar transport played a more important role than sugar biosynthesis in fruit sugar accumulation during Chinese jujube domestication. *Planta*, 248: 1187–1199
- Zhang HH, Li YF, Nie PX, et al (2017). Phloem unloading pathway of photosynthates and sucrose-metabolizing enzymes activities in *Vaccinium corymbosum* fruit. *Sci Silva Sin*, 53: 40–48 (in Chinese with English abstract) [张鹤华, 李艳芳, 聂佩显等(2017). 蓝莓果实同化物韧皮部卸载路径与糖代谢酶活性. 林业科学, 53: 40–48]
- Zhang HP, Wu JY, Tao ST, et al (2014). Evidence for apoplastic phloem unloading in pear fruit. *Plant Mol Biol Rep*, 32: 931–939
- Zhang LY, Peng YB, Pelleschi-Travier S, et al (2004). Evidence for apoplastic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiol*, 135: 574–586
- Zhang XY, Wang XL, Wang XF, et al (2006). A shift of phloem unloading from symplastic to apoplastic pathway is involved in developmental onset of ripening in grape berry. *Plant Physiol*, 142: 220–232
- Zhen QL, Fang T, Peng Q, et al (2018). Developing gene-tagged molecular markers for evaluation of genetic association of apple *SWEET* genes with fruit sugar accumulation. *Hortic Res*, 5: 14

## Progress on phloem unloading pathway of photoassimilate

NIE Pei-Xian<sup>1,2</sup>, LI Chen<sup>1</sup>, GAO Yan<sup>2</sup>, DU Guo-Dong<sup>2</sup>, LÜ De-Guo<sup>2</sup>, GUAN Qiu-Zhu<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>*Shandong Institute of Pomology, Taian, Shandong 271000, China*

<sup>2</sup>*College of Horticulture, Shenyang Agricultural University/Liaoning Province Key Laboratory of Fruit Quality Development and Regulation, Shenyang 110866, China*

**Abstract:** Phloem unloading contains two closely related processes: sieve unloading from SE/CC complex and post-phloem transport, which plays a key role in the transport and distribution of photoassimilate. In the paper, the unloading pathways and research methods of photosynthetic assimilates in sink organs in recent years were reviewed in order to provide reference for future research in this field.

**Key words:** photoassimilate; phloem; symplasmic unloading; apoplasmic unloading

---

Received 2019-01-23 Accepted 2019-05-31

This work was supported by the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2015YL055) and Key Research and Development Project of Shandong Province (2017CXGC0210).

\*Corresponding author (guanqiuzhu@163.com).