



HAL
open science

Caractérisation fonctionnelle des gènes SWEET16 et SWEET17: Analyse du développement du système vasculaire et de la composition de la paroi secondaire du xylème chez *Arabidopsis thaliana*

Fatoumata Gary

► To cite this version:

Fatoumata Gary. Caractérisation fonctionnelle des gènes SWEET16 et SWEET17: Analyse du développement du système vasculaire et de la composition de la paroi secondaire du xylème chez *Arabidopsis thaliana*. Sciences du Vivant [q-bio]. 2015. hal-02935953

HAL Id: hal-02935953

<https://hal.inrae.fr/hal-02935953>

Submitted on 10 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Caractérisation fonctionnelle des gènes SWEET16 et SWEET17: Analyse du développement du système vasculaire et de la composition de la paroi secondaire du xylème chez *Arabidopsis thaliana*

Fatoumata Gary

► **To cite this version:**

Fatoumata Gary. Caractérisation fonctionnelle des gènes SWEET16 et SWEET17: Analyse du développement du système vasculaire et de la composition de la paroi secondaire du xylème chez *Arabidopsis thaliana*. Sciences du Vivant [q-bio]. 2015. hal-02935953

HAL Id: hal-02935953

<https://hal.inrae.fr/hal-02935953>

Submitted on 10 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Fatoumata GARY

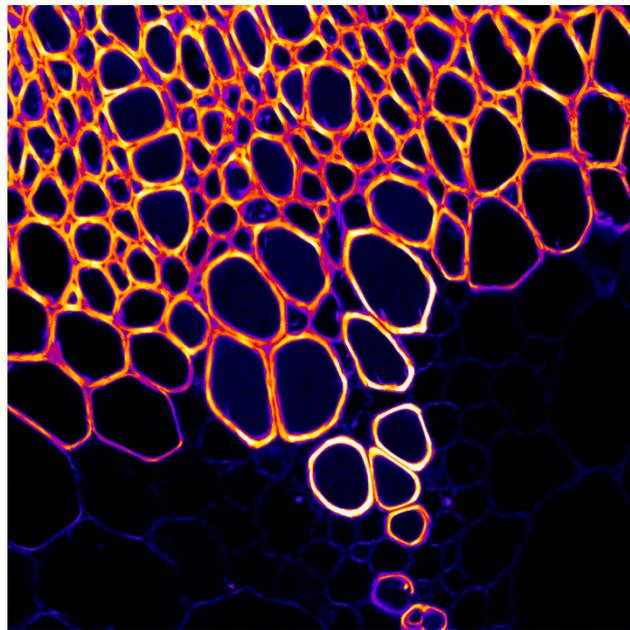
Master 1 Sciences du végétal

Université Paris Sud

Année universitaire 2014-2015



Caractérisation fonctionnelle des gènes *SWEET16* et *SWEET17*: Analyse du développement du système vasculaire et de la composition de la paroi secondaire du xylème chez *Arabidopsis thaliana*.



Responsable de stage: Rozenn Le Hir

Responsable d'équipe : Sylvie Dinant

Rapporteurs : Michel Dron et Bertrand Gakière

Lieu de stage : Institut Jean-Pierre Bourgin, Institut National de la Recherche Agronomique Versailles

Equipe : Phloème Allocation Transport Signalisation (PATS)

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier l'Institut Jean Pierre Bourgin de l'Institut National de Recherche Agronomique de Versailles pour m'avoir accueilli au sein de leurs locaux. Ainsi qu'à ma responsable de stage Rozenn Le Hir pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer mon premier stage à l'INRA, pour son accueil, sa disponibilité, pour m'avoir appris tant de choses au cours de ce stage. Je tenais également à remercier chaque membre de l'équipe PATS pour leur accueil et leur implication dans mon travail.

Résumé

Au niveau intercellulaire et intracellulaire, le transport des sucres est orchestré par de nombreuses protéines. Chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, il existe une famille de transporteurs SWEETs dont certaines ont été décrites comme étant des uniporteurs de saccharose et/ou d'hexoses au niveau de la membrane plasmique ou du tonoplaste. De plus, il a précédemment été montré que les promoteurs de plusieurs membres de cette famille s'expriment au niveau des cellules xylémiennes. Durant ce stage l'analyse du développement et de la composition de la paroi secondaire du xylème de la hampe florale de plantes mutées dans l'expression des gènes *SWEET16* et/ou *SWEET17* a été entreprise. Ces mutants montrent un défaut dans le développement du système vasculaire, avec un diamètre, un nombre de faisceau cribro-vasculaire et des aires de phloème et xylème inférieur par rapport au sauvage. De plus la composition de la paroi secondaire des cellules du xylème est altérée chez les mutants *swt16-1* et *swt17-1* par rapport au type sauvage. Cette altération est plus marquée chez le mutant *swt17-1* qui présente globalement moins de cellulose et d'hémicellulose mais plus de lignine. L'ensemble de ces résultats suggèrent que la présence des gènes *SWEET16* et *SWEET17* est importante afin de permettre un développement correct du système vasculaire de la hampe florale. De plus ces gènes semblent requis pour assurer le transport des sucres servant à la formation de la paroi secondaire au niveau des cellules du xylème.

Introduction

La photosynthèse permet la transformation de l'énergie lumineuse en matières organiques. C'est au cours de ce processus, que les principaux sucres utilisés par les plantes sont synthétisés (ex: glucose, fructose et saccharose). Ces sucres produits majoritairement dans les feuilles matures, aussi

qualifiées d'organes sources, constituent donc la principale source d'énergie et participent ainsi à la croissance de la plante. Ces sucres peuvent également être stockés sous forme d'amidon, de sucres solubles ou de polyols dans les organes de réserves, aussi appelées organes puits (ex: tubercule, racines, fruits...) ou bien être séquestrés sous forme de cellulose et de polysaccharides dans les parois des cellules végétales.

Chez les plantes supérieures, le transport des nutriments à longue distance se fait via le système vasculaire. C'est un double système de conduction, composé du xylème et du phloème et permettant aux substances assimilées ou absorbées d'être transportées à longue distance. Le système vasculaire se compose du xylème qui permet le transport de la sève brute et du phloème qui transporte la sève élaborée. Plus précisément, le phloème se compose de 3 types cellulaires : les cellules de parenchyme phloémien, les cellules compagnes et les tubes criblés (Le Hir et al., 2008). Les tubes criblés sont des cellules allongées ponctuées de plages de cribles, qui permettent la circulation de la sève élaborée à partir des feuilles photosynthétiques vers les organes non photosynthétiques. Le xylème se compose également de 3 types cellulaires : les cellules de parenchyme xylémien, les vaisseaux xylémiens et les fibres. Ce sont les vaisseaux xylémiens qui permettent la conduction d'eau et des sels minéraux mais aussi de certaines hormones (Lucas et al., 2013). Le xylème a également un rôle de soutien grâce à la présence de la paroi secondaire lignifiée présente dans les vaisseaux et les fibres. La principale voie de transport des sucres à longue distance est le phloème qui transporte principalement du saccharose. Pourtant lors de la formation de la paroi secondaire, le besoin en sucres dans le xylème est important et pour l'instant peu d'indices sur les mécanismes de transport de sucres dans ce tissu sont disponibles.

Au niveau intercellulaire et intracellulaire, le transport des sucres est orchestré par de nombreuses protéines. Jusqu'à présent, trois principales familles de transporteurs de sucres ont été identifiées : la famille des « Monosaccharide Transporters » (MSTs, transporteurs d'hexoses), des « Sucrose Transporters » (SUTs, transporteurs de saccharose) qui se regroupent au sein de la superfamille des « Major Facilitator Superfamily » (MFS) (Chen et al., 2015) et plus récemment la famille des transporteurs "Sugars Will Eventually be Exported Transporters" (SWEETs) a été identifiée (Chen et al., 2010). Cette dernière famille est présente aussi bien chez les animaux que chez les plantes (Chen et al., 2010) et compte 17 membres chez la plante modèle *Arabidopsis* (SWEET1 à SWEET17) (Chen et al., 2015). Contrairement aux membres de la superfamille MFS, les SWEETs sont des protéines à 7 domaines transmembranaires et pour créer un pore fonctionnel il a été montré que les SWEETs doivent former des homo-oligomères et/ou des hétéro-oligomères (Xuan et al., 2013). De plus, certaines des protéines SWEETs ont été décrites comme des uniporteurs de différent types de sucres (saccharose, hexoses et/ou galactose) (Chen et al., 2012), et qu'elles assurent le transport facilité

des sucres selon le gradient de concentration au niveau de la membrane plasmique (ex: *SWEET1*, *SWEET11*, *SWEET12*...) (Chen et al., 2010; Chen et al., 2012) ou du tonoplaste (ex: *SWEET16*, *SWEET17*...) (Klemens et al., 2013; Chardon et al., 2013). La caractérisation fonctionnelle de lignées dérégulées dans l'expression de certains des *SWEETs* a permis de suggérer un rôle de ces gènes dans la nutrition du pollen (*SWEET8* et *SWEET13*), la sécrétion du nectar (*SWEET9*), la nutrition de l'embryon (*SWEET11*, *12* et *15*), le chargement du phloème (*SWEET11* et *12*), la tolérance au froid (*SWEET16*) ou la modulation du contenu en fructose des vacuoles des feuilles (*SWEET17*) (Pour revue Chen et al., 2015). Plus récemment, l'équipe a également montré qu'en complément de leurs localisations dans les cellules du phloème (Chen et al., 2012), les gènes *SWEET11* et *SWEET12* se localisent dans les cellules du parenchyme xylémien et que le double mutant *sweet11sweet12* est affecté au niveau du développement du système vasculaire de la hampe florale ainsi que dans la composition chimique de la paroi secondaire des cellules du xylème (Le Hir et al., article soumis).

L'équipe dans laquelle j'ai effectué mon stage a également participé à la caractérisation fonctionnelle des gènes *SWEET16* et *SWEET17* et a notamment permis de montrer que les promoteurs de ces gènes se localisent au niveau des cellules de parenchyme xylémien (Klemens et al., 2013; Chardon et al., 2013) comme dans le cas des gènes *SWEET11* et *SWEET12* (Le Hir et al., article soumis). Compte tenu de cette localisation tissulaire similaire, la question d'un rôle similaire des gènes *SWEET16* et *SWEET17* dans le développement du système vasculaire et dans la composition de la paroi secondaire des cellules du xylème se pose. L'objectif de ce stage est donc de procéder à la caractérisation fonctionnelle de lignées mutées dans les gènes *SWEET16* et/ou *SWEET17*. Cette étude a donc été réalisée chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et les effets potentiels de ces mutations ont été évalués sur le développement de la hampe florale, comme cela a été précédemment mis au point dans l'équipe.

Matériels et Méthodes

Matériel et conditions de croissance des plantes

Des lignées d'*Arabidopsis thaliana* avec une insertion T-DNA au niveau des gènes *SWEET16* et *SWEET17* ont été obtenues précédemment dans l'équipe. Ces lignées ont été caractérisées comme étant des allèles nuls (Chardon et al, 2013 et Le Hir R, communication personnelle) et comparées à des plantes de type sauvage WT, écotype Col-0. Afin de synchroniser la germination, les graines ont été mises 2 jours au frigo et à l'obscurité. Elles ont ensuite été semées en sol en serre en conditions de

jours longs (16 h/8h, jour/nuit) pendant 5 semaines avec une température de 22°C le jour et de 15°C la nuit et une intensité lumineuse de 150 μ E m⁻²s⁻¹.

Caractérisation morphologique de la hampe florale

Pour chaque génotype au moins 5 hampes florales ont été incluses dans l'agarose 8% puis des coupes de 50 μ m d'épaisseur ont été réalisées à l'aide d'un vibratome Leica VT100S. Ils ont ensuite été colorés avec un mélange de safranine O et bleu d'Alcian pendant 20 secondes, puis rincées dans de l'eau. Des photographies ont ensuite été prises avec un microscope de type Axio zoom V16 équipé d'un objectif Plan-NEOFLUARZ 2.3x/0.57 FWD 10.6mm. Pour chaque plante, trois sections ont été analysées. Sur chaque section, le diamètre de la coupe, le nombre et la surface des pôles de xylème et phloème ont été mesurés à l'aide du logiciel Image J (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

Analyse quantitative du xylème

Les coupes précédemment réalisées ont ensuite été observées à l'aide d'un microscope confocal Leica TCS-SP2-AOBS avec un objectif Leica HC PL APO x-20. Les échantillons ont été excités par un laser Argon à 488 nm et l'auto-fluorescence qui en résulte a été collectée entre 512-590 nm. Chacune des photos a été prise au même grossissement, ciblant sur les pôles de xylème. L'utilisation du plugin de segmentation morphologique de l'Image J (http://imagejdocu.tudor.lu/doku.php?Id=plugin:segmentation:morphological_segmentation:start) a ensuite été utilisé pour individualiser chaque cellule du pôle de xylème et ainsi permettre de mesurer leur aire respective.

Spectroscopie Infrarouge à Transformée de Fourier (FT-IR)

Les coupes précédemment obtenus mais non colorées ont été utilisées afin de collecter les spectres de FT-IR grâce à un microscope FT-IR 10 Nicolet™ iN™ et le logiciel Spectra Thermo Scientific™ en ciblant des cellules de xylème avec une fenêtre de 30 μ m x 30 μ m. Sur ces spectres, la correction de la ligne de base a été effectuée puis les spectres ont été normalisés et analysés statistiquement (test *t* de Student) comme décrit par Mouille et al. (2003).

Résultats

Afin de comprendre les conséquences d'une mutation dans les gènes *SWEET16* et/ou *SWEET17* qui codent pour des transporteurs de sucres (Klemens et al., 2013, Chardon et al., 2013) sur le développement du système vasculaire, les simples mutants *sweet16-1* et *sweet17-1* ont été caractérisés.

De plus avant mon arrivée, le double mutant *swt16-1-swt17-1* était en cours de sélection. Dans le cadre du stage le double mutant n'a pu être produit donc l'ensemble des analyses a été conduit sur le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* qui est donc homozygote pour la mutation dans le gène *SWEET17* mais hétérozygote pour la mutation dans le gène *SWEET16*.

Les mutants *swt16-1* et/ou *swt17-1* sont affectés dans le développement du système vasculaire.

L'ensemble des plantes ont été cultivées en jours longs en serre pendant 5 semaines et les analyses ont été conduites sur des coupes de hampe florale de 50 µm d'épaisseur. Dans un premier temps, j'ai mesuré le diamètre des hampes florales des différents génotypes (Fig. 1A). Globalement les simples mutants *swt16-1* et *swt17-1* ainsi que le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* présentent une hampe florale significativement plus petites que celle du type sauvage (WT). Cette diminution est de 24% pour *sweet16-1*, de 16% pour *sweet17-1* et de moins de 10% pour le sesquimutant (Fig. 1A). Parallèlement le nombre de faisceaux cribro-vasculaires a été dénombré pour chaque génotype (Fig. 1B). Sur toutes les lignées testées, un nombre significativement plus faible de faisceaux a été observé (Fig. 1B). A ce stade de développement, le type sauvage présente entre 7 et 8 faisceaux en moyenne alors que les simples mutants et le sesquimutant présentent plutôt entre 6 et 7 faisceaux cribro-vasculaires. Ensuite pour voir plus précisément l'impact de ces mutations sur le développement du système vasculaire les aires occupées par les pôles de xylème (Fig. 1C) et de phloème (Fig. 1D) ont été mesurées grâce au logiciel d'analyse d'image Image J. De façon intéressante, on peut voir que tous les mutants présentent une diminution significative des aires de xylème (Fig. 1C) alors que seul le mutant *swt17-1* présente une aire de phloème significativement plus petite que le type sauvage (Fig. 1D). Cette diminution est beaucoup plus visible dans le cas du simple mutant *swt17-1* avec une aire de xylème et de phloème qui est 55% et 45% respectivement plus petit que le type sauvage. Dans le cas du simple mutant *swt16-1* cette diminution est de 43% pour le xylème. De façon intéressante, le sesquimutant présente une aire intermédiaire avec une réduction de 27% pour le xylème par rapport au type sauvage. Le ratio phloème/xylème a également été calculé et nous avons obtenu un ratio montrant bien des aires de xylème significativement plus affectées pour les mutants *swt17-1* et *swt16-1* que pour le type sauvage (Fig. 1E).

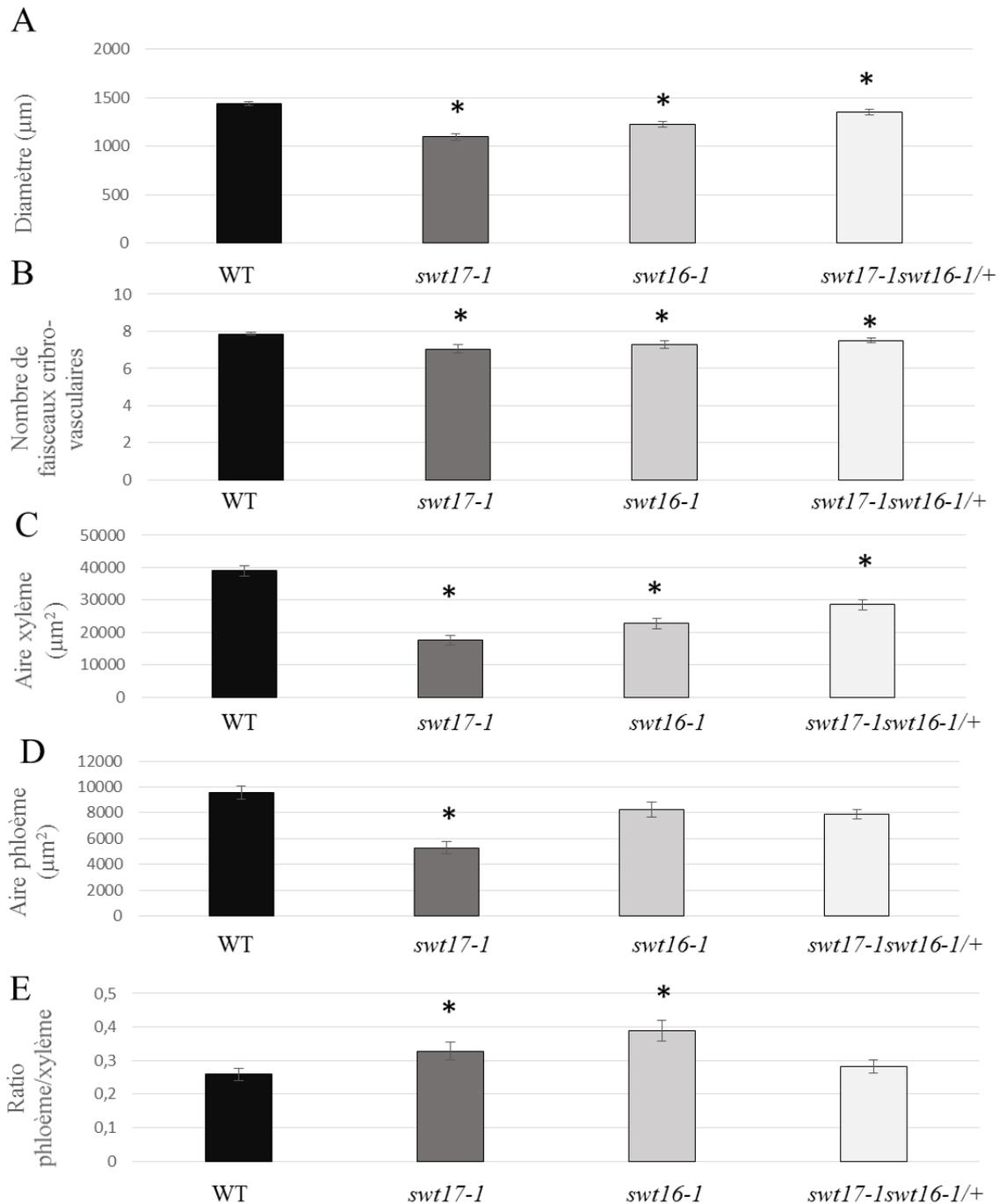


Figure 1. La mutation des gènes *SWEET16* et/ou *SWEET17* affectent le développement du système vasculaire. (A) Diamètre des hampes florales chez des plantes de type sauvage (WT), écotype Col-0 (noir), *swt17-1* (gris foncé), *swt16-1* (gris clair) et le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* (blanc). (B) Nombre de faisceaux cribro-vasculaires. (C-D) Aire moyenne du phloème et du xylème respectivement. (E) Ratio des aires de phloème/xylème. Les valeurs représentent les moyennes \pm erreur standard ($n \geq 5$). Les astérisques indiquent une différence significative par rapport au type sauvage (WT) selon le test *t* de Student (* $P < 0.05$).

Les simples mutants *swt16-1* et *swt17-1* ainsi que le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* sont affectés dans le développement et la composition de la paroi secondaire du xylème.

Il a précédemment été publié que les promoteurs des gènes *SWEET16* et *SWEET17* s'expriment au niveau des cellules de parenchyme xylémien (Klemens et al., 2013, Chardon et al., 2013). Compte tenu de ces résultats une analyse plus détaillée des pôles de xylème a été faite chez les lignées *swt16-1*, *swt17-1*, *swt17swt16-1/+* et le type sauvage (Fig. 2). A l'aide d'images acquises en microscopie confocale et analysées grâce au logiciel d'analyse d'image Image J, nous avons déterminé le nombre de cellules totales par pôle de xylème (Fig. 2A). Le nombre de cellules est significativement réduit chez le mutant *swt16-1* et le sesquimutant par rapport au sauvage alors que pour *swt17-1*, il n'y a pas de différence significative. Puis nous avons voulu étudier plus précisément le type de cellules affectées. Les cellules ont donc été classées selon leur taille en différentes catégories (Fig. 2B). A ce stade les cellules du xylème du type sauvage ayant une aire comprise entre 50-100 μm^2 sont les plus abondantes (Fig. 2B). A l'opposé, dans le cas du mutant *swt17-1* les cellules ont majoritairement une taille inférieure à 25 μm^2 . Finalement pour les cellules dont l'aire est supérieure à 50 μm^2 la même distribution significative est observée bien que le nombre de cellule soit plus faible pour toutes les lignées mutantes par rapport au type sauvage (Fig. 2B).

Finalement la comparaison des spectres moyens obtenus par FTIR a révélé des différences entre le type sauvage et les mutants à certaines longueurs d'onde (Fig 2 C et D). Cependant afin de savoir si ces différences sont statistiquement significatives un test *t* de Student a été appliqué pour chaque longueur d'onde. La Figure 2E présente ainsi pour chaque longueur d'onde la valeur du test *t* correspondante. Plus précisément une valeur supérieure à +2 ou inférieure à -2 représente une longueur d'onde pour laquelle l'absorbance du mutant est considérablement inférieure ou supérieure, respectivement, à celle du type sauvage. Lorsqu'on compare le type sauvage au simple mutant *swt17-1* un cluster caractéristique de la cellulose (898 cm^{-1} , 1038 cm^{-1} , 1064 cm^{-1} , 1100 cm^{-1} , 1162 cm^{-1}) (Mouille et al., 2006) mais aussi de l'hémicellulose (1743 cm^{-1}) est statistiquement différent. Il semble donc que la paroi du xylème du mutant *swt17-1* présente moins de cellulose et d'hémicellulose que pour le type sauvage (Fig. 2E). De plus chez ce mutant on observe significativement plus de lignine (1510 cm^{-1}) et de pectines acides (1677 cm^{-1}) que chez le type sauvage. Pour le simple mutant *swt16-1* on observe peu de défaut dont une perturbation de la composition en cellulose (898 cm^{-1} , 1162 cm^{-1}) ainsi que significativement moins d'hémicellulose (1743 cm^{-1}) chez ce mutant comparé au type sauvage (Fig. 2E).

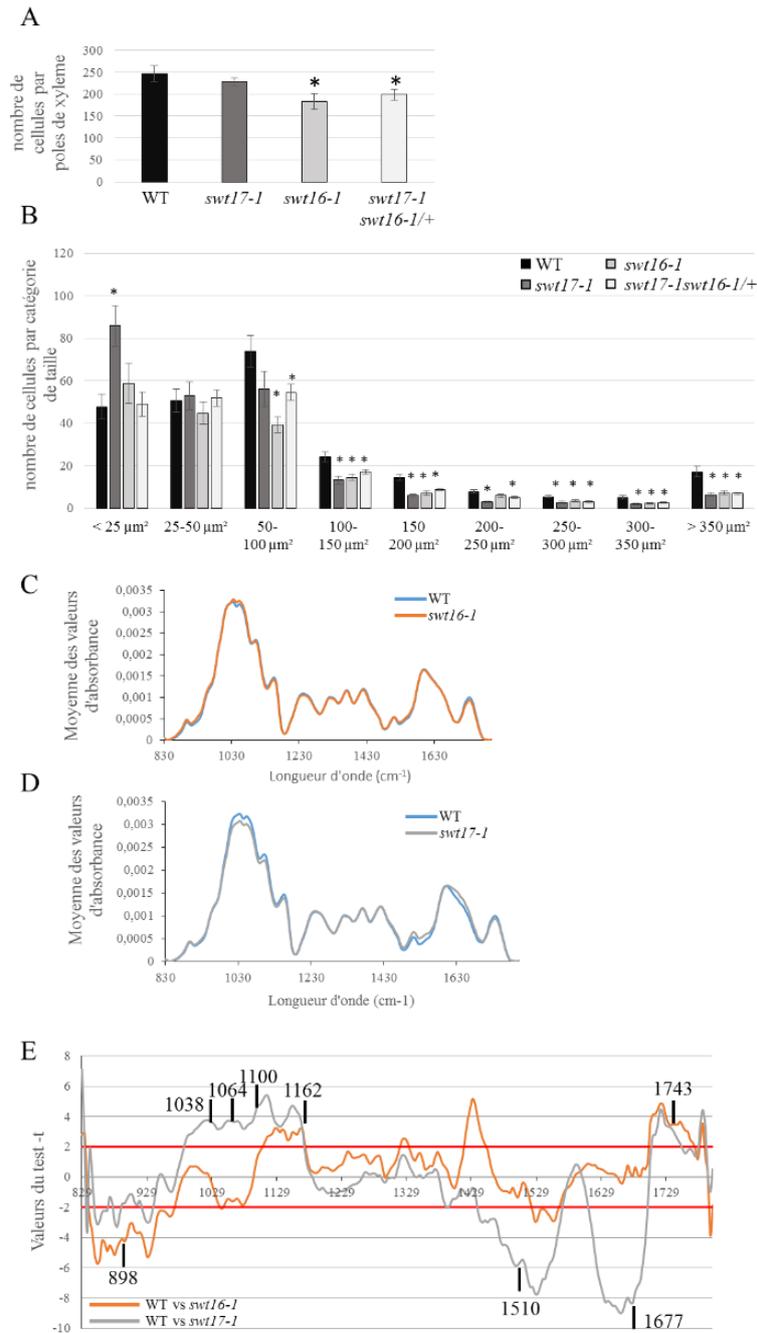


Figure 2. Les mutants *sweet* sont affectés dans le développement et la composition de la paroi secondaire du xylème. (A) Nombre moyen de cellules par pôle de xylème chez des plantes de type sauvage WT, écotype Col-0 (noir), *swt16-1* (gris foncé), *swt17-1* (gris clair) et le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* (blanc). (B) Nombre moyen de cellules de xylème par pôle organisé par catégorie de taille. (C-D) Spectre FTIR moyen du type sauvage, WT (bleu), *swt16-1* (orange) et *swt17-1* (gris). (E) Analyse statistique des différences entre les spectres FTIR du type sauvage et *swt16-1* (orange) et du type sauvage et *swt17-1* (gris). Les valeurs représentent les moyennes \pm erreur standard ($n \geq 5$). Les astérisques indiquent une différence significative par rapport au type sauvage (WT) selon le test *t* de Student (* $P < 0.05$).

Discussion

L'objectif de ce stage était de procéder à la caractérisation fonctionnelle des lignées mutées dans les gènes *SWEET16* et/ou *SWEET17*. Grâce à l'analyse du développement de ces lignées nous avons pu voir que tous les mutants présentaient un diamètre de la hampe florale, un nombre de faisceaux cribro-vasculaires ainsi qu'une aire de xylème significativement plus faible que chez le type sauvage. Ces résultats sont cohérents avec le fait que les promoteurs de ces gènes sont localisés au niveau des cellules du xylème (Chardon et al., 2013; Klemens et al., 2013). De façon plus surprenante le mutant *swt17-1* est également affecté au niveau du phloème. Ceci pourrait suggérer qu'une perturbation de l'homéostasie du fructose pourrait avoir un effet beaucoup plus général sur le développement de la plante en complément des effets sur le xylème. De plus les résultats montrent que globalement le mutant *swt16-1* et le sesquimutant *swt17-1swt16-1/+* présentent un développement assez similaire suggérant que le phénotype du sesquimutant serait plus influencé par le phénotype du mutant *swt16-1* que par celui du mutant *swt17-1*. De plus l'analyse par FTIR de la composition des parois des cellules du xylème a montré que le mutant *swt17-1* semble avoir une paroi plus pauvre en cellulose et en hémicellulose. Ce phénotype est consistant avec le fait que *SWEET17* a été décrit comme un transporteur de fructose (Chardon et al., 2013). En effet il a été précédemment montré une relation entre le contenu en cellulose et le contenu en sucres dont le fructose (Hossain et al., 2012). De plus la paroi des cellules du xylème du mutant *swt17-1* serait plus riche en lignine (Fig. 2D) que celle du type sauvage. On peut émettre l'hypothèse que l'augmentation de lignine viendrait compenser le manque de cellulose afin de maintenir une certaine structure de la paroi comme cela a été montré chez plusieurs espèces dont *Arabidopsis* (Boudet et al., 2003). De plus, nous avons mesuré une augmentation des cellules présentant une aire inférieure à $150 \mu\text{m}^2$; correspondant aux fibres ; chez le mutant *swt17-1* alors que le nombre de vaisseaux est significativement moins important et que le nombre total de cellules chez le mutant *swt17-1* n'est pas différente de celle du sauvage. Il y aurait donc également un phénomène de compensation entre les fibres et les vaisseaux. Finalement, peu de modifications de la paroi des cellules du xylème du mutant *swt16-1* a été observé suggérant que cette mutation a peu d'effet sur la composition de la paroi des cellules du xylème. Globalement, nos résultats suggèrent que des mutations au niveau des gènes *SWEET16* et *SWEET17* impactent bien le développement des vaisseaux et que la suppression du gène *SWEET17* aurait un effet plus important sur la composition de la paroi des cellules du xylème. Afin de poursuivre ce travail, il serait important de caractériser le double mutant homozygote *swt17-1swt16-1*. De plus, la production de triple ou quadruple mutants avec les lignées *swt11* et *swt12* pourraient permettre de mieux comprendre le rôle des transporteurs de sucres *SWEET* dans la formation la paroi des cellules du xylème.

Références

- Boudet AM, Kajita S, Grima-Pettenati J, Goffner D** (2003) Lignins and lignocellulosics: a better control of synthesis for new and improved uses. *Trends in Plant Sci* **8**: 576-581
- Chardon F, Bedu M, Calenge F, Klemens PA, Spinner L, Clement G, Chietera G, Léran S, Ferrand M, Lacombe B, et al.** (2013) Leaf Fructose Content Is Controlled by the Vacuolar Transporter SWEET17 in Arabidopsis. *Curr Biol* **23**: 697-702
- Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, Takanaga H, Hartung ML, Qu XQ, Guo WJ, Kim JG, Underwood W, Chaudhuri B, et al** (2010) Sugar transporters for intracellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature* **468**: 527-532
- Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, Sosso D, Osorio S, Fernie AR, Frommer WB** (2012) Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science* **335**:207-211
- Chen LQ, Cheung LS, Feng, L, Tanner W, Frommer WB** (2015) Transport of sugars. *Annu Rev Biochem* **84**: in press.
- Hossain Z, McGarvey B, Amyot L, Gruber M, Jung J, Hannoufa A** (2012) *DIMINUTO1* affects the lignin profile and secondary cell wall formation in Arabidopsis. *Planta* **235**: 485-498
- Klemens PA, Patzke K, Deitmer J, Spinner L, Le Hir R, Bellini C, Bedu M, Chardon F, Krapp A, Neuhaus HE** (2013) Overexpression of the vacuolar sugar carrier AtSWEET16 modifies germination, growth, and stress tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiol* **163**: 1338-1352
- Le Hir R, Beneteau J, Bellini C, Vilaine F, Dinant S** (2008) Gene expression profiling: keys for investigating phloem functions. *Trends in Plant Sci* **13**: 273-280
- Lucas W, Groover A, Lichtenberger R, Furuta K, Yadav S, Helariutta Y, He X, Fukuda H, Kang J, Brady S, et al** (2013) The plant vascular system: Evolution and functions. *J Int Plant Biol* **55**: 294-388
- Mouille G, Robin S, Lecomte M, Pagant S, Höfte H** (2003) Classification and identification of Arabidopsis cell wall mutants using Fourier-Transform InfraRed (FT-IR) microspectroscopy. *Plant J* **35**: 393-404
- Mouille G, Witucka-Wall H, Bruyant MP, Loudet O, Pelletier S, Rihouey, C, Lerouxel O, Lerouge P, Hofte H, Pauly M** (2006) Quantitative trait loci analysis of primary cell wall composition in Arabidopsis. *Plant Physiol* **141**: 1035-1044
- Xuan YH, Hu YB, Chen LQ, Sosso D, Ducat DC, Hou BH Frommer WB** (2013) Functional role of oligomerization for bacterial and plant SWEET sugar transporter family. *Proc Natl Acad Sci U S A* **110**: E3685–E3694