

# 园艺作物糖转运蛋白研究进展

耿艳秋<sup>1</sup>, 董肖昌<sup>2</sup>, 张春梅<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学林学院, 黄河下游森林培育国家林业和草原局重点实验室, 山东泰安 271018; <sup>2</sup> 山东省果树研究所, 山东泰安 271000)

**摘要:** 糖转运蛋白在园艺作物生长发育、果实内糖积累以及响应逆境胁迫等方面发挥重要作用, 其表达受多种因素的调节。单糖转运蛋白、蔗糖转运蛋白和 SWEET(bidirectional sugar transporter, SWEET) 是植物中已发现的三大类转运蛋白。就这 3 种转运蛋白运输活性与底物特异性、组织/器官和细胞定位进行了讨论和比较; 重点介绍了园艺作物中糖转运蛋白功能和调控的最新研究进展; 进一步分析糖信号、生物胁迫和非生物胁迫等对糖转运蛋白表达的调控。

**关键词:** 园艺作物; 单糖转运蛋白; 蔗糖转运蛋白; SWEETs

**中图分类号:** S 6

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2021) 04-0676-13

## Recent Progress of Sugar Transporter in Horticultural Crops

GENG Yanqiu<sup>1</sup>, DONG Xiaochang<sup>2</sup>, and ZHANG Chunmei<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> College of Forestry, State Forestry and Grassland Administration Key Laboratory of Silviculture in Downstream Areas of the Yellow River, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; <sup>2</sup> Shandong Institute of Pomology Tai'an, Shandong 271000, China)

**Abstract:** Sugar transporters play important roles in the growth and development, fruits sugar accumulation and response to stress in horticultural crops, and their expression is regulated by many factors. Monosaccharide transporters, sucrose transporters and SWEETs are three kinds of transporters in plants. In this study, the transport activity and substrate specificity, tissue and cell localization of the three types of transporters were discussed and compared, with emphasis on the latest progress in the function and regulation of sugar transporters in horticultural crops. What's more, the regulation of sugar transporter expression by sugar signal, biotic stress and abiotic stress was analyzed.

**Keywords:** horticultural crop; monosaccharide transporters; sucrose transporters; SWEETs

除寄生植物外, 自然界中的植物大部分都通过光合作用进行碳固定。可溶性糖作为主要的碳水化合物, 不仅为植物生长发育提供能源和碳骨架, 还作为信号分子和渗透调节物质参与非生物和生物胁迫反应。蔗糖等同化物在源叶中合成, 经韧皮部运输, 以共质体或质外体途径转运到库组织, 为库细胞生长发育提供能量。在糖的质外体装载及卸载过程中, 需要依靠特定糖转运蛋白, 通过膜的主动运输进出细胞。因此, 糖转运蛋白不仅是运输过程的关键调节因子, 也是库和源代谢之间信

**收稿日期:** 2020-11-10; **修回日期:** 2021-01-07

**基金项目:** 国家自然科学基金青年基金项目 (31800573); 山东省 2019 年高等学校青创人才引育计划项目; 山东省自然科学基金项目 (ZR2019BC075)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhangcm2017@sdau.edu.cn)

号转导的重要组成部分。目前植物体内已发现的转运蛋白主要包括 3 类：单糖转运蛋白、蔗糖转运蛋白和 SWEET。SWEET 是新发现的一类糖转运蛋白，属于 MtN3 家族，具有 7 个跨膜结构域（Chen et al., 2012）。除 SWEET 外，大多数已鉴定的糖转运蛋白都具有典型的 MFS（Major Facilitator Super family）家族结构特征，MFS 基因家族是最重要的膜转运蛋白之一，具有高疏水性的特点，通常包括 12 个跨膜结构域（Fang et al., 2020）。目前已从苹果、甜橙、葡萄、梨等众多园艺作物中分离出功能性转运蛋白。果实中的糖组分种类、含量及其构成比例是其风味形成的重要基础，在很大程度上影响果实的品质，研究不同转运蛋白转导机制，对于改良果实品质、提高产量具有重要作用。

综述园艺作物中不同类型糖转运蛋白的转运机制、在组织/器官和细胞内的定位以及生物学调控功能，进一步分析探索其转录调控，包括糖信号、生物胁迫以及非生物胁迫诱导转录因子与启动子区顺式作用元件的结合，探究其表达调控机制，以期为今后园艺作物改良碳水化合物化合物的分配机制提供理论依据。

## 1 果实的糖积累模式

蔗糖是光合产物运输的主要形式，蔗糖的韧皮部装载存在两种途径。共质体途径中蔗糖通过胞间连丝顺浓度梯度进入筛分子；质外体装载途径主要由蔗糖转运蛋白（Sucrose transporter, SUT/SUC）负责将蔗糖从叶肉细胞中输出，同时通过质子泵将质体外的蔗糖加载到韧皮部细胞中（Lalonde et al., 2004）。经韧皮部长距离运输后的光合产物到达库器官，其中一部分经共质体途径直接卸载到库；另一部分通过质外体途径由 SUT 卸载，或被细胞壁转化酶水解为单糖后在单糖转运蛋白的协助下进入库细胞（王俊刚 等，2007）。研究发现，园艺作物中同化物从筛分子卸出的路径因果实不同发育阶段和物种差异而不同。以‘冬枣’为例，其果实发育初期和后期同化物卸载主要依靠质外体途径，发育中期则主要依靠共质体途径（聂佩显 等，2009）；柑橘果实发育早期同化物卸载以共质体途径为主，后期转换为质外体途径（Koch & Avigne, 1990）；而苹果果实同化物卸载在整个果实发育过程中均是通过跨膜的方式来实现（Zhang et al., 2004）。以上结果均证明跨膜运输方式对于园艺作物果实具有重要意义。

山梨醇为蔷薇科植物同化物的重要运输形式（Peng et al., 2020b）。相关研究表明山梨醇从韧皮部卸载后直接通过质外体途径进入库细胞，细胞内的山梨醇可在山梨醇脱氢酶的作用下转化为果糖储存在液泡中，构成影响果实品质的关键成分（陈俊伟 等，2004）。Watari 等（2004）通过原位杂交技术发现苹果中所有的山梨醇转运蛋白基因 *MdSOT* 均在叶脉韧皮部高水平表达，证明了 *MdSOT* 参与蔷薇科植物山梨醇的装载。目前已从苹果、梨、酸樱桃等果树中分离出山梨醇转运蛋白基因，但其表达模式各异（Gao, 2003; Watari et al., 2004; 戴美松 等，2015）。例如酸樱桃 *PcSOT1* 和 *PcSOT2* 在果实中高表达（Gao, 2003），然而在苹果果实中没有检测到或者只检测到很低的 *MdSOT* 表达，这表明 *MdSOT* 在苹果果实中可能没有作用。同时 *MdSOT* 在不同器官中的基因表达模式也提示其具有不同的生理功能，*MdSOT4* 和 *MdSOT5* 在幼叶中的表达量较高，但随着叶片的成熟其表达量先下降后升高，这表明 *MdSOT4* 和 *MdSOT5* 可能在库叶的山梨醇输入和源叶的山梨醇输出中发挥作用（Watari et al., 2004）。少数植物的光合产物在韧皮部以水苏糖、棉子糖、糖醇等形式运输。例如甜瓜是典型的韧皮部运输棉子糖家族低聚糖（RFO）的植物，主要运输水苏糖和棉子糖，但光合产物最终被  $\alpha$ -半乳糖苷酶水解，主要以蔗糖和果糖的形式在果实中积累（Cheng et al., 2018b）。

糖的组分和含量是决定果实品质的关键因素，果实中糖组分主要包括蔗糖、果糖和葡萄糖，不同园艺作物中果实糖积累类型不同。葡萄糖和果糖是番茄可溶性糖的主要贡献者，Ruan 等（1997）研究发现番茄果实品种间含糖量的差异与源叶光同化物输出无关，被激活的己糖转运体在贮藏细胞质膜上的活性是决定己糖积累差异的重要因素，高糖含量品种中己糖转运蛋白的跨膜能力远高于低糖品种。‘骏枣’成熟期主要积累蔗糖（费光雪，2018），‘嘎拉’苹果、西瓜成熟期主要积累果糖和蔗糖（马新立 等，2014；王曼曼 等，2019），而黑莓等则主要积累果糖（Kafkas，2006）。推测果实成熟后期相应的糖转运蛋白活性增加，促进了不同糖组分的积累。

## 2 糖转运蛋白运输活性和底物特异性

植物中的单糖转运蛋白（Monosaccharides Transporter, MT）包括己糖转运蛋白（Hexose transporter, HT）和葡萄糖转运蛋白（Glucose Transporter, GT）。拟南芥中单糖转运蛋白（Monosaccharides Sugar Transporter, MST）被更细致地分为 ERD6-like 类、糖转运蛋白（Sugar Transport Protein, STP）、多元醇转运蛋白（Polyol Transporter, PLT）、液泡葡萄糖转运蛋白（Vacuolar Glucose Transporter, VGT）、质体葡萄糖转运蛋白（Plastidic Glucose Transporter, PGlcT）、液泡膜单糖转运蛋白（Tonoplast Monosaccharide Transporter, TMT）和肌醇转运蛋白（Inositol Transporter, INT）7 个亚类（Büttner, 2007；程寅胜 等，2019）。单糖转运蛋白在植物体内主要介导己糖和戊糖的运输，其底物范围广，但特异性较差，最适底物的  $K_m$  值在  $10 \sim 100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  之间。目前研究较为透彻的单糖转运蛋白类型主要有：HT、TMT 和 STP。试验表明拟南芥 AtTMT1 既能够转运果糖和葡萄糖，也能将蔗糖逆向运输到液泡中（Schulz et al., 2011）；AtSTP6 和 AtSTP13 能高效运输果糖，而 AtSTP9 特异性运输葡萄糖（Büttner, 2010）。葡萄中己糖转运蛋白 VvHT1 和 VvHT5 对葡萄糖的亲和力差异不大，但 VvHT5 还能够结合果糖（Hayes et al., 2007）。苹果中糖转运蛋白基因 *MdTMT1* 的表达水平与果实中果糖和蔗糖含量呈极显著正相关（马新立 等，2014）。甜菜 TMT 同源物之一 BvTST2.1 与拟南芥 TMT 家族具有很高的氨基酸序列相似性，是一种蔗糖特异的转运蛋白，该转运蛋白家族被从液泡膜单糖转运蛋白 TMT 中分离，重命名为液泡膜糖转运蛋白 TST（Jung et al., 2015）。在西瓜果实成熟过程中，*CITST2* 的表达水平与果实糖积累呈正相关，*CITST2* 的转基因植株及异源表达的草莓果实糖积累量均增加，非洲爪蟾卵母细胞试验表明，*CITST2* 蛋白在 pH6.5 时显示出蔗糖、果糖和葡萄糖的转运活性（Ren et al., 2018）。酵母功能分析试验表明，黄瓜中的 *CsTST1* 能够弥补半乳糖、甘露糖和蔗糖运输的不足（Huang et al., 2020），而 BvTST2 只在甜菜主根的液泡蔗糖吸收中起作用（Jung et al., 2015），可见 TST 成员在物种间也具有不同的底物特异性。

根据蔗糖转运蛋白对于蔗糖的亲和力与转运能力可将其分为 2 个亚族：①高亲和/低转运能（High-affinity/Low-capacity, HALC），底物  $K_m$   $0.3 \sim 2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ，主要负责蔗糖的韧皮部装载；②低亲和/高转运能力（Low-affinity/High-capacity, LAHC），底物  $K_m$   $6.0 \sim 11.70 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ，虽然对蔗糖的亲和力较差，但在蔗糖浓度高时却有助于蔗糖的快速转运（Riesmeier et al., 1992；Weise et al., 2000）。目前双子叶植物中常根据氨基酸序列的同源性，将蔗糖转运蛋白家族分为 3 个亚族：SUT1、SUT2、SUT4（Kühn & Grof, 2010）。SUT1 亚族中成员均对蔗糖具有高亲和力，在韧皮部装载或蔗糖韧皮部卸载中发挥作用；SUT2 亚族对蔗糖表现出低亲和力和转运能力，或被认为是潜在的蔗糖感受器；SUT4 亚族中的成员（除 MdSUT1、DcSUT1 之外）都是低亲和力的蔗糖转运蛋白。烟草叶片沉默 *AtSUT1* 后，植株生长受抑制，光合作用产生的碳水化合物不能有效运输到各组织（Burkle

et al., 1998), Zhang 等 (2013) 发现 PySUT1 在梨果实发育期间参与蔗糖运输。SUT2 和 SUT4 亚族蛋白的蔗糖转运能力在不同物种间差异显著。拟南芥 AtSUC2 不能运输蔗糖但可以转运亲和力和较低的麦芽糖和其他糖苷 (Chandran et al., 2003)。Barker 等 (2000) 在缺陷酵母中没有发现 LeSUT2 的蔗糖转运活性, 而 Hackel 等 (2006) 通过 *LeSUT2* 反义番茄果实中糖卸载和转录本的减少, 以及 LeSUT2 蛋白的定位, 认为 LeSUT2 在韧皮部卸载中具有重要作用。桃 PpSUT2 在蔗糖吸收缺陷的酵母菌株中表现出功能互补, 证明 PpSUT2 能够转运蔗糖 (魏新娜, 2016)。梨果实成熟过程中, *PySUT2* 表达量与蔗糖积累量相反, 经亚细胞定位和原核表达电泳检测结果推测其可能是蔗糖信号传感器 (唐娟, 2013)。在 SUT4 亚家族中, LeSUT4、StSUT4、AtSUC4、MdSUT1 和 DcSUT1 对蔗糖的亲合力有较大差异, 测得  $K_m$  值分别为 11.6、11.6、6.0、0.63 和 0.5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。MdSUT1 具有高亲和力蔗糖运输的能力 ( $K_m = 0.63 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ), 在功能上应该是 SUT1 亚家族的成员, 但根据其序列同源性, 属于 SUT4 家族 (Fan et al., 2009)。“王林”苹果愈伤组织过表达 *MdSUT4* 后, 蔗糖含量下降, 推测 MdSUT4 参与蔗糖的向外输出 (许海峰 等, 2017)。

SWEET 转运蛋白家族, 能够不依赖 pH 双向运输糖类 (Chen et al., 2012)。除了可以作为低亲和力的葡萄糖转运蛋白调节葡萄糖跨膜吸收外, 还能够运输蔗糖、果糖和半乳糖。拟南芥 SWEET 可分为 4 个不同的亚类, 属于不同亚类的各种糖转运蛋白优先转运不同的糖组分: 分支 1 (SWEET1 ~ 3) 成员优先运输葡萄糖, 如 *AtSWEET1* (Sonnewald, 2011); 分支 2 (SWEET4 ~ 8) 成员主要运输 2-脱氧葡萄糖, 如 *AtSWEET5* 编码半乳糖转运蛋白 (Zhou et al., 2014); 分支 3 (SWEET9 ~ 15) 成员主要以蔗糖作为底物, 如 *AtSWEET11* 和 *AtSWEET12* 主要负责韧皮薄壁组织细胞中蔗糖的运出 (Chen, 2014); 而分支 4 (SWEET16 ~ 17) 成员既可转运单糖又可转运多糖, 如拟南芥中 *AtSWEET16* 能在低温条件下将液泡中的葡萄糖转向细胞质 (Klemens et al., 2013), *AtSWEET17* 负责液泡中果糖的运输 (Chardon et al., 2013)。含有 PuSWEET15 的酵母细胞在以蔗糖为唯一碳源的 SD/-ura 固体培养基上存活良好, 证明 PuSWEET15 是一种典型的蔗糖转运蛋白 (Li et al., 2020b)。

### 3 糖转运蛋白的定位

#### 3.1 组织、器官定位

糖转运蛋白的分布具有组织和器官特异性, 其生理功能与组织细胞表达特性有关。对于未知的转运蛋白, 其在不同组织器官中的表达模式可以为基因功能研究提供重要线索。

蔗糖转运过程中, 参与蔗糖质外体装载的转运蛋白在筛管伴胞 (SE/CC) 复合体表达, 而参与韧皮部卸载的转运蛋白在薄壁细胞表达。多数情况下 SUT1 亚族在源器官中表达丰富, SUT2 亚族在库器官中表达, SUT4 亚族在各器官中均表达。柑橘 *CitSUT1* 在源糖输出器官中表达较强, 而 *CitSUT2* 在库糖输入器官中表达较强, 表明这两种蔗糖转运蛋白具有不同的生理功能 (Yao et al., 2003)。草莓 *FaSUT1* 在源器官和库器官均有表达, 且在源叶中表达最高, 测得其表达量同蔗糖含量呈显著正相关, 证明 *FaSUT1* 在蔗糖的韧皮部装载和卸载中均发挥作用 (贾海峰, 2013)。在番茄中, 与花瓣、萼片或子房相比 *LeSUT2* 在花药中的表达量更高, 这表明 *LeSUT2* 在花粉发育或花粉管生长中具有潜在的作用 (Hackel et al., 2006)。柑橘 *CsSUT4*、苹果 *MdSUT1* 在叶片、韧皮部、花和果实中均表达, 推测其可能在叶片的韧皮部装载、运输, 花和果实等库器官韧皮部卸载中均起作用 (Peng et al., 2011; Zheng et al., 2014)。

单糖转运蛋白因亚类众多在植物体内分布范围较广。STP 主要在库器官的己糖吸收中发挥作用, 如拟南芥 *AtSTP1* 转录本存在于叶、茎、花和根中, 可能负责将碳水化合物从周围的质外体导入保卫细胞; 而 *AtSTP2* 在花粉发育的早期阶段表达, 很可能介导了胍胍质降解产生的葡萄糖的吸收 (Büttner, 2010)。葡萄 *VvHT2* 和 *VvHT5* 分别在根和成熟叶中表达最高, 这表明前者可能参与韧皮部的卸载而后者参与韧皮部装载 (Afoufa-Bastien et al., 2010)。甜瓜果实的组织化学和免疫组织化学分析显示 *CmTST2* 在果皮和其他器官的维管组织高表达, 这表明 *CmTST2* 不仅可以在贮藏器官中积累糖, 而且还可能在其他器官的维管组织的液泡中回收和暂时储存糖 (Cheng et al., 2018b)。

SWEET 转运蛋白在植物生殖发育和糖运输中起重要作用, 多分布于韧皮部薄壁组织的细胞中。拟南芥 *AtSWEET* 基因在库组织如花、花粉、胚囊、种子中表达较高, *AtSWEET13* 和 *AtSWEET14* 主要在雄蕊中表达, *AtSWEET8* 主要在小孢子中表达, *AtSWEET4*、*AtSWEET15* 则分别在萼片、花瓣中表达水平较高 (Moriyama et al., 2006)。*AtSWEET9* 是一种蔗糖转运蛋白, 在蜜腺薄壁组织中特异性表达, 可能参与细胞内蔗糖的外排 (Lin et al., 2014)。参与蔗糖从种皮到胚运输的 *AtSWEET11* 和 *AtSWEET12* 在发育中的种子中高表达 (Chen, 2014)。梨 *PbSWEET* 在各器官中均有表达, 在糖类运输的过程中不可或缺, 其中 *PbSWEET3* 在花托中高表达, *PbSWEET5*、*PbSWEET9* 和 *PbSWEET10* 在花粉中高表达, *PbSWEET16* 和 *PbSWEET18* 在花瓣中高表达, 推测 SWEET 在花的发育过程中具有重要作用 (Li et al., 2017)。梨 *PbSWEET4* 在不同品种的成熟叶中表达最高, 推测其参与叶片光合产物的输出 (Ni et al., 2020)。Li 等 (2020b) 发现 *PuSWEET15* 在梨果实中表达丰富, 且过表达促进果实蔗糖积累。此外, 葡萄 *VvSWEET4*、*VvSWEET7*、*VvSWEET10*、*VvSWEET11*、*VvSWEET15* 和 *VvSWEET17* 均在果实中高表达 (Chong et al., 2014), 这些 SWEET 基因被认为与果实内的糖代谢密切相关。

### 3.2 亚细胞定位

糖转运蛋白的亚细胞定位与其行驶的功能密切相关, 主要定位于液泡膜和质膜。通常情况下液泡膜定位的糖转运蛋白与胞内糖类储存或者抗逆境胁迫有关, 质膜定位的糖转运蛋白和细胞内糖类的外排或输入有关。此外, 有研究报道在蜜腺特异表达的蔗糖转运蛋白 *AtSWEET9* 定位于高尔基体膜, 推测其参与细胞外糖的分泌 (Lin et al., 2014)。

果实糖分主要在液泡中积累, 其积累能力受定位于液泡膜上的糖转运蛋白的高度调控。糖运输进入液泡是为了避免蛋白质的非酶糖基化, 同时保持细胞功能的健康 (Slewiniski et al., 2011)。先前已有报道, 单糖转运蛋白家族中的液泡膜单糖转运蛋白 TMT 和液泡葡萄糖转运蛋白 VGT 定位于液泡膜, 可能作为葡萄糖质子逆向转运蛋白来促进糖类摄取到液泡中; 另一种类型的转运蛋白, 即拟南芥 ERDLike-6 蛋白及其甜菜同源物 BvIMP, 可作为质子偶联的液泡葡萄糖输出体 (Lalonde et al., 2004)。到目前为止所发现的质膜葡萄糖转运蛋白 PGlcT 和糖转运蛋白 STP 都定位于质膜, 其余单糖转运蛋白亚族的亚细胞定位具有多样性, 如 *VvHT1*、*AtINT4* 等定位于质膜, 而 *AtINT1* 定位于液泡膜 (Conde et al., 2006; Afoufa-Bastien et al., 2010; Pommerrenig et al., 2020)。

蔗糖转运蛋白 SUT1、SUT2 亚族的成员均定位在细胞质膜上, 酵母蔗糖吸收功能互补试验也证明其定位于细胞质膜 (Christina & Christopher, 2010)。SUT4 亚族的成员根据植物的物种差异或不同的蔗糖运输机制而定位在质膜或液泡膜上。一些 SUT4 蔗糖转运蛋白定位于液泡膜, 介导液泡中糖类的转运, 如 *MdSUT4* (许海峰 等, 2017); 还有一些定位于质膜, 推测其可能参与调控胞质内蔗糖的进出, 如 *PbSUT2* (Wang et al., 2016)。Peng 等 (2011) 通过免疫金标记法检测到 *MdSUT1* 定位于苹果果实 SE/CC 复合体和贮藏组织细胞的质膜中, 推测其在韧皮部装载、花和果实等库器官

的韧皮部卸载中起重要作用。

前期研究认为 SWEET 蛋白定位在韧皮部薄壁组织的细胞膜上, 行使将胞内蔗糖转运至质外体中的功能, 近期发现在其他细胞结构中也有定位。SWEET 基因的定位在拟南芥中具有差异性。AtSWEET1、AtSWEET8、AtSWEET11、AtSWEET12 和 AtSWEET15 定位于质膜上, 负责细胞内糖类的进出 (Seo et al., 2011; Kryvoruchko et al., 2016); AtSWEET16 和 AtSWEET17 定位于液泡膜上, 介导液泡中糖类的储存 (Chardon et al., 2013; Klemens et al., 2013); AtSWEET9 定位在质膜和高尔基体膜上 (Lin et al., 2014), 考虑到高尔基体的外排功能, 推测其可能间接参与花粉细胞质膜糖类的输出。研究发现苹果 MdSWEET17 定位于液泡膜上, 参与细胞内果糖运输 (杨官显 等, 2018)。梨 PbSWEET4 定位于质膜, 且在成熟叶高表达, 过表达 *PbSWEET4* 可以显著降低叶片中的蔗糖与叶绿素的含量, 推测其参与了叶片光合产物输出, 能量物质的过度流失导致 *PbSWEET4* 转基因植株叶片早衰 (Ni et al., 2020)。

## 4 糖转运蛋白的调控功能

### 4.1 生理功能

糖转运蛋白可通过影响植物体内碳分配形式调控植物光合作用。一般来说, 在低糖条件下, 光合作用、养分动员和输出等源活动都会上调, 游离糖的积累可以通过糖信号调节网络导致光合作用下调。本实验室前期的研究表明, 枣中质膜定位的糖转运蛋白基因 *ZjSWEET2.2* 过表达促进了与固碳和光合作用相关的基因转录水平增加, 推测 *ZjSWEET2.2* 通过刺激韧皮部负荷和降低叶肉细胞中的碳水化合物水平来间接提高光合作用 (Geng et al., 2020)。Lu 等 (2020) 以菜用豌豆作为模式作物, 在豌豆韧皮部和胚表皮同时过表达 *SUT1* 增强了转基因植株的光合作用活性, 也显著增加了发育中种子的蔗糖量、地上部和胚的生物量。深入研究转运蛋白活性与植株光合速率之间的内在联系和生理机制, 对挖掘碳分配机制具有重要意义。

除了在光合产物运输中不可或缺外, 糖转运蛋白还影响植物生长发育。AtSUC2 丢失会导致拟南芥生长受阻、发育迟缓和不育 (Gottwald et al., 2000)。苹果 *MdSWEET17* 转基因株系的叶长均大于野生型, 表明 *MdSWEET17* 可能影响苹果叶片的生长发育 (Lu et al., 2019)。Ho 等 (2019) 发现番茄 *SISWEET1a* 主要在幼叶叶脉表达, 沉默该基因导致成熟叶片蔗糖大量积累, 而幼叶糖分显著下降, 推测 *SISWEET1a* 促进幼叶生长发育。RNA 干扰诱导的草莓蔗糖转运蛋白基因 *FaSUT1* 沉默导致蔗糖和 ABA 含量的降低, 并抑制了果实的成熟。相反, *FaSUT1* 的过表达导致蔗糖和 ABA 含量增加, 加速了果实的成熟, 这表明 *FaSUT1* 与果实发育存在着直接或间接的联系 (Jia et al., 2013)。糖转运蛋白还通过介导花粉营养、花蜜分泌、种子灌浆等调节生殖发育, 此方面的研究在模式植物拟南芥中较多。突变体互补试验已证实拟南芥 AtSWEET8、AtSWEET13 可分别影响花序前期、后期育性发育 (Guan et al., 2008; Sun et al., 2013)。AtSWEET5 在萌发的花粉中表达, 并在花粉粒的营养细胞中特异表达, 可为生殖细胞提供糖 (Engel et al., 2005)。番茄 *LeSUT2* 反义植株花药和子房发育正常, 花形态没有任何变化, 但花粉的萌发率降低, 导致果实育性降低的原因可能是成熟花粉畸形或花粉管生长受抑 (Hackel et al., 2006)。Li 等 (2020a) 发现苹果 MdSTP13a 在山梨醇调控花粉管生长过程中同时吸收己糖和蔗糖, 以促进花粉管的生长。

转运蛋白作为调控糖分进出的通道的主要成员显著影响果实糖分积累, 梨 *PbSUT2* 转基因番茄果实蔗糖含量增加 (Wang et al., 2016), *PbTMT4* 转基因番茄中葡萄糖和果糖水平增加 (Cheng et al.,

2018a)。利用基因标记进行候选基因关联研究,发现 SUT4 成员 *MdSUT4.1* 与果实糖积累显著相关。*MdSUT4.1* 编码液泡膜定位蛋白,在草莓和苹果愈伤组织中的过表达 *MdSUT4.1*,总体上对糖的积累有负面影响,这表明它具有将糖重新动员出液泡的功能(Peng et al., 2020a)。桃中 *PpTST1* 的表达谱与糖积累模式一致,其瞬时沉默显著抑制了桃果实蔗糖、葡萄糖和果糖的积累,证实了 *PpTST1* 在桃果实糖积累调控中的作用(Peng et al., 2020b)。苹果中 *MdTMT1* 和 *MdTMT2* 的表达水平与果实中总糖、还原糖、果糖和蔗糖含量呈极显著正相关,这表明 *MdTMT1* 和 *MdTMT2* 在苹果果实糖积累中有较为重要的作用(马新立 等, 2014)。在甜瓜中, *CmTST2* 过表达显著提高果实含糖量,揭示其为提高甜瓜糖品质的关键基因(Cheng et al., 2018b)。

#### 4.2 调控因素及对逆境胁迫的响应

糖转运蛋白的表达水平受植物体内外部多种因素的调控,如生长调节剂与内源激素、胁迫(冷、热、盐、干旱)和营养物质等(Fan et al., 2009)。顺式作用元件是基因调控网络中复杂而重要的转录调控成分,与基因功能密切相关。例如, TGA 元件和 GARE-Motif 参与生长素响应, TGACG-Motif 和 CGTCA-Motif 参与茉莉酸甲酯响应, GARE-Motif 和 TATC-Box 参与赤霉素响应, DRE 参与脱水、低温、盐胁迫, MBS 参与干旱诱导(Fang et al., 2020), 而 GATA-Box、EBOXBNNAPA、IBOXCORE、GTGANTG10、TATA-Box5 和 GT1CONSENSUS 可能参与光调控(Li et al., 2015)。桃、苹果、梨、西瓜、葡萄等园艺作物糖转运蛋白的启动子区域均存在与发育、植物激素、非生物和生物胁迫响应相关的元件(Conde et al., 2006; Li et al., 2015; 许海峰 等, 2017; Ren et al., 2018; Peng et al., 2020b)。对梨中所有糖转运蛋白基因顺式调控元件序列的分析表明, MYBCOREATCYCB1 序列在梨的 SUT 和 MST 家族启动子中均存在,而葡萄中仅在 SUT 家族成员中发现(Li et al., 2015), 这表明不同物种间的糖转运调控存在差异。西瓜中, 转录因子 SUSIWM1 与 CITST2 启动子区域中的 SURE 元件中的 W 盒结合, 可对 CITST2 表达进行正调控, 促进了果实成熟过程中糖的积累(Ren et al., 2018)。在苹果中, 受 ABA 响应的转录因子 MdAREB2 可激活蔗糖转运蛋白 MdSUT2.2, 提高果实糖含量(Ma et al., 2017)。

糖本身具有生理信号的功能, 葡萄糖、果糖和蔗糖已被证明是直接调节植物新陈代谢和生长的信号分子。糖转运蛋白对糖分的运输受糖信号的调控。葡萄 *VvHT1* 启动子存在受葡萄糖调控的糖响应元件, 在 BY2 细胞悬液中施加葡萄糖和蔗糖可使 *VvHT1* 启动子连接的 GUS 报告基因表达活性增加(Leterrier et al., 2003)。*VvHT1* 在葡萄细胞悬浮液中受蔗糖和棕榈糖诱导表达(Atanassova et al., 2003); 而高浓度葡萄糖又通过 HXK 信号通路转录可以抑制 *VvHT1* 的表达(Conde et al., 2006)。柑橘叶盘孵化试验表明蔗糖和葡萄糖溶液均能够抑制 *CitSUT1* 的表达, 表明植物糖转运蛋白受其自身底物的控制(Yao et al., 2003)。蛋白质互作同样会影响转运蛋白的表达。Fan 等(2009)利用裂解泛素酵母双杂交、免疫共沉淀和双分子荧光互补分析相结合的方法, 证明了苹果 MdSOT6 和 MdSUT1 在体内外与细胞色素 b5 之间存在物理上的相互作用, 即糖转运蛋白—细胞色素 b5 复合体能上调糖转运蛋白的亲和力, 以响应糖饥饿。

当植物受到逆境胁迫时, 植物可以利用糖转运蛋白从其他组织运输可溶性糖来维持细胞膨压, 从而提高自身抗逆性, 维持正常的生长。在干旱条件下, 苹果 *MdSWEET17* 转基因品系比对照具有更强的耐旱性, 并且积累了更多的可溶性糖, 尤其是果糖, 表明 MdSWEET17 调节果糖的积累以提高抗旱性(Lu et al., 2019)。过表达 *AtSWEET16* 的拟南芥植株表现出更高的耐寒性(Klemens et al., 2013)。高盐胁迫下, 苹果可通过蛋白磷酸化增强 *MdSUT2.2* 的表达以提高植株耐盐性, 且 *MdSUT2.2* 转基因植株盐耐受性增强(Ma et al., 2019)。路静等(2019)发现在番茄中异位表达苹果 *MdSWEET1*

可提高植株耐盐性。这些结果均表明转运蛋白基因可通过调控植物体内可溶性糖分配来应对非生物胁迫。ABA 是响应非生物胁迫的重要激素。在含有 ABA 的培养基中, 苹果果肉组织活体孵育提高了 *MdSUT1* 的表达水平, 可能是与 ABA 对 *MdSUT1* 表达的翻译或翻译后调节有关(Peng et al., 2011)。转基因酵母突变体蔗糖吸收试验也证明, 适当浓度 ABA 能显著提高 *MdSUT1* 对蔗糖的跨膜转运速率(彭昌操等, 2011)。Cakir 等(2003)发现依赖蔗糖的情况下葡萄 *VvHT1* 受 ABA 转录调控。

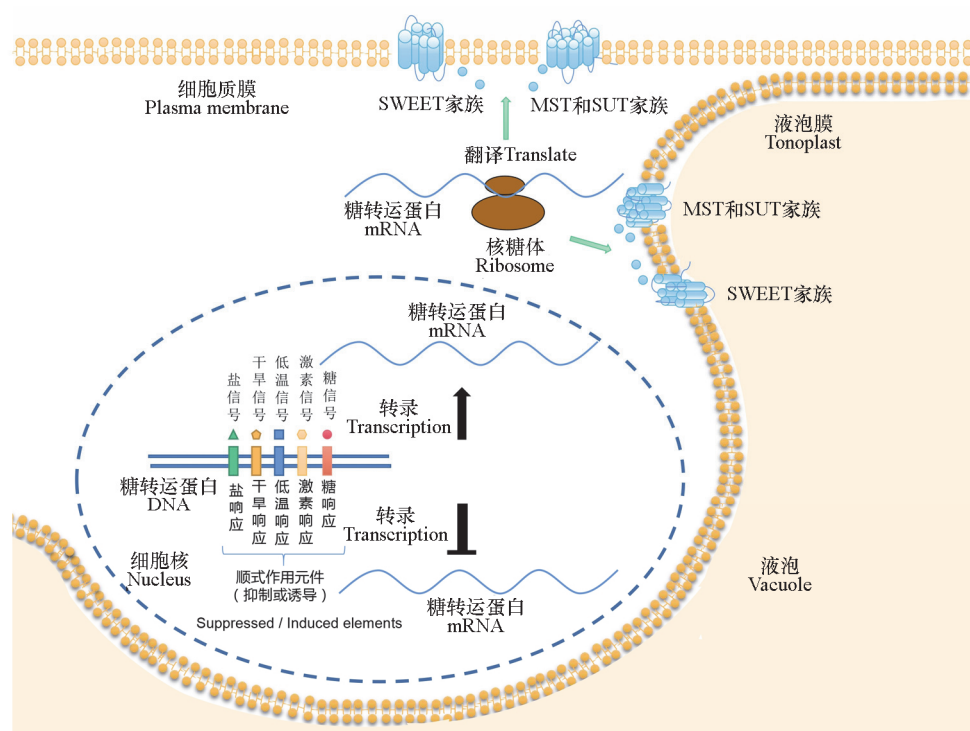


图1 糖转运蛋白的表达调控途径

糖转运蛋白的表达受植物自身和外界因素的共同调控, 在糖、激素、低温、干旱及盐等信号刺激下, 转录因子与糖转运蛋白启动子区顺式作用元件中相应信号响应因子结合后, 可诱导或抑制糖转运蛋白基因的转录, mRNA 经核孔进入核糖体加工后翻译为糖转运蛋白, 这些糖转运蛋白可被分配至细胞质膜或液泡膜行使相应的生理功能(Conde et al., 2006; Fan et al., 2009; Li et al., 2015; Ren et al., 2018; Peng et al., 2020b)。

Fig. 1 Expression regulatory pathways of sugar transporters

The expression regulation of sugar transporter is affected by both plant itself and external factors. Under the stimulation of sugar, hormones, low temperature, drought or salt, the transcription factor binds to the corresponding signal response factor in the *cis*-acting element in the promoter region, then it will induce or inhibit the transcription of sugar transporter genes. mRNA enters the ribosome through the nuclear pore for processing and then will be translated into sugar transporters. These sugar transporters can be distributed to the plasma membrane or vacuolar membrane to perform physiological functions(Conde et al., 2006; Fan et al., 2009; Li et al., 2015; Ren et al., 2018; Peng et al., 2020b)。

植物遭受病原侵害时, 糖转运蛋白既可通过调节可溶性糖分配维持细胞渗透势抵抗侵害, 又可通过供给营养而加重病害。拟南芥受到灰霉病和丁香疫霉菌侵害时, *AtSTP13* 转运活性的增加减少了质外体中的己糖积累, 从而使抗性增强(Lemonnier et al., 2014)。水杨酸(SA)是响应生物胁迫的重要激素, 糖转运蛋白能够激活 SA 防御途径使植物获得抗性, 拟南芥 *SWEET11/SWEET12* 双突变体表现出促进水杨酸积累和诱导水杨酸的调节作用。与炭疽菌模拟处理的野生型叶片比, *SWEET11/SWEET12* 双突变体叶片中 SA 信号介导的与防御相关的基因显著富集(Gebauer et al., 2017)。然而, 糖转运蛋白也可通过供给碳源加重植株病害。在葡萄中, 一种己糖转运蛋白基因 *VvHT5*

的转录水平在白粉病侵染后显著增加, GUS 试验表明 *VvHT5* 的作用不是特异性地增加白粉病侵染表皮细胞质膜上己糖的运输, 而是在从源到库的转变过程中增加韧皮部向周围组织的糖供应, 从而也为病原菌提供了营养 (Hayes et al., 2010)。而水稻 *OsSWEET11* 可通过 TAL (Transcription activator effector) 效应上调其表达, 把糖类从水稻运输至白叶枯病菌中供给其生长, 基因沉默或结合位点突变后水稻对白叶枯病的抗性提高 (Jiang et al., 2013)。对病原敏感基因进行编辑可间接改变植物抗性, 目前常用的 CRISPR/Cas9 技术通过直接靶向切割或修改寄主植物基因组以改造植物的病毒抗性。在病原-植物互作中, 由于 TAL-DNA 结合的特异性是可预测的, 而 TAL 效应往往会激活同源宿主基因, 因此除采用 CRISPR/Cas9 技术外, 还可以通过基于 TALEN (Transcription activator-like effector nuclease) 技术来预测和修改 TAL 效应所结合的未知糖转运蛋白的潜在结合元件, 以促进对不同类型病原菌的研究和作物改良。CRISPR/Cas9 和 TALEN 各有利弊, 就基因敲除而言, CRISPR/Cas9 更简便快捷, 但在其他的基因编辑技术中 TALEN 更不易脱靶, 稳定性较高。

## 5 总结与展望

糖转运蛋白的表达调控对植物体影响重大 (图 1), 通过调节可溶性糖的分配为其生长发育提供能量、促进果实糖积累, 还可响应外界生物胁迫和非生物胁迫, 为植物体抵抗外界不良环境提供能量。目前对园艺作物糖转运蛋白的研究已经取得了重要的进展, 但对于糖转运蛋白复杂的调控机制及种类与功能多样性研究仍有待加强, 尤其果树家族种类繁多, 很多果树中的糖转运蛋白的信息仍不明确, 需要进一步完善。今后的研究需从以下几个方面入手: (1) 调控机制, 如启动子区顺式作用元件的调节以及激素、昼夜节律、外部胁迫的调节仍需多维度验证。(2) 潜在作用, 果树中关于生殖发育、生物胁迫、病原菌-植物互作方面研究甚少。(3) 园艺作物改良, 利用生物技术手段选育抗逆、高产、多糖、低糖等品种满足园艺要求。糖转运蛋白家族成员的鉴定及功能研究对于完善园艺作物碳素分配及改善果实品质、选育优良品种均具有重要意义。

## References

- Afoufa-Bastien D, Medici A, Jeauffre J, Coutos-Thévenot P, Lemoine R, Atanassova R, Laloi M. 2010. The *Vitis vinifera* sugar transporter gene family: phylogenetic overview and macroarray expression profiling. *BioMed Central*, 10 (1): doi: 10.1186/1471-2229-10-245.
- Atanassova R, Leterrier M, Gaillard C, Agasse A, Sagot E, Coutos-Thévenot P, Delrot S. 2003. Sugar-regulated expression of a putative hexose transport gene in grape. *Plant Physiology*, 131 (1): 326 – 334.
- Barker L, Kühn C, Weise A, Schulz A, Gebhardt C, Hirner B, Hellmann H, Schulze W, Ward J M, Frommer W B. 2000. SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements. *Plant Cell*, 12 (7): 1153 – 1164.
- Burkle L, Hibberd J M, Quick W P, Kuhn C, Hirner B, Frommer W B. 1998. The H<sup>+</sup>-sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar export from tobacco leaves. *Plant Physiology*, 118 (1): 59 – 68.
- Büttner M. 2007. The monosaccharide transporter (-like) gene family in *Arabidopsis*. *Federation of European Biochemical Societies*, 581: 2318 – 2324.
- Büttner M. 2010. The *Arabidopsis* sugar transporter (AtSTP) family: an update. *Plant Biology*, 12: 35 – 41.
- Cakir B, Agasse A, Gaillard C, Saumonneau A, Delrot S, Atanassova R. 2003. A grape ASR protein involved in sugar and abscisic acid signaling. *The Plant Cell*, 15 (9): 2165 – 2180.
- Chandran D, Reinders A, Ward J M. 2003. Substrate specificity of the *Arabidopsis thaliana* sucrose transporter AtSUC2. *The Journal of Biological Chemistry*, 278 (45): 44320 – 44325.
- Chardon F, Bedu M, Calenge F, Klemens P A W, Spinner L, Clement G, Chietera G, Lérans S, Ferrand M, Lacombe B, Loudet O, Dinant S, Bellini C, Neuhaus H E, Daniel-Vedele F, Krapp A. 2013. Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in

- Arabidopsis*. *Current Biology*, 23 (8): 697 – 702.
- Chen Jun-wei, Zhang Shang-long, Zhang Liang-cheng. 2004. Transport, metabolism and accumulation of sugar in fruit and its regulation. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30: 1 – 10. (in Chinese)
- 陈俊伟, 张上隆, 张良诚. 2004. 果实中糖的运输、代谢与积累及其调控. *植物生理与分子生物学学报*, 30: 1 – 10.
- Chen L Q. 2014. SWEET sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition. *New phytologist*, 201 (4): 1150 – 1155.
- Chen L Q, Qu X Q, Hou B H, Sosso D, Osorio S, Fernie A R, Frommer W B. 2012. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335 (6065): 207 – 211.
- Cheng R, Cheng Y S, Lü J H, Chen J Q, Wang Y Z, Zhang S L, Zhang H P. 2018a. The gene *PbTMT4* from pear (*Pyrus bretschneideri*) mediates vacuolar sugar transport and strongly affects sugar accumulation in fruit. *Physiologia Plantarum*, doi: 10.1111/pp1.12742.
- Cheng J T, Wen S Y, Xiao S, Lu B Y, Ma M, Bie Z. 2018b. Overexpression of the tonoplast sugar transporter CmTST2 in melon fruit increases sugar accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 69 (3): 511 – 523.
- Cheng Yinsheng, Chen Jianqiu, Chen Dan, Lü Jiahong, Zhang Jun, Zhang Shaoling, Wu Tao, Zhang Huping. 2019. Cloning and functional analysis of the promoter of *PbTMT4* gene related sugar transport in pear. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (1): 25 – 36. (in Chinese)
- 程寅胜, 陈健秋, 陈丹, 吕佳红, 张俊, 张绍铃, 伍涛, 张虎平. 2019. 梨糖转运相关基因 *PbTMT4* 启动子克隆及功能分析. *园艺学报*, 46 (1): 25 – 36.
- Chong J L, Piron M C, Meyer S, Merdinoglu D, Bertsch C, Mestre P. 2014. The SWEET family of sugar transporters in grapevine: VvSWEET4 is involved in the interaction with *Botrytis cinerea*. *Journal of Experimental Botany*, 65 (22): 6589 – 6601.
- Christina K, Christopher P G. 2010. Sucrose transporters of higher plants. *Plant Biology*, 13 (3): 287 – 297.
- Conde C, Agasse A, Glissant D, Tavares R, Gerós H, Delrot S. 2006. Pathways of glucose regulation of monosaccharide transport in grape cells. *Plant Physiology*, 141 (4): 1563 – 1577.
- Dai Mei-song, Xu Fei, Shi Ze-bin, Xu Chang-jie. 2015. Preliminary study on expression characteristics of sorbitol transporter (SOT) gene family and the role in sugar accumulation in *Pyrus pyrifolia* fruits. *Acta Horticulturae Sinica*, 42 (8): 1457 – 1466. (in Chinese)
- 戴美松, 徐飞, 施泽彬, 徐昌杰. 2015. 砂梨山梨醇转运蛋白 (SOT) 基因家族成员表达特性及在果实糖积累中的作用初探. *园艺学报*, 42 (8): 1457 – 1466.
- Engel M L, Holmes-Davis R, McCormick S G. 2005. Identification of male gamete promoters in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 138: 2124 – 2133.
- Fan R C, Peng C C, Xu Y H, Wang X F, Li Y, Shang Y, Du S Y, Zhao R, Zhang X Y, Zhang L Y, Zhang D P. 2009. Apple sucrose transporter SUT1 and sorbitol transporter SOT6 interact with cytochrome b5 to regulate their affinity for substrate sugars. *Plant Physiology*, 150 (4): 1880 – 1901.
- Fang T, Peng Y, Rao Y, Li S H, Zeng L H. 2020. Genome-wide identification and expression analysis of Sugar Transporter (ST) gene family in longan (*Dimocarpus longan* L.). *Plants*, doi: 10.3390/plants9030342.
- Fei Guang-xue. 2018. Studies on sugar accumulation and activities of related metabolic enzymes in Junzao fruit. *Xinjiang Land Reclamation Science and Technology*, 41: 28 – 31. (in Chinese)
- 费光雪. 2018. 骏枣果实糖分积累及相关代谢酶活性变化的研究. *新疆农垦科技*, 41: 28 – 31.
- Gao Z. 2003. Cloning, expression, and characterization of sorbitol transporters from developing sour cherry fruit and leaf sink tissues. *Plant Physiology*, 131 (4): 1566 – 1575.
- Gebauer P, Korn M, Engelsdorf T, Sonnewald U, Koch C, Voll L M. 2017. Sugar accumulation in Leaves of *Arabidopsis* SWEET11/SWEET12 double mutants enhances priming of the salicylic acid-mediated defense response. *Frontiers in Plant Science*, doi: 10.3389/fpls.2017.01378
- Geng Y, Wu M, Zhang C. 2020. Sugar transporter ZjSWEET2.2 mediates sugar loading in leaves of *Ziziphus jujuba* Mill. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1081.
- Gottwald J R, Krysan P J, Young J C, Evert R F, Sussman M R. 2000. Genetic evidence for the in planta role of phloem-specific plasma membrane sucrose transporters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (25): 13979 – 13984.
- Guan Y F, Huang X Y, Zhu J, Gao J F, Zhang H X, Yang Z N. 2008. Ruptured pollen grain1, a member of the MtN3/saliva gene family, is crucial for exine pattern formation and cell integrity of microspores in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 147 (2): 852 – 863.
- Hackel A, Schauer N, Carrari F, Fernie A, Grimm B, Kühn C. 2006. Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit

- development in different ways. *The Plant Journal*, 45 (2): 180 – 192.
- Hayes M A, Davies C, Dry I B. 2007. Isolation, functional characterization, and expression analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) hexose transporters: differential roles in sink and source tissues. *Journal of Experimental Botany*, 58 (8): 1985 – 1997.
- Hayes M A, Feechan A, Dry I B. 2010. Involvement of abscisic acid in the coordinated regulation of a stress-inducible hexose transporter (VvHT5) and a cell wall invertase in grapevine in response to biotrophic fungal infection. *Plant Physiology*, 153 (1): 211 – 221.
- Ho L H, Klemens P A W, Neuhaus H E, Ko H Y, Hsieh S Y, Guo W J. 2019. SISWEET1a is involved in glucose import to young leaves in tomato plants. *Journal of Experimental Botany*, doi: 10.1093/jxb/erz154.
- Huang W F, Hu B, Liu J L, Zhou Y, Liu S Q. 2020. Identification and characterization of tonoplast sugar transporter(TST) gene family in cucumber. *Horticultural Plant Journal*, 6 (3): 145 – 157.
- Jia H F, Wang Y H, Sun M Z, Li B B, Han Y. 2013. Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening. *New Phytologist*, 198 (2): 453 – 465.
- Jia Hai-feng. 2013. Role and mechanism of sucrose and jasmonic acid signals in the regulation of strawberry fruit development [Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 贾海峰. 2013. 蔗糖及茉莉酸信号在草莓果实发育中的作用及其机理分析[博士学位]. 北京: 中国农业大学.
- Jiang W Z, Zhou H B, Bi H H, Fromm M, Yang B, Weeks D P. 2013. Demonstration of CRISPR/Cas9/sgRNA-mediated targeted gene modification in *Arabidopsis*, tobacco, sorghum and rice. *Nucleic Acids Research*, doi: 10.1093/nar/gkt780.
- Jung B, Ludewig F, Schulz A, Meißner G, Wöstefeld N, Flügge U, Pommerrenig B, Wirsching P, Sauer No, Koch W, Sommer F, Mühlhaus T, Schroda M, Cuin T A, Graus D, Marten I, Hedrich R, Neuhaus H E. 2015. Identification of the transporter responsible for sucrose accumulation in sugar beet taproots. *Nature Plants*, doi: 10.1038/nplants.2014.1.
- Kafkas E. 2006. Analysis of sugars, organic acids and vitamin C contents of blackberry genotypes from Turkey. *Food Chemistry*, 97 (4): 732 – 736.
- Klemens P A W, Patzke K, Deitmer J, Spinner L, Le H R, Bellini C, Bedu M, Chardon F, Krapp A, Neuhaus H E. 2013. Overexpression of the vacuolar sugar carrier AtSWEET16 modifies germination, growth, and stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 163 (3): 1338 – 1352.
- Koch K E, Avigne W T. 1990. Postphloem, nonvascular transfer in citrus: kinetic, metabolism, and sugar gradients. *Plant Physiology*, 93 (4): 1405 – 1416.
- Kryvoruchko I S, Sinharoy S, Torres-Jerez I, Sosso D, Pislariu C I, Guan D, Murray J, Benedito V A, Frommer W B, Udvardi M K. 2016. MtSWEET11, a nodule-specific sucrose transporter of *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 171 (1): 554 – 565.
- Kühn C, Grof C P L. 2010. Sucrose transporters of higher plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 13 (3): 287 – 297.
- Lalonde S, Wipf D, Frommer W B. 2004. Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 341 – 372.
- Lemonnier P, Gaillard C, Veillet F, Verbeke J, Lemoine R, Coutos-Thévenot Pierre, La Camera S. 2014. Expression of *Arabidopsis* sugar transport protein STP13 differentially affects glucose transport activity and basal resistance to *Botrytis cinerea*. *Plant Molecular Biology*, 85 (4-5): 473 – 484.
- Leterrier M, Atanassova R, Laquitaine L, Gaillard C, Coutos-Thévenot P, Delrot S. 2003. Expression of a putative grapevine hexose transporter in tobacco alters morphogenesis and assimilate partitioning. *Pubmed*, 54 (385): 1193 – 1204.
- Li C, Meng D, Piñeros M A, Mao Y, Dandekar A M, Cheng L. 2020a. A sugar transporter takes up both hexose and sucrose for sorbitol-modulated *in vitro* pollen tube growth in apple. *The Plant Cell*, 32 (2): 449 – 469.
- Li J M, Qin M F, Qiao X, Cheng Y S, Li X L, Zhang H P, Wu J. 2017. A new insight into the evolution and functional divergence of SWEET transporters in Chinese white pear (*Pyrus bretschneideri*). *Plant & Cell Physiology*, 58 (4): 839 – 850.
- Li J M, Zheng D M, Li L T, Qiao X, Wei S W, Bai B, Zhang S L, Wu J. 2015. Genome-wide function, evolutionary characterization and expression analysis of sugar transporter family genes in pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd). *Plant & Cell Physiology*, 56 (9): 1721 – 1737.
- Li X Y, Guo W, Li J C, Yue P T, Bu H D, Jiang J, Liu W T, Xu Y X, Yuan H, Li T, Wang A. 2020b. Histone acetylation at the promoter for the transcription factor PuWRKY31 affects sucrose accumulation in pear fruit. *Plant Physiology*, doi: 10.1104/pp.20.00002.
- Lin I W, Sosso D, Chen L Q, Gase K, Kim S, Kessler D, Klinkenberg P, Gorder M K, Hou B H, Qu X Q, Carter C J, Baldwin I T, Frommer W B. 2014. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature*, 508 (7497): 546 – 549.

- Lu J, Sun M H, Ma Q J, Kang H, Liu Y J, Hao Y J, You C X. 2019. MdSWEET17, a sugar transporter in apple, enhances drought tolerance in tomato. *Journal of Integrative Agriculture*, 18 (9): 2041 – 2051.
- Lu Jing, Ma Qijun, Kang Hui, Li Wenhao, Liu Yajing, Hao Yujin, You Chunxiang. 2019. Ectopic expressing *MdSWEET1* in tomato enhanced salt tolerance. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (3): 433 – 443. (in Chinese)
- 路 静, 马齐军, 康 慧, 李文浩, 刘亚静, 郝玉金, 由春香. 2019. 苹果糖转运蛋白基因 *MdSWEET1* 在番茄中异源表达提高其耐盐性. *园艺学报*, 46 (3): 433 – 443.
- Lu M Z, Snyder R, Grant J, Tegeder M. 2020. Manipulation of sucrose phloem and embryo loading affects pea leaf metabolism, carbon and nitrogen partitioning to sinks as well as seed storage pools. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, doi: 10.1111/tpj.14533.
- Ma Li-xin, Qin Yuan, Wei Xiao-yu, Ma Feng-wang, Li Ming-jun. 2014. Expression of apple sugar transporter TMT gene and its relationship with sugar accumulation. *Acta Horticulturae Sinica*, 41 (7): 1317 – 1325. (in Chinese)
- 马新立, 秦 源, 魏晓钰, 马锋旺, 李明军. 2014. 苹果糖转运蛋白 TMT 基因的表达及其与糖积累的关系. *园艺学报*, 41 (7): 1317 – 1325.
- Ma Q J, Sun M H, Kang H, Lu J, You C X, Hao Y J. 2019. A CIPK protein kinase targets sucrose transporter MdSUT2.2 at Ser for phosphorylation to enhance salt tolerance. *Plant Cell and Environment*, 42 (3): 918 – 930.
- Ma Q J, Sun M H, Lu J, Liu Y J, Hu D G, Hao Y J. 2017. Transcription factor AREB2 is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes. *Plant Physiology*, 174 (4): 2348 – 2362.
- Moriyama E N, Strope P K, Opiyo S O, Chen Z Y, Jones A M. 2006. Mining the *Arabidopsis thaliana* genome for highly-divergent seven transmembrane receptors. *Genome Biology*, doi: 10.1186/gb-2006-7-10-r96.
- Ni J P, Li J M, Zhu R X, Zhang M Y, Qi K J, Zhang S L, Wu J. 2020. Overexpression of sugar transporter gene *PbSWEET4* of pear causes sugar reduce and early senescence in leaves. *Gene*, 743. doi: 10.1016/j.gene.2020.144582.
- Nie Pei-xian, Li Chen, Gao Yan, Du Guo-dong, Lü De-guo, Guan Qiu-zhu. 2019. Ultrastructural observation and functional analysis of phloem and parenchyma cells around the fruit of *Ziziphus jujuba*. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 55 (6): 697 – 702. (in Chinese)
- 聂佩显, 李 晨, 高 艳, 杜国栋, 吕德国, 关秋竹. 2009. 光合同化物韧皮部卸载途径的研究进展. *植物生理学报*, 55 (6): 697 – 702.
- Peng C C, Xu Y H, Xi R C, Zhao X L. 2011. Expression, subcellular localization and phytohormone stimulation of a functional sucrose transporter (MdSUT1) in apple fruit. *Scientia Horticulturae*, 128 (3): 206 – 212.
- Peng Chang-cao, Xiao Wen-fang, Li Wen-yan, Zhao Xiao-lan. 2011. Polyclonal antibody preparing and specific expression analyzing of sucrose transporter MdSUT1 in apple. *Journal of Plant Physiology*, 47 (3): 256 – 262. (in Chinese)
- 彭昌操, 肖文芳, 李文燕, 赵小兰. 2011. 苹果蔗糖载体蛋白 MdSUT1 多克隆抗体的制备及 MdSUT1 蛋白表达特异性分析. *植物生理学报*, 47 (3): 256 – 262.
- Peng Q, Cai Y M, Lai E H, Nakamura M, Liao L, Zheng B B, Ogutu C, Cherono S, Han Y P. 2020a. The sucrose transporter MdSUT4.1 participates in the regulation of fruit sugar accumulation in apple. *BMC Plant Biology*, doi: 10.1186/s12870-020-02406-3.
- Peng Q, Wang L, Ogutu C, Liu J J, Liu L, Mollah M D A, Han Y. 2020b. Functional analysis reveals the regulatory role of PpTST1 encoding tonoplast sugar transporter in sugar accumulation of peach fruit. *International Journal of Molecular Sciences*, doi: 10.3390/ijms21031112.
- Pommerrenig B, Müdsam C, Kischka D, Neuhaus H E. 2020. Treat and trick: common regulation and manipulation of sugar transporters during sink establishment by the plant and the invader. *Journal of Experimental Botany*, doi: 10.1093/jxb/eraa168.
- Ren Y, Guo S, Zhang J, He H, Sun H, Tian S, Gong G, Zhang H, Levi A, Tadmor Y, Xu Y. 2018. A tonoplast sugar transporter underlies a sugar accumulation QTL in watermelon. *Plant Physiology*, 176 (1): 836 – 850.
- Riesmeier J W, Willmitzer L, Frommer W B. 1992. Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *The EMBO Journal*, 11 (13): 4705 – 4713.
- Ruan Y L, Patrick J W, Brady C. 1997. Protoplast hexose carrier activity is a determinate of genotypic difference in hexose storage in tomato fruit. *Plant, Cell & Environment*, 20 (3): 341 – 349.
- Schulz A, Beyhl D, Marten I, Wormit A, Neuhaus E, Poschet G, Büttner M, Schneider S, Sauer N, Hedrich R. 2011. Proton-driven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters SUC4 and TMT1/2. *The Plant Journal*, 68 (1): 129 – 136.
- Seo P J, Park J M, Kang S K, Kim S G, Park C M. 2011. An Arabidopsis senescence-associated protein SAG29 regulates cell viability under high

- salinity. *Planta*, 233 (1): 189 – 200.
- Slewinski T L. 2011. Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: a physiological perspective. *Molecular Plant*, 4 (4): 641 – 662.
- Sonneveld U. 2011. Sweets-the missing sugar efflux carriers. *Frontiers in Plant Science*, doi: 10.3389/fpls.2011.00007.
- Sun M X, Huang X Y, Yang J, Guan Y F, Yang Z N. 2013. *Arabidopsis* RPG1 is important for primexine deposition and functions redundantly with RPG2 for plant fertility at the late reproductive stage. *Plant Reproduction*, 26 (2): 83 – 91.
- Tang Juan. 2013. Cloning, characteristics of study and sequence analysis of sucrose and phosphatidylcholine transporter protein genes in pear [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 唐娟. 2013. 梨蔗糖与磷脂酰胆碱转运蛋白基因的克隆、序列分析及特性研究 [硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Watarai J, Yoshihiro K, Shohei Y, Kunio Y, Kyoko T, Tabuchi T, Katsuhiro S. 2004. Identification of sorbitol transporters expressed in the phloem of apple source leaves. *Plant Cell Physiology*, 45 (8): 1032 – 1041.
- Wang L F, Qi X X, Huang X S, Xu L L, Jin C, Wu J, Zhang S L. 2016. Overexpression of sucrose transporter gene *PbSUT2* from *Pyrus bretschneideri*, enhances sucrose content in *Solanum lycopersicum* fruit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 105: 150 – 161.
- Wang Jun-gang, Zhao Ting-ting, Yang Ben-peng, Huang Cai-xia. 2007. Monosaccharide transporters in plants. *Plant Physiology Communications*, 43 (6): 1195 – 1201. (in Chinese)
- 王俊刚, 赵婷婷, 杨本鹏, 黄彩霞. 2007. 植物单糖转运蛋白. *植物生理学通讯*, 43 (6): 1195 – 1201.
- Wang Man-man, Qu Shu-ping, Li Jun-xing, Wu Yan-quan, Huang He-xun, Zhong Yu-juan. 2019. Research progress on sugar accumulation and regulation of Cucurbitaceae crops. *Journal of Plant Physiology*, 55 (7): 941 – 948. (in Chinese)
- 王曼曼, 屈淑平, 李俊星, 吴廷全, 黄河勋, 钟玉娟. 2019. 葫芦科作物果实糖积累及其调控研究进展. *植物生理学报*, 55 (7): 941 – 948.
- Weise A, Barker L, Kühn C, Lalonde S, Buschmann H, Frommer W B, Ward J M. 2000. A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants. *The Plant Cell*, 12 (8): 1345 – 1355.
- Wei Xin-na. 2016. Functional identification of sucrose transporters and protein expression analysis of PpSUT2 from peach [Ph. D. Dissertation]. Zhengzhou: Henan Agricultural University. (in Chinese)
- 魏新娜. 2016. 桃蔗糖转运蛋白基因的功能验证与 PpSUT2 蛋白表达分析 [硕士论文]. 郑州: 河南农业大学.
- Xu Hai-feng, Qu Chang-zhi, Liu Jing-xuan, Wang Yi-cheng, Wang De-yun, Zuo Wei-fang, Jiang Sheng-hui, Wang Nan, Zhang Zong-ying, Chen Xue-sen. 2017. Expression analysis and functional identification of a vacuolar sucrose transporter gene *MdSUT4* in apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (7): 1235 – 1243. (in Chinese)
- 许海峰, 曲常志, 刘静轩, 王意程, 王得云, 左卫芳, 姜生辉, 王楠, 张宗营, 陈学森. 2017. 苹果液泡膜蔗糖转运蛋白基因 *MdSUT4* 的表达分析与功能鉴定. *园艺学报*, 44 (7): 1235 – 1243.
- Yang Guan-xian, Xu Hai-feng, Zhang Jing, Wang Nan, Fang Hong-cheng, Zou Qi, Jiang Yong-sheng, Chen Xue-sen. 2018. Functional identification of a sugar transporter gene *MdSWEET17* in apple. *Journal of Plant Physiology*, 54 (11): 1737 – 1745. (in Chinese)
- 杨官显, 许海峰, 张静, 王楠, 房鸿成, 邹琦, 王意程, 姜生辉, 陈学森. 2018. 苹果糖转运蛋白基因 *MdSWEET17* 的功能鉴定. *植物生理学报*, 54 (11): 1737 – 1745.
- Yao L C, Shi J X, Weiss D, Goldschmidt E E. 2003. Sugars regulate sucrose transporter gene expression in citrus. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 306 (2): 402 – 407.
- Zhang H, Zhang S, Qin G, Wang L, Wu T, Qi K, Zhang S. 2013. Molecular cloning and expression analysis of a gene for sucrose transporter from pear (*Pyrus bretschneideri*) fruit. *Plant Physiol Biochem*, 73: 63 – 69.
- Zhang L Y, Peng Y B, Pelleschi T S, Fan Y, Lu Y M, Lu Y F, Gao X, Shen Y, Delort S, Zhang D. 2004. Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiology*, 135 (1): 574 – 586.
- Zheng Q M, Tang Z, Xu Q, Deng X X. 2014. Isolation, phylogenetic relationship and expression profiling of sugar transporter genes in sweet orange (*Citrus sinensis*). *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 119 (3): 609 – 624.
- Zhou Y, Liu L, Huang W F, Yuan M, Zhou F, Li X G, Lin Y J. 2014. Overexpression of *OsSWEET5* in rice causes growth retardation and precocious senescence. *PLoS ONE*, doi: 10.1371/journal.pone.0094210.