

## 植物蔗糖转运蛋白

白雪梅 张立军\* 吴晓丹 胡凯 阮燕晔

沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110161

## Sucrose Transporters in Plants

BAI Xue-Mei, ZHANG Li-Jun\*, WU Xiao-Dan, HU Kai, RUAN Yan-Ye

Biological Science and Technology College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

**摘要** 文章概述了植物蔗糖转运蛋白的结构、性质和类群的研究进展。

**关键词** 植物; 蔗糖转运蛋白

高等植物中非光合器官的能量和碳源是由进行光合作用的绿色叶片提供的(Chiou和Bush 1998; Smeekens 2000)。大多数植物中同化物从源到库的长距离运输的主要形式是蔗糖。植物的这种选择与蔗糖的性质有关: 首先, 蔗糖有很高的溶解度, 韧皮部汁液中蔗糖浓度可高达 $1\ 600\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ; 第二, 蔗糖粘度低, 可保证韧皮部中汁液以 $0.5\sim 3\ \text{nm}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度运动; 第三, 蔗糖具有非还原性质, 在运输过程中稳定; 第四, 蔗糖还可以产生很高的渗透势(以碳原子为单位), 这是长距离运输所必需的。蔗糖从“源”转运到“库”的运输过程是通过韧皮部完成的。源叶片中的蔗糖一经合成便装载入韧皮部中的筛管伴胞复合体(sieve element companion cell complex, SECCC), 而后经长距离运输到库器官(Williams等2000; Sylvie等1999)。

在植物体中, 蔗糖分子进出韧皮部筛管分子通过2种不同的途径来进行, 即共质体途径和质外体途径(Buchanan等2000)。在共质体途径的运输中, 蔗糖由源叶片的叶肉细胞合成后直接通过细胞间丰富的胞间联丝装载入韧皮部进行运输, 然后在库端经胞间联丝卸载进入库器官细胞中贮存或代谢, 在此过程当中蔗糖无需作跨膜运动; 而质外体途径的装载则由蔗糖主动越膜装载入韧皮部进行运输, 然后在库端越膜卸载进入库器官细胞。蔗糖的跨膜运输及其在植物中的分配需要依赖于膜上的蔗糖转运蛋白(sucrose/ $\text{H}^+$  cotransporters 或sucrose transporters, SUCs或SUTs), 因此蔗糖转运蛋白在蔗糖转运过程中起着极为重要的作用(Williams等2000; 李敏等2006; 杨彩菊等2006)(图

1)。

大多数植物都可以通过上述2种途径进行蔗糖转运, 只是2种途径所占比重不同而已(Truernit 2001)。然而, 在很多种类的农作物中, 质外体途径占有重要的地位, 例如烟草叶片和马铃薯块茎, 虽然SECCC与相邻细胞间存在丰富的胞间联丝, 但仍然以蔗糖转运蛋白介导的质外体途径进行蔗糖转运, 特别是在种子形成过程中, 成熟组织和胚组织间不存在胞间联丝, 因此就必须通过质外体途径进行蔗糖等物质的运输。近年来随着分子生物学技术的进步, 许多高等植物的蔗糖转运蛋白的cDNA已得到克隆, 这有力地推动了质外体运输模式以及蔗糖转运蛋白的研究。本文着重介绍蔗糖转运蛋白的结构、性质和类群的研究进展。

### 1 蔗糖转运蛋白的存在

离体叶圆片的研究表明, 非渗透性的细胞膜巯基化学修饰剂抑制蔗糖的韧皮部装载(Giaquinta 1976)。在韧皮部的质外体装载过程中, 蔗糖是逆浓度梯度装载的, 是一个主动过程, 它的转运活性在很多植物中都检测到(Bush 1993b)。因此, 早在上世纪70年代就有人推测韧皮部存在一个介导韧皮部中蔗糖装载的特异的载体系统(Khan等1973), 并且认为它们转运蔗糖所需的能量来自于由质膜 $\text{H}^+$ /ATPase所建立的质子动力势(Giaquinta 1977)。还认为蔗糖载体是蔗糖/ $\text{H}^+$ 共转运体, 蔗糖与 $\text{H}^+$ 以1:1的比例进行共转运(Bush 1990)。

收稿 2006-08-28 修订 2006-10-27

\* 通讯作者(E-mail: ljzhang@syau.edu.cn, Tel: 024-88487163)。

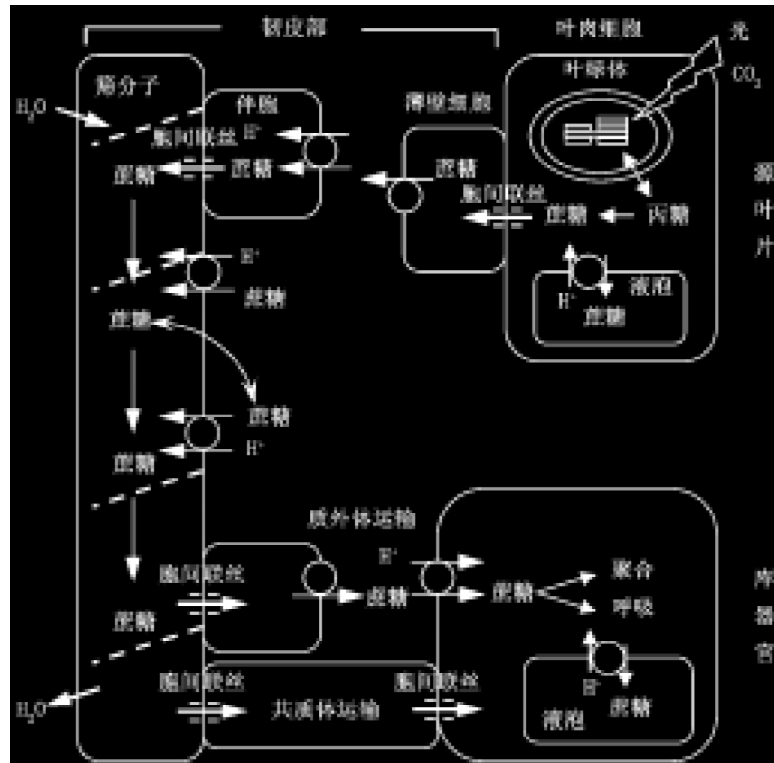


图1 植物体内蔗糖的转运和蔗糖转运蛋白(Williams等2000; Wang 2003)

图中○代表蔗糖转运蛋白。

Gallet等(1989)用从甜菜叶片中分离得到的原生质膜碎片,通过差异亲和标记的方法分离得到一个42 kDa的多肽,分析确定该多肽为质膜蔗糖载体的一个组成成分。随后,他们应用多克隆抗体技术对该多肽进行了免疫定性(Lemoine等1989),进一步证实了上述结论。这就间接证明植物蔗糖载体是存在的。

Riesmeier等(1992)将由菠菜叶片中获得的一段cDNA导入分泌型蔗糖转化酶缺陷型的酵母菌株后,发现这个突变的酵母菌可以吸收胞外的蔗糖而在胞内转化利用。这说明这个cDNA的表达产物具有蔗糖转运的功能。对其在酵母中的表达产物进行生化活性和动力学特性测定的结果表明,它编码一个分子量为55 kDa的蛋白质,该蛋白包含12个疏水跨膜结构域;这个蛋白质转运蔗糖的 $K_m$ 值为 $1.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,其转运活性依赖于pH梯度,受解耦联剂羰基氰-3-氯苯腙(carbonyl cyanide-3-chlorophenyl hydrazone, CCCP)和对氯汞苯磺酸(*p*-chloromercuribenzenesulfonic acid, PCMBs)的抑制。这些特性与以前通过叶圆片和质膜碎片观察

到的特征一致(Giaquinta 1976; Bush 1989; Slone等1991)。因此确定这个cDNA编码一个蔗糖转运蛋白。这是人们第一次确切证明植物体内有蔗糖转运蛋白的存在。

蔗糖在植物体中转运是一个非常重要的生理过程,因此,介导蔗糖转运的转运蛋白具有重要作用。在马铃薯和烟草转反义基因植株中已证实,蔗糖转运蛋白SUT1基因表达受阻遏后,蔗糖转运也强烈地受抑制,反义植株发育迟缓,生产下降,这表明转运蛋白对蔗糖转运是必不可少的(Riesmeier等1994)。Gottwald等(2000)用拟南芥的AtSUC2基因的敲除突变体研究蔗糖转运蛋白的作用结果表明,突变体植株中蔗糖转运严重受阻,源叶片中积累大量淀粉,植株生长矮小、发育迟缓而且不结实,或者结实但产生的种子不可育。

## 2 蔗糖转运蛋白的结构和性质

如前所述,在植物体中的蔗糖运输依赖于作为蔗糖分子载体的蔗糖转运蛋白(SUT),又称为蔗糖/H<sup>+</sup>共转运蛋白(SUC),目前只发现存在于高等植物中。已知的植物蔗糖转运蛋白的氨基酸序列

有极高的同源性, 它们属于同一基因家族(Sauer和Stolz 1994; Lalonde等 1999)。

**2.1 蔗糖转运蛋白的结构特征** 蛋白质氨基酸序列和特性分析表明, 蔗糖转运蛋白是主要易化子超家族(major facilitator superfamily, MFS)中的一员(Lemoine 2000; Schulze等2003), 是高等植物中所特有的(Lemoine 2000; Williams等 2000), 细菌、真菌和哺乳动物中尚没有发现这种类似物。蔗糖转运蛋白中的疏水氨基酸含量很高, 有高疏水性(Lalonde等1999), 这十分有利于跨膜结构域的形成。

迄今, 蔗糖转运蛋白的三维结构尚未见报

道, 也没有一个适用于所有蔗糖转运蛋白的结构模型(Lemoine 2000)。但根据氨基酸序列推测出的结构有很大的相似性。以车前草的蔗糖载体蛋白PmSUC2为例(图2)(Williams等 2000), 蔗糖转运蛋白含有12个跨膜结构域, 这些跨膜结构域均由 $\alpha$ -螺旋组成; 在分子的中部有一个面向胞质的大亲水胞质环(hydrophilic cytoplasmic loop)(Williams等2000; Wang 2003; Schulze等2003), 它将转运蛋白分为2个各含6个跨膜结构域。这种6-环-6-结构域的结构在植物中高度保守。蔗糖转运蛋白与许多生物如酵母和植物中发现的己糖转运蛋白家族有一定的结构同源性(Ward等1998)。

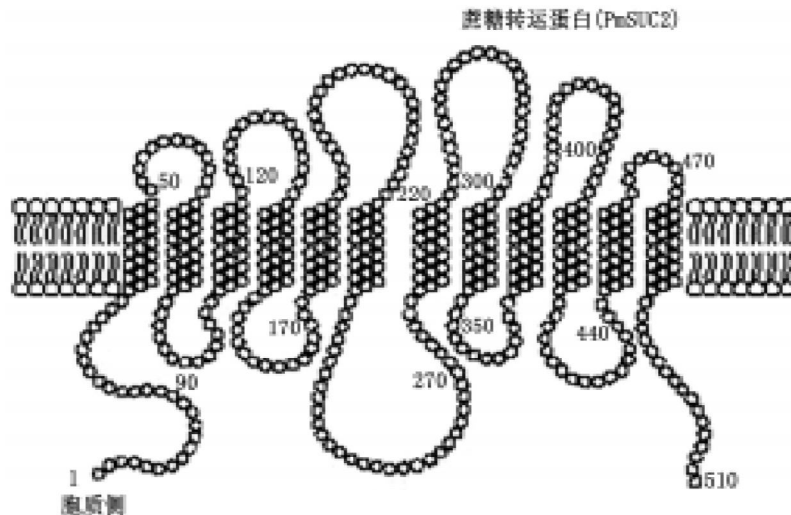


图2 蔗糖转运蛋白的拓扑结构模型(以PmSUC2为例)(Williams等2000)  
图中数字代表蛋白质氨基酸的编号。

运用单克隆抗体与大肠杆菌 $\lambda$ 噬菌体表面展示技术(bacteriophage lambda surface display)分析证实蔗糖转运蛋白结构中C、N端均位于细胞质侧(Stolz等1999)。蔗糖转运蛋白序列中有很多保守的氨基酸, 如Cys、Asp和His等, 但是其中只有His(位于拟南芥AtSUC1第65位)在所有蔗糖转运蛋白中是保守的, 位于蔗糖转运蛋白的第1个胞外环上(Lemoine 2000), 接近或位于蔗糖结合位点(Bush 1993b), 这表明His65对蔗糖转运蛋白的活性非常重要, 但它的确切作用还不很清楚(Lemoine 2000)。Lu和Bush(1998)用定点突变技术研究的结果表明, His65发生突变后, 蔗糖转

运蛋白虽然还可以转运蔗糖, 但转运活性大大降低, 但细胞中这些突变转运蛋白的表达水平并未发生变化, 因此他们认为His65参与转运反应中的一个限速步骤。Lu和Bush(1998)的研究还表明, His65突变的蔗糖转运蛋白失去对焦碳酸二乙酯(diethyl pyrocarbonate, DEPC, RNase抑制剂)的敏感性, 说明His65还参与蔗糖转运的调控。

**2.2 蔗糖转运蛋白的性质** 为了确定植物蔗糖转运蛋白的性质, 研究者们广泛采用酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)这个异源表达系统。

异源表达研究表明, 所有的蔗糖转运蛋白均是能量依赖型的, 转运作用依赖于质膜 $H^+$ /AT-

Pase所建立的跨膜质子动力势(Lemoine 2000),对解耦联剂[如CCCP、二硝基酚(dinitrophenol, DNP)]表现敏感(Weig和Komor 1996; Kühn等1999; Lemoine 2000)。说明转运机制是蔗糖/H<sup>+</sup>共转运。

蔗糖转运蛋白在酵母中表达时,对蔗糖表现出很强的特异性,对蔗糖的亲合力(即K<sub>m</sub>值)主要集中在0.3~2 mmol·L<sup>-1</sup>这个范围内,因此,蔗糖转运蛋白就有了高亲和力和低亲和力之分。但是,也有人认为由于不同研究者检测K<sub>m</sub>值时所使用的酵母株系以及蔗糖吸收的外部条件有不同,因此,这些K<sub>m</sub>值的大小可能是非常相似的(Lemoine 2000)。

通过在酵母中表达植物蔗糖转运蛋白,人们还发现它们受多种因素调节。研究表明,多数蔗糖转运蛋白对pH高度敏感,pH低时,其对蔗糖的转运效率提高;而PmSUC1和AtSUC1则对pH表现不太敏感(Sauer和Stolz 1994; Gahrtz 1996)。还有人发现,蔗糖转运蛋白受特殊试剂的抑制,其活性受DEPC (Riesmeier等1992, 1993; Bush

1993a)和PCMS (Riesmeier等1992, 1993; Weig和Komor 1996; Bush 1989, 1993a)的抑制。这2种抑制剂的作用机制是通过共价修饰蛋白中的特异氨基酸残基使蛋白质失活而发生抑制作用的,但两者的抑制作用可以为二硫苏糖醇(DL-Dithiothreitol, DTT)部分地恢复。

### 3 植物中蔗糖转运蛋白的亚群和特征

自从Riesmeier等(1992)从菠菜中首次分离鉴定编码蔗糖转运蛋白的cDNA序列以来,人们以此为探针又对各种植物的cDNA文库或基因文库进行了异源筛选,至今已经从菠菜、马铃薯、芹菜、胡萝卜及拟南芥等50多种植物(Lalonde等2004)中克隆得到了30多种编码蔗糖转运蛋白的基因和cDNA序列。而后又对这些基因和cDNA序列进行同源性和系统发生分析得知,编码蔗糖转运蛋白的基因属于一个多成员的基因家族(Ward等1998; Kühn等1999; Williams等2000)。在大多数检测的植物中,都包含不止1个蔗糖转运蛋白。例如拟南芥包含AtSUC1~AtSUC9的9个基因(Sauer等2004)。



图3 植物蔗糖转运蛋白家族的系统发生分析(Panford-Walsh 2004; Sauer等2004)

根据系统发生学的分析, 所有已知的蔗糖转运蛋白和蔗糖转运蛋白类似蛋白可以分为3个亚群: SUT1、SUT2和SUT4 (Kühn等2003) (图3)。这种分类不仅反映了亚群之间的序列同源性差异, 还反映了它们对蔗糖的亲合力及其功能方面的差异。例如, SUT1亚群中所有成员均是高亲和力的蔗糖转运蛋白, 它们对蔗糖的 $K_m$ 值为 $1.39 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\sim 1.5 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 而SUT4亚群中的成员(除DcSUT1之外) (Kühn等2003)则是低亲和力的蔗糖转运蛋白, 它们对蔗糖的 $K_m$ 值为 $5\sim 6 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。其中, SUT2亚群还可以分为2个更小的群: 一个包括几乎所有已知的单子叶植物的蔗糖转运蛋白, 另一个则由双子叶植物中蔗糖转运蛋白及蔗糖转运蛋白类似蛋白组成; 它们对蔗糖表现出非常低的亲和力和转运能力, 或者根本就不行使蔗糖转运的功能。来自双子叶植物的SUT2亚群的成员具有结构上的相似性, 因而人们对这个亚群的研究重点均放在调节功能上。

### 3.1 高亲和力SUT1亚群

**3.1.1 茄科植物中的SUT1亚群** 茄科植物中的SUT1包括NtSUT1、NtSUT3、LeSUT1和StSUT1等。应用Northern杂交、原位杂交、免疫荧光定位及电子显微技术, 人们将SUT1蛋白定位于筛分子细胞膜上(Kühn等1997; Lemoine 2000)。SUT1对蔗糖有高亲和力, 可以通过维持韧皮部蔗糖浓度梯度来控制韧皮部的转运速率(Weise等2000), 它对蔗糖的韧皮部装载和长距离运输起着非常关键的作用(Barker等2000; Kühn等2003)。在反义StSUT1马铃薯植株中, SUT1的表达水平下降, 植株生长减缓、叶片卷曲枯萎, 而且在叶片中积累大量的可溶性糖(蔗糖、果糖和葡萄糖)和淀粉, 最终块茎产量降低(Riesmeier等1994; Kühn等1996)。反义NtSUT1烟草植株也表现出类似现象, 而且叶中蔗糖的输出速率大大降低, 在长时间的黑暗中叶中仍然存在大量的淀粉(Bürkle等1998)。

SUT1蛋白除了在源端组织中表达外, 在库端组织中也有表达(Riesmeier等1994; Kühn等1997)。SUT1蛋白的免疫定位显示, SUT1在根(Kühn等1997)和块茎(Kühn等2003)中也有表达。但是SUT1蛋白在块茎中的确切作用至今仍不清

楚。有人推测, SUT1蛋白可能在块茎形成启动时直接参加韧皮部的卸载, 也可能在韧皮部长距离运输过程中起重新吸收质外体蔗糖的作用(Kühn等2003)。

SUT3仅存在于烟草中, 根据序列同源性分析人们将它归属于SUT1亚群(Kühn等2003)。Lemoine等(1999)采用Northern杂交技术分析确定NtSUT3只特异地在成熟花组织的花粉中表达。这个基因是一个花粉成熟期间的所谓的晚期基因, 受第1次减数分裂的诱导而表达。

**3.1.2 拟南芥中的SUT1亚群** 随着拟南芥基因组测序计划的完成(The Arabidopsis Genome Initiative 2000), 所有9个蔗糖转运蛋白已经得到鉴定。其中属于SUT1亚群的有AtSUC1、AtSUC2和AtSUC5。AtSUC1是拟南芥中第1个得到定性的蔗糖转运蛋白, 它是一个高亲和力的花组织特异性蔗糖转运蛋白,  $K_m$ 值为 $0.5 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。它的功能是特异性调节细胞的水势(Stadler等1999)。AtSUC2是拟南芥中韧皮部特异性蔗糖转运蛋白, 负责韧皮部装载(Sauer等1994), 功能类似于茄科植物中的SUT1。Gottwald等(2000)的研究表明, 敲除AtSUC2导致突变体植株的生长发育受到严重阻碍, 不结实; 或者结实, 但产生的种子不可育, 如果拟南芥缺失AtSUC2基因的话, 它就无法完成正常的生命周期。由此推测, AtSUC2为拟南芥的主效蔗糖转运蛋白。AtSUC5为一个在种子发育初期的胚乳中特异表达的蔗糖转运蛋白(Baud等2005), 它还可以介导维生素H的吸收(Ludwig等2000)。

**3.2 低亲和力SUT4亚群** SUT4亚群的成员来自拟南芥、胡萝卜、番茄、马铃薯、葡萄、水稻和大麦等多种植物(Shakya和Sturm 1998; Weise等2000; Weschke等2000; Manning等2001), 包括AtSUT4、LeSUT4、StSUT4、DcSUT1和OsSUT2等, 它们与SUT1亚群序列的相似度只有47% (Weise等2000; Kühn等2003)。

运用酵母异源表达系统对AtSUT4进行功能分析时, 发现AtSUT4的表达可以促使酵母吸收蔗糖而生长。AtSUT4蛋白在拟南芥源叶片的次级叶脉中活跃表达, 负责该部位的高通量韧皮部装载与运输(Weise等2000); 此外, SUT4蛋白还在库端

组织(包括幼叶、花和果实)中表达,负责该处高通量的蔗糖吸收(Weise等2000; Barker等2000)。因此, AtSUT4 为低亲和-高容量型蔗糖转运蛋白。在低浓度下, AtSUT4 对蔗糖的吸收不会达到饱和状态,但其随着蔗糖浓度的提高而逐渐趋于饱和。另外,对酵母异源表达的 AtSUT4 进行<sup>14</sup>C-蔗糖吸收动力学试验时,发现 pH 5.5 下其吸收蔗糖的  $K_m$  值为(11.6±0.6) mmol·L<sup>-1</sup>;而当 pH 4.0 时,  $K_m$  值为(5.9±0.8) mmol·L<sup>-1</sup>。而在同一个表达系统中, pH 5.5 下, AtSUC1 和 AtSUC2 吸收蔗糖的  $K_m$  值分别为0.5和0.7 mmol·L<sup>-1</sup> (Sauer和Stolz 1994)。有研究表明,葡萄糖可以促进 AtSUT4 对<sup>14</sup>C-蔗糖的吸收(Weise等 2000; Lemoine 2000),这可能是葡萄糖促进质膜 H<sup>+</sup>/ATPase 的活性之果(Lemoine 2000)。因此, AtSUT4 对蔗糖的吸收高度依赖于 pH,其最适 pH 为 4.0~5.0 (Weise 等 2000)。在库组织中, AtSUT4 的功能可能是:如果 SUT4 在筛分子中表达,那么它可能通过再吸收来调节胞外的蔗糖浓度;如果 SUT4 在韧皮部以外的库细胞表达,那么它可能直接吸收蔗糖并输入库细胞,而且可能决定库的贮存能力(Weise等 2000)。

**3.3 蔗糖传感器SUT2亚群** SUT2基因分布于拟南芥、马铃薯、番茄、水稻、甜橙和葡萄中,在库端组织如幼叶、茎和果实中表达活跃(Barker 等 2000; Meyer等2004; Hackel等2006),包括 AtSUT2 (或 AtSUC3)、LeSUT2、StSUT2、OsSUT1 和 VrSUC12 等。SUT2 在酵母蔗糖吸收功能缺失突变体 SUSY7/ura3 中表达时,并不能促使该酵母菌株吸收外界蔗糖,说明 SUT2 可能没有蔗糖运输的功能(Barker等2000; Kühn等2003)。SUT2 还有与酵母葡萄糖传感器 SNF3 和 RGT2 很相似的结构特点(Özcan等 1998; Barker等2000)。因此,研究者推测 SUT2 起蔗糖传感器的作用(Barker 等 2000; Kühn等2003; Hackel等2006),通过感知蔗糖信号而直接调控 SUT1 和 SUT4 的表达、蛋白质折叠及其活性(Weise等2000; Barker等2000)。

SUT2 同样具有典型的十二跨膜结构域的结构。另外, SUT2 还具有 2 个不同于 SUT1 和 SUT4 的结构特点:其 N 端有一个约 30 个氨基酸的延长区域,中央环区的长度也扩大了约 50 个氨基酸。

除此之外, SUT2 亚群还具有以下特点:(1)具有较低的密码子偏好性,因而蛋白质的翻译效率相对较低(Barker等 2000; Kühn等2003; Hackel等 2006);(2)中央环区包含2个高度保守的特征区域 CCB1 和 CCB2 (Kühn等2003);(3)在植物体中表达水平比较低。

有研究显示, AtSUT2 蛋白 N 端的延长区域与 StSUT1 相比,对蔗糖具有非常低的亲和力,但该处并不是蔗糖的结合位点,因此,推测 SUT2 蛋白的 N 端的延长区域可以通过与其他胞质区域的分子内相互作用而影响底物亲和力(Schulze 等 2000)。有人认为中央胞质环与转运蛋白的活性没有关系(Meyer 等 2000),但是位于其上的 2 个保守序列可能具有信号转导功能和调节因子与其他因子相互作用的靶位点(Weise 等 2000; Kühn 等 2003)。

**3.4 SUT1、SUT2和SUT4亚群之间的相互作用** 生物体中的很多蛋白质是由多个亚基或小分子肽组成的复合体,因此活性会受到其中某个亚基的影响或调控。这些蛋白质通常为同源寡聚体或异源寡聚体,在某种情况下还可能是 2 个二聚体的再聚合。但是,很少见到膜转运蛋白之间的寡聚结合,那是因为膜蛋白是典型的两性(亲水性和亲脂性)系统。

近几年来,随着被定性的植物各类蔗糖转运蛋白的逐渐增加,有关它们之间的相互作用的研究也逐渐展开。人们采用免疫定位技术将 SUT1、SUT2 和 SUT4 定位于同一个无核筛分子的膜上(Barker等2000; Reinders等 2002a; Kühn等2003),再加上它们的表达模式具有一定的相似性(Kühn 等 2003),所以这就暗示它们之间存在相互作用的可能性。为了研究它们之间的相互作用,研究者们通常采用分裂的泛素系统(split-ubiquitin system,一种新型的膜蛋白酵母双杂交系统,用于检测膜蛋白质之间的相互作用)(Schulze等2003; Reinders 等 2002b)。当 SUT1、SUT2 和 SUT4 在酵母中共表达时, SUT2 就会影响 SUT1 对蔗糖的吸收速率,当 SUT2 的表达受到强启动子控制时, SUT1 介导的蔗糖吸收的最大速率  $V_{max}$  就会降低 10% (Reinders 等 2002b)。但是,当 SUT1-GFP 与 SUT2 在酵母中共表达时, SUT1 的作用却不受任何影

响, 所以 SUT1 活性减弱也可能是其它原因造成的 (Reinders 等 2002b)。但是, SUT1、SUT2 和 SUT4 形成同源或异源寡聚体仍是可能的。有报道表明, 在拟南芥中, 3 个蔗糖转运蛋白能够形成同源或异源多聚体 (Schulze 等 2003)。可见, 蔗糖转运蛋白之间的相互作用仍然存在很多的不确定性, 尚待进一步研究。

虽然研究者们对蔗糖转运蛋白家族进行了详细的分类, 但是仍然有例外。例如, 虽然胡萝卜 DcSUT1 对蔗糖表现出很高的亲和力, 但它并不属于 SUT1 亚群, 而属于与它同源性很高的 SUT4 亚群。所以, 依据不同的标准 SUT 家族可能有不同的分类结果。

#### 4 结束语

尽管对于蔗糖转运蛋白及其基因的研究已经取得了重大进展, 但是还有许多工作需要进一步展开。(1) 揭示各个蔗糖转运蛋白基因的确切功能以及它们在植物体当中所起的生理作用。蔗糖的运输是高等植物体内非常重要的生理活动, 植物的生长和发育依赖于高效率的蔗糖运输, 明确各个转运蛋白在其中的作用, 将有助于揭示作物高额产量形成的机制。(2) 进一步明确植物蔗糖运输流在整株水平和细胞水平上的调节机制。植物基因组编码不同功能的多种蔗糖转运蛋白 (Kühn 等 2003), 尽管不同转运蛋白之间在核苷酸序列水平上还是在氨基酸序列水平上均具有很高的同源性, 但不同的转运蛋白在转录、翻译和翻译后水平上受到的调节不同。(3) 到目前为止, 有关蔗糖转运蛋白结构及功能特征的研究仍然处于较为初级的阶段, 对与转运蛋白的选择性、运输效率和调节相关的特殊氨基酸残基的研究还不够。(4) 植物体内各类蔗糖转运蛋白的相互作用及其机制。(5) 蔗糖传感器对蔗糖的感受机制以及信号转导的途径等。

#### 参考文献

李敏, 杨双, 阮燕晔, 樊金娟, 张立军 (2006). 拟南芥 T-DNA 插入突变体 *atsuc3* 的 PCR 鉴定. 植物生理学通讯, 42 (1): 91~94  
 杨彩菊, 郝大海, 杨素祥, 王芳, 李灿辉, 陈善娜 (2006). 高等植物中的蔗糖载体. 植物生理学通讯, 42 (4): 767~776  
 Barker L, Kühn C, Weise A, Schulz A, Gebhardt C, Hirner B, Hellmann H, Schulze W, Ward JM, Frommer WB (2000). SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements. Plant Cell, 12: 1153~1164  
 Baud S, Wuillème S, Lemoine R, Kronenberger J, Caboche M,

Lepiniec L, Rochat C (2005). The AtSUC5 sucrose transporter specifically expressed in the endosperm is involved in early seed development in Arabidopsis. Plant J, 43 (6): 824~836  
 Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL (2000). Biochemistry & Molecular Biology of Plants. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 748~776  
 Bürkle L, Hibberd JM, Quick WP, Kühn C, Hirner B, Frommer WB (1998). The H<sup>+</sup>-sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar export from tobacco leaves. Plant Physiol, 118: 59~68  
 Bush DR (1989). Proton-coupled sucrose transport in plasmalemma vesicles isolated from sugar beet (*Beta vulgaris* L. cv Great Western) leaves. Plant Physiol, 89: 1318~1323  
 Bush DR (1990). Electrogenicity, pH-dependence, and stoichiometry of the proton-sucrose symport. Plant Physiol, 93 (4): 1590~1596  
 Bush DR (1993a). Inhibitors of the proton-sucrose symport. Arch Biochem Biophys, 307 (2): 355~360  
 Bush DR (1993b). Proton-coupled sugar and amino acid transporters in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 44: 513~542  
 Chiou TJ, Bush DR (1998). Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. Proc Natl Acad Sci USA, 95: 4784~4788  
 Gahrtz M, Schmelzer E, Stolz J, Sauer N (1996). Expression of the PmSUC1 sucrose carrier gene from *Plantago major* L. is induced during seed development. Plant J, 9 (1): 93~100  
 Gallet O, Lemoine R, Larsson C, Delrot S (1989). The sucrose carrier of the plasma membrane. I. Differential affinity labeling. Biochim Biophys Acta, 978: 56~64  
 Giaquinta R (1976). Evidence for phloem loading from the apoplast: chemical modification of membrane sulfhydryl groups. Plant Physiol, 57: 872~875  
 Giaquinta R (1977). Possible role of pH gradient and membrane ATPase in the loading of sucrose into the sieve tubes. Nature, 267: 369~370  
 Gottwald JR, Krysan PJ, Young JC, Evert RF, Sussman MR (2000). Genetic evidence for the *in planta* role of phloem-specific plasma membrane sucrose transporters. Proc Natl Acad Sci USA, 97 (25): 13979~13984  
 Hackel A, Schauer N, Carrari F, Fernie AR, Grimm B, Kühn C (2006). Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit development in different ways. Plant J, 45 (2): 180~192  
 Khan NA, Zimmermann FK, Eaton NR (1973). Genetic and biochemical evidence of sucrose fermentation by maltase in yeast. Mol Gen Genet, 123: 43~50  
 Kühn C, Barker L, Bürkle L, Frommer WB (1999). Update on sucrose transport in higher plants. J Exp Bot, 50: 935~953  
 Kühn C, Franceschi V, Schulz A, Lemoine R, Frommer WB (1997). Macromolecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements. Science, 275: 1298~1300  
 Kühn C, Hajirezaei MR, Fernie AR, Roessner-Tunali U, Czechowski T, Hirner B, Frommer WB (2003). The sucrose transporter *StSUT1* localizes to sieve elements in potato tuber phloem and influences tuber physiology and development. Plant Physiol, 131: 102~113

- Kühn C, Quick WP, Schulz A, Sonnewald U, Frommer WB (1996). Companion cell-specific inhibition of the potato sucrose transporter SUT1. *Plant Cell Environ*, 19: 1115~1123
- Lalonde S, Boles E, Hellmann H, Barker L, Patrick JW, Frommer WB, Ward JM (1999). The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing. *Plant Cell*, 11: 707~726
- Lalonde S, Wipf D, Frommer WB (2004). Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Ann Rev Plant Biol*, 55: 341~372
- Lemoine R (2000). Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *Biochim Biophys Acta*, 1465 (1~2): 246~262
- Lemoine R, Bürkle L, Barker L, Sakr S, Kühn C, Regnacq M, Gaillard C, Delrot S, Frommer WB (1999). Identification of a pollen-specific sucrose transporter-like protein *NtSUT3* from tobacco. *FEBS Lett*, 454: 325~330
- Lemoine R, Serge D, Gallet O, Christer L (1989). The sucrose carrier of the plasma membrane. II. Immunological characterization. *Biochim Biophys Acta*, 978: 65~71
- Lu JMY, Bush DR (1998). His-65 in the proton-sucrose symporter is an essential amino acid whose modification with site-directed mutagenesis increases transport activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95 (15): 9025~9030
- Ludwig A, Stolz J, Sauer N (2000). Plant sucrose-H<sup>+</sup> symporters mediate the transport of vitamin H. *Plant J*, 24 (4): 503~509
- Manning K, Davies C, Bowen HC, White PJ (2001). Functional characterization of two ripening-related sucrose transporters from grape berries. *Ann Bot*, 87: 125~129
- Meyer S, Lauterbach C, Niedermeier M, Barth I, Sjolund RD, Sauer N (2004). Wounding enhances expression of *AtSUC3*, a sucrose transporter from *Arabidopsis* sieve elements and sink tissues. *Plant Physiol*, 134: 684~693
- Meyer S, Melzer M, Truernit E, Hümmel C, Besenbeck R, Stadler R, Sauer N (2000). *AtSUC3*, a gene encoding a new *Arabidopsis* sucrose transporter, is expressed in cells adjacent to the vascular tissue and in a carpel cell layer. *Plant J*, 24: 869~882
- Özcan S, Dover J, Johnston M (1998). Glucose sensing and signaling by two glucose receptors in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *EMBO J*, 17 (9): 2566~2573
- Panford-Walsh RN (2004). Identification of a putative SUT1 mRNA binding protein using yeast three-hybrid analysis [dissertation]. Tübingen: Der Everhard-Karls-Universität
- Reinders A, Schulze W, Kühn C, Barker L, Schulz A, Ward JM, Frommer WB (2002a). Protein-protein interactions between sucrose transporters of different affinities co-localized in the same enucleate sieve element. *Plant Cell*, 14: 1567~1577
- Reinders A, Schulze W, Thaminy S, Stagljar I, Frommer WB, Ward JM (2002b). Intra- and intermolecular interactions in sucrose transporters at the plasma membrane detected by the split-ubiquitin system and functional assays. *Structure*, 10: 763~772
- Riesmeier JW, Hirner B, Frommer WB (1993). Potato sucrose transporter expression in minor veins indicates a role in phloem loading. *Plant Cell*, 5: 1591~1598
- Riesmeier JW, Willmitzer L, Frommer WB (1992). Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *EMBO J*, 11: 4705~4713
- Riesmeier JW, Willmitzer L, Frommer WB (1994). Antisense repression of the sucrose transporter affects assimilate partitioning in transgenic potato plants. *EMBO J*, 13: 1~7
- Sauer N, Ludwig A, Knoblauch A, Rothe P, Gahrz M, Klebl F (2004). *AtSUC8* and *AtSUC9* encode functional sucrose transporters, but the closely related *AtSUC6* and *AtSUC7* genes encode aberrant proteins in different *Arabidopsis* ecotypes. *Plant J*, 40: 120~130
- Sauer N, Stolz J (1994). SUC1 and SUC2: two sucrose transporters from *Arabidopsis thaliana*: expression and characterization in baker's yeast and identification of the histidine-tagged protein. *Plant J*, 6 (1): 67~77
- Schulze W, Weise A, Frommer W, Ward J (2000). Function of the cytosolic N-terminus of sucrose transporter *AtSUT2* in substrate affinity. *FEBS Lett*, 485: 189~194
- Schulze WX, Reinders A, Ward J, Lalonde S, Frommer WB (2003). Interactions between co-expressed *Arabidopsis* sucrose transporters in the split-ubiquitin system. *BMC Biochem*, 4: 1~10
- Shakya R, Sturm A (1998). Characterization of source- and sink-specific sucrose/H<sup>+</sup> symporters from carrot. *Plant Physiol*, 118 (4): 1473~1480
- Slone JH, Buckhout TJ, VanDerwoude WJ (1991). Symport of proton and sucrose in plasma membrane vesicles isolated from spinach leaves. *Plant Physiol*, 96: 615~618
- Smeekens S (2000). Sugar-Induced signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 51: 49~81
- Stadler R, Truernit E, Gahrz M, Sauer N (1999). The *AtSUC1* sucrose carrier may represent the osmotic driving force for anther dehiscence and pollen tube growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 19: 269~278
- Stolz J, Ludwig A, Stadler R, Biesgen C, Hagemann K, Sauer N (1999). Structural analysis of a plant sucrose carrier using monoclonal antibodies and bacteriophage lambda surface display. *FEBS Lett*, 453 (3): 375~379
- Sylvie L, Eckhard B, Hanjo H (1999). The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing. *Plant Cell*, 11: 707~726
- The Arabidopsis Genome Initiative (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 408 (6814): 796~815
- Truernit E (2001). Plant physiology: the importance of sucrose transporters. *Curr Biol*, 11 (5): 169~171
- Wang Q (2003). Analysis of sugar transport-related gene products expressed in developing seeds of *Vicia faba* and *Hordeum vulgare*. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität
- Ward JM, Kühn C, Tegeder M, Frommer WB (1998). Sucrose transport in higher plants. *Int Rev Cytol*, 178: 41~71
- Weig A, Komor E (1996). An active sucrose carrier (Scr1) that is predominantly expressed in the seedling of *Ricinus communis* L. *J Plant Physiol*, 147: 685~690
- Weise A, Barker L, Kühn C, Lalonde S, Buschmann H, Frommer WB, Ward JM (2000). A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with a low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants. *Plant Cell*, 12: 1345~1355
- Williams LE, Lemoine R, Sauer N (2000). Sugar transporters in higher plants: a diversity of roles and complex regulation. *Trends Plant Sci*, 5: 283~290