

## 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展

李婷婷<sup>1,2,#</sup>, 薛璟祺<sup>2,#</sup>, 王顺利<sup>2</sup>, 薛玉前<sup>2</sup>, 胡凤荣<sup>1,\*</sup>, 张秀新<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>南京林业大学风景园林学院, 南京210037

<sup>2</sup>中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 国家花卉改良中心, 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京100081

**摘要:** 非结构性碳水化合物(NSC)是参与植物能量代谢的主要能量物质, 是维持植物自身发育及响应环境调控的重要因子, 主要包括单糖、二糖、糖醇、低聚糖和淀粉等。不同NSC成员之间存在相互转化, 其代谢和转化由激素和不同环境因子共同调控, 其中激素是主导因子。目前NSC的测定方法主要有滴定法、比色法、酶解法、色谱法等, 其中色谱法精度高, 可同时进行定性和定量分析, 目前应用最为广泛。NSC的转运需要糖转运蛋白参与, 主要包括单糖转运蛋白(MST)、蔗糖转运蛋白(SUT)和糖外排转运蛋白(SWEET)三类, 其中MST和SUT分别负责对各类单糖和蔗糖进行转运, 而SWEET既可以对多种单糖进行转运, 也参与了蔗糖的运输过程。本文对NSC相关的代谢、定性定量分析及转运调控等基本规律及最新研究进行了总结, 以为更好地明确NSC在植物生长发育及环境调控方面的作用和调节机理提供参考。

**关键词:** 非结构性碳水化合物; 定性定量分析; 代谢调控; 糖转运蛋白; 蔗糖

光合作用是植物界最重要的生命活动之一, 实现了碳元素由无机态向有机态的转变, 是生物界最重要的能量物质——碳水化合物的最重要来源。众所周知, 碳水化合物是植物生长发育的能量基础, 也是推动整个地球生态圈循环运转的重要一环。对碳水化合物展开深入研究, 具有重要的理论价值和现实意义。根据不同功能, 碳水化合物可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物两大类, 前者主要参与植物形态建成, 而后者主要参与植物能量代谢。本文主要对非结构性碳水化合物的组成和代谢、定性定量分析及转运调控等进行了总结和归纳, 旨在为相关研究提供参考。

### 1 非结构性碳水化合物的组成及代谢调控

根据碳水化合物在植物体内的存在形式, 通常可分为结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC)和非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)两类(Li等2002)其中SC主要包括木质素、纤维素、半纤维素和果胶等多种高分子化合物, 是植物形态建成的主要物质, 而NSC主要包括包括单糖(葡萄糖、果糖、半乳糖等)、二糖(蔗糖、麦芽糖等)、糖醇(山梨醇、甘露醇等)、低聚糖(棉子糖)和淀粉等多种水溶性糖, 是参与植物生长过程中重要的能量供应物质, 也是植物参与碳吸收与碳消耗的重要指标(Raessler等2010)。

植物生长发育过程中, NSC起非常重要的作

用。作为NSC主要代谢物, 糖既是光合产物, 也是呼吸底物, 为植物提供了碳骨架和能量。因此, 糖的合成与分解影响了植物生长发育的整个过程。现已明确, 植物通过光合作用首先在叶绿体内形成磷酸丙糖(三磷酸甘油醛和磷酸二羟丙酮的平衡混合物), 其中一部分磷酸丙糖转运至细胞质中合成蔗糖, 另一部分则继续留在叶绿体中参与淀粉的合成。在上述反应中, 磷酸丙糖在1,6-二磷酸醛缩酶作用下合成果糖-1,6-二磷酸(fructose-1,6-diphosphate, FDP)。果糖-1,6-二磷酸酯酶(fructose-1,6-bisphosphatase, FBPase)是蔗糖合成的关键酶之一, 参与了CO<sub>2</sub>的接收, 在叶绿体中催化FDP生成果糖-6-磷酸(fructose-6-phosphate, F6P), 后者经磷酸己糖异构酶催化生成葡萄糖-6-磷酸(glucose-6-phosphate, G6P), 并最终形成尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDPG), UDPG与F6P在蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)的作用下合成蔗糖-6-磷酸(sucrose-6-phosphate, S6P),

收稿 2017-08-11 修定 2017-12-27

资助 北京市科委重大项目(D161100001916004)、国家自然科学基金(31572156和31501800)、青年人才托举工程项目(2015QRNC001)、国家公益性行业(农业)科研项目(201203071)和中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-IVFCAAS)。

# 并列第一作者。

\* 共同通讯作者: 胡凤荣(hufengrong2003@sina.com)、张秀新(zhangxiuxin@caas.cn)。

并最终生成蔗糖(Lunn 2008); 同时, 葡萄糖-1-磷酸(glucose-1-phosphate, G1P)在腺苷二磷酸焦磷酸化酶的作用下可合成腺苷二磷酸葡萄糖(adenosine diphosphate glucose, ADPG), 参与淀粉的合成(Koch 2004)。此外, 蔗糖、果糖和葡萄糖之间还存在着相互的转化: 蔗糖可以通过蔗糖转化酶不可逆地水解为葡萄糖和果糖; 而蔗糖和尿苷二磷酸(uridine diphosphate, UDP)在蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)作用下则可逆地合成果糖和UDPG, UDPG同样可通过SS催化可逆地合成G6P; 同时, 葡萄糖、果糖和己糖均可通过各自的激酶形成磷酸化合物(Ruan 2014)。

在非生物调控方面, 激素对于NSC的代谢及相互转化起重要作用。研究表明,  $GA_3$ 处理可抑制果实成熟前期SPS和SS的合成, 促进蔗糖向葡萄糖和果糖的转化, 而ABA处理则可通过促进SPS和SS的合成, 提高库细胞中韧皮部后运输(post-phloem transport)效率, 进而加速植物果实成熟后期蔗糖的积累(徐胜利等2005; Liu等2015)。在番茄(*Lycopersicon esculentum*)中, 外源 $GA_3$ 、IAA和ABA均可影响果实中蔗糖转化酶的活性(Heuvel等2000); 而通过抑制番茄中的GA生物合成, 可反向抑制其花粉粒中细胞壁转化酶Lin7启动子的活性, 进而减少花粉的产生(Proels等2006)。在鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)中,  $GA_3$ 处理可增加水分胁迫下植株子叶中淀粉酶、SS和SPS的活性, 而IAA处理则降低了根中淀粉酶活性(Kaur等2000)。

此外, 温度、光照、水分及盐分等生态因子也可以影响植物NSC代谢相关酶类的活性, 进而调控植物的生长发育。在马铃薯(*Solanum tuberosum*)中, 低温储存诱导了块茎中碳水化合物的代谢, 可溶性糖含量增加, 块茎变甜(Malone等2006); 在棉花(*Gossypium hirsutum*)棉纤维发育过程中, 日均温和SS及SPS等糖代谢相关酶活性正相关, 表明高温有利于纤维长度和纤维比强度的提高(周青等2009)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)经强光处理后, 作为短期响应方式, 其体内能够迅速累积可溶性碳水化合物(以葡萄糖为主)(Schmitz等2014)。另外, Pinheiro等(2005)对水分缺失情况下羽扇豆(*Lupinus albus*)种子发育过程中糖代谢进行了研究, 发现水分缺失降低了中性转化酶(neutral inver-

tase,  $INV_N$ )和SS的活性, 导致体内蔗糖含量降低, 己糖、蔗糖比例上升。另一项针对秋葵(*Abelmoschus esculentus*)种子盐胁迫处理的实验发现, NaCl的含量影响植物体内淀粉和糖的含量, 随着胁迫的增加, 糖和酚的积累增多, 淀粉水平显著降低, 导致种子萌发率显著下降(Ben和Denden 2010)。

## 2 非结构性碳水化合物定性及定量分析

在植物组织中, NSC参与了其生长发育的多种生理生化过程, 是植物进行正常生命活动的重要能源物质。对NSC进行准确的定性定量分析, 不仅能够了解植物不同生理过程中各类物质的变化规律, 而且还可以更好的掌握植物各组织中能量的供应状况及动态平衡。目前NSC的测定方法主要包括滴定法、比色法、酶解法和色谱法等, 针对不同的实验要求和测定目标, 可选用不同的方法。

### 2.1 滴定法

滴定法是一种简便的化学分析方法, 适用于葡萄糖、果糖、半乳糖等还原性糖的测定, 主要测定原理是上述不同物质结构中均含有具有还原性的游离醛基或酮基。对于蔗糖、淀粉等非还原性糖的测定, 则需要将目标物先水解成还原性单糖再进行滴定(Fujii等1937; Hites等1949)。该方法操作简便, 但灵敏度和准确度较低, 一般用于总还原糖的测定, 无法针对某一具体的糖进行定性和定量分析。

### 2.2 蒽酮比色法

蒽酮比色法是目前最常用的快速且有效的NSC含量测定方法, 其测定结果表示的是溶液中全部可溶性碳水化合物的总含量(Hewitt等1958; Raessler等2010)。通常认为树木中NSC含量即可溶性糖和淀粉含量的总和, 因此该方法在树木相关研究中应用最多。如王彪等(2015)和王文娜等(2014)利用蒽酮比色法分别研究了不同海拔及树种叶片中NSC含量的动态变化, 明确了其时空变化及在不同器官中的分配规律。同样, 该方法的局限性也是无法测定NSC中不同组分的具体含量。

### 2.3 酶解法

酶解法是将植物组织中的蔗糖、麦芽糖、淀粉、果聚糖等在相关酶的作用下分解为单糖, 并通过测定单糖的含量推算植物组织中总NSC及其

各组分的方法(Wurth 2005)。该方法主要应用于植物花粉中糖含量的测定等, 测定精度相对较低, 可测定组分也较为有限, 对于诸如鼠李糖、阿拉伯糖等含量较低的糖无法测定(郑云普等2014)。

## 2.4 色谱法

色谱法是近年来系统分析植物组织中NSC不同组分及含量的重要方法, 其精度高, 重复性好, 可同时进行定性和定量分析, 广泛应用于植物体内有机物成分分析等相关研究领域(Naschitz等2010)。目前常见的色谱法包括气相色谱(gas chromatography, GC)法和液相色谱(liquid chromatogram, LC)法两大类。植物NSC大部分由糖类构成, 其本身挥发性低、不易气化, 利用GC法测定实例较少; 而高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)法测定单糖、二糖及低聚糖无需衍生化, 快速简单, 应用较多, 尤其对于多糖组分的定量分析效果尤为明显。此外, 近年来还发展出一系列色谱与其他仪器串联的高效测定方法, 包括高效阴离子交换色谱-脉冲安培检测法(high performance anion exchange chromatography-pulsed amperometric detection, HPAEC-PAD)、液相色谱-示差折光检测法(liquid chromatography-refractive index detection, LC-RID)、液相色谱-蒸发光散射检测法(liquid chromatography-evaporative light scattering detection, LC-ELSD)及液相色谱-串联质谱法(liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS)等。不同方法所需设备不同, 适用范围及测定精度等也各不相同, 需根据样本情况和实验需求合理选择。

### 2.4.1 HPAEC-PAD法

HPAEC-PAD法是一种分析植物组织中NSC组分和含量的有效方法, PAD检测灵敏度高, 可以达到pmol级, 并且样本不需要衍生。PAD检测常用的分离柱有CarboPacPA1、CarboPacPA10、CarboPacMA1以及CarboPacPA100等。其中CarboPacPA1和CarboPacPA10主要用于单糖、二糖和寡糖的分析, CarboPacMA1主要分离一些在色谱柱上弱保留的单糖和双糖类, 如糖醇等, 而CarboPacPA100则主要分离寡糖和结构复杂的多糖(刘庆生等2005)。Raessler等(2010)利用CarboPacPA10分离柱, 对白蜡(*Fraxinus chinensis*)、山毛榉(*Fagus longipetiolata*)等7种木本植物中主要NSC进行了精细定量分析。

此外, Pico等(2015)利用HPAEC-PAD法同时对小麦(*Triticum aestivum*)中的葡萄糖、麦芽糖等6种糖含量进行测定, 灵敏快速, 为常见糖分的定性定量分析提供了快速可靠的方法。

### 2.4.2 LC-ELSD法

LC-ELSD法中, ELSD能够较好的检测紫外无吸收和末端吸收物质, 适合低含量糖类物质的分析, 是一种高效实用、质量可控的通用型检测器。宋晓晖等(2012)采用HPLC与ELSD联用, 对梨果实中葡萄糖、果糖、蔗糖、山梨醇等进行了测定, 发现该方法分离效果好, 峰形稳定; 葛菁等(2013)采用HPLC-ELSD法测定茶树叶片中蔗糖含量的变化, 以此来鉴定茶树品种的耐寒性。李瑞芳等(2016)采用超高液相色谱-蒸发光散射检测器法(ultra performance liquid chromatography-evaporative light scattering detection, UPLC-ELSD)检测了玉米种子中4种可溶性糖果糖、葡萄糖、蔗糖和麦芽糖, 该方法在高效液相色谱的基础上进一步提升了分离效果、灵敏度和分析速度, 可以灵敏、快速测得玉米种子中的糖含量。

### 2.4.3 LC-MS法

LC-MS法结合了液相和质谱的特性, 可以在获取糖肽位置的同时提供糖结构信息, 较单一的HPLC法具有更高的灵敏度和选择性。Matias等(2011)采用LC-MS法通过对洋姜(*Jerusalem artichoke*)块茎中的单糖及蔗果三糖(kestose)、菊淀粉(inulin)等单组分进行了精确的定性定量分析, 不仅确定糖含量和成分, 更对菊淀粉的剖面结构进行了描述, 这有助于洋姜在整个生物乙醇生产链中的优化。另外, Liu等(2012)也利用LC-MS法对黑麦草(*Lolium perenne*)的极性代谢产物进行了测定, 发现肌醇、甘露醇、葡萄糖和果糖等7种糖类代谢产物在分离柱上都得到了很好的分离, 其中肌醇的分离效果最佳。

### 2.4.4 LC-RID法

LC-RID法是通过色谱流出物的光折射率变化来检测物质, 这种方法可以快速检测游离的小分子糖, 其主要优点是操作简便, 可以同时测定样品中不同糖类的组分(Marta等2015)。近年来该方法在甘蔗(*Saccharum officinarum*) (林月绪等2015)、蜂蜜(赵文惠等2015)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)

(Kelebek等2017)等糖含量测定中均得到了很好的应用,可作为常规的检测方法在今后的相关研究中进行推广。

### 3 非结构性碳水化合物在植物体内的转运调控

光合作用以CO<sub>2</sub>为原料,实现了碳元素在植物体内的同化和分配,并以碳水化合物的形式为植物的生长发育提供能量。光合产物从源器官(source organ) (成熟叶片)到库器官(sink organ) (根、花、果实、种子等)需经历一系列的转运过程,包括韧皮部装载(phloem loading)、长距离运输(long distance transportation)、韧皮部卸载(phloem unloading)等三个步骤(Williams等2000),其中韧皮部卸载又可分为筛分子卸载(sieve element unloading)和韧皮部后运输两部分(Patrick 1997)。具体而言,作为植物体内最主要的NSC,蔗糖首先在源器官细胞质中合成,并经跨膜运输进入韧皮部的筛胞-伴胞复合体(sieve element-companion cell complex, SE-CCC),完成韧皮部装载;此后,蔗糖从筛管韧皮部经长距离运输进入库器官,进行韧皮部卸载;在此基础上,蔗糖可通过进一步合成、降解及贮存等实现其生物学功能(Lalonde等2003; Dinant和Lemoine 2010)。

NSC由源器官向库器官的跨膜转运需要膜蛋白的参与,在这一过程中介导糖跨膜转运的蛋白称之为糖转运蛋白。糖转运蛋白主要包括隶属于主要易化扩散载体超级家族(major facilitator superfamily, MFS)的单糖转运蛋白(monosaccharide transporter, MST) (Marger和Saier1993; Slewinski等2011)和蔗糖转运蛋白(sucrose transporter, SUT) (Riesmeier等1992)以及非MFS的糖外排转运蛋白(sugars will eventually be exported transporter, SWEET) (Chen等2010)三类。其中, MST和SUT分别负责对多种单糖和蔗糖进行转运,而SWEET既可以对单糖进行转运,也参与了蔗糖的运输过程。

#### 3.1 单糖转运蛋白

单糖转运蛋白(MST)是MFS的主要成员,具有12个跨膜结构域,属于膜结合蛋白(Marger和Saier 1993),最早由Sauer和Tanner (1989)通过差异显示杂交在绿藻(*Chlorella kessleri*)中获得。目前在拟

南芥中,已分离得到26个MST,包括7个亚家族,其中定位于细胞膜上的己糖转运蛋白(hexose transporter, STP/HXT)为第一大亚家族,有14个成员(Büttner 2010)。这些成员中, AtSTP1是质子(H<sup>+</sup>)同向转运蛋白(Stadler等2003), AtSTP9和AtSTP14可分别特异转运葡萄糖和半乳糖(Schneidereit等2003; Poschet等2010),而AtSTP4则可以转运葡萄糖、半乳糖、甘露糖和木糖等(Fotopoulos等2003)。此外,在黄瓜(*Cucumis sativus*)中还发现了一个花粉特异性表达的己糖转运蛋白CsHT1,主要负责葡萄糖和半乳糖在花粉粒中的转运(Cheng等2015)。

除STP/HXT外, MST亚家族还包括定位于液泡膜上的液泡膜MST (tonoplast MST, TMT)、液泡葡萄糖转运蛋白(vacuolar glucose transporter, VGT)和早期响应干旱-6-类似转运蛋白(early response to drought in 6 similar transporter, ERD6L)等。在拟南芥中,定位在液泡膜的AtTMT1介导了葡萄糖从膜内到膜外的反向运输,同时对果糖、蔗糖也有一定的选择性运输能力(Schulz等2011)。另外,在苹果(*Malus pumila*)和葡萄(*Vitis vinifera*)等果实中, TMT的高度表达可能参与了果实成熟过程中糖分的积累等过程(Cakir等2012; 马新立等2014)。VGT主要参与植物种子发芽和花发育过程,负责将胞质中的葡萄糖特异转运到液泡中(Wingenter等2010),对拟南芥AtVGT1在种子萌发和开花过程中的功能表达和作用分析,发现AtVGT1在花中的表达高于在芽中的表达,并且阻断AtVGT1的转运功能会造成植株开花延迟的现象。通过对AtVGT1突变表型指出在发育过程中渗透压和膨压的调节需要液泡糖分的积累(Aluri和Buettner 2007)。许海峰等(2016)对苹果中MdVGT1研究发现,在果实发育过程中MdVGT1表达量与葡萄糖含量相关,对其启动子分析发现,可能参与激素和逆境胁迫相关的糖代谢途径。而ERD6L主要参与了逆境条件下液泡中葡萄糖的转运过程,为植物提供能量或底物,以便更好的抵御逆境。拟南芥AtERDL6的表达受到黑暗、热胁迫及创伤等诱导,外源糖处理和冷胁迫均会使体内葡萄糖积累。对糖含量分析发现, AtERDL6突变体使得液泡中葡萄糖含量增加,并且在胁迫作用下,液泡中葡萄糖输出功能受损,使得液泡中糖分积累(Poschet等2011)。

### 3.2 蔗糖转运蛋白

蔗糖转运蛋白(SUT)是一类序列保守、高疏水性跨膜结合蛋白,也属于MFS成员,包含12个跨膜螺旋结构域,N末端和C末端位于质膜的同一侧,且蛋白中部的一段肽链在胞质内形成一个大的亲水胞质环(Barker等2000)。SUT最早由Riesmeier等(1992)在菠菜中发现,之后相继在马铃薯(Riesmeier 1993)、拟南芥(Sauer和Stolz 1994)、水稻(*Oryza sativa*) (Hirose等1997)、胡萝卜(*Daucus carota*) (Shakya和Sturm 1998)、烟草(*Nicotiana tabacum*) (Lemoine 2000)、芹菜(*Apium graveolens*) (Noiraud 2000)、番茄(Barker等 2000)、玉米(*Zea mays*) (Aoki等2003)、苹果(Zhu等2011)等近百种高等植物中被发现。通过序列比对发现编码SUT的基因属于多基因家族,包含SUT1到SUT5等5个亚家族,其中SUT1为双子叶植物特有,SUT3和SUT5为单子叶植物特有,而SUT2和SUT4则在单、双子叶植物中均有报道(Kühn等2010)。

研究表明,SUT主要定位于细胞质膜上,也有少部分定位于液泡膜上,其主要功能是参与韧皮部装载(Riesmeier等1994; 巩慧玲等2017)。在拟南芥中,*AtSUC1*和*AtSUC2*分别在花粉管和筛管的质膜上表达(Reinders等2002; Sivitz等2008),而*AtSUC4*则主要在叶肉细胞的液泡膜上表达,参与蔗糖在液泡中的贮藏过程(Endler等2006)。此外,SUT对植物的开花时间也有一定的调控作用。在马铃薯中,*StSUT4*的沉默和*StSUT1*的过表达均可使其花期提前(Liesche等2011);在苹果中,*MdSUT2*在拟南芥中的异位表达降低了转基因植株的蔗糖敏感性,缩短营养生长,进而加速开花(Ma等2016);而在烟草中,*NtSUT*的反义表达则对其花期具有延迟效果(Chincinska等2008)。

许多非生物胁迫也影响了SUT的活性及表达。在拟南芥中,*AtSUC1*和*AtSUC2*的表达可被低温诱导,以增强相关抗性(Lundmark等2006),而*AtSUC9*的缺失会影响低糖响应基因的表达,其突变体在盐、渗透和低温胁迫下,种子萌发率显著低于野生型植株(Jia等2015)。在水稻中,*OsSUT1*是逆境胁迫的负调控因子,降低其表达可显著增强植株的盐耐性(Siahpoosh等2012);*OsSUT2*作用与其相反,可被干旱和盐胁迫诱导,并提高植株对上述胁迫的耐性(Ibraheem等2011)。在苹果中,ABA、

盐胁迫等均可诱导*MdSUT2*的表达,而将该基因在苹果愈伤组织及拟南芥中过量表达,均可提高相应植株对ABA、盐胁迫等的抗性(Ma等2016)。此外,在芹菜中,盐胁迫也抑制了各器官中*AgSUT1*的表达,在盐胁迫条件下,有助于植株中甘露糖的积累,植株生长延缓(Noiraud等2000)。

### 3.3 糖外排转运蛋白

糖外排转运蛋白(SWEET)是一类新发现的结构保守、不依赖能量的基因家族,属于MtN3/saliva (*Medicago truncatula* Nodulin 3/saliva)家族,包含7个 $\alpha$ -螺旋跨膜结构域。SWEET糖转运模式为双向运输,不依赖于pH值,亲和性低(Yuan和Wang 2013)。目前在拟南芥中共分离得到17个SWEET基因,根据结构和功能分为了4个亚家族(Chen等2010);番茄中也分离得到了31个成员(Asai等2016)。另外,葡萄中含有17个SWEET成员(Chong等2014),大豆(*Glycine max*)中较多,有52个(Patil等2015)。在单子叶植物中,水稻中有21个SWEET成员,而高粱(*Sorghum bicolor*)和玉米中则分别有23和24个(Patil等2015; Sosso等2015; Mizuno等2016)。在功能方面,SWEET作为一种糖转运蛋白,参与了植物生长发育多种生理过程,包括韧皮部装载、花粉发育调控、胁迫响应以及宿主—病原菌互作等。

#### 3.3.1 韧皮部装载

蔗糖是大多数植物韧皮部可溶性糖运输的主要形式(Liu等2012),其跨膜运输需要定位在质膜上的SUT转运介导。在拟南芥中,*AtSWEET11*和*AtSWEET12*在蔗糖从韧皮部薄壁细胞向外运输的过程中起关键作用,是H<sup>+</sup>/蔗糖共向转运蛋白SUT/SUC功能发挥的重要辅助因子(Chen等2012);*AtSWEET11*和*AtSWEET12*也存在于花茎的木质部导管中,具备蔗糖、葡萄糖和果糖的运输能力,对韧皮部质外体途径中蔗糖的输出起重要作用(Rozenn等2015);同时,作为*AtSWEET11*和*AtSWEET12*的同源基因,大豆中*GmSWEET6*和*GmSWEET15*在叶片中高度表达,也参与叶片中蔗糖的输出(Patil等2015)。另外,水稻中*OsSWEET11*作为低亲和性蔗糖转运蛋白,也被认为参与了韧皮部装载过程(Sosso等2015)。

#### 3.3.2 花粉发育和花蜜分泌

植物花粉的发育需要充足的碳水化合物供应,否则会因养分不足导致雄性不育或品质变低、质

量变差。在拟南芥中, Ruptured Pollen Grain-1 (RPG1/SWEET8)对于花粉初生外壁的形成具有重要作用。通过双突变体的进一步研究还发现, 在花粉发育后期, RPG1和RPG2/SWEET13具有功能互补性, 共同参与了花粉壁的形成(Sun等2013); 在小麦中, TaSWEET16被证明在其雄蕊发育过程中起重要作用(徐磊等2016)。另外, Lin等(2014)通过对拟南芥、芜菁(*Brassica rapa*)和野生烟草(*Nicotiana attenuata*)的综合研究, 明确了SWEET9的重要功能, 即调控了蔗糖从蜜腺组织到胞间组织的转运, 运输后的蔗糖可在胞外水解成蔗糖、葡萄糖和果糖的混合物, 有利于吸引昆虫授粉, 这一过程对于虫媒花的进化意义重大。

### 3.3.3 胁迫响应

糖转运蛋白是植物体内碳分配的重要调控方式, 能够对环境胁迫作出响应, 与植物的抗性密不可分。拟南芥AtSWEET17是最早证明的双向液泡果糖转运蛋白, 维持了在不同环境条件下植物体内果糖的平衡。在叶片中, 低氮和冷胁迫处理均可抑制拟南芥AtSWEET17的表达, 进而减少果糖外运, 增强叶片抗性(Chandran 2015)。在根中, 环境中高果糖浓度会诱导AtSWEET17表达, 以加速果糖吸收, 促进根系生长; 当遇到不利环境时, AtSWEET17则以果糖外运为主(即从液泡转运至细胞质), 以更好的维持细胞代谢(Guo等2014)。另外, AtSWEET16与AtSWEET17功能类似, 通过双突变研究发现, 两者通过各自独立的调控模式, 共同完成了植株对环境变化的响应, 而后者在行使果糖转运功能时更具主导地位(Chardon等2013; 刘畅等2014)。另一项针对拟南芥突变体的研究也发现, 当AtSWEET11和AtSWEET12功能丧失后, 会影响植株对低温的耐性, 具体表现为耐低温能力降低, 植物生长不良(Rozenn等2015)。

### 3.3.4 宿主-病原菌互作

SWEET除了调控正常的生长发育外, 还参与了植物与病原体的互作过程。在拟南芥中, 植株可通过在根中大量表达AtSWEET2, 降低糖含量, 从而减缓腐霉菌(*Pythium ultimum*)的感染(Hsin等2011), 而葡萄受葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)感染后, 也可以诱导VvSWEET4的表达, 以达到降低病害的目的(Chong等2014)。甘薯(*Dioscorea esculenta*)受

尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)感染后, 体内IbSWEET10表达增强。进一步研究发现, 过量表达IbSWEET10的转基因植株糖含量显著降低, 从而增强了尖孢镰刀菌的抗性(Li等2017)。在植物与菌类互作方面, 铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)的DoSWEET1参与了种子接菌共生萌发过程, 为其共生真菌胶膜菌(*Tulasnella* sp.)的生活提供了糖分养料(张岗等2016)。

## 4 结语和展望

NSC是植物生长发育过程中最重要的能量及代谢调控物质。目前和NSC有关的物质定性定量分析、代谢规律以及转运调控等已有一定量的报道, 这些研究对于更好的明确植物生长发育规律、明确碳循环途径具有重要意义。但现有研究也存在一些局限性或不足, 具体如下: (1)目前针对不同植物材料NSC的定性定量分析目前主要还是针对葡萄糖、果糖、蔗糖等, 对于一些含量较低的阿拉伯糖、鼠李糖及甘露糖等的转化及微量调控等研究较少; (2)目前探讨外源条件及物质对代谢调控的分子机理研究较少, 只有对代谢调控机理开展深入研究, 才能从根本上理解植物生长发育规律并加以改善, 为我们所用; (3)在糖转运蛋白方面, 其晶体结构未得到很好的研究解析, 转运底物的类型也不够明确, 结构和功能之间的关系不够清晰, 同时三类转运蛋白之间协调关系的内在机制也不太清楚。

在植物生长发育过程中, 各种代谢途径相互影响, 共同作用, 实现了植物的生长与繁衍。糖代谢和转运是植物生长发育和整个维管系统发挥作用的中心枢纽, 目前从转录和酶活性水平调节糖代谢及转运的相关研究已成为热点。在今后的研究中, 如何将结构与功能联系, 如何从代谢、转录及蛋白组学等层面开展综合研究, 去探讨调控碳水化合物分配的机理, 对于更好的理解植物生长发育调控机理具有重要的意义。

## 参考文献(References)

- Aluri S, Buettner M (2007). Identification and functional expression of the *Arabidopsis thaliana* vacuolar glucose transporter1 and its role in seed germination and flowering. Proc Natl Acad Sci USA, 104 (7): 2537-2542

- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, et al (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol*, 44 (3): 223–232
- Asai Y, Kobayashi Y (2016). Increased expression of the tomato *SISWEET15* gene during grey mold infection and the possible involvement of the sugar efflux to apoplasm in the disease susceptibility. *Plant Pathol Microbiol*, 7: 1
- Barker L, Kuhn C, Weise A, et al (2000). SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements. *Plant Cell*, 12 (7): 1153–1164
- Ben DB, Denden M (2010). Salt stress induced changes in germination, sugars, starch and enzyme of carbohydrate metabolism in *Abelmoschus esculentus* L. (Moench.) seeds. *J Afr Agr Res*, 5 (12): 1412–1418
- Büttner M (2010). The *Arabidopsis* sugar transporter (AtSTP) family: an update. *Plant Biol*, 12 (1): 35–41
- Cakir B, Giachino R (2012). *VvTMT2* encodes a putative tonoplast monosaccharide transporter expressed during grape berry (*Vitis vinifera* cv. Sultanine) ripening. *Plant Omics*, 5 (6): 576–583
- Chandran D (2015). Co-option of developmentally regulated plant SWEET transporters for pathogen nutrition and abiotic stress tolerance. *IUBMB Life*, 67 (7): 461–471
- Chardon F, Bedu M, Calenge F, et al (2013). Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 23 (8): 697–702
- Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, et al (2010). Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 468 (7323): 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 (6065): 207–211
- Cheng J, Wang Z, Yao F, et al (2015). Down-regulating CsHT1, a cucumber pollen-specific hexose transporter, inhibits pollen germination, tube growth, and seed development. *Plant Physiol*, 168 (2): 635–647
- Chincinska IA, Liesche J, Kruegel U, et al (2008). Sucrose transporter StSUT4 from potato affects flowering, tuberization, and shade avoidance response. *Plant Physiol*, 146 (2): 515–528
- Chong J, Piron M-C, Meyer S, et al (2014). The SWEET family of sugar transporters in grapevine: *VvSWEET4* is involved in the interaction with *Botrytis cinerea*. *J Exp Bot*, 65 (22): 6589–6601
- Dinant S, Lemoine R (2010). The phloem pathway: new issues and old debates. *CR Biol*, 333 (4): 307–319
- Endler A, Meyer S, Schelbert S, et al (2006). Identification of a vacuolar sucrose transporter in barley and *Arabidopsis* mesophyll cells by a tonoplast proteomic approach. *Plant Physiol*, 141 (1): 196–207
- Fotopoulos V, Gilbert MJ, Pittman JK, et al (2003). The monosaccharide transporter gene, *AtSTP4*, and the cell-wall invertase, at beta fruct1, are induced in *Arabidopsis* during infection with the fungal biotroph *Erysiphe cichoracearum*. *Plant Physiol*, 132 (2): 821–829
- Fujii N, Akutsu N (1937). A new titration method for sugar determination. *J Biochem US*, 25 (2): 237–244
- Ge J, Pang L, Li YY, et al (2013). Determination of soluble sugar in tea plant by HPLC-ELSD and its relationship with freezing resistance. *J Anhui Agric Univ*, 40 (3): 470–473 (in Chinese with English abstract) [葛菁, 庞磊, 李叶云等(2013). 茶树可溶性糖含量的HPLC-ELSD检测及其与茶树抗寒性的相关分析. *安徽农业大学学报*, 40 (3): 470–473]
- Gong HL, Tian Z, Xu J, et al (2017). Progress of sucrose transporters in Solanaceae plants. *Plant Physiol J*, 53 (10): 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 (10): 1819–1823]
- Guo WJ, Nagy R, Chen HY, et al (2014). SWEET17, a facilitative transporter, mediates fructose transport across the tonoplast of *Arabidopsis* roots and leaves. *Plant Physiol*, 164 (2): 777–789
- Heuvel VD (2000). The role of gibberellin during anther and early flower development in tomato: GA regulated gene expression (dissertation). Veenedaal: University of Nijmegen
- Hewitt BR (1958). Spectrophotometric determination of total carbohydrate. *Nature*, 182 (4630): 246–247
- Hirose T, Imaizumi N, Scofield GN, et al (1997). cDNA cloning and tissue specific expression of a gene for sucrose transporter from rice (*Oryza Sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 38 (12): 1389–1396
- Hites BD, Ackerson CW, Volkmer GH (1949). Determination of lactose in milk products. *Anal Chem*, 21 (8): 993–995
- Hsin YC, Jung HH, Ya CY, et al (2011). The *Arabidopsis* vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection. *Cell Mol Biol*, 2 (3): 1046–1058
- Ibraheem O, Dealtry G, Roux S, et al (2011). The effect of drought and salinity on the expressional levels of sucrose transporters in rice (*Oryza sativa* Nipponbare) cultivar plants. *Plant Omics*, 4 (2): 68–74
- Jia W, Zhang L, Wu D, et al (2015). Sucrose transporter AtSUC9 mediated by a low sucrose level is involved in *Arabidopsis* abiotic stress resistance by regulating sucrose distribution and ABA accumulation. *Plant Cell Physiol*, 56 (8): 1574–1587
- Kaur S, Gupta AK, Kaur N (2000). Effect of GA<sub>3</sub>, kinetin and indole acetic acid on carbohydrate metabolism in chickpea seedlings germinating under water stress. *Plant Growth Regul*, 30 (1): 61–70
- Kelebek H, Selli S, Kadiroglu P, et al (2017). Bioactive compounds and antioxidant potential in tomato pastes as

- affected by hot and cold break process. *Food Chem*, 220: 31–41
- Koch K (2004). Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (3): 235–246
- Kühn C, Grof CP (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*, 13 (3): 288
- Lalonde S, Tegeder M, Throne HM, et al (2003). Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell Environ*, 26 (1): 37–56
- Lemoine R (2000). Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *BBA-Biomembranes*, 1465 (1-2): 246–262
- Li MH, Hoch G, Korner C (2002). Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees-Struct Funct*, 16 (4-5): 331–337
- Li RF, He JJ, Yin GK, et al (2016). Simultaneous separation and determination of fructose, glucose, sucrose and maltose in maize seed by UPLC-ELSD. *J Plant Genet Resour*, 17 (1): 63–69 (in Chinese with English abstract) [李瑞芳, 何娟娟, 尹广鹏等(2016). 玉米种子中4种可溶性糖含量UPLC-ELSD测定方法的优化及其应用. *植物遗传资源学报*, 17 (1): 63–69]
- Li Y, Wang Y, Zhang H, et al (2017). The plasma membrane-localized sucrose transporter IbSWEET10 contributes to the resistance of sweet potato to fusarium oxysporum. *Front Plant Sci*, 8: 197
- Liesche J, Kruegel U, He H, et al (2011). Sucrose transporter regulation at the transcriptional, post-transcriptional and post-translational level. *Plant Physiol*, 168 (12): 1426–1433
- Lin IW, Sosso D, Chen LQ, et al (2014). Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature*, 508 (7497): 546–549
- Lin YX, Zhang H, Chen RK (2015). HPLC-RID determination of sucrose, glucose and fructose in sugarcane internodes. *Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 44 (3): 232–235 (in Chinese with English abstract) [林月绪, 张华, 陈如凯 (2015). HPLC-RID测定甘蔗茎节蔗糖、葡萄糖和果糖含量. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 44 (3): 232–235]
- Liu C, Jiang J, Han XX, et al (2014). Research advances in SWEET gene family in plants. *Plant Physiol J*, 50 (9): 1367–1373 (in Chinese with English abstract) [刘畅, 姜晶, 韩晓雪等(2014). 植物中SWEET基因家族研究进展. *植物生理学报*, 50 (9): 1367–1373]
- Liu DD, Chao WM, Turgeon R (2012). Transport of sucrose, not hexose, in the phloem. *J Exp Bot*, 63 (11): 4315
- Liu QS, Zhang P, Fan ZY (2005). Analysis of carbohydrates by high performance anion exchange chromatography with pulsed amperometric detection (HPAE-PAD). *Mod Sci Instrum*, (1): 75–78 (in Chinese with English abstract) [刘庆生, 张萍, 范志影(2005). 离子色谱法检测糖. *现代科学仪器*, (1): 75–78]
- Liu Y, Fang Y, Huang M, et al (2015). Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) II: transcriptome alterations of pathways involved in carbohydrate metabolism and endogenous hormone crosstalk. *Biotechnol Biofuels*, 8 (1): 57
- Lundmark M, Cavaco AM, Trevanion S, et al (2006). Carbon partitioning and export in transgenic *Arabidopsis thaliana* with altered capacity for sucrose synthesis grown at low temperature: a role for metabolite transporters. *Plant Cell Environ*, 29 (9): 1703–1714
- Lunn JE (2008). Sucrose metabolism. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: Wiley Ltd. doi: 10.1002/9780470015902.a0021259
- Ma QJ, Sun MH, Liu YJ, et al (2016). Molecular cloning and functional characterization of the apple sucrose transporter gene *MdSUT2*. *Plant Physiol Bioch*, 109: 442–451
- Ma XL, Qin Y, Wei XY, et al (2014). Sequence and expression analysis of apple tonoplast monosaccharide transporter TMT genes and their relationship with sugar accumulation in fruit. *Acta Horti Sin*, 41 (7): 1317–1325 (in Chinese with English abstract) [马新立, 秦源, 魏晓钰等 (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]
- Malone JG, Mittova V, Ratcliffe RG, et al (2006). The response of carbohydrate metabolism in potato tubers to low temperature. *Plant Cell Physiol*, 47 (9): 1309
- Marger MD, Saier MH (1993). A major superfamily of transmembrane facilitators that catalyze uniport, symport and antiport. *Trends Biochem Sci*, 18 (1): 13
- Marta C, Alice L, Blanca R, et al (2015). Chromatographic profile of carbohydrates present in tofu whey obtained by LC-RID. [https://figshare.com/articles/\\_Chromatographic\\_profile\\_of\\_carbohydrates\\_present\\_in\\_tofu\\_whey\\_obtained\\_by\\_LC\\_RID\\_/1557396](https://figshare.com/articles/_Chromatographic_profile_of_carbohydrates_present_in_tofu_whey_obtained_by_LC_RID_/1557396)
- Matias J, Gonzalez J, Royano L, et al (2011). Analysis of sugars by liquid chromatography-mass spectrometry in Jerusalem artichoke tubers for bioethanol production optimization. *Biomass Bioenerg*, 35 (5): 2006–2012
- Mizuno H, Kasuga S, Kawahigashi H (2016). The sorghum *SWEET* gene family: stem sucrose accumulation as revealed through transcriptome profiling. *Biotechnol Biofuels*, 9 (1): 1–12
- Naschitz S, Naor A, Genish S, et al (2010). Internal management of non-structural carbohydrate resources in apple leaves and branch wood under a broad range of sink and source manipulations. *Tree Physiol*, 30 (6): 715–727
- Noiraud N, Delrot S, Lemoine R (2000). The sucrose transporter of celery. Identification and expression during salt stress. *Plant Physiol*, 122 (4): 1447–1455
- Patil G, Valliyodan B, Deshmukh R, et al (2015). Soybean

- (*Glycine max*) *SWEET* gene family: insights through comparative genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequence analysis. *BMC Genomics*, 16 (1): 520
- Patrick JW (1997). Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48 (48): 191–222
- Pico J, Martinez MM, Martin MT, et al (2015). Quantification of sugars in wheat flours with an HPAEC-PAD method. *Food Chem*, 173 (173): 674–681
- Pinheiro C, Rodrigues AP, de Carvalho IS, et al (2005). Sugar metabolism in developing lupin seeds is affected by a short-term water deficit. *J Exp Bot*, 56 (420): 2705–2712
- Poschet G, Hannich B, Buettner M (2010). Identification and characterization of *AtSTP14*, a novel galactose transporter from *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 51 (9): 1571–1580
- Poschet G, Hannich B, Raab S, et al (2011). A novel *Arabidopsis* vacuolar glucose exporter is involved in cellular sugar homeostasis and affects the composition of seed storage compounds. *Plant Physiol*, 157 (4): 1664–1676
- Proels RK, Gonz MC, Roitsch T (2006). Gibberellin-dependent induction of tomato extracellular invertase *Lin7* is required for pollen development. *Funct Plant Biol*, 33 (6): 547–554
- Raessler M, Wissuwa B, Breul A, et al (2010). Chromatographic analysis of major non-structural carbohydrates in several wood species - an analytical approach for higher accuracy of data. *Anal Methods-UK*, 2 (5): 532–538
- Reinders A, Schulze W, Kühn C, et al (2002). Protein-protein interactions between sucrose transporters of different affinities colocalized in the same enucleate sieve element. *Plant Cell*, 14 (7): 1567–1577
- Riesmeier J, Willmitzer L, Frommer WB (1992). Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *EMBO J*, 11 (13): 4705–4713
- Riesmeier JW, Hirner B, Frommer WB (1993). Potato sucrose transporter expression in minor veins indicates a role in phloem loading. *Plant Cell*, 5 (11): 1591–1598
- Riesmeier JW, Willmitzer L, Frommer WB (1994). Evidence for an essential role of the sucrose transporter in phloem loading and assimilate partitioning. *EMBO J*, 13 (1): 1–7
- Rozenn L, Lara S, Patrick K, et al (2015). Disruption of the sugar transporters *AtSWEET11* and *AtSWEET12* affects vascular development and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 8 (11): 1687–1690
- Ruan YL (2014). Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Plant Biol*, 65 (1): 33–67
- Sauer N, Tanner W (1989). The hexose carrier from *Chlorella*. cDNA cloning of a eucaryotic  $H^+$ -cotransporter. *Febs Lett*, 259 (1): 43–6
- 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
- Schmitz J, Heinrichs L, Scossa F, et al (2014). The essential role of sugar metabolism in the acclimation response of *Arabidopsis thaliana* to high light intensities. *J Exp Bot*, 65 (6): 1619–1636
- Schneidereit A, Scholz-Starke J, Buttner M (2003). Functional characterization and expression analyses of the glucose-specific *AtSTP9* monosaccharide transporter in pollen of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 133 (1): 182–190
- Schulz A, Beyhl D, Marten I, et al (2011). Proton-driven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters *SUC4* and *TMT1/2*. *Plant J*, 68 (1): 129–136
- Shakya R, Sturm A (1998). Characterization of source- and sink-specific sucrose/ $H^+$  symporters from carrot. *Plant Physiol*, 118 (4): 1473–1480
- Siahpoosh MR, Sanchez DH, Schlereth A, et al (2012). Modification of *OsSUT1* gene expression modulates the salt response of rice *Oryza sativa* cv. Taipei 309. *Plant Sci*, 182 (1): 101–111
- Sivitz AB, Reinders A, Ward JM (2008). *Arabidopsis* sucrose transporter *AtSUC1* is important for pollen germination and sucrose-induced anthocyanin accumulation. *Plant Physiol*, 147 (1): 92–100
- Slewiniski TL (2011). Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: a physiological perspective. *Mol Plant*, 4 (4): 641–662
- Song XH, Xie K, Li YL, et al (2012). Determination of contents and components of water-soluble sugar in pear fruit by HPLC-ELSD. *J Nanjing Agric Univ*, 35 (2): 87–91 (in Chinese with English abstract) [宋晓晖, 谢凯, 李艳丽等 (2012). HPLC-ELSD法测定梨果实中不同种类可溶性糖含量. *南京农业大学学报*, 35 (2): 87–91]
- Sosso D, Luo D, Li QB, et al (2015). Seed filling in domesticated maize and rice depends on *SWEET*-mediated hexose transport. *Nat Genet*, 47 (12): 1489–1493
- Stadler R, Buttner M, Ache P, et al (2003). Diurnal and light-regulated expression of *AtSTP1* in guard cells of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 133 (2): 528–537
- Sun MX, Huang XY, Yang J, et al (2013). *Arabidopsis* *RPG1* is important for primexine deposition and functions redundantly with *RPG2* for plant fertility at the late reproductive stage. *Plant Reprod*, 26 (2): 83–91
- Wang B, Jiang Y, Wang MC, et al (2015). Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China. *Acta Plant Ecol Sin*, 39 (7): 746–752 (in Chinese with English abstract) [王彪, 江源, 王明昌等 (2015). 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态. *植物生态学报*, 39 (7): 746–752]
- Wang WN, Li JN, Wang HR, et al (2014). Seasonal dynamics

- of leaf nonstructural carbohydrate content in four temperate tree species. *J Northeast For Univ*, 42 (4): 46–49, 108 (in Chinese with English abstract) [王文娜, 李俊楠, 王会仁等(2014). 不同树种叶片非结构性碳水化合物季节动态比较. *东北林业大学学报*, 42 (4): 46–49, 108]
- Williams LE, Lemoine R, Sauer N (2000). Sugar transporters in higher plants - a diversity of roles and complex regulation. *Trends Plant Sci*, 5 (7): 283–290
- Wingenter K, Schulz A, Wormit A, et al (2010). Increased activity of the vacuolar monosaccharide transporter TMT1 alters cellular sugar partitioning, sugar signaling, and seed yield in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 154 (2): 665–677
- Wurth M, Riedl SP, Wright S, et al (2005). Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 143 (1): 11–24
- Xu HF, Liu JX, Wang YC, et al (2016). Isolation and expression analysis of a vacuolar glucose transporter gene *MdVGT1* in apple. *Sci Agric Sin*, 49 (23): 4584–4592 (in Chinese with English abstract) [许海峰, 刘静轩, 王意程等(2016). 苹果液泡膜葡萄糖转运蛋白基因*MdVGT1*的克隆与表达分析. *中国农业科学*, 49 (23): 4584–4592]
- Xu L, Wang WW, Su SC, et al (2016). Cloning and expression analysis of a sugar transporter protein gene *TaSWEET6* in wheat. *J Triticeae Crops*, 36 (11): 1411–1418 (in Chinese with English abstract) [徐磊, 王伟伟, 苏世超等(2016). 小麦糖转运蛋白基因*TaSWEET6*的克隆与表达分析. *麦类作物学报*, 36 (11): 1411–1418]
- Xu SL, Chen QY, Li SH, et al (2005). Roles of sugar-metabolizing enzymes and GA<sub>3</sub>, ABA in sugars accumulation in grafted muskmelon fruit. *J Fruit Sci*, 22 (5): 514–518 (in Chinese with English abstract) [徐胜利, 陈青云, 李绍华等(2005). 糖代谢相关酶和GA<sub>3</sub>、ABA在嫁接伽师瓜果实糖分积累中的作用. *果树学报*, 22 (5): 514–518]
- Yuan M, Wang S (2013). Rice *MtN3/Saliva/SWEET* family genes and their homologs in cellular organisms. *Mol Plant*, 6 (3): 665–674
- Zhang G, Liu SS, Yang XJ, et al (2016). Molecular cloning and characterization of a novel *DoSWEET1* gene from *Dendrobium officinale*. *Acta Pharm Sin*, 51 (6): 991–997 (in Chinese with English abstract) [张岗, 刘思思, 杨新杰等(2016). 一个全新的铁皮石斛*DoSWEET1*基因的分子克隆与特性分析. *药学学报*, 56 (6): 991–997]
- Zhao WH, Zeng C, Cong YY (2015). Determination of fructose, glucose, sucrose, and maltose in honey by high performance liquid chromatography with refractive index detector. *Food Safe Qual Detec Technol*, 6 (10): 4193–4198 (in Chinese with English abstract) [赵文惠, 曾诚, 丛媛媛(2015). 高效液相-示差折光法比较新疆地产8种蜂蜜中4种糖的含量. *食品安全质量检测学报*, 6 (10): 4193–4198]
- Zheng YP, Wang HX, Lou X, et al (2014). Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: a review. *Chin J Appl Ecol*, 25 (4): 1188–1196 (in Chinese with English abstract) [郑云普, 王贺新, 娄鑫等(2014). 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因素研究进展. *应用生态学报*, 25 (4): 1188–1196]
- Zhou Q, Wang YH, Xu NY, et al (2009). Effects of air temperature on enzyme activities of cotton plants related to saccharide metabolism. *Chin J Appl Ecol*, 20 (1): 149–156 (in Chinese with English abstract) [周青, 王友华, 许乃银等(2009). 温度对棉纤维糖代谢相关酶活性的影响. *应用生态学报*, 20 (1): 149–156]
- Zhu H, Dardick CD, Beers EP, et al (2011). Transcriptomics of shading-induced and NAA-induced abscission in apple (*Malus domestica*) reveals a shared pathway involving reduced photosynthesis, alterations in carbohydrate transport and signaling and hormone crosstalk. *BMC Plant Biol*, 11 (1): 138

## Research advances in the metabolism and transport of non-structural carbohydrates in plants

LI Ting-Ting<sup>1,2,#</sup>, XUE Jing-Qi<sup>2,#</sup>, WANG Shun-Li<sup>2</sup>, XUE Yu-Qian<sup>2</sup>, HU Feng-Rong<sup>1,\*</sup>,  
ZHANG Xiu-Xin<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*

<sup>2</sup>*Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, National Center for Flower Improvement, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*

**Abstract:** Non-structural carbohydrates (NSC), composed of monosaccharide, disaccharide, sugar alcohol, oligosaccharide, starch, etc., is the major energy substance in plant energy metabolism and the important factor in maintaining plant self-development and responding to environmental regulation. There exist transformations among the components of NSC and those metabolism and transformations are collectively regulated by different environmental factors, while hormone is the dominant factor. At present, the main assay methods of NSC include titration, colorimetric method, enzymatic hydrolysis and chromatography, while chromatography is the widely used one for its high accuracy and combinative use of qualitative and quantitative analysis at the same time. NSC transport depends on sugar transporters, which mainly include the monosaccharide transporters (MST), sucrose transporter (SUT) and sugar efflux transporter (SWEET). MST and SUT are responsible for the transport of various monosaccharide and sucrose, while SWEET can transfer both monosaccharide and sucrose. The present review summarizes the metabolism of NSC and its relevant qualitative and quantitative analysis as well as basic rule of transport regulation based on the latest research with the purpose of providing more reference for later researchers on NSC of plant growing development and environmental regulating mechanism.

**Key words:** non-structural carbohydrates; qualitative and quantitative analyses; metabolism regulation; sugar transporters; sucrose

---

Received 2017-08-11 Accepted 2017-12-27

This work was supported by the Major Projects of the Beijing Municipal Science and Technology Commission (D161100001916004), the National Natural Science Foundation of China (31572156 and 31501800), Youth Talent Support Project (2015QRNC001), the Special Fund for Agro-Scientific Research in the Public Interest (201203071) and the Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-IVFCAAS).

#Co-first authors.

\*Corresponding authors: Hu FR (hufengrong2003@sina.com), Zhang XX (zhangxiuxin@caas.cn).