

## 植物单糖转运蛋白

王俊刚<sup>1</sup>, 赵婷婷<sup>1</sup>, 张树珍<sup>1,\*</sup>, 杨本鹏<sup>1</sup>, 黄彩霞<sup>2</sup>

<sup>1</sup>中国热带农业科学院热带生物技术研究所热带作物生物技术国家重点实验室, 海口 571101; <sup>2</sup>中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南儋州 571737

### Monosaccharide Transporters in Plants

WANG Jun-Gang<sup>1</sup>, ZHAO Ting-Ting<sup>1</sup>, ZHANG Shu-Zhen<sup>1,\*</sup>, YANG Ben-Peng<sup>1</sup>, HUANG Cai-Xia<sup>2</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Tropical Crop Biotechnology, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China; <sup>2</sup>Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou, Hainan 571737, China

提要: 文章就植物中单糖转运蛋白的分离克隆、结构、功能及其调节机制的研究进展进行介绍。

关键词: 植物; 单糖转运蛋白; 结构与功能; 调节

单糖是植物生长发育的最基本营养与能量物质。它在植物源器官中合成后运输到各个库器官中贮存或吸收利用。单糖运输过程中常会引起细胞渗透压发生变化且还易被调节细胞代谢活性的酶所水解, 故单糖往往转变成运输形式的糖类——蔗糖或其衍生物(棉子糖和毛蕊花糖等)、淀粉和糖醇而进行长距离运输。在到达库器官后, 运输与储存形式的糖类又重新水解为单糖。并在单糖转运蛋白的协助下被库器官的组织细胞吸收利用。单糖转运蛋白(monosaccharide transporter, MT)包括己糖转运蛋白(hexose transporter, HT)和葡萄糖转运蛋白(glucose transporter, GT), 其为紧密相连的12次跨膜螺旋膜结合蛋白, 与酵母、细菌和动物的单糖转运蛋白有很高的同源性。植物中的单糖转运蛋白是一个蛋白超家族, 分析不同的单糖转运蛋白超家族结构的结果表明, 一些蛋白质区域以及特殊的氨基酸残基都具有有一致性。因此推测蛋白质结构的一致性与底物的特异性有关(Büttner 和 Sauer 2000)。近年来, 有人将植物单糖转运蛋白cDNA在酵母与爪蟾卵母细胞中进行表达并对其底物的特性和动力学特征进行了研究。此外, 有人用原位杂交技术、免疫组织化学和荧光蛋白标记等多种技术研究了植物单糖转运蛋白的特异表达部位和时空表达特性(Tanner 和 Caspari 1996; Büttner 等 2000; Toyofuku 等 2000; Scholz-Starke 等 2003)。本文从植物单糖转运蛋白的分离与克隆、结构与功能以及调节机制等4个方面介

绍这方面的研究进展。

#### 1 植物中单糖转运蛋白的分离与克隆

葡萄糖被植物利用的研究始于低等植物(Cramer 和 Myers 1952)。Tanner 等(1969)证明绿藻有利用葡萄糖的能力; 而后, 植物学家又对绿藻单糖转运系统的动力学和生物化学特性进行了详细的分析(Tanner 1969; Komor 和 Tanner 1971; Komor 1973; Komor 等 1973); 之后, Sauer 和 Tanner (1989)用差异筛选法获得了植物的第一个糖转运蛋白基因 *CkHUP1*, 并证明 *CkHUP1* 编码蛋白为单糖-H<sup>+</sup>同向转运蛋白(monosaccharide-H<sup>+</sup>symporter); 通过对 *CkHUP1* 氨基酸序列进行分析后证实与哺乳动物(Büttner 和 Sauer 2000)、酵母(Kruckeberg 1996)和细菌(Henderson 等 1993)的单糖-H<sup>+</sup>同向转运蛋白具有同源性, 而与H<sup>+</sup>-ATPase没有同源性。在此基础上用 *CkHUP1* 序列作为探针对一些高等植物的基因组文库进行筛选, 并在拟南芥和烟草中获得与 *CkHUP1* 高度同源的单糖转运蛋白基因(Sauer 等 1990b; Sauer 和 Stadler 1993)。此后, 又用异质筛选或以PCR为基础的方法进行筛选获得了与单糖转运蛋白有相同序列特征的部分基因片段或全长基因序列。如藜科植物

收稿 2007-09-20 修定 2007-11-05

资助 国家自然科学基金(30660097)、中央级公益科研院所基本科研业务费和海南热带农业大学大学生创新基金。

\* 通讯作者(E-mail: zhangsz.2007@yahoo.com.cn; Tel: 0989-66892735)。

中编码单糖转运蛋白的相关基因至少有7种 (Roitsch 和 Tanner 1994); Klepek 等(2005)推测拟南芥至少有20种编码单糖转运蛋白的基因; Lalonde 等(2004)认为在水稻中可能的单糖转运蛋白基因有22种; 在葡萄中有5种单糖转运蛋白基因(Hayes 等 2007)。随着研究的不断深入, 将会有更多的单糖转运蛋白得到分离和克隆。

## 2 单糖转运蛋白的结构和性质

植物中单糖运输主要是通过单糖转运蛋白介导的, 所以它又被称为单糖-H<sup>+</sup>同向转运蛋白。已知的植物单糖转运蛋白在氨基酸序列上具有相似性, 均为糖转运蛋白超家族的一员。

**2.1 单糖转运蛋白的结构特征** 植物中单糖转运蛋白的结构都具有12个跨膜结构域, 为膜结合蛋白质分子(图1), 是主要的易化子超家族(major facilitator superfamily, MFS)成员(Marger 和 Saier 1993)。由于转运蛋白的6次跨膜氨基端与6次跨膜羧基端都具有很高的同源性, 故推测其可能是在进化过程中由编码6次跨膜转运蛋白的同一基因复制后转录翻译而成(Marger 和 Saier 1993; Hediger 1994)。不同的单糖转运蛋白在蛋白质的

氨基端和羧基端跨膜结构中, 其序列表现出高度的同源性, 但在一些重要的结构域内部分保守氨基酸的功能并不一致。

单糖转运蛋白功能与拓扑学结构的研究主要集中于绿藻的单糖蛋白。研究表明, CkHUP1对葡萄糖的特异性和CkHUP2对半乳糖的特异性是由转运蛋白氨基端所决定的(Will 和 Tanner 1996)。进一步用随机突变和点突变技术研究发现, CkHUP1和CkHUP2对葡萄糖和半乳糖的转运之所以存在差异, 主要是由于第I与第II的跨膜螺旋之间胞质环45位的天冬酰胺残基不同引起的(Will 等 1994, 1998)。绿藻中的体外实验结果表明组氨酸残基可能参与整个己糖的转运(Komor 和 Tanner 1971; Komor 1973); 但 Caspari 等(1994)发现, 分别将CkHUP1和CkHUP2的H73R、H170R和H495R的组氨酸残基替换为精氨酸时, 其蛋白活性并没有大的变化; 而存在于螺旋I中的天冬氨酸残基可能参与质子的转移(Komor 等 1973); Caspari 等(1994)将绿藻CkHUP1的I与II跨膜螺旋44位的天冬氨酸替换为天冬酰胺时, 转运蛋白即失去活性, 而以谷氨酸取代时, 活性降低90%,



图1 植物中单糖转运蛋白的结构示意(以 AtSTP1 为例)(Büttner 和 Sauer 2000)

但  $K_m$  值却增加 15 倍(单糖亲和能力增加 15 倍); 谷氨酸残基在所有的葡萄糖转运蛋白中是保守的, 当螺旋 V 的 Q179N, 螺旋 VII 的 Q298G 或 Q299N 中的谷氨酰胺发生改变时, 其  $K_m$  值不受多大的影响; 此外, 分别在胞质环 I 和 VI 插入 4 个氨基酸残基时, 引起蛋白质的合成和稳定性降低, 而使蛋白质活性显著降低。为了对绿藻己糖转运蛋白功能和结构做进一步的分析, 以有毒的底物类似物 2-脱氧葡萄糖为选择标记, 用 PCR 的方法构建点突变体, 并使其在裂殖酵母中表达的结果表明, 在第 I 个跨膜环(D44)、第 V 跨膜螺旋(Q179E, N)、第 VII (Q298R, Q299N)、第 XI (V432L, N436Y) (图 1), 部分氨基酸残基都显著影响  $K_m$  值; D44 对其转运功能是必需的, 其在所有己糖-H<sup>+</sup>同向转运体中都是保守的, 当它被谷氨酸残基取代时, 其 pH 值发生变化(Will 等 1994, 1998)。比较乳糖通透酶 Hxt2 和酵母的己糖转运蛋白 Gal2 的结果显示, 它们对底物的特异性取决于 C 端部分的蛋白质, 因此认为绿藻和酵母的转运蛋白对底物的选择可能是由于转运途径的不同或是由于这些蛋白质有 2 个或更多的底物识别位点决定的(Nishizawa 等 1995; Kasahara 等 1997)。Garrido 等(2006)在矮牵牛花粉特异表达的单糖转运蛋白 PMT1 的研究中, 采用 PCR 方法将转座子 dTph1 插入 PMT1 编码区 X 和 XI 跨膜螺旋之间的胞质环中, 花粉的生长与发育未受到影响。

**2.2 单糖转运蛋白的性质** 植物单糖转运蛋白性质的研究主要是采用酵母和爪蟾卵母细胞这 2 个异源表达系统进行的。异源表达结果表明, 所有的单糖转运蛋白均是能量依赖型的, 转运作用依赖于质膜 H<sup>+</sup>-ATPase 所建立的跨膜质子动力势(Sauer 等 1990a; Büttner 等 2000; Scholz-Starke 等 2003; Norholm 等 2006; Schneider 等 2006); 并对糖转运蛋白质子解耦联剂[如 CCCP、TPP<sup>+</sup>]表现敏感, 说明其转运机制是单糖与 H<sup>+</sup> 同向转运(Opekarová 等 1994; Stolz 等 1994; Toyofuku 等 2000; Ngampanyá 等 2003; Conde 等 2006)。

通过爪蟾卵母细胞中表达植物的单糖转运蛋白并结合膜片钳技术进行研究的结果显示, 单糖转运蛋白转运单糖时, 单糖与质子是有序的分两步连续进入细胞的(Boorer 等 1994)。这与哺乳

动物转运体的 Na<sup>+</sup> 依靠的葡萄糖同向转运体(底物及 Na<sup>+</sup> 同时进入)的共同转运不同, 也与绿藻的单糖转运蛋白 CkHUP1 的同时转运机制不同(Komor 等 1973)。

在酵母中表达单糖转运蛋白时, 单糖转运蛋白对不同单糖转运表现出很强的特异性。将 *CkHUP1*、*CkHUP2* 和 *CkHUP3* 分别重组到裂殖酵母中, 比较三者的表达活性表明, *CkHUP1*、*CkHUP2* 和 *CkHUP3* 三种表达产物对 D-葡萄糖、D-木糖、D-甘露糖、D-果糖转运速率存在显著差异; CkHUP1 和 CkHUP3 优先转运 D-葡萄糖, 而 CkHUP2 转运的 D-半乳糖多于 D-葡萄糖(Sauer 等 1990b; Stadler 等 1995)。在葡萄悬浮细胞培养中, 单糖转运蛋白对葡萄糖的亲合力高于果糖(Oliveira 等 2002; Krook 等 2000; Conde 等 2006)。这主要是由于蔗糖水解中葡萄糖优先受到消耗, 而单糖转运蛋白对不同底物特异性与生理学上的相关性机制迄今还未阐明。

### 3 单糖转运蛋白的功能

单糖转运蛋白对单糖的转运、吸收、利用和积累均起作用, 并影响植物的生长与发育。源器官合成的蔗糖经过长距离运输到达库器官后, 一部分通过共质体途径直接卸载到库器官, 另一部分进入质外体被细胞壁相连的转化酶水解后(Haupt 等 2001; Rae 等 2005; Hackel 等 2006), 在单糖转运蛋白协助下进入库器官, 完成蔗糖的整个转运过程(Sherson 等 2003; Weschke 等 2003; Lalonde 等 2004)。

已证实, 在一些植物组织中的转运蛋白促进单糖的吸收后会引发细胞外蔗糖的水解, 如在拟南芥花粉发育过程中, AtSTP2 基因在花粉发育的一个很短的时期内特异性表达, 导致四体花粉周围胼胝质壁发生降解, 从 AtSTP2 基因表达和减数分裂后分析四体花粉周围胼胝质壁降解的相关性表明, 胼胝质壁的碳水化合物是早期花粉发育的碳源, 胼胝质壁降解为葡萄糖后, 特异的单糖转运蛋白可促进降解后的葡萄糖的吸收(Truernit 等 1999)。在矮牵牛花粉中也发现了类似功能的单糖转运蛋白 PhPMT1 (Ylstra 等 1998; Garrido 等 2006)。拟南芥的纤维醇转运蛋白 AtINT4 (inositol transporter 4) 也在花粉中强表达, 并且作为一种

高亲和性的  $H^+$ - 同向转运蛋白介导肌醇的吸收 (Schneider 等 2006)。

植物的有些库器官如花粉粒、花粉管、细胞的绒毡层、发育的胚和防卫细胞多与胞间连丝相分离, 糖主要是通过转运蛋白转运糖类物质, 而时空表达有差异的不同单糖转运蛋白可为不同组织器官生长和发育提供所需的能量和底物。如拟南芥 *AtSPT11* 只在开花时的花粉管中表达, 而 *AtSPT4* 同时在拟南芥花粉粒和根尖中表达并为其提供所需的糖类 (Truernit 等 1996; Schneidereit 等 2005); 但在 *AtSTP1* 启动子作用下将荧光蛋白基因转入拟南芥后, 发现 *AtSTP1* 在正在生长的叶中表达最强烈, 同时在根部也表达, 之后进一步的实验证明, *AtSTP1* 吸收葡萄糖的速率远远大于果糖, 而其他的 *AtSTP* 家族不具备转运果糖功能 (Sherson 等 2000, 2003)。Northern blot 分析表明, 烟草的单糖转运载体 *NtMST1* 和紫花苜蓿的单糖转运载体 *MtST1* 在根尖强烈表达; 用原位杂交技术分析 *MtST1* 表达结果显示, 位于根尖分生区域后部的初生韧皮纤维中强烈表达(很可能是细胞的生长区) (Sauer 和 Stadler 1993; Harrison 1996)。Leterrier 等(2003)将葡萄的己糖转运蛋白基因 *VvHT1* 在 *CaMV 35S* 驱动下导入烟草后, 烟草单糖转运蛋白表达降低, 从而影响烟草的正常生长。采用矮牵牛花单糖转运载体蛋白同源物 *PhPMT1* 在花粉中进行特异性表达的结果证明, 其对花粉的生长发育并不是必需的 (Garrido 等 2006)。说明可能还有其他单糖转运蛋白也起作用。

一些源端叶肉细胞韧皮部质膜中有单糖转运蛋白转运活性也有所报道 (Tubbe 和 Buckhout 1992)。这些细胞具备光合作用能力, 并不需要从其他组织中吸收碳水化合物。因此认为叶中单糖转运蛋白可能对单糖运输过程中泄漏入质外体中的单糖重新吸收起作用 (Sherson 等 2000; Harrison 1996)。Bourque 等(2002)的研究表明, 在逆境情况下, 烟草葡萄糖转运蛋白吸收葡萄糖受抑, 从而加快细胞程序性死亡, 增强植物的抗逆性; Norholm 等(2006)发现拟南芥 *AtSTP13* 也有增加抗逆性的作用。可见, 植物单糖转运蛋白在植物体中的作用是多方面的, 是否还有其他作用, 尚待进一步研究。

#### 4 单糖转运蛋白的调节

单糖转运蛋白对不同类型单糖具有不同的亲和特性, 且对胞外单糖浓度的变化也较为敏感, 其表达可受病原菌感染 (Truernit 等 1996; Fotopoulos 等 2003)、创伤 (Truernit 等 1996)、冷害 (Mamun 等 2006)、植物激素 (Ehness 和 Roitsch 1997; Cakir 等 2003; Grunze 等 2004)、糖含量 (Grunze 等 2004) 以及新库形成等调控 (Büttner 等 2000), 这意味着单糖转运蛋白可能还耦联胞内外的刺激信号。

经过诱导物处理过的拟南芥悬浮培养细胞比未处理细胞的 *AtSTP4* 表达量增加 50 倍 (Truernit 等 1996); 而 *AtSPT3* 也可受创伤所诱导 (Büttner 等 2000); 细菌角斑病能增强 *AtSTP4* 的表达和细胞壁转化酶的表达, 从而引起葡萄糖的吸收增加 (Fotopoulos 等 2003); 逆境可增强与细胞壁相关的转化酶的表达, 说明质外体中蔗糖水解和单糖的吸收与逆境反应有密切关系 (Sturm 和 Chrispeels 1990)。经玉米素处理的藜科植物悬浮培养的细胞, 其己糖转运蛋白和 mRNA 表达同时增强 (Ehness 和 Roitsch 1997); 植物细胞壁转化酶和单糖转运蛋白的活性也反映库端细胞的活性, 因此认为这些环境因素如创伤、感染细菌病害和刺激剂处理均可诱导新库的形成, 对库器官容量产生影响。

有研究表明, 白杨根部的单糖转运蛋白 *PttMST1.2/PttMST2.2/PttMST3.1* 可受根部质外体空间己糖浓度的调节, 从而合理、高效地利用糖类物质 (Grunze 等 2004); 而在未成熟葡萄中单糖的增加能够减少己糖转运蛋白 *VvHT1* 的转录 (Terrier 等 2005) 从而导致转运蛋白的量迅速降低 (Conde 等 2006)。Atanassova 等(2003)已经证实葡萄糖基是诱导 *VvHT1* 表达的必需条件, 说明质外体空间的糖能够调节单糖转运蛋白的表达, 并与葡萄糖基显示出密切的相关性。

在冷害情况下, 水稻的单糖转运蛋白基因 *OsMST8* 表达受到抑制, 进而造成相应的糖类物质代谢紊乱, 如淀粉积累不正常, 胼胝质异常分化等 (Mamun 等 2006)。张凌云等(2005)认为, 苹果果实的筛板和胞间连丝通道中的单糖转运蛋白可调节筛管导度而参与韧皮部长途运输的调控; 筛

板和胞间连丝通道上定位的单糖转运蛋白数量随着果实的成熟而升高, 并与己糖浓度的升高相平行, 这种相关性暗示此特异定位的单糖转运蛋白有参与己糖运输、信号转导或两者兼而有之的可能性。杨彩菊等(2006)认为, 蔗糖转运蛋白家族中, 寡聚化对蔗糖载体转运活性有精确调控的作用, 但同为一个超家族成员的单糖转运蛋白是否有着同样调节方式, 尚待进一步研究。

总之, 不同类型植物中库端的单糖转运蛋白的调节模式有显著差异。就某种植物而言, 具体是哪一种调节方式起主导作用还不很清楚。

## 5 结语

植物中编码单糖的转运蛋白是一种位于细胞膜中的单糖-H<sup>+</sup>同向转运蛋白, 且编码单糖转运蛋白的基因在细胞发育中的特殊阶段呈特异性表达并受环境因素调节。不同组织和器官中表达的单糖转运蛋白主要负责一些碳水化合物从源端的运出或增加细胞内的代谢活性, 这说明单糖转运蛋白在向非绿色、迅速生长和代谢旺盛的细胞和组织提供碳水化合物过程中起作用。植物细胞壁转化酶能够催化蔗糖水解而形成葡萄糖和果糖, 两者均为单糖转运蛋白的底物, 很显然, 转化酶和单糖转运蛋白有相互协作的作用。而弄清它们之间的相互作用, 将可为提高植物体内糖含量, 进而为制糖业、酒精生产、纤维和饲料提供更多原料, 从而为人类带来更高的经济效益。

## 参考文献

- 杨彩菊, 郝大海, 杨素祥, 王芳, 李灿辉, 陈善娜(2006). 高等植物的蔗糖载体. 植物生理学通讯, 42 (4): 767~776
- 张凌云, 邹克琴, 彭昌操, 王秀玲, 范仁春, 于祥春, 张晓燕, 沈元月, 张大鹏(2005). 定位于苹果果实筛板上和胞间连丝通道中的单糖运载蛋白. 科学通报, 50 (4): 344~347
- 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 Physiol*, 131: 326~334
- Boorer KJ, Loo DD, Wright EM (1994). Steady-state and presteady-state kinetics of the H<sup>+</sup>/hexose cotransporter (STP1) from *Arabidopsis thaliana* expressed in *Xenopus* oocytes. *J Biol Chem*, 269: 20417~20424
- Bourque S, Lemoine R, Sequeira-Legrand A, Fayolle L, Delrot S, Pugin A (2002). The elicitor cryptogein blocks glucose transport in tobacco cells. *Plant Physiol*, 130: 2177~2187
- Büttner M, Sauer N (2000). Monosaccharide transporters in plants: structure, function and physiology. *Biochim Biophys Acta*, 1465: 263~274
- Büttner M, Truernit E, Baier K, Scholz-Starke J, Sontheim M, Lauterbach C, Huss VAR, Sauer N (2000). AtSTP3, a green leaf-specific, low affinity monosaccharide-H<sup>+</sup> symporter of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 23: 175~184
- Cakir B, Agasse A, Gaillard C, Saumonneau A, Delrot S, Atanassova R (2003). A grape ASR protein involved in sugar and abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 15: 2165~2180
- Caspari T, Stadler R, Sauer N, Tanner W (1994). Structure/function relationship of the *Chlorella* glucose/H<sup>+</sup> symporter. *J Biol Chem*, 269: 3498~3502
- Conde C, Agasse A, Glissant D, Tavares R, Geros H, Delrot S (2006). Pathways of glucose regulation of monosaccharide transport in grape cells. *Plant Physiol*, 141: 1563~1577
- Cramer M, Myers J (1952). Growth and photosynthetic characteristics of *Euglena gracilis*. *Arch Mikrobiol*, 17: 384~402
- Ehness R, Roitsch T (1997). Co-ordinated induction of mRNAs for extracellular invertase and a glucose transporter in *Chenopodium rubrum* by cytokinins. *Plant J*, 11: 539~548
- Fotopoulos V, Gilbert MJ, Pittman JK, Marvier AC, Buchanan AJ, Sauer N, Hall JL, Williams LE (2003). The monosaccharide transporter gene, *AtSTP4*, and the cell-wall invertase, *Atβfruct1*, are induced in *Arabidopsis* during infection with the fungal biotroph *Erysiphe cichoracearum*. *Plant Physiol*, 132: 821~829
- Garrido D, Busscher J, van Tunen AJ (2006). Promoter activity of a putative pollen monosaccharide transporter in *Petunia hybrida* and characterisation of a transposon insertion mutant. *Protoplasma*, 228: 3~11
- Grunze N, Illmann M, Nehls U (2004). The impact of ectomycorrhiza formation on monosaccharide transporter gene expression in poplar roots. *New Phytol*, 164: 147~155
- Hackel A, Schauer N, Carrari F, Fernie AR, Grimm B, Kuhn C (2006). Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit development in different ways. *Plant J*, 45: 180~192
- Harrison MJ (1996). A sugar transporter from *Medicago truncatula*: altered expression pattern in roots during vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal associations. *Plant J*, 9: 491~503
- Haupt S, Duncan GH, Holzberg S, Oparka KJ (2001). Evidence for symplastic phloem unloading in sink leaves of barley. *Plant Physiol*, 125: 209~218
- Hayes MA, Davies C, Dry IB (2007). Isolation, functional characterization, and expression analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) hexose transporters: differential roles in sink and source tissues. *J Exp Bot*, 58 (8): 1985~1997
- Hediger MA (1994). Structure, function and evolution of solute transporters in prokaryotes and eukaryotes. *J Exp Biol*, 196:

- 15~49
- Henderson PJ, Roberts PE, Martin GE, Seamon KB, Walmsley AR, Rutherford NG, Varela MF, Griffith JK (1993). Homologous sugar-transport proteins in microbes and man. *Biochem Soc Trans*, 21: 1002~1006
- Kasahara M, Shimoda E, Maeda M (1997). Amino acid residues responsible for galactose recognition in yeast Gal2 transporter. *J Biol Chem*, 272: 16721~16724
- Klepek YS, Geiger D, Stadler R, Klebl F, Landouar-Arsivaud L, Lemoine R, Hedrich R, Sauer N (2005). *Arabidopsis* POLYOL TRANSPORTER5, a new member of the monosaccharide transporter-like superfamily, mediates H<sup>+</sup>-symport of numerous substrates, including myo-inositol, glycerol, and ribose. *Plant Cell*, 17: 204~218
- Komor E (1973). Proton-coupled hexose transport in *Chlorella vulgaris*. *FEBS Lett*, 38: 16~18
- Komor E, Haass D, Komor B, Tanner W (1973). The active hexose-uptake system of *Chlorella vulgaris*. Km-values for 6-deoxyglucose influx and efflux and their contribution to sugar accumulation. *Eur J Biochem*, 39: 193~200
- Komor E, Tanner W (1971). Characterization of the active hexose transport system of *Chlorella vulgaris*. *Biochim Biophys Acta*, 241: 170~179
- Krook J, Vreugdehil D, van der Plas LHW (2000). Uptake and phosphorylation of glucose and fructose in *Daucus carota* cell suspensions are differentially regulated. *Plant Physiol Biochem*, 38: 603~612
- Kruckeberg AL (1996). The hexose transporter family of *Saccharomyces cerevisiae*. *Arch Microbiol*, 166: 283~292
- Lalonde S, Wipf D, Frommer WB (2004). Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 341~372
- 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. *J Exp Bot*, 54: 1193~1204
- Mamun EA, Alfred S, Cantrill LC, Overall RL, Sutton BG (2006). Effects of chilling on male gametophyte development in rice. *Cell Biol Int*, 30: 583~591
- Marger MD, Saier MH Jr (1993). A major superfamily of transmembrane facilitators that catalyze uniport, symport and antiport. *Trends Biochem Sci*, 18: 13~20
- Ngampanya B, Sobolewska A, Takeda T, Toyofuku K, Narangajavana J, Ikeda A, Yamaguchi J (2003). Characterization of rice functional monosaccharide transporter, OsMST5. *Biosci Biotechnol Biochem*, 67: 556~562
- Nishizawa K, Shimoda E, Kasahara M (1995). Substrate recognition domain of the Gal2 galactose transporter in yeast *Saccharomyces cerevisiae* as revealed by chimeric galactose-glucose transporters. *J Biol Chem*, 270: 2423~2426
- Norholm MH, Nour-Eldin HH, Brodersen P, Mundy J, Halkier BA (2006). Expression of the *Arabidopsis* high-affinity hexose transporter STP13 correlates with programmed cell death. *FEBS Lett*, 580: 2381~2387
- Oliveira J, Tavares RM, Gerós H (2002). Utilization and transport of glucose in *Olea europaea* cell suspensions. *Plant Cell Physiol*, 43: 1510~1517
- Opekarová M, Caspari T, Tanner W (1994). The HUP1 gene product of *Chlorella kessleri*: H<sup>+</sup>/glucose symport studied *in vitro*. *Biochim Biophys Acta*, 1194: 149~154
- Rae AL, Grof CPL, Casu RE, Bonnett GD (2005). Sucrose accumulation in the sugarcane stem: pathways and control points for transport and compartmentation. *Field Crops Res*, 92: 159~168
- Roitsch T, Tanner W (1994). Expression of a sugar-transporter gene family in a photoautotrophic suspension culture of *Chenopodium rubrum* L. *Planta*, 193: 365~371
- Sauer N, Caspari T, Klebl F, Tanner W (1990a). Functional expression of the *Chlorella* hexose transporter in *Schizosaccharomyces pombe*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 7949~7952
- Sauer N, Friedländer K, Gräml-Wicke U (1990b). Primary structure, genomic organization and heterologous expression of a glucose transporter from *Arabidopsis thaliana*. *EMBO J*, 9: 3045~3050
- Sauer N, Stadler R (1993). A sink-specific H<sup>+</sup>/monosaccharide cotransporter from *Nicotiana tabacum*: cloning and heterologous expression in baker's yeast. *Plant J*, 4: 601~610
- Sauer N, Tanner W (1989). The hexose carrier from *Chlorella*. cDNA cloning of a eucaryotic H<sup>+</sup>-cotransporter. *FEBS Lett*, 259: 43~46
- Schneider S, Schneiderei A, Konrad KR, Hajirezaei MR, Gramann M, Hedrich R, Sauer N (2006). *Arabidopsis* INOSITOL TRANSPORTER4 mediates high-affinity H<sup>+</sup> symport of myoinositol across the plasma membrane. *Plant Physiol*, 141: 565~577
- Schneiderei A, Scholz-Starke J, Sauer N, Büttne M (2005). AtSTP11, a pollen tube-specific monosaccharide transporter in *Arabidopsis*. *Planta*, 221: 48~55
- Scholz-Starke J, Büttner M, Sauer N (2003). AtSTP6, a new pollen-specific H<sup>+</sup>-monosaccharide symporter from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 131: 70~77
- Sherson SM, Alford HL, Forbes SM, Wallace G, Smith SM (2003). Roles of cell-wall invertases and monosaccharide transporters in the growth and development of *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 54: 525~531
- Sherson SM, Hemmann G, Wallace G, Forbes S, Germain V, Stadler R, Bechtold N, Sauer N, Smith SM (2000). Monosaccharide/proton symporter AtSTP1 plays a major role in uptake and response of *Arabidopsis* seeds and seedlings to sugars. *Plant*

- J, 24: 849~857
- Stadler R, Wolf K, Hilgarth C, Tanner W, Sauer N (1995). Subcellular localization of the inducible *Chlorella* HUP1 monosaccharide-H<sup>+</sup> symporter and cloning of a Co-induced galactose-H<sup>+</sup> symporter. *Plant Physiol*, 107: 33~41
- Stolz J, Stadler R, Opekarová M, Sauer N (1994). Functional reconstitution of the solubilized *Arabidopsis thaliana* STP1 monosaccharide-H<sup>+</sup> symporter in lipid vesicles and purification of the histidine tagged protein from transgenic *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant J*, 6: 225~233
- Sturm A, Chrispeels MJ (1990). cDNA cloning of carrot extracellular beta-fructosidase and its expression in response to wounding and bacterial infection. *Plant Cell*, 2: 1107~1119
- Tanner W (1969). Light-driven active uptake of 3-O-methylglucose via an inducible hexose uptake system of *Chlorella*. *Biochem Biophys Res Commun*, 36: 278~283
- Tanner W, Caspari T (1996). Membrane transport carriers. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 595~626
- Terrier N, Glissant D, Grimplet J, Barrieu F, Abbal P, Couture C, Ageorges A, Atanassova R, Léon C, Jean-Pierre R et al (2005). Isogene specific oligo arrays reveal multifaceted changes in gene expression during grape berry (*Vitis vinifera* L.) development. *Planta*, 222: 832~847
- Toyofuku K, Kasahara M, Yamaguchi J (2000). Characterization and expression of monosaccharide transporters (osMSTs) in rice. *Plant Cell Physiol*, 41: 940~947
- Truernit E, Schmid J, Epple P, Illig J, Sauer N (1996). The sink-specific and stress-regulated *Arabidopsis* STP4 gene: enhanced expression of a gene encoding a monosaccharide transporter by wounding, elicitors, and pathogen challenge. *Plant Cell*, 8: 2169~2182
- Truernit E, Stadler R, Baier K, Sauer N (1999). A male gametophyte-specific monosaccharide transporter in *Arabidopsis*. *Plant J*, 17: 191~201
- Tubbe A, Buckhout TJ (1992). *In vitro* analysis of the H<sup>+</sup>-hexose symporter on the plasma membrane of sugarbeets (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiol*, 99: 945~951
- Weschke W, Panitz R, Gubatz S, Wang Q, Radchuk R, Weber H, Wobus U (2003). The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development. *Plant J*, 33: 395~411
- Will A, Caspari T, Tanner W (1994). Km mutants of the *Chlorella* monosaccharide/H<sup>+</sup> cotransporter randomly generated by PCR. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 10163~10167
- Will A, Grassl R, Erdmenger J, Caspari T, Tanner W (1998). Alteration of substrate affinities and specificities of the *Chlorella* hexose/H<sup>+</sup> symporters by mutations and construction of chimeras. *J Biol Chem*, 273: 11456~11462
- Will A, Tanner W (1996). Importance of the first external loop for substrate recognition as revealed by chimeric *Chlorella* monosaccharide/H<sup>+</sup> symporters. *FEBS Lett*, 381: 127~130
- Ylstra B, Garrido D, Busscher J, van Tunen AJ (1998). Hexose transport in growing petunia pollen tubes and characterization of a pollen-specific, putative monosaccharide transporter. *Plant Physiol*, 118: 297~304