

高等植物中的蔗糖载体

杨彩菊¹ 郝大海¹ 杨素祥¹ 王芳¹ 李灿辉^{1,2,*} 陈善娜²

¹ 云南师范大学生命科学学院, 昆明 650092; ² 云南大学生命科学学院, 昆明 650091

Sucrose Transporters in Higher Plants

YANG Cai-Ju¹, HAO Da-Hai¹, YANG Su-Xiang¹, WANG Fang¹, LI Can-Hui^{1,2,*}, CHEN Shan-Na²

¹ College of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China; ² College of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China

摘要 文章对迄今已报道和登录的69个蔗糖载体蛋白及其编码基因作了比较分析, 并介绍了高等植物蔗糖载体蛋白的系统发生和分类、蔗糖载体蛋白的结构、生物学功能、表达调控模式以及不同亚族蔗糖载体蛋白间的互作模式的研究进展。

关键词 蔗糖载体; 生物学功能; 基因表达; 互作模式; 高等植物

蔗糖是绿色植物光合作用的最终产物之一, 也是绝大多数高等植物体内光合产物运输与分配的主要形式。植株源器官中合成的蔗糖, 除了少量被用于满足自身生长发育的需求外, 大部分装载到韧皮部的筛管伴胞复合体(sieve element companion cell complex, SECCC)中, 经长距离运输而转运和分配到根、茎、嫩叶、花、果实或种子等库器官。蔗糖在植株体中定向运输和分配的方式不仅调控植物的整个生长和发育进程(包括相关的生理过程、生化代谢途径和基因表达等), 同时, 也决定了作物经济器官的产量和品质。在蔗糖从“源”到“库”的转运过程中, 蔗糖载体蛋白(sucrose transporter, SUT)起至关重要的调节作用。所以, 分离、鉴定高等植物中的蔗糖载体蛋白, 并对其结构、生物学功能、载体蛋白间的互作模式及其编码基因表达调控模式等进行深入研究, 不仅有利于揭示蔗糖对植物生长和发育的系统调节作用, 还可以为作物产量和品质的遗传改良提供参考。

1 蔗糖载体蛋白的类型与系统发生

蔗糖载体是一类专门转运蔗糖的膜结合蛋白, 文献中常用SUT或SUC (sucrose carrier, SUC)表述, 并主要根据其发现的时间按顺序分别命名。一般认为, 蔗糖载体利用与之耦联的H⁺-ATPase所形成的质膜电化学势差进行蔗糖的共向/反向跨膜转运; 因而推测, 高等植物体中至少存在蔗糖的共向运输和反向运输两类载体(Walker等

2000); 迄今为止所发现的蔗糖载体均为质子-蔗糖共向转运载体(proton-sucrose symporter)。根据其底物蔗糖的亲及性及转运能力, 可将之分为高亲和-低转运能力(high-affinity/low-capacity) ($K_m \approx 0.139 \sim 2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 和低亲和-高转运能力(low-affinity/high-capacity) ($K_m \approx 5.0 \sim 6.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 两大类型(Delrot和Bonnemain 1981)。此外, 在高等植物中还发现无蔗糖转运能力的类蔗糖载体蛋白(SUT-like protein) (Barker等2000)。

自Riesmeier等(1992)首次从菠菜中克隆到第1个蔗糖载体(*S_oSUT1*)的cDNA后, 人们相继从马铃薯、拟南芥和水稻等植物中分离、鉴定或克隆了一系列的蔗糖载体蛋白及其编码基因或cDNA, 并证实这些SUT来源于多基因家族(Kühn等1999; Williams等2000; Aoki等2003)。Kühn等(2003)基于其氨基酸序列的同源性分析和蛋白质结构比较, 参照茄科植物蔗糖载体蛋白的分类方法, 将当时已发现的48个蔗糖载体蛋白分为SUT1、SUT2和SUT4三个亚族。我们通过对GenBank等数据库的系统搜索, 得知迄今已报道和登录的蔗糖载体蛋白基因至少有69个(表1)。采用软件BioEdit v7.0对62个完整序列所编码的蔗糖

收稿 2005-12-27 修定 2006-05-15

资助 云南省科技厅自然科学基金(1999C0045M和2002C0035M)和云南省教育厅科学研究基金(981112)。*通讯作者(E-mail: Canhuikm@yahoo.com.cn, Tel: 0871-5516982)。

表1 业已报道的高等植物蔗糖载体及主要特征

物种	命名	氨基酸数目	$K_m/\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	参考文献	登录号
金鱼草 (<i>Asarina barclaiiana</i>)	<i>AbSUT1</i>	510		Knop 等 2001	AF191024
旱芹 (<i>Apium graveolens</i>)	<i>AgSUT1</i>	512	0.139	Noiraud 等 2000	AF063400
	<i>AgSUT2A</i>	512		Noiraud 等 2000	AF167415
	<i>AgSUT2B</i>	512		Noiraud 等 2000	AF167416
	<i>AmSUT1</i>	502	1.8	Knop 等 2001, 2004	AF191025
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>AtSUC1</i>	513	0.5	Sauer和Stolz 1994	X75365
	<i>AtSUC2</i>	512	0.77	Sauer和Stolz 1994	X75382
	<i>AtSUC3</i>	594	1.9	Meyer 等 2000	At2g02860
	<i>AtSUC5</i>	512	1.0	Ludwing 等 2000	At1g71890
	<i>AtSUC6</i>	492			At5g43610
	<i>AtSUC7</i>	491			At1g66570
	<i>AtSUC8</i>	491			At2g14670
	<i>AtSUC9</i>	491			At5g06170
	<i>AtSUT2</i>	594	11.7	Schulz 等 2000	AJ289165
	<i>AtSUT4</i>	510	5.9	Weise 等 2000	AJ289166
油菜 (<i>Brassica napus</i>)	<i>BnSUC1</i>	*			AY190281
甘蓝 (<i>Brassica oleracea</i>)	<i>BoSUC1</i>	513			AY065839
	<i>BoSUC2</i>	508			AY065840
	<i>BoSUC3</i>	*			YF513991
欧洲桦 (<i>Betula pendula</i>)	<i>BpSUT1</i>	*		Wright 等 2005	AF168771
甜菜 (<i>Beta vulgaris</i>)	<i>BvSUT1</i>	523		Chiou 和Bush 1996	U64967
甜橙 (<i>Citrus sinensis</i>)	<i>CsSUT1</i>	528		Li 等 2003	AY098891
	<i>CsSUT2</i>	607		Li 等 2003	AY098894
胡萝卜 (<i>Daucus carota</i>)	<i>cSUT</i>	515	9.0	Yang 等 2004	AB036758
	<i>DcSUT1a</i>	501	0.5	Shakya 和Sturm 1998	Y16766
	<i>DcSUT1b</i>	501	0.5	Shakya 和Sturm 1998	Y16767
	<i>DcSUT2</i>	515	0.5	Shakya 和Sturm 1998	Y16768
达提斯加 (<i>Datisca glomerata</i>)	<i>DgSUT4</i>	498			AJ781069
大戟 (<i>Euphorbia esula</i>)	<i>EeSUT1</i>	530			AF242307
海岛棉 (<i>Gossypium barbadense</i>)	<i>GbSUT</i>	*		Wu 等 2002	AY375329
大豆 (<i>Glycine max</i>)	<i>GmSUT1</i>	520		Aldape 等 2003	AJ563364
大麦 (<i>Hordeum vulgare</i>)	<i>HvSUT1</i>	523	7.5	Weschke 等 2000	AJ272309
	<i>HvSUT2</i>	506	5.0	Weschke 等 2000	AJ272308
番茄 (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	<i>LeSUT1</i>	*	1.0		X82275
	<i>LeSUT2</i>	604		Barker 等 2000	AF166498
	<i>LeSUT4</i>	500		Weise 等 2000	AF176950
	<i>LjSUT4</i>	511		Flemetakis 等 2003	AJ538041
核桃 (<i>Juglans regia</i>)	<i>JrSUTI</i>	516		Decourteix 等 2006	AY504969
苹果 (<i>Malus domestica</i>)	<i>MxSUT1</i>	499			AY445915
烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i>)	<i>NtSUT1</i>	507		Bürkle 等 1998	X82276
	<i>NtSUT3</i>	521		Lemoine 等 1999	AF149981
	<i>OsSUT1</i>	537		Hirose 等 1997	D87819
水稻 (<i>Oryza sativa</i>)	<i>OsSUT2</i>	501		Aoki 等 2003	AB091672
	<i>OsSUT3</i>	506		Aoki 等 2003	AF419298
	<i>OsSUT4</i>	595		Aoki 等 2003	AB091673
	<i>OsSUT5</i>	535		Aoki 等 2003	AB091674
	<i>PmSUC1</i>	503	0.3	Gahrtz 等 1996	X84379

续表

物种	命名	氨基酸数目	$K_m/\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	参考文献	登录号
车前草 (<i>Plantago major</i>)	<i>PmSUC2</i>	510	1.0	Gahrtz 等 1994	X75764
	<i>PmSUC3</i>	599	5.5	Barth 等 2003	AJ534442
豌豆 (<i>Pisum sativum</i>)	<i>PsSUT1</i>	524		Tegeder 等 1999	AF109922
蓖麻 (<i>Ricinus communis</i>)	<i>RcScr1</i>	533	2.0	Weig 和 Komor 1996	Z31561
	<i>RcSUT1</i>	334		Bick 等 1998	AJ224961
甘蔗 (<i>Saccharum hybrid</i>)	<i>ShSUT1</i>	517	2.0	Rae 等 2005	AY780256
菠菜 (<i>Spinacia oleracea</i>)	<i>SoSUT1</i>	525	1.5	Riesmeier 等 1992	X67125
马铃薯 (<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>StSUT1</i>	516	1.0	Riesmeier 等 1993	X69165
	<i>StSUT2</i>	605			AY291289
	<i>StSUT4</i>	*	6.0	Weise 等 2000	AF237780
小麦 (<i>Triticum aestivum</i>)	<i>TaSUT1A</i>	522		Aoki 等 2002	AF408842
	<i>TaSUT1B</i>	522		Aoki 等 2002	AF408843
	<i>TaSUT1D</i>	523		Aoki 等 2002	AF408844
蚕豆 (<i>Vicia faba</i>)	<i>VfSUT1</i>	523	1.4	Weber 等 1997	Z93774
葡萄 (<i>Vitisvinifera</i>)	<i>VvSUC11</i>	501	约1.0	Manning 等 2001	AF021808
	<i>VvSUC12</i>	612	约1.0	Manning 等 2001	AF021809
	<i>VvSUC27</i>	505		Davies 等 1999	AF021810
	<i>VvSUT2</i>	445			AAL32020
玉米 (<i>Zea mays</i>)	<i>ZmSUT1</i>	521		Aoki 等 1999	AB008464
	<i>ZmSUT2A</i>	501			AY639018
	<i>ZmSUT2B</i>	592			AY581895
	<i>ZmSUT4</i>	501			AY603492

* 表示仅报道或登录了部分编码序列。

载体蛋白进行的系统发生分析的结果表明: 所有载体蛋白可分别聚类为 SUT1、SUT4 和 SUT2 三个亚族; 在同一个亚族中, 来自相同科属物种的载体之间一般具有较高的同源性(图1)。其中, 已报道的 SUT1 亚族的蔗糖载体均来自双子叶植物, 均为高亲和-低转运能力载体 ($K_m \approx 0.139 \sim 2.0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$); SUT4 亚族包含来自单子叶和双子叶植物的成员, 均为低亲和-高转运能力的蔗糖载体蛋白 ($K_m \approx 5.0 \sim 6.0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) (表1)。在双子叶植物中, SUT2 亚族或为无蔗糖转运能力、可能具有蔗糖信号感应(sucrose sensing)功能的类蔗糖载体蛋白(如番茄 *LeSUT2*) (Barker 等 2000), 或为低亲和-高转运能力的蔗糖载体蛋白 (Schulze 等 2000; Meyer 等 2000); 而已报道的单子叶植物 SUT2 亚族成员均为低亲和性蔗糖载体 (Weschke 等 2000)。由此推测, 在被子植物(angiosperm)演化为单子叶和双子叶植物之前, SUT2 和 SUT4 亚族可能拥有共同的祖先; SUT1 亚族则可能是伴随着双子叶植物的演化而产生的新类群; 此外, 尽管 SUT2 亚族成员在氨基酸序列和蛋白质结构上存在一定的相

似性, 但它们至少在生物学功能上已经出现了歧化。

2 蔗糖载体蛋白的结构

3个亚族的蔗糖载体的氨基酸序列和蛋白质二级结构(域)均具有较高水平的相似性。它们与已知的己糖载体和氨基酸转运载体一样, 都具有 12 个跨膜结构域, 为典型的膜结合蛋白质分子; 其 N 末端和 C 末端均位于质膜的细胞质一侧, 面向细胞质的中间部分有一突出环将蔗糖载体蛋白分为分别含 6 个跨膜结构域的两大部分 (Henderson 1990)。SUT1 和 SUT4 亚族的蔗糖载体蛋白在结构上非常相似; 而 SUT2 亚族的蔗糖载体蛋白在结构上不仅具有其它 SUT 的跨膜结构特征, 还拥有独特的类似于酵母质膜葡萄糖信号感应器 SNF_3 和 RGT_2 的胞质环(cytoplasmic loop)结构域(比 SUT1 多约 50 个氨基酸残基)和延伸至胞质的 N 末端肽段(比 SUT1 多约 30 个氨基酸残基), 在胞质环结构域中还包含有 2 个高度保守的盒(box), 即 CCB1 和 CCB2 盒 (Özcan 等 1996; Barker 等 2000) (图 2)。据此推测, SUT2 亚族的载体可能具有其它

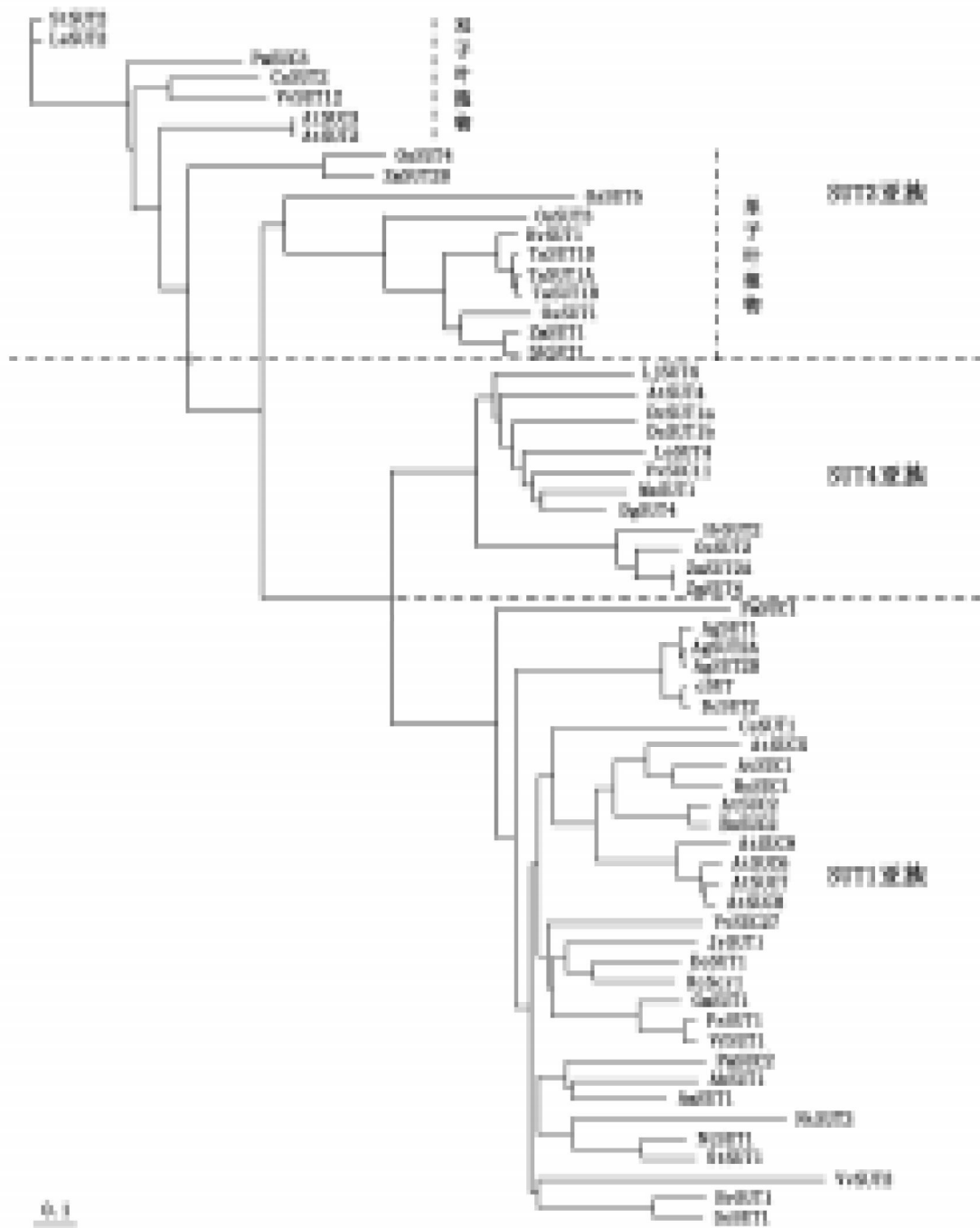


图1 高等植物蔗糖载体家族的系统发生树

此图是我们基于已知的62个高等植物蔗糖载体蛋白的氨基酸序列(表1), 利用BioEdit v7.0软件进行多序列同源性比较分析而绘制。图示分枝长度代表载体蛋白质氨基酸序列中氨基酸残基的替换数。

独特的生物学功能。

3 蔗糖载体蛋白的定位和编码基因的表达调控模式

人们在用原位杂交、转基因表达操作、免疫组化定位和电镜观察等技术研究不同物种中3个亚族蔗糖载体的分布和表达调控模式中发现它们在组织

细胞定位和基因的表达调控模式上存在明显差异。

3.1 SUT1亚族载体的定位和编码基因的表达模式

在马铃薯(Riesmeier等1994; Kühn等1996, 1997, 2003)、番茄(Barker等2000; Hackel等2005)、甜菜(Chiou和Bush 1996, 1998)、烟草(Bürkle等1998;

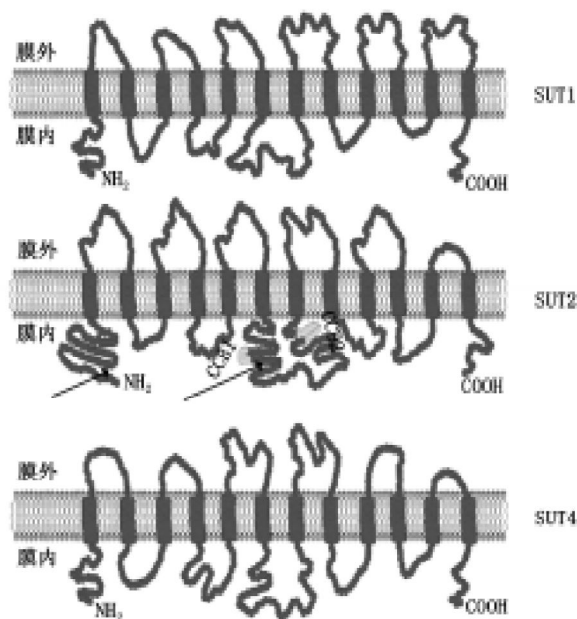


图2 双子叶植物SUT、SUT2和SUT4亚族载体的结构示意图(Lalonde等2004)

箭头所指部位分别是SUT2独有的延伸到细胞质中特殊结构域。CCB1: DSAPLLD, CCB2: VLVNLTLR。

Lemoine等1999)、拟南芥(Sauer和Stolz 1994; Stadler等1999; Meyer等2000; Weise等2000); 葡萄(Ageorges等2000; Manning等2001)、胡萝卜(Shakya和Sturm 1998; 张雷等2001)、车前草(Barth等2003)和大豆(Weber等1997)等双子叶植物SUT1亚族的不同蔗糖载体蛋白及其编码基因表达的研究中发现, SUT1亚族的载体蛋白不仅主要分布于源叶片叶脉韧皮部SECCC的筛分子或伴胞的质膜上; 同时, 在库器官SECCC或库组织的细胞质膜上(如马铃薯块茎、花药结缔组织、花粉管、幼叶、茎秆和根)也存在, 证明其与源器官韧皮部蔗糖的装载和库器官韧皮部的卸载和库细胞的分化及发育都直接相关。

从上可知, SUT1亚族不同编码基因的表达均具有较明显的组织细胞特异性, 即主要定位于韧皮部筛分子细胞质膜或库组织的细胞质膜上。而且, 它们还可以在转录、mRNA的稳定性 and 蛋白质的周转速率等不同水平上受到精确的调节(Kühn 2003), 并为昼夜节律(Kühn等1997; Chiou和Bush 1998)、蔗糖(Barker等2000)、盐渍(Noiraud等2000)、植物生长物质(Harms等1994; 张雷等2001)或ATP(Servaites等1979)等所调控。

3.2 SUT4亚族载体的定位和编码基因的表达模式

从拟南芥、胡萝卜、马铃薯、大麦、番茄、苹果、水稻、葡萄、玉米及达提斯加中已克隆了12个SUT4亚族载体的编码基因(图1)。

在双子叶植物中, 通过RNase保护实验, 在源叶片、幼叶、绿色番茄果肉和花的子房中都发现有SUT4的转录, 而其蛋白质则定位于成熟叶片、茎、叶柄的韧皮部筛分子质膜上(Kühn 2003); 这与SUT1基因的表达模式和定位相同, 说明SUT4亚族可能利用与SUT1亚族相似的机制把其mRNA或蛋白质输入到无核筛分子细胞中(Shakya和Sturm 1998; Weise等2000; Manning等2001; Kühn 2003)。在单子叶植物中, Takeda等(2001)报道水稻OsSUT2基因仅特异性地在花粉早期发育阶段表达; Aoki等(2003)进一步证明, 其在源叶片和幼叶及其维管束鞘细胞、萌发的种子、根和花序中都有表达。大麦HvSUT2基因在源器官和库组织细胞中也都有表达(Weschke等2000)。这些结果表明, SUT4亚族基因的表达与SUT1一样具有较明显的组织细胞特异性, 其蛋白质也主要定位于韧皮部SECCC的筛分子质膜或库组织细胞的质膜上。但是, 与SUT1亚族成员相反, SUT4基因主要在源叶片小叶脉的SECCC中的筛分子质膜上表达。

3.3 SUT2亚族载体的定位和编码基因的表达模式

目前, 已从单子叶(水稻、小麦、大麦、玉米和甘蔗)和双子叶(马铃薯、番茄、车前草、葡萄、柑橘和拟南芥)植物中克隆了18个SUT2亚族载体的编码基因或cDNA(图1)。对茄科植物SUT2基因的定位分析和表达研究表明, SUT2与SUT1和SUT4载体蛋白通过寡聚化并排分布于SECCC的筛分子质膜上(Barker等2000; Reinders等2002; Schulze等2003; Barth等2003); 而且, StSUT2和LeSUT2无明显的蔗糖转运功能, 但可受蔗糖(葡萄糖则不能)诱导表达; 结合SUT2独特的胞质结构和低水平的密码子偏依性(low codon bias)等推测, SUT2可能是质膜蔗糖信号感应器(sucrose sensor)(Barker等2000; Eckardt 2003)。

然而, 在其它种类的单、双子叶植物中, SUT2亚族载体的分布和基因表达模式等却表现出不同的特点。例如, AtSUT2(AtSUC3)除了在拟

南芥源叶片韧皮部筛分子细胞中表达外, 还可在花器官(萼片、花药、花粉管和雌蕊)、保卫细胞、根尖、托叶和未成熟的果荚等库组织或细胞中表达, 主要定位于韧皮部筛分子和维管束鞘细胞质膜; *AtSUT2* 属于低亲和性蔗糖载体, 其 K_m 值 ($11.7 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) 约为其它低亲和性蔗糖载体 (*SUT4*) 的2倍(Weise等2000); 其编码基因可以为蔗糖、葡萄糖和伤害诱导表达(Meyer等2000, 2004)。 *PmSUC3* 主要定位于车前草源叶片韧皮部筛分子质膜, 但在库叶片的韧皮部和非维管组织细胞中也存在, 表明它也可能不与具有源叶片伴胞特异性定位的 *PmSUC2* (*SUT1* 亚族) 载体呈并列分布; 其 K_m 值约为 *PmSUC2* 的5倍(Barth等2003)。

从单子叶植物中克隆的 *SUT* 基因多数属于 *SUT2* 亚族(图1); 但是, 除了水稻 *OsSUT4* 具有类似于双子叶植物 *SUT2* 的特殊胞质结构域外, 其它所有成员仅在氨基酸序列上存在一定程度的相似性。其中, *OsSUT1* 的 mRNA 高水平累积于水稻萌发的种子、源叶片维管束鞘细胞和圆锥花序, 在根系中仅有微量存在(Aoki等1999, 2003), 可以为糖(尤其葡萄糖)和光照所诱导表达(Ishimaru等2001); *OsSUT3* 和 *OsSUT5* 基因在库叶片中表达量最高, 萌发种子中最低; *OsSUT4* 基因则仅在库叶片中高水平表达(Aoki等2003)。 *ZmSUT1* 基因在玉米源叶片和花梗中均有表达, 且可被蔗糖诱导表达(Aoki等1999; Carpneto等2005)。 *HvSUT1* 基因主要在大麦籽粒处于灌浆期的珠心组织和胚乳转移层细胞中表达(Weschke等2000; Sivitz等2005)。 *TaSUT1A*、 *TaSUT1B* 和 *TaSUT1D* 基因仅在小麦灌浆期的籽粒中高水平表达(Aoki等2002)。 *ShSUT1* 基因在甘蔗成熟叶片和茎节中表达, 其蛋白质主要定位于茎节维管束外围的髓细胞中(Rae等2005)。

以上表明, *SUT2* 亚族基因的表达模式及表达产物在不同类型植物中存在明显差异。

4 蔗糖载体蛋白的生物学功能

由于不同类型植物中的不同蔗糖载体在表达模式和定位上存在差异, 导致它们在植物体内蔗糖的装载、运输及卸出与分配的过程中所起的作用也各不相同。

4.1 *SUT1*亚族载体的生物学功能

根据 *SUT1* 亚族载体的定位和表达模式研究结果, 普遍认为 *SUT1* 参与“源”和“库”组织韧皮部中蔗糖的装载和卸载过程。由 *SUT1* 介导的蔗糖吸收具有 pH 依赖性, 且可为麦芽糖、质子通道抑制剂(如 2, 4-DNP、CCCP)、对氯汞苯磺酸(PCMBs)、焦磷酸二乙酯(DEPC)等所抑制(Riesmeier等1992, 1993); 进一步研究其转运机制的结果表明, 当 *SUT1* 介导蔗糖转运时, 呈现 $\text{H}^+/\text{SUC}=1:1$ 的米曼动力学特征(Boorer等1996), 在转运过程中, H^+ 先于蔗糖结合到 *SUT1* 上, 随后由 *SUT1* 介导实现 H^+ 和蔗糖的跨膜共向转运; 说明 *SUT1* 是一类 H^+ -蔗糖共向转运载体 (H^+ -sucrose symporter)。

在植物体内蔗糖的长距离运输过程中, 沿途都存在蔗糖的卸载和分配; 同时, 也必然会出现部分蔗糖渗漏到质外体空间, 此将导致运输途径中蔗糖浓度梯度发生改变, 影响蔗糖的转运速率和效率。鉴于 *SUT1* 的表达模式——沿蔗糖运输途径都有表达及其对蔗糖高亲和性的特点, Kühn等(2003)认为 *SUT1* 还参与了质外体中渗漏蔗糖的重吸收过程, 此对维持韧皮部蔗糖浓度梯度非常必要。

SUT1 对底物蔗糖的高亲和性特点还表明, 它对胞内外蔗糖浓度的变化非常敏感, 可受蔗糖、昼夜节律、盐渍、植物生长物质、光和 ATP 等调控, 这意味着 *SUT1* 可能还耦联了胞内外的刺激信号。例如, Matsukura等(2000)研究发现, 光照可以增强蔗糖对水稻 *OsSUT1* 的诱导表达作用。此外, 在一些植物中, *SUT1* 亚族成员还分别参与其它一些特定的生理过程。如烟草 *NtSUT3* 参与花粉发育及花粉管形成的营养供给(Lemoine等1999); 拟南芥 *AtSUC5* 除了能转运蔗糖外, 还具有转运维生素H (biotin)的功能(Ludwig等2000)。

4.2 *SUT4*亚族载体的生物学功能

有关 *SUT4* 亚族生物学功能的研究报道很少。从其编码基因的表达与 *SUT1* 一样具有较明显的组织细胞特异性, 载体蛋白主要定位于源叶片的小叶脉中 SECCC 中的筛分子质膜上, 但在库器官韧皮部 SECCC 的筛分子质膜或库细胞的质膜上都有表达, 属于低亲和-高转运能力载体, 根据多数高等植物 SECCC 内蔗糖浓度较高(可达 $1.0 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 图3)等特点推测, *SUT4* 可能在源器官韧皮部的装载、库细胞蔗糖的

输入和特定的生理过程(如水稻 *OsSUT2* 与花粉发育)中也起关键的作用。而且, 与高亲和和低转运能力的 *SUT1* 亚族载体相比, *SUT4* 亚族载体的 K_m 值大约是 *SUT1* 亚族的 3~5 倍(表 1), 因此推测, *SUT4* 在韧皮部装载过程中可能起着更为重要的作用(Weise 等 2000)。

4.3 *SUT2*亚族载体的生物学功能 从前述可知, 不同类型高等植物中, *SUT2* 亚族成员的生物学功能出现极其明显的分化。在载体蛋白结构上, 双子叶植物 *SUT2* 亚族成员间的相似性程度较单子叶植物高(图 1、2); 已发现的单子叶植物 *SUT2* 中, 仅 *OsSUT4* 具有类似于双子叶植物 *SUT2* 的特殊胞质结构域。然而, 即便在双子叶植物中, *StSUT2* 和 *LeSUT2* 无蔗糖转运活性, 而 *AtSUT2* 则是已知的对蔗糖亲和性最低的蔗糖载体(表 1)。

Barker 等(2000)推测, *SUT2* 可能是质膜蔗糖信号感应器。Schulze 等(2000)将 *AtSUT2* 的 N 末端延伸片段和胞质环结构域的编码序列分别与 *SUT1* 基因重组为嵌合基因, 分析其在酵母菌中表达的结果证实, *AtSUT2* 的 N 末端延伸片段可能通过影响其与底物蔗糖的结合而决定其对底物的亲和

性; 但 N 末端延伸片段本身却不大可能是蔗糖的结合位点, 它可能通过与其它胞质结构域之间的分子互作而影响 *AtSUT2* 对蔗糖的亲和性。这暗示, *SUT2* 中央胞质环中的 2 个保守盒(CCB1 和 CCB2 box)可能是其它互作因子调节的靶位点, 有可能具有信号转导功能。但是, 随着其它单、双子叶植物 *SUT2* 亚族成员的发现, 及其基因表达模式、蛋白质定位和低亲和性特征的证实, 也有人对 *SUT2* 的蔗糖信号感应功能提出质疑(Eckardt 2003; Barth 等 2003)。

事实上, 在已经研究的 *SUT2* 中, 除了 *StSUT2* 和 *LeSUT2* 无蔗糖转运活性外, 其它所有成员均为低亲和性蔗糖载体; 而且, 它们对蔗糖的 K_m 值变化范围较大(图 1、表 1), 在不同物种中的表达和定位也存在明显差异, 说明 *SUT2* 亚族成员的生物学功能可能不完全相同。

5 蔗糖载体蛋白间的互作模式

属于 MFS (major facilitator superfamily) 的膜蛋白, 通过寡聚化(oligomerization)而形成同源二聚体、异源二聚体、甚至四聚体等是一种非常普遍的现象, 这可能是其调节自身转运活性的一种方

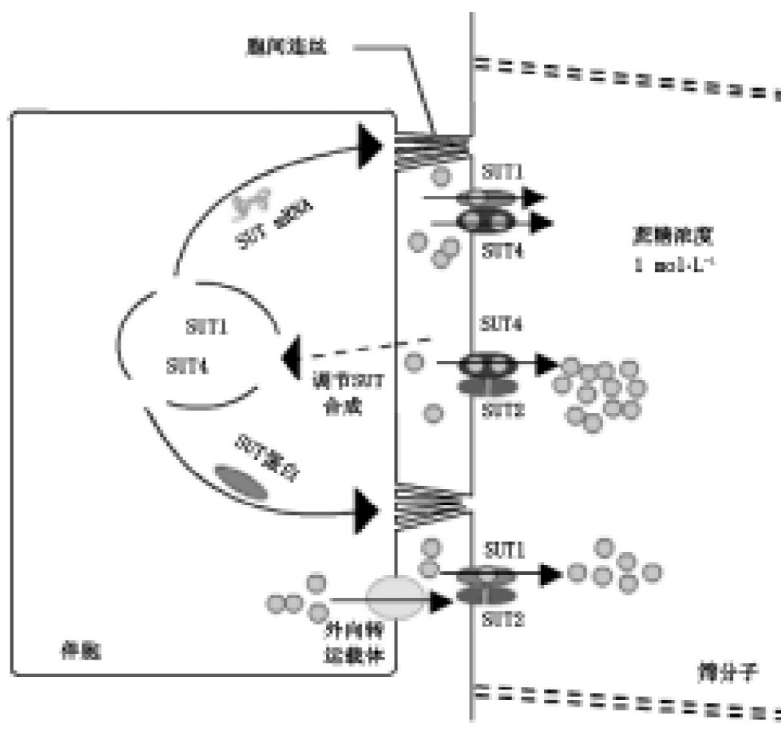


图3 蔗糖载体蛋白寡聚化及可能的互作模式(<http://www.wsu.edu/~gradsch/images/currentstudentsimages/MembraneTransportII.pdf>)

式(Veenhoff等2001)。根据不同蔗糖载体蛋白在植株中的分布和组织细胞定位、不同的动力学特征及表达调控模式等推测,寡聚化可能也是植物对其蔗糖载体转运活性进行精确调控的一种主要方式(Reinders等2002)。

Li等(1991)用凝胶过滤和离子交换色谱方法,首次发现甜菜蔗糖载体蛋白之间存在寡聚化现象,并证实有一个42 kDa的多肽参与蔗糖转运过程。在茄科植物中,SUT1、SUT2和SUT4基因具有重叠表达的模式(Barker等2000);免疫定位研究表明,3个亚族的蔗糖载体并列分布在源叶片、茎秆和叶柄的筛分子质膜上(Reinders等2002; Schulze等2003; Barth等2003); Reinders等(2002)利用酵母脱落遍在蛋白(split-ubiquitin)系统成功地证实了存在于同一筛分子质膜上的3个亚族的蔗糖载体之间可形成二聚体(图3)。此外,他们还发现,在酵母中SUT1和SUT2共表达时,SUT2在强启动子驱动条件下,不仅不影响SUT1的表达和准确定位,还可使SUT1吸收蔗糖的能力(V_{max})降低10倍;表明SUT2对SUT1转运活性的影响可能发生在转录后或翻译后的修饰水平上(Reinders等2002)。由此也说明,茄科植物的SUT1和SUT2确实可以形成二聚体(图3);而且SUT2作为蔗糖信号可能的感应器,它可感知胞内蔗糖的存在或浓度变化,通过调节载体蛋白的周转或启动相关信号的方式来调控SUT1和SUT4基因表达或转运活性(Reinders等2002; Schulze等2003; Barth等2003)(图3)。

然而,在拟南芥中,归属于SUT1和SUT2亚族的AtSUC2和AtSUT2(AtSUC3)却分别定位于韧皮部的伴胞质膜(Stadler和Sauer 1996)和维管束鞘细胞(Meyer等2000),并不像茄科植物那样定位于相同细胞中;AtSUT4基因在维管组织、花芽、雌蕊和花药中都有表达,其细胞定位尚不清楚(Weise等2000);所以,它们之间形成寡聚的可能性极小。但是,鉴于拟南芥存在特化的韧皮部髓细胞(B型转运细胞,type B transfer cells)(Haritatos等2000)以及3个亚族载体的蔗糖转运动力学特征、有层次的分布和表达模式的分析表明,它们之间也有可能存在分步调节和协同作用的可能,从而对蔗糖的装载、转运和分配进行有

效的调控(Kühn 2003)。

虽然,蔗糖载体蛋白间的寡聚化可能是调节其转运能力的一种重要方式,但不可能是唯一的途径。大量的研究结果显示,蔗糖载体蛋白的转运活性在细胞和亚细胞水平上也受到高度调控,以响应蔗糖浓度、昼夜节律的变化以及植物激素和环境刺激等信号。而且,这种调节作用可以发生在转录水平或转录后水平。在转录水平上,主要是通过调控SUT的表达量来调节其对蔗糖的转运能力;在转录后水平上,则可以通过调控SUT mRNA的稳定性 and 转运速率、SUT的转运活性(Kühn 2003)、载体蛋白的周转速率(Kühn等1997)和磷酸化与去磷酸化(Roblin等1998)等实现其对蔗糖的转运能力的调控。此外,由于SUT介导的蔗糖跨膜共向转运属于次级转运系统,这一主动运输过程依赖于 H^+ -ATPase活性;所以,调节 H^+ -ATPase的活性也能间接调节SUT的转运活性(Ludwig和Frommer 2002)。

6 结语

蔗糖载体在高等植物体内蔗糖的装载、运输和分配过程中起至关重要的作用。目前,已分离或克隆到至少69个蔗糖转运蛋白的编码基因,并对其中部分蔗糖载体蛋白的分布、定位、表达和生物学功能进行了初步研究。但由SUT介导的蔗糖在植物体中装载、运输、卸出与分配等的分子机制尚不清楚;SUT基因的表达和表达产物的定位也知之甚少;有关SUT的生物学功能(尤其是SUT2的可能信号感应功能)的研究还有待于深入。鉴于蔗糖是大多数高等植物光合作用的主要产物之一和光合产物运输与分配的主要形式,其定向运输和分配的结果可直接影响植物的生长和发育进程,从而决定作物经济器官的产量和品质。所以,深入研究蔗糖载体蛋白的生物学功能,特别是可能的蔗糖信号感应,不仅有利于揭示植物体中蔗糖转运的机制及其对植物生长发育的系统调节作用,还可为高等植物体中蔗糖信号系统的存在和为作物产量和品质的遗传改良提供直接证据和参考。

参考文献

- 张雷,刁丰秋,杨志攀,黄美娟,吴乃虎(2001).一种胡萝卜蔗糖转运蛋白基因家族新成员的分离及功能鉴定.科学通报,46

- (14): 1190~1195
- Aegeorges A, Issaly N, Picaud S, Delrot S, Romieu C (2000). Identification and functional expression in yeast of a grape berry sucrose carrier. *Plant Physiol Biochem*, 38: 177~185
- Aldape MJ, Elmer AM, Chao WS, Grimes HD (2003). Identification and characterization of a sucrose transporter isolated from the developing cotyledons of soybean. *Arch Biochem Biophys*, 409: 243~250
- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfield PR, Furbank RT (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol*, 44 (3): 223~232
- Aoki N, Hirose T, Takahashi S, Ono K, Ishimaru K, Ohsugi R (1999). Molecular cloning and expression analysis of a gene for a sucrose transporter in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Physiol*, 40 (10): 1072~1078
- Aoki N, Whitfield P, Hoeren F, Scofield G, Newell K, Patrick J, Offler C, Clarke B, Rahman S, Furbank RT (2002). Three sucrose transporter genes are expressed in the developing grain of hexaploid wheat. *Plant Mol Biol*, 50: 453~462
- 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
- Barth I, Meyer S, Sauer N (2003). PmSUC3: characterization of a SUT2/SUC3-type sucrose transporter from *Plantago major*. *Plant Cell*, 15 (6): 1375~1385
- Bick JA, Neelam A, Smith E, Nelson SJ, Hall JL, Williams LE (1998). Expression analysis of a sucrose carrier in the germinating seedling of *Ricinus communis*. *Plant Mol Biol*, 38: 425~435
- Boorer KJ, Loo DDF, Frommer WB, Wright EM (1996). Transport mechanism of the cloned potato H⁺/sucrose transporter StSUT1. *J Biol Chem*, 271: 25139~25144
- Bürkle L, Hibberd JM, Quick WP, Kühn C, Hirner B, Frommer WB (1998). The H⁺-sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar export from tobacco leaves. *Plant Physiol*, 118: 59~68
- Carpaneto A, Geiger D, Bamberg E, Sauer N, Fromm J, Hedrich R (2005). Phloem-localized, proton-coupled sucrose carrier ZmSUT1 mediates sucrose efflux under the control of the sucrose gradient and the proton motive force. *J Biol Chem*, 280 (22): 21437~21443
- Chiou TJ, Bush DR (1996). Molecular cloning, immunochemical localization to the vacuole, and expression in transgenic yeast and tobacco of a putative sugar transporter from sugar beet. *Plant Physiol*, 110: 511~520
- Chiou TJ, Bush DR (1998). Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 4784~4788
- Davies C, Wolf T, Robinson SP (1999). Three putative sucrose transporters are differentially expressed in grapevine tissues. *Plant Sci*, 147: 93~100
- Decourteix M, Brunel N, Alves G, Ameglio T, Guillot A, Lemoine R, Pétel G, Sakr S (2006). *JrSUT1*, a putative xylem sucrose transporter, could mediate sucrose influx into xylem parenchyma cell and be up-regulated by freezing-thaw cycles over the autumn-winter period in walnut tree (*Juglans regia* L.). *Plant Cell Environ*, 12: 36~47
- Delort S, Bonnemain JL (1981). Involvement of protons as a substrate for the sucrose carrier during phloem loading in *Vicia faba* leaves. *Plant Physiol*, 67: 560~564
- Eckardt NA (2003). The function of SUT2/SUC3 sucrose transporters: the debate continues. *Plant Cell*, 15: 1259~1262
- Flemetakis E, Dimou M, Cotzur D, Efrose RC, Aivalakis G, Colebatch G, Udvardi M, Katinakis P (2003). A sucrose transporter, *LjSUT4*, is up-regulated during *Lotus japonicus* nodule development. *J Exp Bot*, 54: 1789~1791
- Gahrtz M, Stolz J, Sauer N (1994). A phloem-specific sucrose-H⁺ symporter from *Plantago major* L. supports the model of apoplastic phloem loading. *Plant J*, 6: 697~706
- Hackel A, Schauer N, Carrari F, Femie AR, Grimm B, Kühn C (2005). Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit development in different ways. *Plant J*, 45: 180~192
- Haritatos E, Medville R, Turgeon R (2000). Minor vein structure and sugar transport in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 211: 105~111
- Harms K, Wöhner RV, Schulz B, Frommer WB (1994). Isolation and characterization of two P-type H⁺-ATPase genes from potato. *Plant Mol Biol*, 26: 979~988
- Henderson PJF (1990). Proton-linked sugar transport systems in bacteria. *J Bioenerg Biomembr*, 22: 525~569
- Hirose T, Imaizumi N, Scofield GN, Furbank RT, Ohsugi R (1997). cDNA cloning and tissue specific expression of a gene for sucrose transporter from rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 38: 1389~1396
- Ishimaru K, Hirose T, Aoki N, Takahashi S, Ono K, Yamamoto S, Wu J, Saji S, Baba T, Ugaki M et al (2001). Antisense expression of a rice sucrose transporter OsSUT1 in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 42: 1181~1185
- Knop C, Stadler R, Sauer N, Lohaus G (2004). AmSUT1, a sucrose transporter in collection and transport phloem of the putative symplastic phloem loader *Alonsoa meridionalis*. *Plant Physiol*, 134: 204~214
- Knop C, Voitsekhovskaja O, Lohaus G (2001). Sucrose transporters in two members of the Scrophulariaceae with different types of transport sugar. *Planta*, 213: 80~91
- Kühn C (2003). A Comparison of sucrose transporter systems of different plant species. *Plant Biol*, 5: 215~232
- 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 VR, Schulz A, Lemoine R, Frommer WB (1997). Localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements indicate macromolecular trafficking. *Science*, 275: 1298~1300
- Kühn C, Hajirezaei MR, Fernie AR, Roessner-Tunali U, Hirner B, Czechowski T, 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, Riesmeier JW, Sonnewald U, Frommer WB (1996). Companion cell-specific inhibition of the potato sucrose transporter SUT1. *Plant Cell Environ*, 19: 1115~1123
- 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
- Lemoine R, Bürkle L, Barker L, Sakr S, Kühn C, Regnacq M, Gaillard C, Delort S, Frommer WB (1999). Identification of a pollen-specific sucrose transporter-like protein NtSUT3 from tobacco. *FEBS Lett*, 454: 325~330
- Li CY, Weiss D, Goldschmidt EE (2003). Effects of carbohydrate starvation on gene expression in citrus root. *Planta*, 217: 11~20
- Li ZS, Gallet O, Gaillard C, Lemoine R, Delrot S (1991). Recon-

- stitution of active sucrose transport in plant proteoliposomes. *FEBS Lett*, 286: 117~120
- Ludwig A, Stolz J, Sauer N (2000). Plant sucrose-H⁺ symporters mediate the transport of vitamin H. *Plant J*, 24: 503~509
- Ludewig U, Frommer WB (2002). Genes and proteins for solute transport and sensing. In: Somerville CR, Meyerowitz EM (eds). *The Arabidopsis Book*. Rockville: American Society of Plant Biologist, 1~32
- 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
- Matsukura CA, Saitoh T, Hirose T, Ohsugi R, Pereta P, Yamaguchi J (2000). Sugar uptake and transport in rice embryo. Expression of companion cell-specific sucrose transporter (*OsSUT1*) induced by sugar and light. *Plant Physiol*, 124: 85~93
- 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
- Noiraud N, Delrot S, Lemoine R (2000). The sucrose transporter of celery. Identification and expression during salt stress. *Plant Physiol*, 122 (4): 1447~1455
- Özcan S, Dover J, Rosenwald AG, Wöfl S, Johnston M (1996). Two glucose transporters in *Saccharomyces cerevisiae* are glucose sensors that generate a signal for induction of gene expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 12428~12432
- Rae AL, Grof CPL, Casu RE, Bonnett GD (2005). Sucrose accumulation in the sugarcane stem: pathways and control points for transport and compartmentation. *Field Crop Res*, 92: 2~3
- Reinders A, Schulze W, Kühn C, Barker L, Schulz A, Ward JW, Frommer WB (2002). Protein-protein interactions between sucrose transporters of different affinities colocalized in the same enucleate sieve element. *Plant Cell*, 14: 1567~1577
- 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 W (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). Evidence for an essential role of the sucrose transporter in phloem loading and assimilate partitioning. *EMBO J*, 13: 1~7
- Roblin G, Sakr S, Bonmort J, Delrot S (1998). Regulation of a plant plasma membrane sucrose transporter by phosphorylation. *FEBS Lett*, 424: 165~168
- 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: 67~77
- Schulze W, Weise A, Frommer WB, Ward JM (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: 3
- Servaites JC, Schrader LE, Jung DM (1979). Energy-dependent loading of amino acids and sucrose into phloem of soybean. *Plant Physiol*, 64: 546~550
- Shakya R, Sturm A (1998). Characterization of source- and sink-specific sucrose/H⁺ symporters from carrot. *Plant Physiol*, 118 (4): 1473~1480
- Sivitz AB, Reinders A, Ward JW (2005). Analysis of the transport activity of barley sucrose transporter HvSUT1. *Plant Cell Physiol*, 46 (10): 1666~1673
- Stadler R, Sauer N (1996). The *Arabidopsis thaliana* AtSUC2 gene is specifically expressed in companion cells. *Bot Acta*, 109: 299~308
- 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
- Takeda T, Toyofuku K, Matsukura C, Yamaguchi J (2001). Sugar transporters involved in flowering and grain development of rice. *J Plant Physiol*, 158: 465~470
- Tegeder M, Wang XD, Frommer WB, Offler CE, Patrick JW (1999). Sucrose transport into developing seeds of *Pisum sativum* L. *Plant J*, 18: 151~161
- Veenhoff LM, Heuberger EHML, Poolman B (2001). The lactose transport protein is a cooperative dimer with two sugar translocation pathways. *EMBO J*, 20: 3056~3062
- Walker N, Zhang WH, Harrington G, Holdaway N, Patrick J (2000). Effluxes of solutes from developing seed coats of *Phaseolus vulgaris* L. and *Vicia faba* L.: locating the effect of turgor in a coupled chemiosmotic system. *J Exp Bot*, 51: 1047~1055
- Weber H, Borisjuk L, Heim U, Sauer N, Wobus U (1997). A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell*, 9: 895~908
- 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 JW (2000). A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in sieve elements of plants. *Plant Cell*, 12: 1345~1356
- Weschke W, Panitz R, Sauer N, Wang Q, Neubohn B, Weber H, Wobus U (2000). Sucrose transport into barley seeds: molecular characterization of two transporters and implications for seed development and starch accumulation. *Plant J*, 21: 455~467
- 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
- Wright DP, Scholes JD, Read DJ, Rolfe SA (2005). European and African maize cultivars differ in their physiological and molecular responses to mycorrhizal infection. *New Phytol*, 167: 881~896
- Wu Z, Soliman KM, Zipf A, Saha S (2002). Identification and characterization of genes putatively related to cotton fiber quality. *Plant Animal Microbe Genomes X Conference*, San Diego, CA
- Yang Z, Zhang L, Diao F, Huang M, Wu N (2004). Sucrose regulation elongation of carrot somatic embryo radicles as signal molecule. *Plant Mol Biol*, 54 (3): 441~459