植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2007, **24** (4): 532–543, www.chinbullbotany.com

·专题介绍·

植物蔗糖转运蛋白的基因与功能

戚继艳, 阳江华, 唐朝荣*

中国热带农业科学院橡胶研究所, 农业部热带作物栽培生理学重点开放实验室, 儋州 571737

摘要 蔗糖是植物体内碳水化合物长距离转运的主要(甚至唯一)形式, 为植物生长发育提供碳架与能量。蔗糖转运蛋白(sucrose transporter, SUT)负责蔗糖的跨膜运输, 在韧皮部介导的源-库蔗糖运输, 以及库组织的蔗糖供给中起关键作用。自从菠菜中克隆到第一个*SUT*基因以来, 已先后有多个*SUT*基因的cDNA得到克隆与功能分析, 涉及34种双子叶与单子叶植物。每种植物都有一个中等规模的*SUT*基因家族, 其不同成员之间具有较高的氨基酸序列同源性, 但在蔗糖吸收的动力学特性、转运底物的特异性和表达谱等方面存在差异。本文系统介绍国内外(主要是国外)在植物*SUT*基因的克隆、分类与进化、细胞定位与功能, 以及研究方法等方面的研究进展, 并简要介绍我们在橡胶树*SUT*基因研究上的初步结果。

关键词 细胞定位, 功能, 研究方法, 蔗糖转运蛋白, 蔗糖跨膜运输

戚继艳, 阳江华, 唐朝荣 (2007). 植物蔗糖转运蛋白的基因与功能. 植物学通报 **24**, 532–543.

在高等植物中, 蔗糖是碳水化合物长距离运输的主要(甚至唯一)形式, 其在成熟叶片(源)中合成后, 进一步转运到多种异养组织(库)(包括正在发育的叶片、茎尖、根和生殖器官等)中, 满足植物生长发育的需求。同时, 蔗糖还作为一种信号分子, 参与控制植物体内同化产物的转运效率与分配方式(Smeekens, 2000)、促进植物细胞以胞吞方式吸收营养物质(Etxeberria et al., 2005)并调控某些特定基因的激活与抑制(Lalonde et al., 1999)等。

蔗糖由源向库的运输是通过韧皮部进行的, 其中位于质膜上的蔗糖转运蛋白发挥重要作用。蔗糖转运蛋白通常简称SUT(sucrose transporters), 也称SUC(sucrose carriers)或Scr(sucrose carriers) (Lemoine, 2000; Williams et al., 2000)。自Frommer实验室分离得到第1个*SUT*基因(Riesmeier et al., 1992)以来, 已有多种植物的多个*SUT*基因得到克隆与功能分析。SUT作为植物所特有的一类载体蛋白, 在蔗糖进出韧皮部、库组织蔗糖供给、蔗糖贮藏、蔗糖转运调控以及其它小分子物质转运等多种生理过程中发挥重要作用。本文系统介绍十多年来有关植物*SUT*基因及其功能的研究进展。

1 植物SUT蛋白及其基因的克隆

植物SUT属于典型的膜蛋白, 含有12个结构保守的跨膜结构域, 序列中部是一个定位于胞质的大环, 将整个蛋白分为各含6个跨膜结构域的两部分, 伸展的N端序列也定位于胞质(Barker et al., 2000)。植物SUT属于易化扩散载体超家族(major facilitator superfamily, MFS)下糖转运家族的一个中等规模的亚家族(Lemoine, 2000)。MSF家族是一个古老的基因家族(Reinders et al., 2005), 家族成员显著的结构特点是具有12个由α-螺旋构成的高疏水性跨膜结构域, 家族成员在所有现存生物(细菌、古细菌、动物、真菌和植物)中都存在, 例如细菌的乳糖透过酶(lactose permease)、动物的葡萄糖转运载体(glucose transporter)和酵母的己糖转运载体(hexose transporter)等。在植物体中, MFS家族有100多个成员, 编码各种代谢物和糖类的共转运载体。

收稿日期: 2006-10-24; **接受日期**: 2007-03-04
基金项目: 中国热带农业科学院科技基金(No. Rky0608)
* **通讯作者**。E-mail: chaorongtang@126.com

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

研究者早就发现, 在多种植物的韧皮部汁液中, 蔗糖浓度远远高于韧皮部周围的细胞, 因此认为蔗糖是通过主动运输方式由质外体进入筛管-伴胞复合体中; 同时推测在植物体中应有专门负责蔗糖跨膜运输的特异性蛋白载体。但直到Frommer实验室克隆出第1个蔗糖转运的载体基因——*SoSUT1*以后, 才证实了这种推测。该实验室构建了一种能利用胞内蔗糖而不能利用胞外蔗糖的酵母突变体菌株(SUSY7), 该菌株只有在导入一种蔗糖转运载体后才能在以蔗糖为唯一碳源的培养基上生长。Riesmeier等(1992)将菠菜叶片的cDNA酵母表达文库导入酵母突变株, 并将转化细胞涂布在以蔗糖为唯一碳源的筛选培养基上, 从长出的酵母克隆中分离得到第1个植物SUT SoSUT1(*Spinacia oleracea* sucrose transporter)的cDNA基因。随后, 该实验室利用同样方法又从马铃薯叶片中克隆出一个SUT基因*StSUT1* (Riesmeier et al., 1993)。此后, 植物SUT基因的克隆基本上是通过以下3种途径获得: (1)利用已克隆的*SUT*基因作探针, 通过筛选植物不同组织的cDNA文库获得(Noiraud et al., 2000; Weise et al., 2000); (2)在对已克隆的*SUT*基因同源性比对的基础上, 设计简并引物, 利用RT-PCR获得*SUT*基因的保守片段, 进一步通过RACE方法获得全长cDNA(Aldape et al., 2003; Barth et al., 2003; Yang et al., 2004); (3)直接对植物的EST库或基因组序列数据库进行BLAST搜索, 获得同源的*SUT*基因(Lemoine, 2000; The Arabidopsis Genome Initiative, 2000; Flemetakis et al., 2003)。最近, Endler等 (2006)利用蛋白质组学的分析方法, 从大麦叶肉细胞的液泡膜上分离、鉴定并克隆了一种定位于液泡膜的SUT基因*HvSUT2*。

迄今为止, 在因特网的公共序列数据库中有*SUT*基因氨基酸序列登录的植物共有34种, 涉及被子植物的所有类型(单子叶与双子叶; 草本、木本与藤本; 寄生性种子植物), 其中已获得1个以上*SUT*基因的全长编码区序列并进行相应功能分析(已有论文发表)的植物有18种, 共42个基因(表1)。多数*SUT*基因的氨基酸序列长度在510氨基酸左右, 对应蛋白质的分子量约为55 kDa。在数据库中已登录的最长SUT编码基因来自芦笋, 共编码793个氨基酸(序列号: ABB55288); 最短SUT编码445个氨基酸(序列号: AAL32020), 来自葡萄。目前, 在拟南芥中鉴定的SUT基因数最多, 共9个, 功能分析表明其中的2个(*AtSUT6*、*AtSUT7*)为假基因(Sauer et al., 2004); 其次是水稻, 共鉴定了5个成员(Aoki et al., 2003)。利用上述的第2种方案, 我们实验室最近克隆了6个橡胶树*SUT*基因的全长cDNA, 其中已提交GenBank的有3个(登录号: DQ985465、DQ985466和DQ985467)。

2 植物SUT的种类及系统进化

根据蔗糖跨膜运输的方向和所跨膜的类型(Ward et al., 1998; Lemoine, 2000), 可将SUT分为3类: (1)流入载体(influx carriers), 定位在细胞膜上, 负责蔗糖从质外体跨膜进入细胞内的运输, 属于质子/蔗糖共转运载体(sucrose/proton symporter); (2)液泡载体(vacuolar carrier), 定位在液泡膜上, 负责蔗糖从细胞质跨膜进出液泡的运输, 属于质子/蔗糖逆向转运载体(sucrose/proton antiporter); (3)流出载体(efflux carriers), 定位在细胞膜上, 负责蔗糖从细胞内跨膜输出到质外体中, 属于易化转运载体或逆向转运载体。按照这种分类体系, 目前所研究的SUT绝大多数属于流入载体, 只有2种(HvSUT2和AtSUT4)(Endler et al., 2006)属于液泡载体, 推测LeSUT2(Hackel et al., 2006)可能是一种流出载体。

根据蔗糖吸收的动力学曲线分析, 可将植物SUT分为2类, 一类具高亲和性/低转运能力(high-affinity-low-capacity, HALC), 而另一类则具低亲和性/高转运能力(low-affinity-high-capacity, LAHC)。HALC类SUT的Km值为0.3-2.0 mmol·L^{-1} (Riesmeier et al., 1992; Weber et al., 1997), 该类SUT负责蔗糖的韧皮部装载和回收在长距离转运过程中从维管组织泄漏出的蔗糖; LAHC类SUT的Km值为6.0-11.7 mmol·L^{-1} (Weise et al., 2000), 尽管该类SUT对蔗糖的亲和力要弱一些, 但在蔗糖浓度高时却有助于大量蔗糖的转运。它们主要参与高浓度蔗糖的转运步骤, 向库组织大量转运蔗糖,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

表1 已有文献报道并在公共序列数据库中登录有编码区全长cDNA的植物*SUT*基因

Table 1 List of the sucrose transporter genes having been reported in papers and with full-length coding cDNAs in databases

物种来源	基因名	基因长度 (aa)	蛋白序列登录号	酵母体内功能表达/Km	文献
面罩花 (Alonsoa *meridionalis*)	*AmSUT1*	502	AAF04295	Yes/1.8 mmol·L^{-1}	Knop et al., 2001, 2004
芹菜 (*Apium graveolens*)	*AgSUT1*	512	AAC99332	Yes/0.139 mmol·L^{-1}	Noiraud et al., 2000
	AgSUT2A	512	AAD45390	Yes/ND	
	AgSUT2B	512	AAD45391	Yes/ND	
拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)	*AtSUC1*	513	Q39232	Yes/0.45 mmol·L^{-1}	Sauer and Stolz, 1994
	AtSUC2	512	Q39231	Yes/0.53 mmol·L^{-1}	
	AtSUC3/	594	O80605	Yes/1.9 mmol·L^{-1};	Meyer et al., 2000
	AtSUT2			Yes/11.7 mmol·L^{-1}	Schulze et al., 2000
	AtSUC4/	510	Q9FE59/	Yes/	
	AtSUT4		AAG09192	(11.6 ± 0.6) mmol·L^{-1}	Weise et al., 2000
	AtSUC5	512	Q9C8X2	Yes/1 mmol·L^{-1}	Ludwig et al., 2000
	AtSUC6 and *AtSUC7*	492、491	Q6A329、Q67YF8	**假基因**	Sauer et al., 2004
	AtSUC8	492	Q9ZVK6	Yes/(0.15 ± 0.05) mmol·L^{-1}	
	AtSUC9	491	Q9FG00	Yes/0.5 mmol·L^{-1}	
金鱼藤 (*Asarina barclaiana*)	*AbSUT1*	510	AAF04294	No	Knop et al., 2001
胡萝卜(*Daucus carota*)	*cSUT*	515	BAA89458	Yes/9 mmol·L^{-1}	Yang et al., 2004
大麦(*Hordeum vulgare*)	*HvSUT1*	523	CAJ20123	Yes/3.8 mmol·L^{-1}	Sivitz et al., 2005
	HvSUT2	506	CAB75881	No	Endler et al., 2006
核桃 (*Juglans regia*)	*JrSUT1*	516	AAU11810	No	Decourteix et al., 2006
百脉根 (*Lotus japonicus*)	*LjSUT4*	511	CAD61275	No	Flemetakis et al., 2003
番茄(*Lycopersicon esculentum*)	*LeSUT2*	604	AAG12987	Yes/UC	Barker et al., 2000
	LeSUT4	500	AAG09270	Yes/UC	Weise et al., 2000
烟草 (*Nicotiana tabacum*)	*NtSUT3*	521	AAD34610	Yes/UC	Lemoine et al., 1999
粳稻 (*Oryza sativa (japonica cultivar)*)	*OsSUT1*	537	BAA24071	Yes/ND	Hirose et al., 1997
	OsSUT2	501	BAC67163	No	Aoki et al., 2003
	OsSUT3	506	BAB68368	Yes/ND	
	OsSUT4	595	BAC67164	No	
	OsSUT5	535	BAC67165	No	
大车前 (*Plantago major*)	*PmSUC1*	503	CAA59113	Yes/0.3 mmol·L^{-1}	Gahrtz et al., 1996
	PmSUC2	510	CAA53390	Yes/2 mmol·L^{-1}	Gahrtz et al., 1994
	PmSUC3	599	CAD58887	Yes/(5.5±0.1) mmol·L^{-1}	Barth et al., 2003
蓖麻(*Ricinus communis*)	*RcSCR1*	533	CAA83436	Yes/2 mmol·L^{-1}	Weig and Komor, 1996
甘蔗 (*Saccharum officinarum*)	*ShSUT1*	517	AAV41028	Yes/2 mmol·L^{-1}	Rae et al., 2005
马铃薯 (*Solanum tuberosum*)	*StSUT1*	516	CAA48915	Yes/1 mmol·L^{-1}	Riesmeier et al., 1993
	StSUT4	488	AAG25923	Yes/(6.0±1.2) mmol·L^{-1}	Weise et al., 2000
小麦 (*Triticum aestivum*)	*TaSUT1A*	522	AAM13408	No	Aoki et al., 2002
	TaSUT1B	522	AAM13409	No	
	TaSUT1D	523	AAM13410	No	
葡萄 (*Vitis vinifera*)	*VvSUT1*	501	AAD55269	Yes/ND	Ageorges et al., 2000
	VvSUC12	612	AAF08330	No	Davies et al., 1999
	VvSUC27	505	AAF08331	No	
	VvSUC11	501	AAF08329	No	
玉米 (*Zea mays*)	*ZmSUT1*	521	BAA83501	Yes/ND	Aoki et al., 1999

Km: **米氏常数**; ND: **未做测定**; UC: **不能互补蔗糖利用功能缺失酵母突变体的功能**; Yes: **已作酵母体内的功能互补实验**; No: **未作酵母体内的功能互补实验**

Km: Michaelis-Menten constant; ND: not determined; UC: unable to complement; Yes: having conducted; No: not conducted

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

在决定库容大小上起主要作用, 还可能参与蔗糖吸收效率的调控(Weise et al., 2000)。按这种分类系统, 多数蔗糖转运蛋白属于第 1 类, 少数属于第 2 类。

根据植物 *SUT* 基因的结构及其氨基酸编码序列的特点, 也可分为 2 类, 一类的编码序列一般小于 530 个氨基酸, 在基因组序列中仅含 2-4 个内含子, 该类 *SUT* 基因的数目较多, 如在拟南芥中, 除 *AtSUC3/AtSUT2* 外均属于此类。另一类的编码序列较长, 一般大于 590 个氨基酸, N 端和中部环分别比第 1 类约长 30 和 50 个氨基酸, 基因组结构和编码序列上也与第1类 *SUT* 基因有明显差异: (1)基因组序列中含有 13 个内含子, 而其它 *SUT* 基因仅有2-4个内含子; (2)基因偏向于使用低频密码子(low codon bias), 并具有较低的 Kozak 共有序列同源性; (3)蛋白的等电点通常要比其它类型的低3-4个单位。这类 *SUT* 基因的数目较少, 通称为 *SUT2/SUC3*, 目前在每种植物中所报道的数目均不超过1个, 如拟南芥的 *AtSUC3/AtSUT2*、番茄的 *LeSUT2* 和大车前的 *PmSUC3* 都属于此类基因。最近, 我们在巴西橡胶树中克隆了 2 个编码序列为 611 个氨基酸的 *SUT* 基因(GenBank 登录号: DQ985465 和 DQ985467), 推测可能属于此类基因。

Barker 等 (2000)和Weise 等 (2000)通过对 *SUT* 基因氨基酸编码序列的进化树分析, 将双子叶植物(dicot)的SUT分为3种类型: SUT1-type、SUT2-type和SUT4-type, 其中 SUT1 型属 HALC 类, SUT4 型属 LAHC 类, 而SUT2型在酵母体内的蔗糖转运能力很低, 一些结构特点与酵母糖感应蛋白 RGT 和 SNF3 相似。我们利用 Clustal X 软件对 46 个植物的 SUT 进行了聚类分析(图 1)。结果显示: 所分析的双子叶植物的 SUT 也被聚为 3 类, 即 Dicot SUT1-type、 SUT2-type 和 SUT4-type, 同时大多数单子叶植物(小麦、大麦、水稻和玉米)的SUT也聚为一类, 我们将其命名为Monocot SUT-type, 还有少部分单子叶植物的SUT分别被聚到双子叶植物的 SUT4 和 SUT2 类的外缘。不同物种来源 SUT 的序列比较保守, 其中芹菜 SUT 家族 2 个成员(AgSUT2A 和 AgSUT2B)cDNA 的编码序列完全一致, 序列差别仅在5'-和3'-UTR区上, 即使在进化树上相距最远的OsSUT5和HvSUT2, 其氨基酸序列同源性仍达38.93%, 这反应植物 *SUT* 基因在进化上的保守性; 同一物种SUT家族不同成员间的氨基酸序列的同源性较高, 趋向于聚在一起, 但也不尽然, 如橡胶树的 HbSUT1 与 HbSUT2A的同源性仅为46.80%, 远低于HbSUT1与蓖麻RcSCR1的同源性(81.01%), 这种现象在其它物种如拟南芥和水稻中都存在, 这可能又反映植物 *SUT* 基因起源与进化的多样性。

3 植物SUT的细胞定位与功能分析

SUT 的主要功能是介导蔗糖在植物体内的跨膜运输。根据Lemoine (2000)的理论, SUT定位在细胞膜或液泡膜上, 在 7 个不同的环节上参与蔗糖的跨膜运输(图 2): (1)蔗糖进出叶肉细胞的液泡, 液泡内所积累的蔗糖数量决定了蔗糖输出库的大小; (2)蔗糖离开叶肉细胞释放到质外体中; (3)蔗糖进入韧皮部细胞进行长距离运输; (4)蔗糖经过长距离运输后, 释放到库组织的质外体中; (5)蔗糖进入库细胞; (6)蔗糖进入库细胞的液泡中; (7)SUT 还负责将蔗糖转入其它类型的库中, 例如寄主植物的 SUT 将蔗糖转运到与其互作的病原物中。在蔗糖长距离转运的过程中, SUT还负责将泄漏到质外体中的蔗糖重新导入韧皮部, 但这类SUT与(3)中SUT的功能类似, 均负责蔗糖由质外体进入韧皮部。

一种植物中有多个 *SUT* 基因, 这些基因彼此之间有较高的同源性, 在表达谱上既有交叉又有不同, 反映 *SUT* 基因功能的多样性。概括起来, *SUT* 基因在以下五方面起作用。

3.1 蔗糖进出韧皮部

这类 *SUT* 基因的蛋白定位在韧皮部筛管或伴胞的细胞膜上, 具体参与的生理活动包括: 蔗糖的韧皮部装载、运输与卸载。免疫定位(Weise et al., 2000; Reinders et al., 2002; Barth et al., 2003; Aoki et al., 2004)显示, 每一种植物至少有一种SUT蛋白在韧皮部筛管或伴胞中有表达, 其中多数如 LeSUT4、StSUT4、PmSUC3、TaSUT1(1A、1B 和 1D)、StSUT1、

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

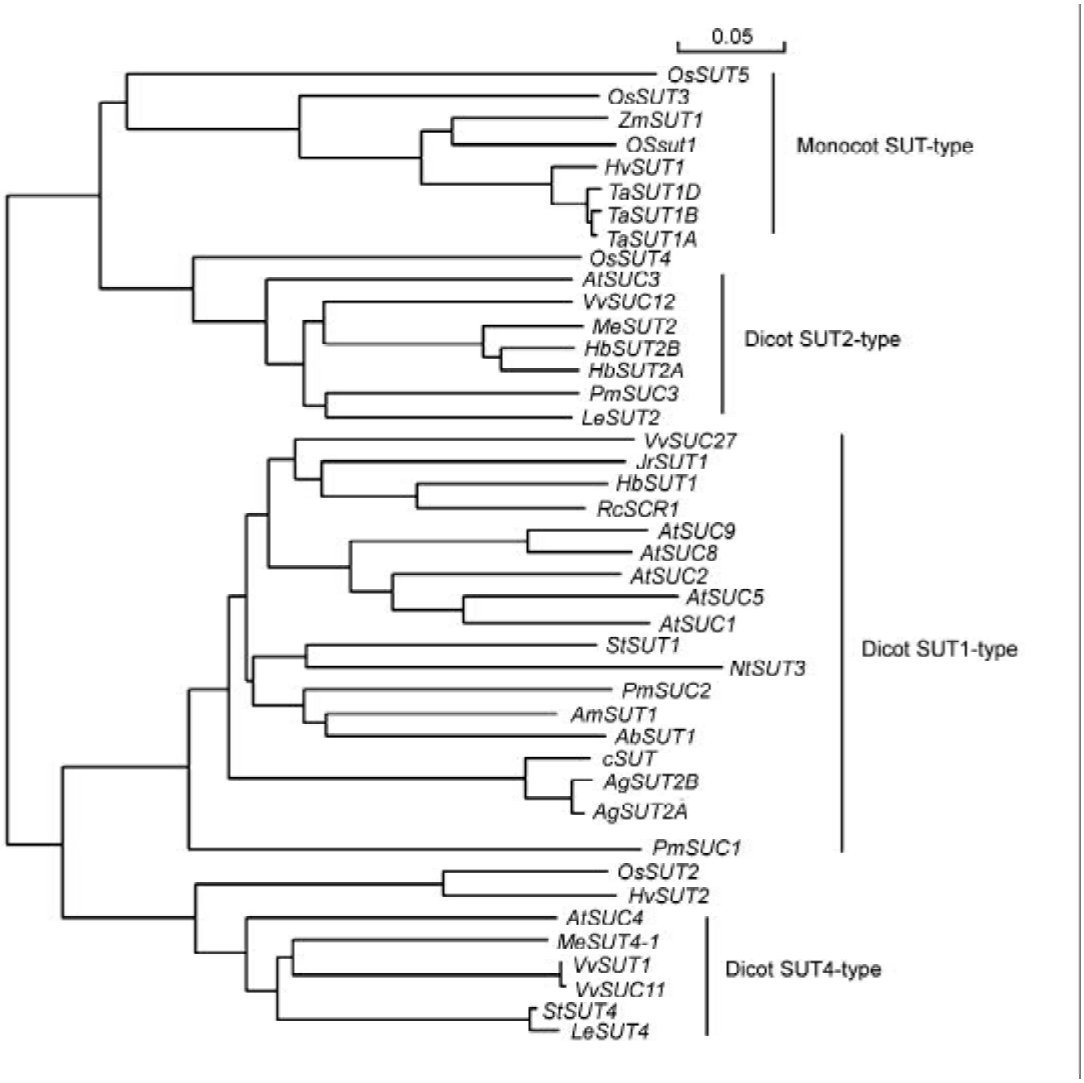


图 1 45 个植物的 *SUT* 基因的系统树

利用 Clustal X(version 1.81)软件对表 1 中的 *SUT* 基因、2 个木薯 *SUT* 基因(*MeSUT2*, 608 aa, 登录号 ABA08445; *MeSUT4-1*, 496 aa, 登录号 ABA08443)和 3 个橡胶树 *SUT* 基因(*HbSUT1*, 531 aa, DQ985466; *HBSUT2A*, 611 aa, DQ985467; *HbSUT2B*, 611 aa, DQ985465)的氨基酸序列进行完全匹配排列(complete alignment), 然后用Neighbor-Joining分析方法进行分子系统学分析, 并进行1 000 次 bootstrap 统计学检验, 用 NJPLOT 软件显示系统树

Figure 1 Phylogenetic tree for 45 *SUT* genes in higher plants

Phylogenetic tree created by Clustal X (version 1.81) showing the relatedness of the sucrose transporters listed in Table 1, two *SUT* genes (*MeSUT2*, ABA08445; *MeSUT4-1*, ABA08443) from *Manihot esculenta*, and three *SUT* genes (*HbSUT1*, DQ985466; *HBSUT2A*, DQ985467; *HbSUT2B*, DQ985465) from *Hevea brasiliensis*

StSUT2、StSUT4 和 AtSUC3 定位在筛管分子的质膜上, 少数如 PmSUC2(Stadler et al., 1995)和 AtSUC2 (Meyer et al., 2004)定位在伴胞中, 而AmSUT1(Knop et al., 2004)在筛管和伴胞中都有表达。尽管有些植物韧皮部的解剖学特征很相像, 但它们的SUT蛋白定位却不相同, 如茄科植物(马铃薯、番茄和烟草)的韧皮部特异性SUT都是定位在筛管中, 而大车前的PmSUC2和拟南芥的 AtSUC2 则定位在伴胞中。推测这些植物的 SUT 的功能是参与蔗糖的韧皮部装载(phloem loading)、运输过程中泄漏蔗糖的回收(sucrose re-

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

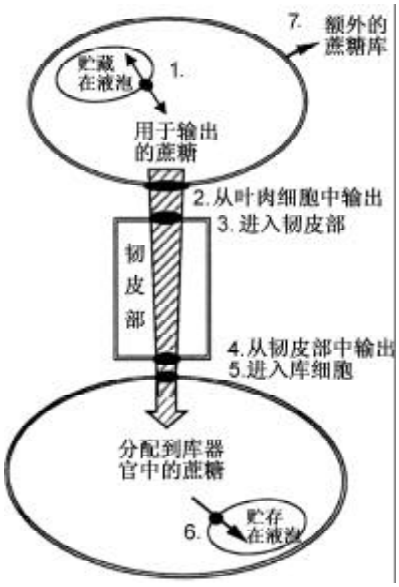


图2　蔗糖转运蛋白参与的跨膜运输

图中的大箭头表示蔗糖通过韧皮部由源器官(上部分)向库器官(下部分)的流动，数字代表植物体中不同类型的跨膜运输

Figure 2　Transmembrane steps mediated by a sucrose transporter (Lemoine, 2000)

The flow of sucrose from the source organ (upper part) to the sink organs (lower part) through the phloem is represented as a large arrow, and the numbers refer to the different events of membrane transport

trieval during phloem transport)**以及到达库组织时蔗糖的韧皮部卸载**(phloem unloading)，**其中有关***SUT***基因参与蔗糖的韧皮部装载方面的报道最多，实验证据也最充分。**

SUT **基因** *PmSUC2* (Gahrtz et al., 1994)**和** *AtSUC2*(Truernit and Sauer, 1995)**的启动子在筛管/伴胞复合体**(sieve element/companion cell complex, SE/CC)**中均有较强活性，这些是**SUT**具有韧皮部装载功能的早期实验证据。在许多植物小叶脉的韧皮部中，典型的小筛管分子周围总是围绕着大的伴胞，而这些伴胞又与临近的韧皮部薄壁细胞和叶肉细胞相向排列，因此推测韧皮部装载主要是通过小叶脉中的这些伴胞进行的。**

反义RNA**技术为***SUT***基因参与韧皮部装载提供了更直接的实验证据。在这些研究中，利用反义** RNA **下调马铃薯**(Kühn et al., 1996; Lemoine et al., 1996)**、烟草**(Bürkle et al., 1998)**和番茄** (Hackel et al., 2006) **的** *SUT1* **基因在韧皮部的表达水平，结果反义植株生长受阻，源叶中的碳水化合物不能有效输出、大量积累，而库组织则营养不良，造成转基因马铃薯植株的块茎和番茄植株的果实发育受阻、产量下降。这些结果表明，在韧皮部表达的**SUT**蛋白在碳水化合物分配中起关键作用。**

通过筛选拟南芥的T-DNA**插入突变体库**，Gottwald**等** (2000)**鉴定了**3**个在***AtSUC2***基因不同位点有**T-DNA**插入的突变体。这**3**个突变体的表型相像，在添加蔗糖的培养基上的生长状况与野生型植株无差别。但在不添加蔗糖时，纯合突变体植株要比野生型植株小，子叶透明发黄，初生根短小，并不能继续发育。将这些植株转入土壤中，它们发育比野生型慢，显示逆境表型，如在叶片积累花青素和不能产生可育种子。野生型植株在含蔗糖培养基上生长的时间越长，在转入土壤后生长就越好。从源叶中饲入放射性标记的蔗糖后，在野生型植株的库器官中发现有标记蔗糖的积累，而在突变体植株的相应器官中则检测不到标记蔗糖，表明蔗糖无法从突变体植株的叶片中输出。这些研究结果是** *SUT* **基因参与蔗糖韧皮部装载的最直接且最有说服力的实验证据。**

3.2　蔗糖的贮藏

SUT**参与蔗糖在库组织的贮藏。免疫定位显示**(Rae et al., 2005)，**甘蔗***ShSUT1***在叶片中的表达部位是内束鞘细胞和维管束薄壁细胞。而在茎部，该蛋白定位在维管束的周围细胞中，这些细胞随茎发育而木质化和栓化，形成质外体溶质移动的一个屏障，但示踪染料**(carboxyfluorescein)**可由韧皮部进入维管束外的贮藏薄壁细胞中，表明它们之间存在共质体联系。这些研究结果表明，***ShSUT1***可能参与甘蔗节间贮藏薄壁细胞与维管组织间的蔗糖分配。**

SUT **还参与蔗糖在源叶液泡中的贮藏。利用蛋白质组学的分析方法，**Endler**等** (2006)**鉴定了一种定位于大麦叶肉细胞液泡膜上的** *SUT* **基因** *HvSUT2***。蔗糖在叶肉细胞中合成后，会暂时贮存在液泡中。研究认为**

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

*HvSUT2*是介导蔗糖进出液泡的载体蛋白, 其生理学功能是负责蔗糖的液泡贮藏。研究同时发现, 拟南芥的AtSUT4也在叶肉细胞的液泡膜上有表达, 也属于一种液泡SUT, 参与拟南芥叶肉细胞中蔗糖的液泡贮藏。但以往研究(Weise et al., 2000)表明, AtSUT4主要在源叶小叶脉的伴胞中表达, 说明其主要功能仍是负责蔗糖的韧皮部装载。

3.3 库组织的蔗糖供给

一些*SUT*基因根本就不在韧皮部中表达, 而是在靠近韧皮部的细胞或库组织细胞中表达, 这些SUT可能主要负责库组织的蔗糖供给。拟南芥的AtSUC3(也称AtSUT2)除在韧皮部的筛分子中表达外, 在其它多种库细胞和组织中也表达且水平更高, 例如在防卫细胞、毛状体、萌发的花粉、根尖、发育的种皮和托叶中都有表达, 说明该基因除参与蔗糖的韧皮部装载外, 其主要功能可能是向这些库供给生长发育所需的蔗糖(Meyer et al., 2004)。*LjSUT4*的mRNA主要在百脉根的根部组织、根瘤的维管束鞘和内皮层细胞中表达(Flemetakis et al., 2003), 推测该*SUT*基因的主要功能是为根系和根瘤的生长发育提供蔗糖。大车前的PmSUC1 (Gahrtz et al., 1996)和烟草的NtSUT3 (Lemoine et al., 1999)仅仅或主要在花器官组织中表达, 因此这些蛋白并不参与韧皮部装载, 主要功能可能是为花器官发育供给蔗糖。

3.4 蔗糖信号感应与转运效率的调控

一些SUT蛋白除具有蔗糖转运功能外, 还可能参与蔗糖信号感应与转运调控。Frommer实验室(Barker et al., 2000; Schulze et al., 2000; Reinders et al., 2002)认为SUT2/SUC3类SUT(如AtSUT2/SUC3、LeSUT2和PmSUC3)可能作为一种通量感应蛋白来监测和控制蔗糖跨膜运输的速率, 他们的证据有: (1)该类基因具有低频密码子使用偏好性, 而酿酒酵母的己糖感应蛋白Ssylp、Rgt2p和Snf3p也具有同样的特性; (2)该类SUT的N端和中部环分别比其它SUT多近30和50个氨基酸, 这些氨基酸尤其是中部环中具有与蔗糖转运功能无关的高度保守的小结构域, 初步研究显示这些氨基酸可能参与调控植物的蔗糖转运活性; (3)携带LeSUT2或AtSUT2/SUC3的酵母表达载体并不能互补蔗糖转运酵母突变体的功能; (4)LeSUT2、LeSUT1和LeSUT4共定位在番茄的筛分子中, 这使得LeSUT2有可能直接与其它2种蛋白互作, 并控制它们的蔗糖转运活性与降解速率; (4)在酵母体内, 番茄LeSUT2和LeSUT1或LeSUT4, 以及拟南芥的AtSUT2/SUC3和AtSUC2或AtSUT4, 均可形成寡聚体, 这是该类SUT调控蔗糖转运活性所必需的; (5)在酵母体内, LeSUT2和StSUT1共表达时不影响SUT1对蔗糖的亲和力, 但会显著下调其蔗糖转运活性(Vmax下降10倍)。

Sauer实验室(Meyer et al., 2000; Barth et al., 2003)则认为SUT2/SUC3类SUT可能并不参与蔗糖感应与转运调控, 他们的证据是: (1)信号感应蛋白类转运载体(如酵母Snf3p和Rgtlp)并不是有效的转运载体, 但PmSUC3在酵母体内转运蔗糖的Km=5 mmol·L^{-1}, 这与主要的韧皮部装载SUT PmSUC2相近; (2)不同研究者对AtSUT2/SUC3类在酵母体内蔗糖转运能力的报道差别很大, Barker等(2000)发现这种SUT不能互补蔗糖转运酵母突变体的功能, 而Schulze等(2000)随后发现该种SUT在酵母体内也是有效的蔗糖转运载体, 其Km=11.7 mmol·L^{-1}, 而Meyer等(2000)报道相应的Km = 1.9 mmol·L^{-1}; (3)Barth认为SUT2/SUC3类SUT的低频密码子使用偏好性不能作为蔗糖感应蛋白的证据, 原因是尽管此类*SUT*基因的密码子偏好性低于其它*SUT*, 但仍与其它不具感应功能的膜转运蛋白基因相当; (4)PmSUC3与高亲和性PmSUC2细胞定位不一致, 在源叶中PmSUC3定位在筛分子中, 而PmSUC2定位在伴胞中, 在库叶中甚至检测不到PmSUC2在伴胞中的表达, 这样PmSUC3就不可能直接调控PmSUC2的活性; (5)除在源叶中表达外, PmSUC3主要在多种库组织包括根尖、胚和花粉管的筛分子中表达, 因此PmSUC3并不是一种蔗糖感应蛋白, 而是作为一种特化的SUT主要在库组织中起作用, 其主要功能是回收转运途径中泄露到质外体的蔗糖; (6)在拟南芥的T-DNA插入*AtSUC3*突变体中, 该基因不表达, 但突变体植株在正常生长条件下

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

无明显的表型变化, 表明作为植物体内独特的一类*SUT*基因, 其功能并不是必需的。

从两个实验室出示的实验证据看, 都缺乏能证明或排除SUT2/SUC3参与蔗糖信号感应与转运调控的可靠证据。正如 Plant Cell 杂志的新闻与综述栏目编辑 Eckardt (2003)的撰文所述, “SUT2/SUC3类蔗糖转运蛋白的功能: 争论仍在继续”。

3.5 其它小分子物质的转运

蔗糖吸收的竞争实验(Riesmeier et al., 1992; Gahrtz et al., 1994)显示, 除蔗糖外, SUT还可能转运麦芽糖。Ludwig 等 (2000)的研究发现, AtSUC5甚至还参与Vitamin H 的转运。

4 植物*SUT*基因功能的研究手段

在*SUT*基因的功能研究中应用了多种实验手段, 如免疫定位、反义 RNA 技术、酵母体内功能分析、启动子活性分析和 T-DNA 插入突变体筛选等。

4.1 酵母体内的表达分析

Frommer实验室(Riesmeier et al., 1992; Barker et al., 2000; Schulze et al., 2000; Reinders et al., 2002)和 Sauer 实验室(Meyer et al., 2000; Barth et al., 2003) 分别建立了用于 *SUT* 基因功能分析的酵母表达体系。利用这些体系可以研究 SUT 蔗糖吸收的动力学特性(Km, Vmax, 蔗糖吸收的最适pH值和温度)、蔗糖与质子的共转运特性、转运底物的特异性和蔗糖吸收的特异抑制剂等。利用酵母体系所获得的实验数据与利用植物叶盘、原生质体以及质膜囊泡做材料所获得的结果吻合。对克隆*SUT*基因进行酵母体内的表达分析, 现已成为 *SUT* 基因功能鉴定的一个重要内容。但要更精确的研究植物SUT的蔗糖/质子共转运特性, 还要借助于卵母细胞表达体系, 因为酵母细胞不适于做电化学分析。在研究 StSUT1(Boorer et al., 1996)和 AtSUC1 (Zhou et al., 1997)的蔗糖转运特性时, 已成功地利用了非洲爪蟾的卵母细胞表达体系。

4.2 RNA原位杂交、免疫定位与免疫电镜胶体金技术

基因产物(mRNA和蛋白)的组织和细胞定位分析是基因功能研究的重要内容(张忠恒等, 1998; 徐云远等, 2002)。在植物*SUT*基因的表达分析中, 多种实验技术如 RNA 原位杂交、免疫定位和免疫电镜胶体金技术都得到应用, 其中利用免疫定位进行SUT蛋白细胞定位的报道最多。每种植物中, *SUT*基因都以一个具有较高同源性的基因家族形式存在, 因此免疫定位要避免不同 SUT 成员间的免疫交叉反应。由于多数 SUT 蛋白的N端或中部环序列保守性较差, 多数研究(Barker et al., 2000; Weise et al., 2000; Barth et al., 2003; Knop et al., 2004)是根据这两部分序列人工合成15-22个氨基酸的寡肽, 将其与载体蛋白(匙孔血蓝蛋白或牛血清蛋白)相连后做抗原以制备抗体, 并与偶连有荧光素的二抗联合使用来检测 SUT 蛋白的细胞定位。

4.3 *SUT*基因的启动子活性分析

将*SUT*基因的启动子与报告基因(GUS或GFP)相连, 构建植物表达载体, 利用转基因植物对报告基因的表达进行检测, 以研究 SUT 基因启动子的表达活性。利用 GFP 作报告基因时, 因其会在具有大 SEL(size-exclusion limit)胞间连丝的细胞间移动(Imlau et al., 1999), 导致启动子活性定位不准确。Meyer 等 (2004)在研究 AtSUC3启动子表达活性时, 对AtSUT3-promoter::GFP 和AtSUC3-promoter::TM-GFP(将GFP与一段膜定位序列相连)转基因植株中 GFP 的表达进行了比较分析, 结果显示二者的确有差异。首先, 在维管束组织中后者的表达信号要强于前者, 主要原因可能是膜定位 GFP (TM-GFP)不随同化物流移动转运, 因而信号更集中; 其次, 在根尖组织中, TM-GFP植株的荧光信号完全集中在根尖的最外层细胞中, 而在GFP植株中荧光信号则分散到根尖外围的多层细胞中。

4.4 反义RNA技术

将*SUT*基因反向插入到组成型启动子或组织特异性启动子的下游, 然后获得转基因植株, 通过下调*SUT*基因

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

的表达，以研究特定 *SUT* 基因的功能。Hackel 等 (2006)获得了2个番茄*SUT*基因(*LeSUT1*和*LeSUT2*)的反义植株，结果这2种*SUT*基因的反义植株都不能正常结实，但研究发现产生同种结果的机理不同。不过，在利用反义RNA技术研究多基因家族中某个特定基因功能时有缺陷，因为很难保证仅特异性抑制所要研究的基因，而不会影响到与其有较高同源性的其它成员。

4.5 T-DNA插入突变体分析

筛选*SUT*基因的T-DNA插入突变体植株，并对突变体植株中 *SUT* 基因的表达、植株表型及相关生理生化特性进行分析，是研究特定*SUT*基因功能的最直接和最可靠的实验手段。如前所述，Gottwald 等 (2000)利用这种手段研究了拟南芥 *AtSUC2* 基因的功能。

5 巴西橡胶树的SUT

在巴西橡胶树中，大量糖类物质可有效的通过外质体转运到乳管中。Bouteau 等 (1999)通过同位素标记和电生理实验首次证明在乳管的原生质体膜上存在参与乳管糖吸收的糖 - 质子共转运系统(sugar-H^+ symport system)，其中，共转运体对蔗糖的亲和力为1 mmol·L^{-1}。但有关这些糖转运蛋白的分子特性及相应基因的功能尚未做研究。最近，我们实验室通过简并性 RT-PCR 和 RACE技术，首次从橡胶树不同组织中获得了6个*SUT*基因的全长 cDNA,分别命名为 *HbSUT1*、*HbSUT2A*、*HbSUT2B*、*HbSUT3*、*HbSUT4* 和 *HbSUT5*，其中前3个已提交 GenBank。基因的系统进化树分析表明，6个*HbSUT*基因被分聚为双子叶植物*SUT*基因的3种类型，即 *HbSUT1* 和 *HbSUT3* 被聚为 Dicot SUT1-type，*HbSUT2A* 和 *HbSUT2B* 聚为 Dicot SUT2-type，*HbSUT4* 和 *HbSUT5* 聚为 Dicot SUT4-type。同时发现，*HbSUT*基因与同为大戟科植物(木薯和蓖麻)*SUT*基因的进化距离最近，相应的氨基酸序列同源性在80%以上。相比而言，橡胶树的 *SUT* 基因与单子叶植物(小麦、大麦、水稻和玉米)的 *SUT* 基因在进化距离上则要远得多。

巴西橡胶树中，蔗糖是乳管系统进行新陈代谢、维持正常生理功能，尤其是合成天然橡胶的所需原料，因此与橡胶树的产胶能力密切相关。克隆橡胶树*SUT*基因并研究其功能，将为橡胶树中乳管蔗糖供给与调控的分子机理研究奠定基础，因此具有重要的理论意义与应用前景。

6 总结与展望

综上所述，植物*SUT*基因在植物光合产物(蔗糖)的转运与分配上起关键作用。同时，每种植物的 SUT 家族都由多个结构保守且彼此间有较高同源性的基因成员组成，它们的表达模式既有交叠又有不同，功能既有冗余又有不可替代性。人类对植物 *SUT* 基因功能的研究才刚刚起步。如果我们将来能准确解析每种植物中所有 *SUT* 基因的功能，那么就有可能进一步通过基因工程手段调控特定*SUT*基因的表达水平与转运活性，从而人为地控制蔗糖在不同库组织中的分配比例，最终让植物为人类产生最大的收获指数与经济效益。

参考文献

徐云远，种康，许智宏，谭克辉 (2002). RNA 原位杂交实用技术. **植物学通报 19**, 234 - 238.

张忠恒，郑易之，段晓刚，佟德娟 (1998). 戊二醛浓度对免疫电镜胶体金标记密度影响的定量分析. **植物学通报 15**(增刊), 116 - 118.

Ageorges 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 M, Elmer AM, Chao WS, Grimesa HD (2003). Identification and characterization of a sucrose transporter isolated from the developing cotyledons of soybean. *Arch Biochem Biophys* **409**, 243 - 250.

Aoki N, Scofield GN, Wang XD, Patrick JW, Offler CE, Furbank RT (2004). Expression and localization analysis of the wheat sucrose transporter TaSUT1 in vegetative tissues. *Planta* **219**, 176 - 184.

Aoki N, Hirose T, Takahashi S, Ono K, Ishimaru K, Ohsugi R (1999). Molecular cloning and expression analysis of a gene

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

for a sucrose transporter in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Physiol* **40**, 1072-1078.

Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfeld PR, Furbank RT (2003). The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol* **44**, 223-232.

Aoki N, Whitfeld 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**, 1375-1385.

Boorer KJ, Loo DDF, Frommer WB, Wright EM (1996). Transport mechanism of the cloned potato H^+/sucrose cotransporter StSUT1. *J Biol Chem* **271**, 25139-25144.

Bouteau F, Dellis O, Bousquet U, Rona JP (1999). Evidence of multiple sugar uptake across the plasma membrane of laticifer protoplasts from Hevea. *Bioelectrochem Bioenerg* **48**, 135-139.

Bürkle L, Hibberd JM, Quick WP, Kühn C, Hirner B, Frommer WB (1998). The H^+-sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar expurt from tobacco leaves. *Plant Physiol* **118**, 59-68.

Davies C, Wolf T, Robinson SP (1999). Three putative sucrose transporters are differentially expressed in grapevine tissues. *Plant Sci* **147**, 93-100.

Decourteix M, Alves G, Brunel N, Ameglio T, Guilliot A, Lemoine R, Petel G, Sakr S (2006). JrSUT1, a putative xylem sucrose transporter, could mediate sucrose influx into xylem parenchyma cells and be up-regulated by freeze-thaw cycles over the autumn-winter period in walnut tree (*Juglans regia* L.). *Plant Cell Environ* **29**, 36-47.

Eckardt NA (2003). The function of SUT2/SUC3 sucrose transporters: the debate continues. *Plant Cell* **14**, 1259-1262.

Endler A, Meyer S, Schelbert S, Schneider T, Weschke W, Peters SW, Keller F, Baginsky S, Martinoia E, Schmidt UG (2006). Identification of a vacuolar sucrose transporter in barley and Arabidopsis mesophyll cells by a tonoplast proteomic approach. *Plant Physiol* **141**, 196-207.

Etxeberria E, Baroja-Fernandez E, Munoz FJ, Pozueta-Romero J (2005). Sucrose-inducible endocytosis as a mechanism for nutrient uptake in heterotrophic plant cells. *Plant Cell Physiol* **46**, 474-481.

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, 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**, 93-100.

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.

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**, 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**, 180-192.

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.

Imlau A, Truernit E, Sauer N (1999). Cell-to-cell and long distance trafficking of the green fluorescent protein in the phloem and symplastic unloading of the protein into sink tissues. *Plant Cell* **11**, 309-322.

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, Quick WP, Schulz A, Riesmeier TW, Sonnewald U, Frommer WB (1996). Companion cell-specific inhibition of the potato sucrose transporter SUT1. *Plant Cell Environ* **19**, 1115-1123.

Lemoine R (2000). Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *BBA-Biomembranes* **1465**, 246-262.

Lemoine R, Burkle L, Barker L, Sakr S, Kuhn 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.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

Ludwig A, Stolz J, Sauer N (2000). Plant sucrose-H^+ symporters mediate the transport of vitamin H. *Plant J* **24**, 503-509.

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, Truernit E, Hümmer 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**, 1447-1456.

Rae AL, Perroux JM, Grof CPL (2005). Sucrose partionning between vascular bundles and storage parenchyma in the sugarcane stem: a potential role for the ShSUT1 sucrose transporter. *Planta* **220**, 817-825.

Reinders A, Schulze W, Kühn C, Barker L, Schulz A, Ward JM, Frommer WB (2002). Protein-protein interactions between sucrose transporters of different affinities colocalized in the same enucleate sieve element. *Plant Cell* **14**, 1567-1577.

Reinders A, Panshyshyn JA, Ward JM (2005). Analysis of transport activity of Arabidopsis sugar alcohol permease homolog AtPLT5. *J Biol Chem* **280**, 1594-1602.

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.

Sauer N, Ludwig A, Knoblauch A, Rothe P, Gahrtz 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**, 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.

Sivitz AB, Reinders A, Ward JM (2005). Analysis of the transport activity of barley sucrose transporter HvSUT1. *Plant Cell Physiol* **46**, 1666-1673.

Smeekens S (2000). Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **51**, 49-81.

Stadler R, Brandner J, Schulz A, Gahrtz M, Sauer N (1995). Phloem loading by the PmSUC2 sucrose carrier from Plantago major occurs into companion cells. *Plant Cell* **7**, 1545-1554.

The Arabidopsis Genome Initiative (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* **407**, 796-815.

Truernit E, Sauer N (1995). The promoter of the *Arabidopsis thaliana* SUC2 sucrose-H^+ symporter gene directs expression of β-glucuronidase to the phloem: evidence for phloem loading and unloading by SUC2. *Planta* **196**, 564-570.

Ward JM, Kühn C, Tegeder M, Frommer WB (1998). Sucrose transport in higher plants. *Int Rev Cytol* **178**, 41-71.

Weber H, Borisjuk L, Heim U, Sauer N, Wobus U (1997). A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a 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 J (2000). A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity is 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.

Yang Z, Zhang L, Diao F, Huang M, Wu N (2004). Sucrose regulates elongation of carrot somatic embryo radicles as a signal molecule. *Plant Mol Biol* **54**, 441-459.

Zhou J, Theodoulou F, Sauer N, Sanders D, Miller AJ (1997). A kinetic model with ordered cytoplasmic dissociation for SUC1, an Arabidopsis H^+/sucrose cotransporter expressed in *Xenopus oocytes*. *J Membr Biol* **159**, 113-125.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341

Sucrose Transporter Genes and Their Functions in Plants

Jiyan Qi, Jianghua Yang, Chaorong Tang*

Key Laboratory of Ministry of Agriculture for Tropical Crops Physiology, Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou 571737, China

Abstract In plants, sucrose is the major or even sole carbon source for long-distance transport and is both a source of carbon skeletons and energy for plant growth and development. Sucrose transmembrane events occur by means of a kind of carrier protein (i.e., sucrose transporter SUT), which then plays a critical role in phloem-mediated source-to-sink Sucrose transport and Sucrose uptake to sinks. Since the first identification and cloning of a *SUT* cDNA from spinach, many *SUT* cDNAs have been cloned and characterized in 34 different plant species, in both dicots and monocots. In each plant species, SUTs represent a medium-sized gene family, containing members with high amino acid identity but differences in kinetic properties, substrate specificity and expression patterns. In this paper, we review the advances in the past decade concerning different aspects of *SUT* genes, including classification and phylogeny, cellular localization and function, and research methods employed. Our preliminary results in the *SUT* genes of *Hevea brasiliensis* are also presented.

Key words cellular localization, function, methodology, sucrose transporter protein, transmembrane sucrose transport

Qi JY, Yang JH, Tang CR (2007). Sucrose transporter genes and their functions in plants. *Chin Bull Bot* **24**, 532–543.

* Author for correspondence. E-mail: chaorongtang@126.com

(责任编辑: 孙冬花)

第七届全国药用植物及植物药学术研讨会暨新疆第二届药用植物学国际学术研讨会会议

第七届全国药用植物及植物药学术研讨会暨新疆第二届药用植物国际学术研讨会定于2007年 8月3-5日在新疆乌鲁木齐市举行。本次学术会议由中国植物学会药用植物及植物药专业委员会和新疆植物学会主办, 新疆大学生命科学与技术学院承办。此次学术会议是一次涉及植物药和药用植物研究的学术交流盛会。本次会议由大会报告和分组学术报告组成。大会报告将邀请院士和知名专家学者就国内外中药、植物药和天然药物的最新研究动态, 学科前沿发展趋势和研究热点等做精彩的学术报告。组委会诚邀从事古植物学和相关学科研究的同仁参会交流。

通讯地址: **中国 新疆 乌鲁木齐市胜利路14号 新疆大学生命科学与技术学院**

联系人: **阿不都拉·阿巴斯　苏力坦·阿巴白克力**

联系方式：Tel：13579208499,13579829680; E-mail: abdulla@xju.edu.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-341