



综述 Reviews

植物SWEET家族糖转运蛋白及其上游调控因子

王洁, 吴叶蝶, 杨亚军, 王新超, 王璐*

中国农业科学院茶叶研究所, 国家茶树改良中心, 农业农村部特种经济动植物生物学与遗传育种重点实验室, 杭州310008

*通信作者(wanglu317@tricaas.com)

摘要: SWEET (sugars will eventually be exported transporter)是植物中一类重要的糖转运蛋白, 通过调控蔗糖、果糖、葡萄糖、半乳糖等糖类物质的跨膜运输, 介导植物根、茎、叶、花、果实、种子等器官中糖类物质的转运、积累和贮存, 以参与植物各组织的生长发育和逆境胁迫的响应等生理过程。近年来, 随着植物中SWEET蛋白功能的明晰, 其上游调控机制的研究逐渐增加, 其参与的调控网络也被逐步解析。本文总结了植物中SWEET蛋白的主要功能和近几年来其上游调控因子的研究进展, 并对SWEET基因家族的研究提出了展望, 旨在为进一步揭示SWEET糖转运蛋白的作用机制及其参与的分子调控网络提供参考。

关键词: 糖转运蛋白; 转录因子; 上游调控机制; SWEET基因

SWEET family sugar transporters and their upstream regulatory factors in plant

WANG Jie, WU Yedie, YANG Yajun, WANG Xinchao, WANG Lu*

Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Center for Tea Improvement, Key Laboratory of Biology, Genetics and Breeding of Special Economic Animals and Plants, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hangzhou 310008, China

*Corresponding author (wanglu317@tricaas.com)

Abstract: SWEET (sugars will eventually be exported transporter) proteins are important sugar transporters in plant. They mediate the transport, accumulation and storage of sugar substances in plant roots, stems, leaves, flowers, fruits and seeds by regulating the transmembrane transport of sugar substances including sucrose, fructose, glucose, galactose, so as to participate in the growth and development of plant tissues and the response to stress and other physiological processes. In recent years, with the identification of the function of SWEET protein in plant, research on its upstream regulation mechanism has been gradually increased, and the regulatory network involving SWEET protein has been gradually clarified. In this review, we summarize the progress of the functions of SWEET proteins and their upstream regulatory factors in plant. We also present the prospect of research on the SWEET gene family, which may facilitate further exploration of the regulatory mechanism of SWEET transporters in plant.

Key words: sugar transporter; transcription factor; upstream regulatory mechanism; SWEET gene

收稿 2023-06-08 修定 2023-11-29

资助 国家自然科学基金(32072630)和国家现代农业(茶叶)产业技术体系绿茶品种改良岗位(CARS-19-01A)。

糖是植物中一类重要的化合物,主要来源于植物叶片的光合作用。植物通过膜上的糖转运蛋白经长距离运输,将糖运输到各个库组织进行存储和利用。目前在植物中发现的糖转运蛋白主要有3种:单糖转运蛋白(monosaccharide transporter, MST)、蔗糖转运蛋白(sucrose transporters, SUT/SUC)以及双向糖转运蛋白(sugars will eventually be exported transporter, SWEET) (黄成等2022)。与其他糖转运蛋白相比, SWEET蛋白不依赖于环境质子梯度,主要沿顺浓度梯度运输糖(Baker等2012)。SWEET蛋白在植物中具有介导蔗糖、果糖、葡萄糖、半乳糖、激素等物质跨膜运输的功能。拟南芥AtSWEET10~15蛋白和水稻OsSWEET11~14蛋白可以跨质膜转运蔗糖(Chen等2012)。拟南芥中定位于液泡膜上的AtSWEET16/17通过介导液泡中果糖的输出参与叶片中果糖水平的调控(Chardon等2013; Klemens等2013)。水稻中定位于液泡膜上的OsSWEET2b蛋白及棉花和番茄中定位于细胞质膜上的GhSWEET42、SlSWEET1a/7a/14蛋白均参与葡萄糖的转运(Ho等2019; Sun等2021; Tao等2015; Zhang等2021)。水稻中定位于细胞质膜上的OsSWEET5能转运半乳糖(Zhou等2014)。

转录因子能识别并结合基因上游启动子区的顺式作用元件,调控基因的表达,从而参与植物胁迫的响应和生长发育。SWEET蛋白通过介导植物中糖类化合物的跨膜运输和贮存,在植物生长发育、衰老、耐受胁迫等生理过程中发挥重要的作用。自2010年被成功鉴定开始,植物SWEET蛋白的功能得到了广泛研究(Ji等2022),近几年其上游调控机制也被逐步解晰,本文综述了SWEET家族基因的主要功能及其上游调控因子的研究进展,为深入研究植物中SWEET糖转运体的作用机制及其参与的分子调控网络提供参考。

1 SWEET基因家族

SWEET基因广泛存在于生物体内,Chen等(2010)首先从拟南芥膜蛋白数据库Aramemnon中筛选出编码未表征的多聚膜蛋白基因作为候选基因,将候选基因与高灵敏葡萄糖荧光共振能量传感器在内源性葡萄糖摄取活性较低的细胞和内质

网腔中共表达,由此鉴定出拟南芥中17个SWEET家族糖转运蛋白。随后通过同源基因家族鉴定,在其他物种中也陆续鉴定到了SWEET基因家族成员,如水稻中21个(Braun 2012),玉米中24个(Liu等2022b),葡萄中17个(Chong等2014),茶树中13个(Wang等2018)等。植物中SWEET蛋白的二级结构具有7个跨膜 α -螺旋结构域(α -helical transmembrane domain, TM), N端和C端分别是一个较为保守的3-TMs的串联单位,它们中间是一个保守性较低的TM,由此形成3-1-3的对称结构(Chen等2010)。

最初是在拟南芥中利用人HEK293T细胞表达体系鉴定到参与葡萄糖转运的AtSWEET蛋白(Chen等2010)。随后,其他植物中SWEET蛋白的糖转运功能也逐渐被鉴定。通过在酵母己糖转运体缺失突变体EBY.VW4000中表达特定的SWEET基因的方法(Wieczorke等1999),鉴定到茶树CsSWEET1a参与葡萄糖、蔗糖和半乳糖转运, CsSWEET1b参与半乳糖转运, CsSWEET17参与葡萄糖、蔗糖、果糖、半乳糖和甘露糖转运(Wang等2018);水稻OsSWEET1b、OsSWEET4、OsSWEET5和OsSWEET15参与半乳糖转运等(Yuan和Wang 2013)。但酵母系统不适用于非细胞膜定位的SWEET的糖转运能力鉴定,Chen等(2015)使用该系统无法检测液泡膜定位蛋白AtSWEET2的己糖转运能力。对于液泡膜定位的SWEET蛋白,更多地采用液泡分离或非洲爪蟾卵母细胞表达体系来进行糖转运能力鉴定。Guo等(2014)通过分离AtSWEET17过表达植株的液泡,在 ^{14}C 同位素标记的蔗糖、葡萄糖和果糖中进行吸收测定实验,发现AtSWEET17能沿浓度梯度特异地将果糖转入液泡;检测表达了AtSWEET16蛋白的爪蟾卵母细胞对 ^{14}C 同位素标记的蔗糖、葡萄糖和果糖的吸收,发现AtSWEET16可以转运葡萄糖、果糖和蔗糖(Klemens等2013)。

2 SWEET家族参与多种生物学过程

糖在植物各类生命过程中发挥着积极的作用,参与糖转运过程的SWEET基因家族成员丰富,在不同组织、器官和发育阶段基因的表达模式有所不同。在植物各器官中,部分SWEET基因高效表达,

不仅参与植物光合作用产生的糖类物质的转运,也参与各组织的形成发育过程。在逆境条件下,包括干旱、高温、低温、盐胁迫等所致的非生物胁迫和病原物等造成的生物胁迫中,植物通过调控SWEET的表达来调节体内糖的含量、亚细胞水平上的糖分布或调控糖转运来维持渗透压平衡,从而应对逆境胁迫。此外,SWEET蛋白家族在植物适应环境的过程中可能向多功能性发生了进化,在植物激素的跨膜转运过程中也发挥了重要的作用(Radchuk等2023)。

2.1 参与植物生长发育

2.1.1 参与根、茎、叶发育

在糖转运蛋白的作用下,叶片光合作用产生的糖类物质经韧皮部的装载运输,由源端运输到根、茎、花、果实等库器官,参与各库器官的形态建成。拟南芥中定位于韧皮部细胞的AtSWEET11/12能转运蔗糖从韧皮部薄壁细胞中流出到韧皮部质外体中,促进蔗糖从源端叶片输出(Chen等2012)。定位于液泡膜上AtSWEET17通过介导果糖的跨膜双向转运,在控制拟南芥叶片和根部细胞果糖的水平、维持溶质果糖稳态、响应代谢需求中发挥了重要作用(Chardon等2013; Guo等2014)。水稻中的OsSWEET14在侧根发育过程中发挥作用,OsSWEET14突变导致水稻侧根发育减弱,但具体调控机制还有待解析(马来2016)。SWEET蛋白在植物营养生长过程中通过调控糖的跨膜转运,参与介导各器官细胞中糖的水平,说明了SWEET蛋白在满足植物营养生长对糖需要的过程中发挥了重要作用。

MdSWEET1在苹果茎中的表达量最高,且其表达量约为根中的7.5倍(路静等2019);在茶树的茎中,CsSWEET1a/1b/2a/2b/2c/3/9b/16/17均有表达;甘蔗的茎中,SsSWEET1a/4a/4b均有表达,其中SsSWEET2a主要在未成熟茎中表达,SsSWEET13c主要在成熟过程中和已成熟的茎中表达(Hu等2018)。这些研究结果说明SWEET基因在植物茎的糖类物质运输和积累中也发挥了一定的功能,但目前还没有系统的功能鉴定和机制解析。

2.1.2 参与花、果实、种子发育

植物在生殖生长过程中形成花、果实、种子

等器官所需的大量碳水化合物主要由叶片的光合作用提供,SWEET基因家族在此过程中发挥了重要作用。相比营养器官,更多的SWEET基因在生殖器官中表达,并且呈现更高的表达水平。茶树中13个CsSWEETs基因在花中均有较高的表达量,有12个CsSWEETs基因在种子中表达,而只有9个CsSWEETs基因在成熟叶片中表达,其中CsSWEET15基因仅在生殖器官中特异且较高水平表达(Wang等2018);拟南芥中有8个AtSWEET基因主要在花中表达(Moriyama等2006);在水稻花或穗的生殖生长过程中,至少有6个OsSWEETs基因具有较高的表达水平(Yuan和Wang 2013);ZmSWEET3/7在玉米花须中特异表达(李明等2022)。SWEET基因家族在生殖器官中的大量表达,暗示了SWEET蛋白不仅具有长距离从源端运输糖至库端的功能,也参与了植物生殖生长和生殖器官的形成过程。

目前花中SWEET的功能研究主要集中在水稻和拟南芥中,如在水稻的花粉发育过程中,抑制OsSWEET11基因会使小孢子在单细胞花粉粒阶段停止发育,从而导致花粉退化、水稻植株育性降低或不育(Yuan和Wang 2013);OsSWEET11b在花药的维管束中表达,通过介导蔗糖的转运来影响雄配子的育性(Wu等2022)。拟南芥中,AtSWEET9在蜜腺中具有较高的表达水平,蔗糖在蜜腺薄壁组织中合成,通过AtSWEET9分泌到细胞外空间(Lin等2014);AtSWEET10基因影响拟南芥开花时间相关基因在茎尖的表达,继而影响茎尖分生组织形成花的过程(Andrés等2020)。这些研究表明SWEET基因家族在植物成花的多个阶段发挥了作用,不仅影响花粉、花药等形成过程,也参与介导植物的开花时间。

糖是果实中的重要组成成分,其含量、组成等与果实的成熟度、口感风味等品质性状有直接关系。SWEET在果实生长、成熟过程的糖类物质积累和运输中发挥了重要的作用。苹果中9个MdSWEETs基因在果实发育过程中高表达,其中MdSWEET9b和MdSWEET15a显著促进了成熟苹果中果实糖分的积累(Zhen等2023);在柑橘、梨、葡萄等果实中,CitSWEET6、PuSWEET15、VvSWEET15等蛋白促进果实中糖的代谢、积累和转运,从而

在提高果实的甜度中也发挥了重要的作用(Fang等2023; Li等2020; Andrés等2020)。

种子的形成需要充足的营养物质,糖类和脂质是种子中重要的贮藏物质,为种子萌发和胚的生长发育提供能量。研究表明部分*SWEET*基因在种子中高表达,影响种子中糖类、脂质等营养物质的含量,决定种子的性状,参与种子的形成过程。如大豆中的*GmSWEET10a*正向调节种子大小,并影响种子中油和蛋白质的含量(Duan等2022);拟南芥中*AtSWEET10*和*AtSWEET11*将糖转运入种子,从而影响种子中蔗糖的含量(Spies等2022)。

2.1.3 介导激素的运输

激素的生物合成、代谢和信号传导介导了植物生长发育和环境应答等重要过程,其中合成的激素需要借助转运蛋白运输到植物各细胞和器官中发挥作用。除了转运糖类物质,*SWEET*家族中的部分蛋白也能转运激素。在水稻营养期,赤霉素(gibberellic acid, GA)的前体物质GA₂₀由OsGA20-ox1蛋白产生,*OsGA20ox1*与*OsSWEET3a*均在幼苗中胚轴的韧皮部表达,*OsSWEET3a*介导韧皮部中产生的GA₂₀向芽中转运,而后芽中的*OsGA3ox2*将GA₂₀转化为有生物活性的GA₁(Morii等2020)。*AtSWEET13*和*AtSWEET14*主要在拟南芥花的雄蕊中表达,*AtSWEET13/14*通过介导细胞对GA的吸收,影响细胞中GA的水平,从而调控成花过程中花药的开裂(Kanno等2016)。*HvSWEET11b*蛋白在大麦籽粒灌浆过程中参与细胞分裂素和糖的跨膜转运,且其转运2种物质的能力互不影响,在籽粒灌浆过程中*HvSWEET11b*的敲除影响细胞数量和核内复制,同时会降低成熟籽粒中淀粉和蛋白质的含量,导致谷物胚乳减小而形成较小的大麦籽粒(Radchuk等2023)。*OsSWEET5*是一种半乳糖转运蛋白,其过表达水稻在苗期表现出生长迟缓和早衰的表型,植株中糖和生长素水平均发生了较大的变化,转基因植物的生长素水平较低,且生长素信号传导和易位受到抑制,暗示*OsSWEET5*可能在糖与生长素串联之间发挥了作用,从而影响生长素的转运(Zhou等2014)。

2.2 参与植物逆境胁迫响应

2.2.1 生物胁迫响应

生物胁迫通常是由于病害、虫害和杂草等各

种生物因素感染和竞争,对植物生长和生存造成不利影响。由于糖是各类生物的主要能源物质,病菌感染植物后常摄取植物中的糖来供给它们的生长发育和繁殖。研究表明,部分病原体感染植物时,可以激活植物中*SWEET*的表达,促进植物细胞糖类物质的分泌和合成,从而保证病菌的生长和繁殖,影响病菌的毒力(Cox等2017),因此植物在遭受生物胁迫时,*SWEET*基因通过介导细胞中糖的水平来影响病菌的生长和植株对病菌的抗性。如当遭受立枯丝核菌侵染时,*OsSWEET2a*和*OsSWEET3a*被激活,促进糖从细胞质内向质外转运,为立枯丝核菌提供更多的糖,加速病菌的入侵,负调控水稻对纹枯病抗性(Yang等2022);而*OsSWEET14*会降低细胞中糖的含量,抑制立枯丝核菌的生长,从而正向调节水稻对纹枯病的抗性(Kim等2021)。

2.2.2 非生物胁迫响应

植物始终暴露在各种各样的环境中,由于其不可移动,极易受到环境中各类非生物胁迫的危害,如干旱、涝害、盐胁迫、低温和重金属胁迫等。细胞的渗透平衡调节作用对植物响应非生物胁迫十分重要。蔗糖是光合产物从源向库运输和分配的主要形式,也是植物各组织中渗透调节的关键物质之一。当植物遭受非生物胁迫时,通过改变*SWEET*基因的表达可以改变糖在细胞内的含量与分布,参与逆境胁迫下的渗透调节,从而响应非生物胁迫。在干旱和盐胁迫条件下,*OsSWEET13*和*OsSWEET15*在水稻根和叶片中的诱导表达能调节蔗糖的转运和分布,以响应非生物胁迫(Mathan等2021)。在涝害条件下,拟南芥中*AtSWEET10*介导糖类物质的代谢和转运,提高拟南芥抵抗涝害的能力(Phukan等2018)。低温条件下,茶树CsSWEET16通过调控液泡膜内外的果糖分布、CsSWEET1a和CsSWEET17通过介导质膜内外的糖转运来增强转基因拟南芥的抗冻性(Wang等2018; Yao等2020)。百合LoSWEET14可以通过提高淀粉、可溶性糖和蔗糖的含量,提高植株耐受干旱、低温和盐胁迫的能力(Zeng等2022)。小麦TaSWEET14正向调节植株对镉胁迫的耐受性,同时也会影响小麦籽粒中的镉积累(Liu等2022a)。

3 SWEET基因的表达调控

3.1 转录因子调控

顺式作用元件是指位于基因上游的特定DNA序列, 含有转录因子结合的特定位点, 从而参与调控基因的转录水平和转录时间等。*SWEET*基因的启动子区有丰富的顺式作用元件, 转录因子通过结合这些元件来直接且精密地调控*SWEET*基因的转录, 从而介导*SWEET*基因在不同的时间和空间表达, 使其在植物生长发育和应对逆境胁迫等生命过程中发挥重要作用。烟草*NtSWEET*基因家族中的多数成员含有低温胁迫响应元件LTR, 光响应元件MRE、ACTC-motif, 干旱响应元件MBS, 激素相关的水杨酸响应元件SARE、生长素响应元件TGA-element、赤霉素响应元件TATC-element、脱落酸(abscisic acid, ABA)响应元件ABRE, 以及调控植物发育的元件如参与种子发育的Y-element等(徐馨等2022)。番茄*SisSWEET7a/11b/12c/14*上游启动子都包含与光响应相关的顺式作用元件Box4、与胚乳发育有关的Skn-1_motif, 以及响应真菌诱导的Box-W1 (侯典承2018)。苹果*MdSWEET*基因家族启动子区含有大量的核心元件(CAAT-box和TA-TA-box)、光响应元件以及与激素和应激响应相关的元件(Nie等2022)。茶树*CsSWEETs*基因上游启动子区存在糖信号相关的元件和多种与低温、ABA、干旱和盐等胁迫相关的元件(Wang等2018)。植物中的转录因子正是通过与*SWEET*基因上游这些顺式作用元件结合, 激活或抑制*SWEET*基因的表达, 从而参与植物的各项生理过程。

3.1.1 调控生长发育

*SWEET*启动子上有许多与生长发育相关的顺式作用元件, 这些元件在调控植物光形态建成和暗形态建成过程中发挥了重要的作用。在甘蔗中, 通过酵母单杂交鉴定到了20个与*SsSWEET13c*基因启动子结合的转录因子, 这些转录因子能正调控或负调控*SsSWEET13c*基因的表达, 从而参与叶基部到叶尖的梯度发育和昼夜节律的调控, 但作者仅对这些转录因子与*SsSWEET13c*基因的表达模式进行了分析, 具体的调控机制并不清楚(Hua等2022)。植物开花受多种环境因素调节, 包括春化

作用、糖、光周期、年龄等, 在拟南芥中, 开花的正调节因子FT (FLOWERING LOCUS T)能诱导*AtSWEET10*转录编码双向蔗糖转运蛋白, 在长光周期下, FT的靶基因*SOC1* (*suppressor of constans overexpression 1*)会激活*AtSWEET10*的转录, 从而导致拟南芥早花以及开花时间相关基因在茎尖转录水平的增高(Andrés等2020)。

转录因子与顺式作用元件的结合对植物各组织中糖分、蛋白和油脂等物质的转运和积累过程也有一定影响。在果实中, ABA信号传导因子Md-bZIP23/46与MdWRKY9的相互作用, 能显著促进MdWRKY9与*MdSWEET9b*启动子上的W-box相结合, 激活*MdSWEET9b*的表达, 促进苹果中糖分的积累(Zhang等2023)。柑橘中, CitSUS5蛋白促进蔗糖裂解为己糖, 转录因子CitZAT5能与果糖转运蛋白编码基因*CitSWEET6*和*CitSUS5*的启动子结合, 正向调节其表达, 从而促进柑橘果实中蔗糖的代谢、己糖的积累和转运(Fang等2023)。梨中的PuWRKY31转录因子与*PuSWEET15*的启动子结合并诱导其表达, 促进梨果实中蔗糖的积累(Li等2020)。葡萄中的转录因子VvMYB15与*VvSWEET15*的启动子结合并激活其表达, 诱导果实中糖的积累从而产生更甜的葡萄浆果(Andrés等2020)。在种子中, 大豆的GmST05可能通过调节*GmSWEET10a*的转录, 正向调节种子大小, 并影响种子中油和蛋白质的含量, 但Duan等(2022)仅分析了过表达*GmST05*植株中*GmSWEET10a*的转录, 未对*GmST05*调控*GmSWEET10a*的具体机制进行解析。拟南芥转录因子AtHB23与AtPHL1在茎-果荚结点处发生互作, 并可能通过激活*AtSWEET10*和*AtSWEET11*促进糖向种子运输, 当这些转录因子缺失时会导致蔗糖向种子运输的延迟, 同时会降低脂质的含量(Spies等2022)。

3.1.2 调控胁迫响应

植物在进化过程中, 会形成一些平时活性低但在一定刺激下会高效响应的启动子, 当植物面临外界的不利条件时, 一些转录因子与相应的启动子结合高效影响基因的转录, 从而调控植物的逆境响应。水稻中的OsDOF11通过与*OsSWEET14*的启动子结合, 激活*OsSWEET14*的表达、降低细

胞中糖的水平、提高水稻抵抗纹枯病的能力(Kim等2021)。立枯丝核菌侵染水稻后,其分泌的蛋白AOS2与水稻中的转录因子OsWRKY53和OsGT1互作形成复合物,激活OsSWEET2a和OsSWEET3a从胞内转出糖供给病原菌,提高病菌的毒性(Yang等2022)。干旱和盐胁迫条件下,水稻中ABA的水平增加,ABA响应的转录因子OsbZIP72能直接结合OsSWEET13和OsSWEET15的启动子,诱导其在水稻根和叶片中的表达,调节蔗糖的转运和分布,以响应非生物胁迫(Mathan等2021)。在正常条件下,拟南芥中的转录因子AtHB24与AtSWEET11启动子结合,诱导其表达,维持根系生长所需的蔗糖供应;而在盐胁迫条件下,E3泛素连接酶AtPUB30泛素化和降解转录因子AtHB24,下调AtSWEET11的表达,减少根部的蔗糖供应,抑制根系的生长,从而提高植株在盐胁迫条件下的耐受性(Wang等2023)。涝害条件下,拟南芥中的转录因子AtRAP2-4通过与AtSWEET10启动子上的DRE/GCC和DRE box两个顺式作用元件结合,调控糖类物质的代谢和转运,提高拟南芥抵抗涝害的能力(Phukan等2018)。百合LoABF2转录因子与LoSWEET14启动子的ABRE元件结合,激活LoSWEET14基因的表达,影响百合球茎中糖的转运,打破休眠,改变地下和地上组织之间的源库关系,进一步增强百合抵抗非生物胁迫的能力(Zeng等2022)。这些研究表明,转录因子通过结合SWEET启动子中相应的顺式作用元件发挥作用,激活或抑制SWEET基因的表达,影响SWEET蛋白的水平和其转运糖的能力,调控植物对逆境胁迫的响应。

3.2 蛋白水平调控

SWEET家族基因除了在转录水平上被转录因子调控参与植物各类生物过程,在蛋白水平上,通过翻译后修饰或蛋白之间的相互作用,SWEET蛋白也受到形式多样的调控。在干旱条件下,ABA会激活蛋白激酶AtSnRK2,磷酸化AtSWEET11/12,这种磷酸化作用增强了AtSWEET的寡聚化和蔗糖转运活性,从而促进植物根中蔗糖含量的升高,改善干旱胁迫下根系的生长,提高植株的根冠比和抗旱性(Chen等2022)。水稻中的MATE转运蛋白OsGFD1能与糖转运蛋白发生互作介导碳水化合

物的分配,通过与OsSWEET4蛋白互作控制水稻的籽粒灌浆期,通过与OsSUT2蛋白互作调节籽粒大小,OsGFD1与OsSWEET4和OsSUT2协同控制水稻中每穗的粒数(Sun等2023)。在马铃薯中,蔗糖的运输形式能调节块茎的形成,在块茎形成过程中,块茎信号蛋白SP6A与蔗糖转运体SWEET11b蛋白发生互作,阻止蔗糖向质外体渗漏,从而促进蔗糖通过胞间连丝进行共质体转运(Abelenda等2019)。

4 总结和展望

本文对SWEET基因在植物生命过程中的主要功能及其上游转录因子的分子调控机制进行了综述(图1)。SWEET蛋白作为植物中糖类和激素等物质的转运蛋白,通过介导细胞和组织中这些物质的跨膜转运,影响植物根、茎、叶、花、果实、种子的生长发育以及植物应对逆境胁迫的能力。在植物各器官的生长发育过程中,SWEET介导糖类物质从源端叶片到库的运输,控制植物叶片中糖的流出从而调控叶片和其他组织细胞中糖的水平,以满足各器官代谢的需求和维持糖的稳态。而在植物遭受逆境胁迫时,SWEET通过调节糖的含量、在亚细胞水平上的分布,影响细胞中的渗透平衡,以应对环境中的逆境胁迫与维持植物生存和生长。

目前关于SWEET蛋白的糖转运功能已相对明晰,较多研究证明其介导各组织器官生长发育过程的糖转运和存储,但植物在生长发育各阶段的基因表达存在动态变化,SWEET基因如何被精确调控以介导植物的生长发育还有待进一步研究,如SWEET是如何影响侧根的生长以及其在根茎叶等组织中受哪些因子调控?

当植物遭受逆境胁迫时,SWEET的转运能力在转录因子或蛋白修饰的调控下发生改变,植物的糖稳态发生变化以适应逆境胁迫。植物如何通过调控SWEET来平衡逆境响应和正常生长对糖的需求,还有待进一步解析。基因对逆境胁迫的响应往往是快速且精确的,SWEET在植物应对逆境过程中有广泛的响应,暗示该基因家族与植物的抗逆性有较大的关系,因此对SWEET在逆境中的功

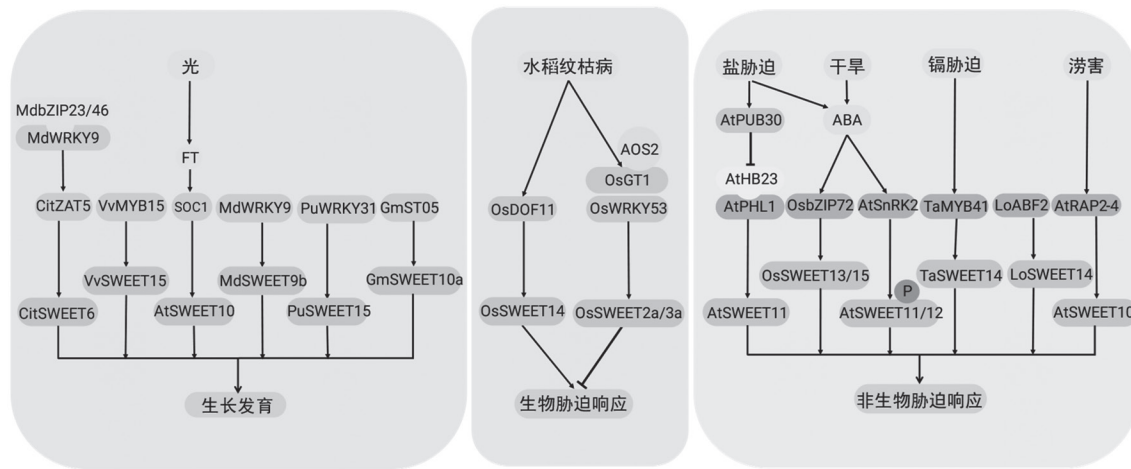


图1 植物SWEET蛋白上游调控网络

Fig. 1 Upstream regulatory network of plant SWEET protein

能及其上游调控机制的研究对作物抗逆育种也有着重要意义。

目前SWEET基因家族的研究主要集中在水稻、拟南芥等模式植物中,如SWEET参与花的生长发育相关的研究仅在拟南芥和水稻中相对详细,而在其他物种中的研究较少,但SWEET蛋白在不同物种中的功能并非高度保守,如CsSWEET17与AtSWEET17的亚细胞定位不同(Chardon等2013; Yao等2020),因而非模式植物中SWEET基因的功能有待深入研究。此外,植物在进化过程中,为适应不同的生长环境以及不同植物的生长需要,基因必然向多功能性进化,如水稻中的OsSWEET3a作为赤霉素和葡萄糖的双重转运蛋白在幼苗中发挥作用(Morii等2020),SWEET蛋白是否参与其他物质的运输有待进一步研究。

蛋白水平上的研究有利于进一步解析SWEET的功能,在植物生长过程中或遭受胁迫时,SWEET蛋白的修饰与其他蛋白的互作可以介导糖类的转运,从而参与植物的生命进程,但目前植物中SWEET的研究主要集中在转录水平和功能鉴定上,而翻译后修饰以及蛋白互作的研究相对较少,还需要进一步探索。

参考文献(References)

Abelenda JA, Bergonzi S, Oortwijn M, et al (2019). Source-

sink regulation is mediated by interaction of an FT homolog with a SWEET protein in potato. *Curr Biol*, 29 (7): 1178–1186

Andrés F, Kinoshita A, Kalluri N, et al (2020). The sugar transporter SWEET10 acts downstream of *FLOWERING LOCUS T* during floral transition of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 53

Baker RF, Leach KA, Braun DM (2012). SWEET as sugar: new sucrose effluxers in plants. *Mol Plant*, 5 (4): 766–768

Braun DM (2012). SWEET! The pathway is complete. *Science*, 335 (6065): 173–174

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 HY, Huh JH, Yu YC, et al (2015). The *Arabidopsis* vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection. *Plant J*, 83 (6): 1046–1058

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

Chen Q, Hu T, Li X, et al (2022). Phosphorylation of SWEET sucrose transporters regulates plant root: shoot ratio under drought. *Nat Plants*, 8 (1): 68–77

Chong J, Piron MC, 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

- Cox KL, Meng F, Wilkins KE, et al (2017). TAL effector driven induction of a *SWEET* gene confers susceptibility to bacterial blight of cotton. *Nat Commun*, 8 (1): 15588
- Duan Z, Zhang M, Zhang Z, et al (2022). Natural allelic variation of *GmSTO5* controlling seed size and quality in soybean. *Plant Biotechnol J*, 20 (9): 1807–1818
- Fang H, Shi Y, Liu S, et al (2023). The transcription factor CitZAT5 modifies sugar accumulation and hexose proportion in citrus fruit. *Plant Physiol*, 192 (3): 1858–1876
- 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
- Ho LH, Klemens PAW, Neuhaus HE, et al (2019). *S/SWEET1a* is involved in glucose import to young leaves in tomato plants. *J Exp Bot*, 70 (12): 3241–3254
- Hou DC (2018). Promoter activity analysis and subcellular localization of four *S/SWEETs* genes in tomato (dissertation). Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [侯典承(2018). 番茄*S/SWEETs*基因的启动子活性分析及亚细胞定位(学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学]
- Hu W, Hua X, Zhang Q, et al (2018). New insights into the evolution and functional divergence of the SWEET family in *Saccharum* based on comparative genomics. *BMC Plant Biol*, 18 (1): 270
- Hua X, Shen Q, Li Y, et al (2022). Functional characterization and analysis of transcriptional regulation of sugar transporter *SWEET13c* in sugarcane *Saccharum spontaneum*. *BMC Plant Biol*, 22 (1): 363
- Huang C, Li XN, Li SY, et al (2022). Research progress of plant *SWEET* gene family. *Chin Agric Sci Bull*, 38 (17): 17–26 (in Chinese with English abstract) [黄成, 李旭楠, 李诗燕等(2022). 植物*SWEET*基因家族的研究进展. 中国农学通报, 38 (17): 17–26]
- Ji J, Yang L, Fang Z, et al (2022). Plant SWEET family of sugar transporters: structure, evolution and biological functions. *Biomolecules*, 12 (2): 205
- Kanno Y, Oikawa T, Chiba Y, et al (2016). AtSWEET13 and AtSWEET14 regulate gibberellin-mediated physiological processes. *Nat Commun*, 7: 13245
- Kim P, Xue CY, Song HD, et al (2021). Tissue-specific activation of *DOF11* promotes rice resistance to sheath blight disease and increases grain weight via activation of *SWEET14*. *Plant Biotechnol J*, 19 (3): 409–411
- Klemens PA, Patzke K, Deitmer J, et al (2013). Overexpression of the vacuolar sugar carrier *AtSWEET16* modifies germination, growth, and stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (3): 1338–1352
- Li M, Zheng DZ, Hao LD, et al (2022). Genome-wide identification and analysis of *SWEET* gene family in maize. *Mol Plant Breed*, 1–11 (in Chinese with English abstract) [李明, 郑德志, 郝立冬等(2022). 玉米*SWEET*基因家族的全基因组鉴定与分析. 分子植物育种, 1–11, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221031.1009.008.html>]
- Li X, Guo W, Li J, et al (2020). Histone acetylation at the promoter for the transcription factor PuWRKY31 affects sucrose accumulation in pear fruit. *Plant Physiol*, 182 (4): 2035–2046
- Lin IW, Sossó D, Chen LQ, et al (2014). Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature*, 508 (7497): 546–549
- Liu X, Wang H, Tang H, et al (2022a). *TaSWEET14* confers low cadmium accumulation in wheat and is regulated by TaMYB41. *Environ Exp Bot*, 201: 104992
- Liu Z, Fan H, Ma Z (2022b). Comparison of *SWEET* gene family between maize and foxtail millet through genomic, transcriptomic, and proteomic analyses. *Plant Genome*, 15 (3): e20226
- Lu J, Ma QJ, Kang H, et al (2019). Ectopic expressing *MdSWEET1* in tomato enhanced salt tolerance. *Acta Hort Sin*, 46 (3): 433–443 (in Chinese with English abstract) [路静, 马齐军, 康慧等(2019). 苹果糖转运蛋白基因 *MdSWEET1* 在番茄中异源表达提高其耐盐性. 园艺学报, 46 (3): 433–443]
- Ma L (2016). Functional analysis of sucrose transporter genes *OsSWEET11* and *OsSWEET14* in rice (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [马来(2016). 水稻蔗糖转运蛋白 *OsSWEET11* 和 *OsSWEET14* 功能的研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Mathan J, Singh A, Ranjan A (2021). Sucrose transport in response to drought and salt stress involves ABA-mediated induction of *OsSWEET13* and *OsSWEET15* in rice. *Physiol Plant*, 171 (4): 620–637
- Morii M, Sugihara A, Takehara S, et al (2020). The dual function of *OsSWEET3a* as a gibberellin and glucose transporter is important for young shoot development in rice. *Plant Cell Physiol*, 61 (11): 1935–1945
- Moriyama EN, Strope PK, Opiyo SO, et al (2006). Mining the *Arabidopsis thaliana* genome for highly-divergent seven transmembrane receptors. *genome Biol*, 7 (10): R96
- Nie P, Xu G, Yu B, et al (2022). Genome-wide identification and expression profiling reveal the potential functions of the *SWEET* gene family during the sink organ development period in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Agronomy*, 12 (8): 1747
- Phukan UJ, Jeena GS, Tripathi V, et al (2018). MaRAP2-4, a waterlogging-responsive ERF from *Mentha*, regulates bidirectional sugar transporter *AtSWEET10* to modulate

- stress response in *Arabidopsis*. *Plant Biotechnol J*, 16 (1): 221–233
- Radchuk V, Belew ZM, Gundel A, et al (2023). SWEET11b transports both sugar and cytokinin in developing barley grains. *Plant Cell*, 35 (6): 2186–2207
- Spies FP, Raineri J, Miguel VN, et al (2022). The *Arabidopsis* transcription factors AtPHL1 and AtHB23 act together promoting carbohydrate transport from pedicel-silique nodes to seeds. *Plant Sci*, 315: 111133
- Sun C, Wang Y, Yang X, et al (2023). MATE transporter GFD1 cooperates with sugar transporters, mediates carbohydrate partitioning and controls grain-filling duration, grain size and number in rice. *Plant Biotechnol J*, 21 (3): 621–634
- Sun M, Zhang Z, Ren Z, et al (2021). The GhSWEET42 glucose transporter participates in *Verticillium dahliae* infection in cotton. *Front Plant Sci*, 12: 690754
- Tao Y, Cheung LS, Li S, et al (2015). Structure of a eukaryotic SWEET transporter in a homotrimeric complex. *Nature*, 527 (7577): 259–263
- Wang L, Yao L, Hao X, et al (2018). Tea plant SWEET transporters: expression profiling, sugar transport, and the involvement of CsSWEET16 in modifying cold tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 96 (6): 577–592
- Wang Y, Zhao H, Xu L, et al (2023). PUB30-mediated down-regulation of the HB24-SWEET11 module is involved in root growth inhibition under salt stress by attenuating sucrose supply in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 237 (5): 1667–1683
- Wieczorke R, Krampe S, Weierstall T, et al (1999). Concurrent knock-out of at least 20 transporter genes is required to block uptake of hexoses in *Saccharomyces cerevisiae*. *FEBS Lett*, 464 (3): 123–128
- Wu LB, Eom JS, Isoda R, et al (2022). *OsSWEET11b*, a potential sixth leaf blight susceptibility gene involved in sugar transport-dependent male fertility. *New Phytol*, 234 (3): 975–989
- Xu X, Li J, Li ZF, et al (2023). Identification and expression analysis of *SWEET* gene family in *Nicotiana tabacum*. *Acta Tab Sin*, 29 (2): 67–78 (in Chinese with English abstract) [徐馨, 李晶, 李泽锋等(2023). 普通烟草*SWEET*基因家族的鉴定与表达分析. *中国烟草学报*, 29 (2): 67–78]
- Yang S, Fu Y, Zhang Y, et al (2022). *Rhizoctonia solani* transcriptional activator interacts with rice WRKY53 and grassy tiller 1 to activate SWEET transporters for nutrition. *J Adv Res*, 50: 1–12
- Yao L, Ding C, Hao X, et al (2020). CsSWEET1a and CsSWEET17 mediate growth and freezing tolerance by promoting sugar transport across the plasma membrane. *Plant Cell Physiol*, 61 (9): 1669–1682
- Yuan M, Wang S (2013). Rice MtN3/saliva/SWEET family genes and their homologs in cellular organisms. *Mol Plant*, 6 (3): 665–674
- Zeng Z, Lyu T, Lyu Y (2022). *LoSWEET14*, a sugar transporter in Lily, is regulated by transcription factor *LoABF2* to participate in the ABA signaling pathway and enhance tolerance to multiple abiotic stresses in tobacco. *Int J Mol Sci*, 23: 15093
- Zhang S, Wang H, Wang T, et al (2023). Absciscic acid and regulation of the sugar transporter gene *MdSWEET9b* promote apple sugar accumulation. *Plant Physiol*, 192 (3): 2081–2101
- Zhang X, Feng C, Wang M, et al (2021). Plasma membrane-localized SISWEET7a and SISWEET14 regulate sugar transport and storage in tomato fruits. *Hortic Res*, 8 (1): 186
- Zhen Q, Fang T, Peng Q, et al (2018). Developing gene-tagged molecular markers for evaluation of genetic association of apple *SWEET* genes with fruit sugar accumulation. *Hortic Res*, 5: 14
- Zhou Y, Liu L, Huang W, et al (2014). Overexpression of *OsSWEET5* in rice causes growth retardation and precocious senescence. *PLOS One*, 9 (4): e94210