

陈 军,周 平,王朝海,等. 马铃薯糖转运蛋白系统进化关系分析和顺式调控元件鉴定[J]. 江苏农业科学,2020,48(8):56-62.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.08.010

马铃薯糖转运蛋白系统进化关系分析和顺式调控元件鉴定

陈 军,周 平,王朝海,陆 燚,梁振娟,王宗明,吴 显,李晓川

(贵州省毕节市农业科学研究所,贵州毕节 551700)

摘要:利用 Clustal 和 MEGA 6 程序进行序列分析,建立了 54 个马铃薯糖转运子之间以及它们与其他物种中的同源蛋白的进化关系。利用 PLACE 程序鉴定了 42 个糖转运子的顺式调控元件。此研究结果有利于对马铃薯糖转运子加深理解,从而挑选出提高马铃薯经济性的位点。

关键词:马铃薯;糖转运子;基因组;系统进化关系;顺式调控元件

中图分类号: S532.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)08-0056-07

在先前的研究中,通过序列比对在马铃薯基因组中共鉴定出了 54 个糖转运蛋白基因^[1],它们分别归属于 8 个基因家族,包括蔗糖转运蛋白(SUC 或

SUT)家族、糖转运蛋白(STP)家族、糖促进蛋白(SFP)家族、多元醇/单糖转运蛋白(PMT)家族、肌醇转运蛋白(INT)家族、质体葡萄糖转运蛋白(pGlcT)家族、液泡单糖转运蛋白(TMT)家族、液泡葡萄糖转运蛋白(VGT)家族。在本研究中,使用系统进化分析的方法,在每个家族内,将马铃薯与其他植物的糖转运子进行了对比进化关系的分析。同时,为了研究调控糖转运子基因的信号传导,也调查了它们的启动子序列,分析了位于启动子中的顺式调控元件。

收稿日期:2019-03-25

基金项目:贵州省科技计划(编号:黔科合基础[2019]1002)、黔科合基础[2016]1003);现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-10-ES23)。

作者简介:陈 军(1971—),男,研究实习员,研究方向为马铃薯遗传育种。E-mail:jevenlee111@aliyun.com。

通信作者:李晓川,博士,研究实习员,研究方向为马铃薯遗传育种。E-mail:475383510@qq.com。

browning regulatory networks in *Luffa cylindrica* [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1):16242.

[2] An J, Yin M, Zhang Q, et al. Genome survey sequencing of *Luffa cylindrica* L. and microsatellite high resolution melting (SSR-HRM) analysis for genetic relationship of *Luffa* genotypes [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(9):1942.

[3] 朱海生,刘建汀,陈敏氢,等. 丝瓜铜锌超氧化物歧化酶 Cu/Zn-SOD 基因家族的克隆与表达分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(17):3386-3399.

[4] Kalia R K, Rai M K, Kalia S, et al. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants [J]. Euphytica, 2011, 177(3):309-334.

[5] Birendra, Kumar, Umesh, et al. Identification of EST-SSRs and molecular diversity analysis in *Mentha piperita* [J]. The Crop Journal, 2015, 3(4):335-342.

[6] 李 丽,张万清,刘 玲,等. SSR 标记对甜瓜品种纯度和真实性的鉴定[J]. 分子植物育种, 2015, 13(11):2522-2530.

[7] 石星星,纪小红,张 磊,等. 利用 SSR 标记鉴定结球甘蓝杂交

种真实性及纯度[J]. 分子植物育种, 2015, 13(2):331-337.

[8] 叶新如,朱海生,温庆放,等. 丝瓜 SRAP 反应体系的建立与优化 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(3):673-678.

[9] 李海梅,沈 佳,赵 娟,等. 黄瓜线粒体基因组 SSR 标记开发及其在种子纯度鉴定中的应用[J]. 南京农业大学学报, 2015, 38(5):764-771.

[10] 周志成,王惠林,王贤磊,等. SSR 标记鉴定甜瓜品种‘红月亮’种子纯度[J]. 中国瓜菜, 2014, 27(1):21-24.

[11] 李 阳,范梦伟,季晓坤,等. 利用 SSR 技术鉴定玉米杂交种“家佳荣 2 号”的种子纯度[J]. 西南农业学报, 2018, 31(7):1349-1354.

[12] 崔兴华,韩毅科,杜胜利,等. 黄瓜新品种‘津优 401’种子纯度的 SSR 鉴定[J]. 中国瓜菜, 2015, 28(3):38-39, 45.

[13] 江汉民,文正华,刘莉莉,等. SSR 分子标记鉴定青花菜杂交种‘津青一号’的纯度[J]. 天津农业科学, 2016, 22(12):57-59, 63.

[14] 陈 琛,庄 木,李康宁,等. 甘蓝 EST-SSR 标记的开发与应用[J]. 园艺学报, 2010, 37(2):221-228.

1 材料与方法

1.1 糖转运子基因的鉴定

鉴定的糖转运子基因,使用在地址 <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> 的 BLASTp 工具,以每个家族中马铃薯糖转运子的蛋白序列作为查询序列,鉴定出各作物物种的糖转运子基因^[2]。

1.2 多序列比对及系统进化分析

将鉴定出来的糖转运子的氨基酸序列应用 Clustal Omega 在线服务器(<http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalo/>)进行多序列比对^[3]。进化树利用 MEGA 6 软件的 Neighbor - Joining 参数,经过计算 1 000 次^[4]。根据系统进化分析将糖转运子基因划分为不同的家族。

1.3 启动子序列分析

从马铃薯基因组中截取 54 个糖转运子基因上游 2 kb 的基因启动子序列,并利用植物启动子顺式调控元件数据库 (PLACE; <http://www.dna.affrc.go.jp/PLACE/index.html>),搜索糖转运子基因启动子序列上的顺式调控元件。

2 结果与分析

2.1 马铃薯糖转运子成员在其他植物中同源蛋白的系统进化分析

2.1.1 蔗糖转运家族 3 个马铃薯蔗糖转运蛋白特性都被较详细地鉴定,它们定位于筛细胞的细胞膜^[5-8](图 1 - A)。SUT 家庭成员确定为蔗糖和 H⁺ 的协同转运子^[9-11]。但特性各不相同,StSUT1 对蔗糖有高亲和力,但转运力较弱,StSUT4 对蔗糖有低亲和力,但转运力强,同时 StSUT4 受光周期调控,而 SUT2 位于胞浆区的环状结构是糖的传感器,受糖的诱导^[5,12-13]。同时,三者有形成聚合体的能力,三者可能聚合形成的寡聚体具有执行蔗糖运输的功能^[8]。

2.1.2 糖转运蛋白家族 除了来源于拟南芥中的 STP 外,一些茄科植物中的 STP 也被鉴定^[14]。番茄 STP 命名为 LeHT1 ~ LeHT3 或 SlSTP1 ~ SlSTP3。SlSTP1 和 SlSTP2 在酵母中是能量依赖性的葡萄糖转运蛋白^[15-16]。5 个马铃薯的 STPs (StSTP1、StSTP2、StSTP3、StSTP15 和 StSTP16) 与 SlSTP1 属同一分支。它们与 AtSTP1 和 VvHT1 是在 2 个亲缘关系很近的单独分支(图 1 - B)。AtSTP1 是在酵母中显示葡萄糖转运活性^[17]。基于基因表达分析和原

位杂交试验的基础上,VvHT1 被认为在早期葡萄果实发育中运输己糖^[18-19],而 StSTP1 在叶子和匍匐茎中表达量较高。

StSTP5 同番茄、拟南芥、水稻和葡萄唯一的 STP 存在于一个单独的分支。在这个分支中,VvHT5 可能将碳水化合物供给到生物胁迫下的组织^[20]。同样,AtSTP13 表达被认为在真菌感染中与细胞程序性死亡是相关的^[21]。当 AtSTP13 过表达时还影响植物的生长和氮含量^[22]。而 StSTP5 在生物胁迫中表达水平显著提高,暗示了它在其中的功能。

StSTP6、StSTP7 和 StSTP19 同在酵母中没有表现出糖运输活动的 SlSTP3、AtSTP7 和 VvHT3 在同一分支^[14,23-24]。蛋白质 StSTP8、StSTP17 和 StSTP20 与 VvHT4 和 AtSTP3 形成一个单独的分支。VvHT4 在酵母中表达时表现出己糖转运活性^[23]。AtSTP3 是低亲和力和葡萄糖转运蛋白,可能还有其他己糖作为底物^[25]。另一个分支是由 StSTP9 与 OsMST1、AtSTP5 和 VvHT2 组成。在酵母表达 OsMST1 和 AtSTP5 未见葡萄糖转运活性^[26]。StSTP4 同 AtSTP4、AtSTP9 和 AtSTP11 一起。在这个分支中,AtSTP9 和 AtSTP11 分别在拟南芥花粉中显示己糖转运活性^[27-28]。其他拟南芥花粉特异性 STP (AtSTP2 和 AtSTP6) 与 StSTP10 - StSTP14 以及 StSTP18 聚集在一起^[29-30]。StSTP4、StSTP10、StSTP11 以及 StSTP12 在 RNA - seq 数据库中都在雄蕊中显示较高水平的表达。

2.1.3 糖促进蛋白家族 SFP 家族的创始成员 (AtERD6) 在脱水和冷应激过程中表达,但缺乏转运活性的证据^[31]。而 StSFP6 在热胁迫下的相对表达水平有 10 倍的提高,提示 StSFP6 可能参与植物抗逆过程。在拟南芥中,AtSFP1 和 AtSFP2 也没有作为转运蛋白活性的证据^[32]。最近,研究 ERD6 - like 家族的另一名成员 AtESL1,表明 ERD6 - like 家族成员能促进葡萄糖和一系列其他己糖的扩散^[33]。然而,没有马铃薯的 SFP 蛋白(也没有葡萄蛋白及番茄 SFP 蛋白)与这些拟南芥的 SFP 聚集在同一分支,暗示这些 SFP 在这些物种具有不同的功能(图 1 - C)。

2.1.4 多元醇/单糖转运蛋白 在拟南芥中,找到了 6 个 PMT 转运蛋白。AtPMT5 在各种组织转运非特定的多元醇、己糖和戊糖转运(图 1 - D)^[34-35]。AtPMT1 和 AtPMT2 转运木糖醇和果糖并在发育中的木质部和花粉表达^[36]。2 种定位于韧皮部细胞

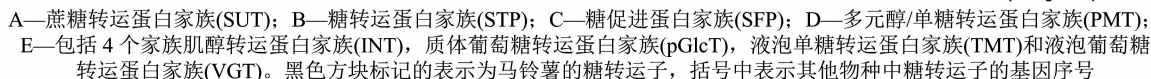


图1 8个糖转运子家族的系统进化关系

膜的芹菜 PMT 蛋白被确定为甘露醇和 H^+ 的协同转运子, StPMT3 和 StPMT4 与这两者相近^[37-38]。PcSOT1 和 PcSOT2 发现在桃樱(酸樱桃)的储存组织转运山梨醇^[39]。在苹果源叶的韧皮部,检测到 3 种 PMT(MdSOT3 - MdSOT5) 的表达^[40]。在大车前(车前草)的韧皮部有 2 种 PMT 表达 StPMT6 与这 2 种 PMT 在同一分支^[41]。

2.1.5 其他糖转运蛋白家族 肌醇转运蛋白是在冰叶日中花的单倍体中首次表征出来的^[42]。随后从拟南芥中鉴定出了 3 种 INT 基因。AtINT1 编码 myo - 肌醇转运蛋白并定位到液泡膜^[43], 而 AtINT2 和 AtINT4 则定位到细胞膜^[44-45]。

在植物中,质体定位的 pGlcT 首先在菠菜中被发现,可能的作用是在夜间从叶绿体输出淀粉分解产物^[46]。最近也利用拟南芥基因敲除突变体 AtpGlcT 获得了类似的结果^[47]。可以推测,降解的淀粉有利于果实含糖量。从质体导出淀粉分解产物的能力让 pGlcT 蛋白成为进一步研究果实糖分积累的潜在蛋白^[48]。在橄榄树中,1 个 pGlcT 型蛋白在果实发育期间表达^[49]。马铃薯 StpGlcT1 发现与 AtpGlcT 及 OepGlcT 在同一分支,而 StpGlcT1 在成熟的果实中有高水平的表达。StpGlcT2 被发现与 OsGMST1 序列相似度高,OsGMST1 的敲除导致对高盐条件的耐受性降低和略有减少葡萄糖和果糖的含量。在水稻中,OsGMST1 被证明定位在高尔基体^[50]。而 AtSGB1 作为 G 蛋白 BETA1 的抑制子与 StpGlcT4 有更高的相似性^[51]。

到目前为止,已经从拟南芥和水稻中鉴定出 TMT。在拟南芥中,AtTMT1 和 AtTMT2 定位在液泡膜,表现出葡萄糖或果糖/ H^+ 逆向运输蛋白的活性,将糖输入到液泡^[52-54]。类似的结果也在水稻 OsTMT1 和 OsTMT2 中获得^[55]。但拟南芥 TMT 能在转录水平对环境刺激作出反应,如冷胁迫,而水稻 TMT 则没有。

在拟南芥中只有一个 VGT 经过鉴定^[56]。在酵母和拟南芥原生质体中,AtVGT1 定位于液泡膜中证明具有向液泡中输入葡萄糖的功能,并且在 ATP 供能下小程度地输入果糖分到液泡中。

2.2 糖转运子基因转录调控的顺式作用元件

从马铃薯基因组中截取 54 个糖转运子基因上游 2 kb 的基因启动子序列,但由于其他基因的 ORF 出现在糖转运子基因启动子区域内或者由于测序结果的空缺(gap),有 3 个基因 *StSUT4* (494 个碱基

对)、*StSFP4* (756 个碱基对) 和 *StINT1* (1 417 个碱基对),所得到的启动子序列短于 2 kb。

经过 PLACE 程序分析,得到的糖转运子的顺式作用元件经分类并用于比较。42 种常见的顺式调控元件,普遍存在于 54 个糖转运子的启动子区域,其中 16 种顺式调控元件存在于所有糖转运子的启动子,4 种顺式调控元件(BIHD1OS、EBOXBNNAPA、MYCCONSUSAT 和 WBOXATNPRI) 只在 3 个较短的基因启动子(*StSUT4*、*StSFP4* 和 *StINT1*) 中缺失,6 种顺式调控元件只在 1 个基因启动子中缺失(表 1)。

此外,有些顺式序列(如 DOFCOREZM)高度重复,在 54 个基因的启动子区域显示多达 1 937 份。这些共同的顺式作用元件能在不同的植物器官影响基因表达,如叶,芽,根,种子和花(花粉)。它们还响应以不同的植物激素(脱落酸、赤霉素、乙烯、细胞分裂素),以及对许多环境因素(光、二氧化碳、生物和非生物胁迫),主要是存在于叶片和芽的多个顺式作用元件序列(EBOXBNNAPA、GATABOX、GT1CONSUSAT、GTGANTG10、IBOXCORE) 需要通过光进行转录调控,这与糖转运子在光合作用器官和储存器官之间转运糖是一致的。

3 结论

在本研究中,利用之前鉴定得到的 54 个糖转化蛋白,利用系统进化分析的方法,在每个家族内,将马铃薯与其他植物的糖转运子进行了对比进化关系的分析,分析了与糖转化蛋白序列类似的蛋白功能。同时,研究了调控糖转运子基因的信号传导,调查了它们的启动子序列,分析了位于启动子中的顺式调控元件,以期为进一步分析糖转运子的具体功能提供理论基础。

参考文献:

- [1] 李晓川,周平,王朝海. 马铃薯糖转运蛋白家族的全基因组鉴定和表达分析[J]. 江苏农业科学,2017,45(12):24-27.
- [2] Xu X, Pan S K, Cheng S F, et al. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato[J]. Nature, 2011, 475: 189-195.
- [3] Sievers F, Wilm A, Dineen D, et al. Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega[J]. Molecular Systems Biology, 2011, 7: 539.
- [4] Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0[J]. Molecular Biology and Evolution, 2013, 30(12): 2725-2729.
- [5] Barker L, Kühn C, Weise A, et al. SUT2, a putative sucrose sensor in

表 1 马铃薯糖转运子基因启动子上鉴定到的潜在共同顺式调控因子

顺式调控元件名称	序列	调控反应条件或部位	缺失该顺式调控元件的基因启动子
ARR1AT	NGATT	细胞分裂素应激	
−300ELEMENT	TGHAAARK	种子、存储蛋白质	<i>StSTP13</i> 、 <i>StPMT4</i> 、 <i>StINT3</i>
ACGTATERD1	ACGT	脱水应激和暗诱导衰老	<i>StSTP16</i> 、 <i>StINT2</i>
ANAERO1CONSENSUS	AAACAAA	厌氧诱导	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP19</i> 、 <i>StSFP4</i> 、 <i>StSFP7</i> 、 <i>StPMT2</i> 、 <i>StPMT3</i> 、 <i>StpGlcT2</i>
BIHD1OS	TGTCA	抗病反应	<i>StSFP4</i>
BOXIINTPATPB	ATAGAA	NCII 启动子	<i>StSFP4</i> 、 <i>StSFP8</i> 、 <i>StPMT1</i> 、 <i>StPMT2</i> 、 <i>StPMT9</i> 、 <i>StINT3</i> 、 <i>StpGlcT3</i> 、 <i>StpGlcT4</i>
CACTFTPPCA1	YACT	C ₄ 植物	
CARGCW8GAT	CWWWWWWWWG	MADS 域蛋白结合位点	<i>StSUT2</i> 、 <i>StSTP2</i> 、 <i>StSTP14</i> 、 <i>StSFP4</i>
CCAATBOX1	CCAAT	热休克蛋白基因应激	<i>StPMT6</i> 、 <i>StSFP7</i> 、 <i>StSUT4</i>
CPBCSPOR	TATTAG	细胞分裂素应激	<i>StPMT1</i> 、 <i>StSFP7</i> 、 <i>StSTP6</i> 、 <i>StSUT4</i>
CURECORECR	GTAC	铜和氧应激	
DOFCOREZM	AAAG	碳代谢、叶	
EBOXBNNAPA	CANNTG	光应激、ABA 应激、种子	<i>StSUT4</i>
EECCRCAHI	GANTTNC	CO ₂ 应激	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP11</i> 、 <i>StSTP12</i>
<i>GATABOX</i>	<i>GATA</i>	光应激、叶、芽	
<i>GT1CONSENSUS</i>	<i>GRWAAW</i>	光应激、叶、芽	
<i>GTGANTG10</i>	<i>GTGA</i>	花粉	
<i>IBOXCORE</i>	<i>GATAA</i>	光应激、叶、芽	
<i>INRNTPSADB</i>	<i>YTCANTYY</i>	光应激	<i>StSTP7</i>
MYBIAT	WAACCA	MYB 识别位点	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP7</i> 、 <i>StSFP4</i> 、 <i>StSFP8</i> 、 <i>StSFP10</i>
MYBCORE	CNGTTR	MYB 结合位点	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP9</i> 、 <i>StSTP17</i> 、 <i>StPMT8</i>
MYBST1	GGATA	MYB 结合位点	<i>StSFP1</i> 、 <i>StSFP3</i> 、 <i>StPMT6</i>
MYCCONSENSUSAT	CANNTG	ABA、非生物胁迫	<i>StSUT4</i>
NODCON1GM	AAAGAT	根瘤	<i>StSUT1</i> 、 <i>StSUT2</i> 、 <i>StSUT4</i>
NODCON2GM	CTCTT	根瘤	
OSE1ROOTNODULE	AAAGAT	根瘤	<i>StSUT1</i> 、 <i>StSUT2</i> 、 <i>StSUT4</i> 、 <i>StSFP2</i>
OSE2ROOTNODULE	CTCTT	根瘤	
POLASIG1	AATAAA	PolyA 识别	
POLASIG2	AATTAAA	PolyA 识别	<i>StSUT1</i> 、 <i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP17</i> 、 <i>StPMT1</i>
POLASIG3	AATAAT	PolyA 识别	
POLLEN1LELAT52	AGAAA	花粉	
PYRIMIDINEBOXOSRAMY1A	CCTTTT	糖抑制、种子	<i>StSTP2</i> 、 <i>StSFP8</i> 、 <i>StSFP10</i> 、 <i>StINT3</i> 、 <i>StVGT1</i>
RAV1AAT	CAACA	根、莲座叶	<i>StSUT4</i> 、 <i>StPMT7</i>
ROOTMOTIFTAPOX1	ATATT	根	
SEF4MOTIFGM7S	RTTTTTR	种子、存储蛋白质	<i>StSUT2</i>
TAAAGSTKST1	TAAAG	Dof 结合位点	
WBOXATNPRI	TTGAC	疾病抗性	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSFP4</i> 、 <i>StINT1</i>
WBOXHVISO1	TGACT	糖	<i>StSUT4</i> 、 <i>StSTP3</i> 、 <i>StSTP4</i> 、 <i>StpGlcT3</i>
WBOXNTERF3	TGACY	受伤应激、ERF3 结合位点	<i>StSTP4</i>
WRKY71OS	TGAC	GA 阻遏位点、ABA 应激	

sieve elements[J]. The Plant Cell,2000,12(7):1153–1164.

[6] Kühn C, Franceschi V R, Schulz A, et al. Macromolecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements[J]. Science, 1997, 275 (534): 1298 – 1300.

[7] Weise A, Barker L, Kühn C, et al. A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants[J]. The Plant Cell,2000,12(8):

- 1345 – 1355.
- [8] Reinders A, Schulze W, Kühn C, et al. Protein – protein interactions between sucrose transporters of different affinities colocalized in the same enucleate sieve element [J]. The Plant Cell, 2002, 14 (7) : 1567 – 1577.
- [9] Kühn C, Grof C P. Sucrose transporters of higher plants [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13 (3) : 288 – 298.
- [10] Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters [J]. FEBS Letters, 2007, 581 (12) : 2309 – 2317.
- [11] Shiratake K. Genetics of sugar transporters [J]. Genes, Genomes, Genomics, 2007, 1 : 73 – 80
- [12] Boorer K J, Loo D D, Frommer W B, et al. Transport mechanism of the cloned potato H^{+} /sucrose cotransporter StSUT1 [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1996, 271 (41) : 25139 – 25144.
- [13] Chincinska I, Gier K, Krügel U, et al. Photoperiodic regulation of the sucrose transporter StSUT4 affects the expression of circadian – regulated genes and ethylene production [J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4 : 26.
- [14] Buettner M. The arabidopsis sugar transporter (AtSTP) family: an update [J]. Plant Biology, 2010, 12 (1) : 35 – 41.
- [15] Reuscher S, Akiyama M, Yasuda T, et al. The sugar transporter inventory of tomato: Genome – Wide identification and expression analysis [J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55 (6) : 1123 – 1141.
- [16] Gear M L, McPhillips M L, Patrick J W, et al. Hexose transporters of tomato: molecular cloning, expression analysis and functional characterization [J]. Plant Molecular Biology, 2000, 44 : 687 – 697
- [17] Sauer N, Friedländer K, Gräml – Wicke U. Primary structure, genomic organization and heterologous expression of a glucose transporter from *Arabidopsis thaliana* [J]. The EMBO Journal, 1990, 9 (10) : 3045 – 3050.
- [18] Fillion L, Ageorges A, Picaud S, et al. Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry [J]. Plant Physiology, 1999, 120 (4) : 1083 – 1094.
- [19] Vignault C, Vachaud M, Cakir B, et al. VvHT1 encodes a monosaccharide transporter expressed in the conducting complex of the grape berry phloem [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56 (415) : 1409 – 1418.
- [20] Hayes M A, Feechan A, Dry I B. Involvement of abscisic acid in the coordinated regulation of a stress – inducible hexose transporter (VvHT5) and a cell wall invertase in grapevine in response to biotrophic fungal infection [J]. Plant Physiology, 2010, 153 (1) : 211 – 221.
- [21] Norholm M H, Nour – Eldin H H, Brodersen P, et al. Expression of the arabidopsis high – affinity hexose transporter STP13 correlates with programmed cell death [J]. FEBS Letters, 2006, 580 (9) : 2381 – 2387.
- [22] Schofield R A, Bi Y M, Kant S, et al. Over – expression of STP13, a hexose transporter, improves plant growth and nitrogen use in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32 (3) : 271 – 285.
- [23] Hayes M A, Davies C, Dry I B. Isolation, functional characterization, and expression analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) hexose transporters: differential roles in sink and source tissues [J]. J Exp Bot, 2007, 58 : 1985 – 1997
- [24] McCurdy D W, Dibley S, Cahyanegara R, et al. Functional characterization and RNAi – mediated suppression reveals roles for hexose transporters in sugar accumulation by tomato fruit [J]. Molecular plant, 2010, 3 (6) : 1049 – 1063.
- [25] Buttner M, Truernit E, Baier K, et al. AtSTP3, a green leaf – specific, low affinity monosaccharide – H^{+} symporter of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell and Environment, 2000, 23 (2) : 175 – 184.
- [26] Toyofuku K, Kasahara M, Yamaguchi J. Characterization and expression of monosaccharide transporters (OsMSTs) in rice [J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41 : 94 – 947
- [27] Schneidereit A, Scholz – Starke J, Büttner M. Functional characterization and expression analyses of the glucose – specific AtSTP9 monosaccharide transporter in pollen of *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2003, 133 (1) : 182 – 190.
- [28] Schneidereit A, Scholz – Starke J, Sauer N, et al. AtSTP11, a pollen tube – specific monosaccharide transporter in *Arabidopsis* [J]. Planta, 2005, 221 (1) : 48 – 55.
- [29] Truernit E, Stadler R, Baier K, et al. A male gametophyte – specific monosaccharide transporter in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 1999, 17 (2) : 191 – 201.
- [30] Scholz – Starke J, Büttner M, Sauer N. AtSTP6, a new pollen – specific H^{+} – monosaccharide symporter from *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2003, 131 (1) : 70 – 77.
- [31] Kiyosue T, Abe H, Yamaguchi – Shinozaki K, et al. ERD6, a cDNA clone for an early dehydration – induced gene of *Arabidopsis*, encodes a putative sugar transporter [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1998, 1370 (2) : 187 – 191.
- [32] Quirino B F, Reiter W D, Amasino R D. One of two tandem *Arabidopsis* genes homologous to monosaccharide transporters is senescence – associated [J]. Plant Molecular Biology, 2001, 46 (4) : 447 – 457.
- [33] Yamada K, Osakabe Y, Mizoi J, et al. Functional analysis of an *Arabidopsis thaliana* abiotic stress – inducible facilitated diffusion transporter for monosaccharides [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2010, 285 (2) : 1138 – 1146.
- [34] Reinders A, Panshyshyn J A, Ward J M. Analysis of transport activity of *Arabidopsis* sugar alcohol permease homolog AtPLT5 [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2005, 280 (2) : 1594 – 1602.
- [35] Klepek Y – S, Geiger D, Stadler R, et al. *Arabidopsis* POLYOL TRANSPORTER 5, a new member of the monosaccharide transporter – like superfamily, mediates H^{+} – symport of numerous substrates, including myoinositol, glycerol, and ribose [J]. Plant Cell, 2005, 17 : 204 – 218
- [36] Klepek Y S, Volke M, Konrad K R, et al. *Arabidopsis thaliana* POLYOL/MONOSACCHARIDE TRANSPORTERS 1 and 2: fructose and xylitol/ H^{+} symporters in pollen and young xylem cells [J].

- Journal of Experimental Botany, 2010, 61 (2) : 537 – 550.
- [37] Noiraud N, Maurousset L, Lemoine R. Identification of a mannitol transporter, AgMaT1, in celery phloem[J]. The Plant Cell, 2001, 13 (3) : 695 – 705.
- [38] Juchaux – Cachau M, Landouar – Arsivaud L, Pichaut J P, et al. Characterization of AgMaT2, a plasma membrane mannitol transporter from celery, expressed in phloem cells, including phloem parenchyma cells[J]. Plant Physiology, 2007, 145 (1) : 62 – 74.
- [39] Gao Z, Maurousset L, Lemoine R, et al. Cloning, expression, and characterization of sorbitol transporters from developing sour cherry fruit and leaf sink tissues[J]. Plant Physiology, 2003, 131 (4) : 1566 – 1575.
- [40] Watari J, Kobae Y, Yamaki S, et al. Identification of sorbitol transporters expressed in the phloem of apple source leaves[J]. Plant & Cell Physiology, 2004, 45 (8) : 1032 – 1041.
- [41] Ramsperger – Gleixner M, Geiger D, Hedrich R, et al. Differential expression of sucrose transporter and polyol transporter genes during maturation of common plant in companion cells[J]. Plant Physiol, 2004, 134 : 147 – 160.
- [42] Chauhan S, Forsthoeftel N, Ran Y, et al. $\text{Na}^+/\text{myo} - \text{inositol}$ symporters and $\text{Na}^+/\text{H}^+ - \text{antiport}$ in *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. The Plant Journal, 2000, 24 (4) : 511 – 522.
- [43] Schneider S, Beyhl D, Hedrich R, et al. Functional and physiological characterization of *Arabidopsis* INOSITOL TRANSPORTER1, a novel tonoplast – localized transporter for myo – inositol[J]. The Plant Cell, 2008, 20 (4) : 1073 – 1087.
- [44] Schneider S, Schneidereit A, Konrad K R, et al. *Arabidopsis* INOSITOL TRANSPORTER4 mediates high – affinity H^+ symport of myoinositol across the plasma membrane[J]. Plant Physiology, 2006, 141 (2) : 565 – 577.
- [45] Schneider S, Schneidereit A, Udvardi P, et al. *Arabidopsis* INOSITOL TRANSPORTER2 mediates H^+ symport of different inositol epimers and derivatives across the plasma membrane[J]. Plant Physiology, 2007, 145 (4) : 1395 – 1407.
- [46] Weber A, Servaites J C, Geiger D R, et al. Identification, purification, and molecular cloning of a putative plastidic glucose translocator[J]. The Plant Cell, 2000, 12 (5) : 787 – 802.
- [47] Cho M H, Lim H, Shin D H, et al. Role of the plastidic glucose translocator in the export of starch degradation products from the chloroplasts in *Arabidopsis thaliana* [J]. The New Phytologist, 2011, 190 (1) : 101 – 112.
- [48] Yin Y G, Kobayashi Y, Sanuki A, et al. Salinity induces carbohydrate accumulation and sugar – regulated starch biosynthetic genes in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv. ‘Micro – Tom’) fruits in an ABA – and osmotic stress – independent manner[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61 (2) : 563 – 574.
- [49] Butowt R, Granot D, Rodríguez – García M I. A putative plastidic glucose translocator is expressed in heterotrophic tissues that do not contain starch, during olive (*Olea europaea* L.) fruit ripening[J]. Plant & Cell Physiology, 2003, 44 (11) : 1152 – 1161.
- [50] Cao H, Guo S, Xu Y, et al. Reduced expression of a gene encoding a Golgi localized monosaccharide transporter (*OsGMST1*) confers hypersensitivity to salt in rice (*Oryza sativa*) [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62 (13) : 4595 – 4604.
- [51] Wang H X, Weerasinghe R R, Perdue T D, et al. A golgi – localized hexose transporter is involved in heterotrimeric G protein – mediated early development in *Arabidopsis*[J]. Molecular Biology of the Cell, 2006, 17 (10) : 4257 – 4269.
- [52] Wormit A, Trentmann O, Feifer I, et al. Molecular identification and physiological characterization of a novel monosaccharide transporter from *Arabidopsis* involved in vacuolar sugar transport[J]. The Plant Cell, 2006, 18 (12) : 3476 – 3490.
- [53] Wingenter K, Schulz A, Wormit A, et al. Increased activity of the vacuolar monosaccharide transporter TMT1 alters cellular sugar partitioning, sugar signaling, and seed yield in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2010, 154 (2) : 665 – 677.
- [54] Schulz A, Beyhl D, Marten I, et al. Proton – driven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters *SUC4* and *TMT1/2*[J]. Plant Journal, 2011, 68 (1) : 129 – 136.
- [55] Cho J I, Burla B, Lee D W, et al. Expression analysis and functional characterization of the monosaccharide transporters, OsTMTs, involving vacuolar sugar transport in rice (*Oryza sativa*) [J]. The New Phytologist, 2010, 186 (3) : 657 – 668.
- [56] Aluri S, Büttner M. Identification and functional expression of the *Arabidopsis thaliana* vacuolar glucose transporter 1 and its role in seed germination and flowering[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104 (7) : 2537 – 2542.