

SWEET 蛋白在植物生长和胁迫中的作用

赵颖春^{1,2}

1.东北林业大学生命科学学院 黑龙江 哈尔滨 150000

2.东北林业大学林木遗传育种国家重点实验室 黑龙江 哈尔滨 150000

【摘要】：SWEET 蛋白是广泛存在于植物体内的糖转运蛋白，在细胞间排糖、组织碳源分配及应答环境中均发挥重要作用。近年研究表明 SWEET 蛋白不仅参与了调控植物正常生长发育过程中的糖运输，同时在抵御胁迫压力及植物一致病菌互作中也发挥着重要的物质协调、信号调节作用。本文综述了 SWEET 蛋白质家族的历史、结构特征和其介导糖转运机制，以及其对植物营养生长、生殖发育以及不同生物或非生物胁迫下调控功能的研究进展。在已有的研究成果基础上阐明 SWEET 蛋白参与植物碳素代谢途径的功能及调控作用意义重大，将为进一步深入理解植物蔗糖转运过程的调控机理及相关分子选育提供理论依据。

【关键词】：SWEET 蛋白；糖转运；植物生长发育；胁迫响应

DOI:10.12417/3041-0630.26.02.090

除作为植物生长发育的能量物质及骨架成分外，糖被认为是影响诸多生物学过程的重要信号分子。植物体内糖的合成、转运以及分配依赖于多种转运蛋白协同作用，其中 SWEET 蛋白是一类新近发现的糖输出转运蛋白，在近几年受到广泛关注。相比于经典糖转运蛋白，SWEET 蛋白参与介导了细胞间单糖运输及组织水平上的碳水化合物分配。目前研究表明 SWEET 蛋白在植物营养器官发育、生殖过程以及胁迫应答过程中发挥着重要的调控作用。系统总结 SWEET 蛋白对植物发育及胁迫响应的作用机制，有利于深入了解植物碳代谢调控机制。

1 SWEET 蛋白的结构特征与功能基础

1.1 SWEET 蛋白家族的发现、分类及进化特征

SWEET 蛋白最早是在对植物糖外排过程的分子机制研究中被鉴定出来的，其命名源于“Sugar Will Eventually be Exported Transporter”。主要分布在进化比较高等的植物中，在不同物种之间具有较高的保守性。依据序列同源性和靶标的选择，通常将植物 SWEET 蛋白质分为不同家族，在转运葡萄糖、果糖或甘蔗糖中表现出不同的功能特征。进化上 SWEET 可能是由原核生物的部分结构运载单元演变而来，这些由基因拷贝及融合而来的完整多跨膜结构，在随着从水生到陆生生活环境的改变中，逐渐增加了该家族成员数量，并伴随着不同组织中的生理活动发生了功能性分化，这种进化扩展构成了复杂植物碳分配系统的基础分子架构。

1.2 SWEET 蛋白的跨膜结构特点与糖转运机制

根据结构数据发现 SWEET 蛋白通常由七个跨膜螺旋构成，具有典型的三重膜加连接至膜间隙的拓扑结构特征，从而可以插入细胞膜并建立糖分子跨膜运输通道，但并不是指参与转运的糖类物质需伴随质子进行共转运。由于 SWEET 蛋白质

主要以协助扩散的方式将糖分子沿着浓度梯度穿过膜壁，因此此过程不消耗任何能量，在这一条件下 SWEET 蛋白质可有效运输糖进行外排以及细胞间糖再分配。跨膜螺旋之间的疏水空腔是糖识别及转运的场所，并仅在不同氨基酸处做微调就可调节底物特异性和转运速率，从而实现了对糖转运的高度调控。

1.3 SWEET 蛋白在植物体内的表达分布与定位特征

SWEET 蛋白质在植物体中具有高度组织特异性和发育相关性，在多数成员维管束组织、叶表面以及生殖器等处高表达，这与 SWEET 参与碳运输及分配密切相关；从亚细胞定位来看，定位于质膜上，但是部分会存在于液泡膜或是内膜系统当中，帮助细胞中的糖进行分离及管理。这些不同位置的存在让其能发挥多种作用，糖外排、储存活化以及信号转导等功能。SWEET 蛋白质的表达受生长信号和外界因子影响，此外还会随着光周期转换、营养状态变化及胁迫条件发生动态变化，以适应整体植物代谢需求的改变。

2 SWEET 蛋白在植物生长发育过程中的调控作用

2.1 植物体内碳源分配过程中的糖外排与再分配调控

植物体内碳源的形成、运输与分配遵循典型的“源—库”关系，在保证糖类有效从合成部位向贮存部位运转的前提下，才能保障植物正常生长。“源”的重要性在于 SWEET 蛋白质是重要的外排糖转运因子，SWEET 在碳源调控方面起到关键作用。首先是叶绿体中的产品，如糖需要被运输到胞外或者导管中，然后再沿着长距离运输途径转运到目的部位。SWEET 蛋白介导了糖原浓度梯度跨过质膜以及从源细胞释放的速率，从而调控着碳水化合物运输的整体方向及速度。在发育时期或器官需求变化过程中，SWEET 蛋白质表达水平及定位也随之发生变化，以将更多糖运输至快速生长或需能部位。SWEET 蛋白质介导的糖再分配机制，可帮助植物维持有限资源条件下

或环境变化中体内碳源稳态，提高碳利用效率。其精密调控的糖外排及再分配管理，为揭示植物生长发育与环境适应间的平衡提供了新的分子基础。

2.2 营养器官发育过程中糖运输通量的精细调节

植物生长依赖于持续供应并适当分配的糖，并受制于糖运输流速。SWEET 蛋白质介导糖从细胞间穿过细胞壁，在组织中转移，调控营养器官发育的速度和强度。根系生长过程中，分生区和伸长区对能量以及碳需求高，因此，在这些部位 SWEET 蛋白质高表达可将糖输送到活跃生长部位来供应细胞分裂和延伸所需要的物质。在茎和叶发育过程中，糖转运速率应与细胞生长及构成组分的合成相匹配，所以 SWEET 蛋白调节着糖原输出门户以及输入量，将碳源供应与需求匹配到组织生长速率相适应的程度。不同 SWEET 基因的空间差异性和表达量上的差异性赋予了糖运输更精细的调控特点。这样一个调节系统可以维持正在扩展的营养器官中的恒定碳周转，以同步支持器官形态建成及功能发挥。

2.3 生殖生长阶段糖供应模式及其对生殖成功的影响

在植物整个生命周期中，生殖生长发育期是消耗碳水化合物最多的时期，其时空特异性对生殖器官的正常发育以及结实率具有重要影响。在此过程中，糖除了作为能量来源外，还参与渗透调节、信号转导等过程。SWEET 蛋白质调控从营养器官向生殖器官运输糖的方向，维持生殖器官内稳定的糖浓度梯度，保证高效的物质代谢过程得以顺利进行。不同生育时期对糖的需求类型及流速是不同的，并且 SWEET 蛋白质的表达量与表型密切相关。为更直观地体现糖供应模式在不同生殖阶段中的功能特征，相关指标可归纳如下表 1 所示。

表 1 不同生殖阶段糖供应特征及 SWEET 蛋白调控作用

生殖阶段	主要糖类型	糖运输方向	SWEET 蛋白表达特征	生理影响指标
花器官分化期	葡萄糖、果糖	营养器官 → 花原基	中等表达 ↑	花器官形成率
花粉发育期	蔗糖	叶片 → 花药	高表达 ↑↑	花粉活力、萌发率
种子灌浆期	蔗糖、己糖	茎叶 → 胚/胚乳	持续高表达	千粒重、结实率

2.4 糖信号与激素调控网络中的协同作用关系

在整个植物生命过程中，糖不仅是能量来源，在体内也作为重要的信号分子，感知体内碳状态，并调节基因表达及生物

化学途径从而调节生化反应。因此 SWEET 蛋白质在介导糖分子跨细胞壁转运的过程中发挥着重要功能，是糖信号感受并传递的重要节点。糖作为胞间信号传递形式的改变可通过 SWEET 介导的转运过程形成信号输入，进而影响生长发育相关通路。植物激素在形态建成及生理调节中起重要作用，而糖信号和激素信号之间有相互影响作用。已知糖浓度的变化可影响多种激素如生长素 (IAA)、细胞分裂素 (Cytokinin) 和脱落酸 (Auxin) (ABA) 的合成以及其对 SWEET 蛋白质的反应性。反之，这些激素也可调节 SWEETs 的种类及活性，这种双向调控机制将糖的转运过程整合进激素的调控网络中，从而实现植物在不同发育阶段的精确控制。该协同作用有助于协调碳代谢环境及生长信号传导，维持植株生长稳定性和适应性。

3 SWEET 蛋白在植物胁迫响应中的作用机制

3.1 非生物胁迫条件下糖运输动态变化特征

当植物遭遇干旱胁迫、盐胁迫以及低温等外界因素刺激后，植物体内的碳代谢途径及糖转运模式会发生巨大变化以适应这种逆。在此过程中，糖不仅是能量和碳骨架的重要来源，还具有渗透调节和信号转导的功能。SWEET 蛋白参与了控制细胞内和细胞间的糖运输速率的过程。促进在胁迫条件下将糖再分配至关键器官。很多 SWEET 基因在响应非生物胁迫过程中上调表达，有利于向根系或胁迫部位转运以维持基础新陈代谢活动。不同类型的胁迫对糖运输途径的影响也有所不同，而 SWEET 蛋白则在其中发挥了重要的、可塑性的调控功能，相关特征可概括如下表 2 所示。

表 2 非生物胁迫条件下糖运输变化特征及 SWEET 蛋白响应

胁迫类型	主要受影响器官	糖运输变化趋势	SWEET 蛋白表达特征	生理调节意义
干旱胁迫	根、叶	糖向根部转移 ↑	上调	提高吸水与渗透调节能力
盐胁迫	根系	局部糖积累 ↑	选择性上调	维持离子与渗透平衡
低温胁迫	叶片	糖外排速率 ↓	稳定或轻度变化	保护膜结构稳定性

该动态调节特征体现了 SWEET 蛋白在非生物胁迫适应中的关键功能。

3.2 渗透调节与能量重构过程中的糖转运功能

植物细胞在遭遇非生物胁迫时，往往同时经历水势失调及

能量受限状况,在这一过程中,糖类化合物扮演了重要的调节因子的角色,帮助维持细胞稳态下的水分平衡并减轻胁迫引起的损伤。而 SWEET 蛋白质介导胞外到胞内的糖转运,调控这些糖在重要位点的积累水平,有助于渗透调控过程进行。同时,因为光合作用可能会受到抑制,所以植物还要对能量消耗方式作出调整来维持基本的生命活动。SWEET 介导的糖转运可将有限的能量再分配给予呼吸及免疫有关的器官,从而顺利地进行能量再生过程。这种调节机制使植物在不良环境中能维持水分平衡及能量利用,提高抗逆性能力。

3.3 植物—病原互作过程中糖流向的调控机制

在植物—病原物互作过程中,糖不仅是宿主中的重要代谢底物,也是病原菌的重要碳源,宿主中因受到侵染而发生的糖分流的变化对于其互作结果具有重要作用。SWEET 蛋白质调节由宿主向外界或靶定器官转移的过程。所以影响到病原菌可利用的碳源。在病原物侵染过程中,有些 SWEET 基因会被诱导表达,导致糖分大量积累在被侵染部位,利于病原菌生长繁殖。为避免这种现象发生,植物可通过减少特异 SWEET 蛋白质的表达或者其亚细胞定位的变化,阻断过量糖分向病原物运输,这样可降低病原菌吸收营养物质的速度。这种以糖运输为核心的调控机制反映了植物对病原菌攻击的应对策略,体现了植物防御体系内精细而复杂的调控过程。

3.4 胁迫信号传递过程中糖代谢与防御反应的耦合

糖代谢响应胁迫不仅是能量再分配的过程,也涉及胁迫信

号传递和放大过程。胁迫导致体内糖及糖分布发生变化,作为信号输入调控防御相关基因转录。SWEET 蛋白质可调节细胞内外糖运输,同时参与构建胁迫下的特异性糖信号,从而实现代谢变异到防御应激的有效转化;而糖的变化又可能与 ROS 的产生、抗氧化系统激活及防御性中间产物合成相关联;SWEET 调控的糖流动则为防御应激提供能和 C 基质供给。在一定程度上调控了防御强度及持续时间。这种代谢—信号层面的关联模式,使得胁迫下的植物可以做到协调分配资源并产生防御产物,在整体水平提高植物适应性和生存稳定性。

4 结语

SWEET 蛋白是一类介导糖运输的重要蛋白,在植物体内参与细胞间及组织间的糖转运,对植物整个生命活动过程进行调节。正常条件下调控碳同化途径分配、营养器官建成以及开花结实所需蔗糖供应,可以响应不同的发育阶段对营养物质及能量的要求,在胁迫或致病条件下通过调节碳水化合物的转运途径和平衡状态参与水分分配、能量再分配和防御启动并维持过程,这都依赖于 SWEET 蛋白介导的碳水化合物转运活性及其整合的信号网络作用, SWEET 蛋白成为植物体内生理生化环境和外界逆境刺激之间的一个重要桥梁。未来研究可进一步结合多组学分析与遗传调控手段,深入解析 SWEET 蛋白在复杂环境下的精细调控机制,为作物抗逆性改良与高效碳利用提供理论依据。

参考文献:

- [1] 张计育,王刚,王涛,等.SWEET 蛋白在植物生长发育中的功能作用研究进展[J].植物资源与环境学报,2023,32(5):1-15.
- [2] 柯博洋,李文龙,张彩英.大豆 SWEET 基因在荚粒发育过程中与逆境胁迫下的表达[J].中国农业科技导报,2023,25(8):33-52.D
- [3] 徐梦毫,张义,杨雪,等.橡胶草糖转运蛋白 TkSWEET3 基因的克隆和功能初步分析[J].分子植物育种,2022,20(18):6001-6008.
- [4] 王洁,吴叶蝶,杨亚军,等.植物 SWEET 家族糖转运蛋白及其上游调控因子[J].植物生理学报,2024,60(4):597-605.
- [5] 吴旭莉,吴正丹,晚传芳,等.甘薯糖转运蛋白 IbSWEET15 的功能研究[J].作物学报,2023,49(1):129-139.