

鸡蛋果 *SUT* 基因家族的鉴定及表达分析

李 韵^{1a,1b}, 刘昱君^{1a,1b}, 潘若云^{1a,1b}, 魏秀清^{1a,1b,2}, 曾黎辉^{1a,1b,①}, 方 庭^{1a,1b,①}

(1. 福建农林大学: a. 园艺学院, b. 园艺植物遗传育种研究所, 福建 福州 350002; 2. 福建省农业科学院果树研究所, 福建 福州 350013)

摘要: 采用生物信息学方法,从鸡蛋果(*Passiflora edulis* Sims)全基因组中鉴定 *SUT* 基因家族成员,并对其编码蛋白的理化性质、亚细胞定位、三级结构和系统发育以及基因结构、共线性和表达模式进行了分析。结果显示:鸡蛋果全基因组中鉴定出的 5 个 *PeSUT* 基因定位在 4 条染色体上,绝大多数 *SUT* 基因家族成员含有 8 或 9 个外显子,其编码蛋白的氨基酸残基数介于 328~1 014 之间,均定位于质膜。鸡蛋果 5 个 *SUT* 家族成员分为 3 个亚族。鸡蛋果 *SUT* 基因家族中 *PeSUT1* 和 *PeSUT5* 基因以及 *PeSUT2* 和 *PeSUT3* 基因存在共线关系。鸡蛋果 3 个 *SUT* 基因与拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.] 4 个 *SUC* 基因间存在共线关系。鸡蛋果 *SUT* 基因家族启动子中存在大量与激素和逆境胁迫响应相关的顺式作用元件。转录组数据分析结果表明:*PeSUT1* 和 *PeSUT2* 基因在鸡蛋果品种‘台农 1 号’(‘Tainong No. 1’)和‘黄金果’(‘Huangjinguo’)叶片和果皮中表达量较低或不表达;*PeSUT3* 基因在‘台农 1 号’叶片中的表达量低于‘黄金果’叶片,但在‘台农 1 号’果皮中的表达量却高于‘黄金果’果皮;*PeSUT4* 基因在‘台农 1 号’叶片和果皮中的表达量分别高于‘黄金果’叶片和果皮;*PeSUT5* 基因在‘台农 1 号’和‘黄金果’叶片中的表达量基本相同,在‘台农 1 号’果皮中的表达量低于‘黄金果’果皮。实时荧光定量 PCR 分析结果表明:*PeSUT3* 基因在低温(4 ℃)胁迫处理下的相对表达量较正常温度(25 ℃)处理极显著($P \leq 0.01$)上调。综合分析结果表明:*PeSUT3* 基因可能参与鸡蛋果叶片对低温胁迫的响应。

关键词: 鸡蛋果; 蔗糖转运蛋白(SUTs); 基因家族; 表达; 低温胁迫

中图分类号: Q943.2; S667.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)03-0033-12

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.03.04

Identification and expression analysis on *SUT* gene family of *Passiflora edulis* LI Yun^{1a,1b}, LIU Yujun^{1a,1b}, PAN Ruoyun^{1a,1b}, WEI Xiuqing^{1a,1b,2}, ZENG Lihui^{1a,1b,①}, FANG Ting^{1a,1b,①} (1. Fujian Agriculture and Forestry University: a. College of Horticulture, b. Institute of Horticultural Plant Genetics and Breeding, Fuzhou 350002, China; 2. Fruit Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(3): 33-44

Abstract: The *SUT* gene family members were identified from whole genome of *Passiflora edulis* Sims by using bioinformatics methods, and physicochemical properties, subcellular localization, tertiary structure, and phylogeny of their encoded proteins, gene structure, collinearity, and expression pattern were analyzed. The results show that five *PeSUT* genes identified from whole genome of *P. edulis* are located on four chromosomes, most *SUT* gene family members contain eight or nine exons, the number of amino acid residues of their encoded proteins are within 328-1 014, and they are all located on plasma membrane. Five *SUT* family members of *P. edulis* are divided into three sub-families. There are collinear relationships between *PeSUT1* and *PeSUT5* genes and between *PeSUT2* and *PeSUT3* genes in *SUT* gene family of *P. edulis*. There are collinear relationships between three *SUT* genes of *P. edulis* and four *SUC* genes of *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh. There are a large number of *cis*-acting elements related with

收稿日期: 2022-07-28

基金项目: 福建省自然科学基金项目(2021J05022); 福建省种业创新与产业化工程项目(zycxny2021010); 福建省高原学科建设经费(102/71201801101); 福建省公益类科研院所专项(2019R1028-9)

作者简介: 李 韵(1998—),女,河南商丘人,硕士研究生,主要从事果树遗传育种方面的研究。

①通信作者 E-mail: lhzheng@fafu.edu.cn; fangting@fafu.edu.cn

引用格式: 李 韵, 刘昱君, 潘若云, 等. 鸡蛋果 *SUT* 基因家族的鉴定及表达分析[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(3): 33-44.

hormone and stress response in promoters of *SUT* gene family of *P. edulis*. The transcriptomic data analysis result shows that the expression of *PeSUT1* and *PeSUT2* genes in leaves and pericarps of cultivar ‘Tainong No. 1’ and ‘Huangjinguo’ of *P. edulis* is low or not expressed; the expression of *PeSUT3* gene in leaves of ‘Tainong No. 1’ is lower than that in leaves of ‘Huangjinguo’, but is higher in pericarps of ‘Tainong No. 1’ than that in pericarps of ‘Huangjinguo’; the expression of *PeSUT4* gene in leaves and pericarps of ‘Tainong No. 1’ is higher than those in leaves and pericarps of ‘Huangjinguo’, respectively; the expression of *PeSUT5* gene in leaves of ‘Tainong No. 1’ and ‘Huangjinguo’ is basically the same, but the expression in pericarps of ‘Tainong No. 1’ is lower than that in pericarps of ‘Huangjinguo’. The real-time fluorescence quantitative PCR analysis result shows that the relative expression of *PeSUT3* gene under low temperature (4 °C) stress treatment is extremely significantly ($P \leq 0.01$) up-regulated compared with that under normal temperature (25 °C) treatment. The comprehensive analysis result shows that *PeSUT3* gene may be involved in the response of *P. edulis* leaves to low temperature.

Key words: *Passiflora edulis* Sims; sucrose transporters (SUTs); gene family; expression; low temperature stress

鸡蛋果(*Passiflora edulis* Sims)又称百香果、洋石榴,是西番莲科(Passifloraceae)西番莲属(*Passiflora* Linn.)多年生草质藤本植物,原产于加勒比海的安的列斯群岛,耐寒性较差,在热带和亚热带地区广泛种植^[1]。中国台湾、广西、广东、福建和海南等地已有很长的鸡蛋果种植历史,并形成了一定的规模^[2]。鸡蛋果果实多汁,具有诱人的风味和香气,可散发凤梨[*Ananas comosus* (Linn.) Merr.]、草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.)、柠檬[*Citrus × limon* (Linn.) Osbeck]和荔枝(*Litchi chinensis* Sonn.)等10余种水果的香味,是一种广受欢迎的水果,有“果汁之王”的美誉^[3]。除食用价值外,鸡蛋果还具有很高的营养价值、药用价值和观赏价值^[4-6]。因此,鸡蛋果具有较高的研究、开发和利用价值。目前,全球西番莲属植物超过500种,其中可供食用的有60种,而果皮为黄色和紫色的鸡蛋果品种因其风味、果汁和营养价值受到世界各地消费者的广泛认可,是市场上主要的栽培和消费种类^[6-7]。

果实中糖的积累不仅影响果实产量,也与果实品质密切相关,果实中的糖还是影响果实风味形成的主要物质^[8-9]。果实中积累的可溶性糖主要有蔗糖、葡萄糖和果糖等。蔗糖是植物叶肉细胞光合作用的主要产物,也是最常见的糖类运输形式,可提供库器官需要的能量和碳骨架^[10],参与并影响植株正常的生理代谢途径^[11]。植物光合作用产生的蔗糖除维持光合组织本身的代谢外,还通过韧皮部长距离运输到库器官,如果实、种子、块茎和根^[12]。蔗糖从源到库的运输与分配的方式有共质体途径和质外体途径2种,

其中共质体途径利用胞间连丝,无需跨膜运输,而质外体途径与胞间连丝无关,利用锚定蔗糖转运蛋白跨膜运输^[13]。大多数植物中起重要作用的是质外体途径,此途径的蔗糖跨膜转运被一种特殊载体蛋白介导,需要能量驱动此过程^[13]。

蔗糖转运蛋白(sucrose transporters, SUTs)是蔗糖有效运输的关键转运蛋白,也被称为蔗糖-H⁺共转运蛋白(sucrose-H⁺ co-transporters, SUCs),为主要协同转运蛋白超家族(major facilitator superfamily, MFS)成员^[14-15]。植物上第1个*SUT*基因于1992年从菠菜(*Spinacia oleracea* Linn.)中发现^[16],之后大量的*SUT*基因在拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.]^[17-19]和水稻(*Oryza sativa* Linn.)^[20]等模式植物以及苹果(*Malus × domestica* Borkh.)^[21]和白梨(*Pyrus bretschneideri* Rehd.)^[22]等木本植物中被报道。除参与植物韧皮部装卸外,蔗糖转运蛋白还参与植物的多个生长发育过程(如营养生长、花粉发育、开花、果实和种子发育、花青素积累以及块茎生长),并与植物的抗逆性(如高温、低温和盐胁迫响应)有关^[23-24]。

鸡蛋果原产于热带地区,对温度敏感,低温会抑制其植株生长及果实成熟,给生产带来不利影响,并已成为限制鸡蛋果产业发展的主要因子,但目前有关鸡蛋果抗寒性的研究较少。近年来的研究表明:*SUT*基因家族在低温胁迫响应中起重要作用,如枳的[*Poncirus trifoliata* (Linn.) Raf.]*PtrSUT4*基因在低温胁迫时表达量显著上升^[25],辣椒(*Capsicum annuum* Linn.)叶片中的*CaSUT2*基因在低温胁迫时表达量也

显著上升^[26]。近年来,随着高通量测序技术的发展,越来越多的植物基因组完成了测序,从全基因组水平进行基因家族鉴定已成为挖掘基因功能的一种重要手段。然而,鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员鉴定及抗寒功能分析还未见报道。本研究旨在筛选鸡蛋果全基因组中 *SUT* 基因家族成员,结合其在低温胁迫下的表达模式,筛选可能参与鸡蛋果响应低温胁迫的 *SUT* 基因,为鸡蛋果的抗寒分子育种提供基因资源与理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

鸡蛋果的全基因组数据来自国家基因库生命大数据平台(China National GeneBank DataBase, CNGBdb)^[7];拟南芥 9 个 SUC 蛋白的氨基酸序列下载自 TAIR 网站(<https://www.arabidopsis.org/>)。

供试材料为 3 个月苗龄的鸡蛋果品种‘台农 1 号’(‘Tainong No. 1’)(紫果,耐寒)幼苗,选择长势基本一致的 6 株幼苗,随机取其中 3 株幼苗在 4 °C (低温)人工气候箱内培养,培养条件为光照强度 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、光照时间 16 h · d⁻¹、空气相对湿度 70%~80%,剩余 3 株幼苗在 25 °C (正常温度)植物培养室内培养,培养条件与人工气候箱相同。培养 4 h 后从各植株摘取从上往下第 5 枚叶片,所取叶片经液氮速冻后保存于-80 °C 冰箱,用于后续可溶性糖含量测定及实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 实验。

1.2 方法

1.2.1 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的鉴定 以拟南芥 9 个 SUC 蛋白的氨基酸序列为 Query 序列,利用 TBtools 软件^[27]对鸡蛋果全基因组进行 tBLASTn 分析(E 值为 1×10^{-5}),筛选鸡蛋果中的 *SUT* 候选成员,并利用 NCBI-CDD (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>)与 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org>)检测所有候选成员的保守结构域,筛选含有 GPH_sucrose (TI-GR01301)结构域的成员,去除不含上述结构域以及结构域不完整的成员,得到鸡蛋果 *SUT* 蛋白序列,并根据其对应基因在染色体上的位置依次命名。

1.2.2 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白理化性质分析 利用 ExPASy 在线网站 (<http://www.expasy.org/>)分析鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的理论

相对分子质量(MW)和理论等电点(pI)等理化性质;利用 SignalP Server 在线软件 (<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?SignalP-5.0>)预测其信号肽;利用 WoLF PSORT 在线网站 (<https://wolfpsort.hgc.jp/>)预测其亚细胞定位。

1.2.3 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的基因结构及其编码蛋白的保守基序和三级结构分析 利用 GSDS 2.0 在线工具 (<https://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)^[29]分析鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的外显子-内含子分布图。利用 MEME Suite 在线工具 (<https://meme-suite.org/meme/>)^[30]分析鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的保守基序(motif),设置基序最大发现数目为 10,基序最长长度为 6~50。上述分析中不同成员间的聚类分析均采用邻接法。利用 Phyre² 在线工具 (<http://www.sbg.bio.ic.ac.uk/phyre2/html/page.cgi?id=index>)分析蛋白质三级结构。

1.2.4 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的系统发育分析 依据拟南芥^[17-19]、水稻^[20]、玉米(*Zea mays* Linn.)^[28]和鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的氨基酸序列,通过 ClustalW 程序进行多重比对,利用 MEGA7.0 软件通过邻接法(neighbor-joining, NJ)构建物种内和物种间系统发育树,校验参数(bootstrap)设置为 1 000。

1.2.5 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的启动子序列分析 利用 TBtools 软件提取鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员起始密码子 ATG 上游 2 000 bp 作为启动子序列,并利用 Plant CARE 在线工具 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)进行启动子的顺式作用元件预测。

1.2.6 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的染色体定位和共线性分析 利用 TBtools 软件从鸡蛋果全基因组文件与基因注释文件中提取 *SUT* 基因位置信息及鸡蛋果全基因组内的共线基因对,然后用 Advanced Circos 功能绘制鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的染色体定位及共线关系图^[31]。利用 TBtools 软件中的 Simple KaKs Calculator 功能计算鸡蛋果 *SUT* 基因家族中共线基因对的非同义替换率(K_a)和同义替换率(K_s),并据此计算 K_a/K_s 值。利用 TBtools 软件中的 Dual Synteny Plotter 功能绘制鸡蛋果 *SUT* 基因与拟南芥 *SUC* 基因间的共线关系图。

1.2.7 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的基因表达模式分析 基于从 NCBI 获得的公共转录组数据及本课题

组保存的鸡蛋果转录组数据分析鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员在不同品种和部位中的表达模式。其中,‘台农1号’和‘黄金果’(‘Huangjinguo’)(黄果,不耐寒)叶片数据(PRJNA634206)为公开数据,‘台农1号’和‘黄金果’果皮的数据为本课题组保存。基于FPKM(每千个碱基的转录每百万映射读取的碎片)定量分析各基因表达水平,并利用TBtools软件绘制特异性表达热图。

1.2.8 叶片可溶性糖含量测定及鸡蛋果 *SUT* 基因家族的 qRT-PCR 分析 使用植物可溶性糖含量测试盒(KT-2-Y)(苏州科铭生物技术有限公司)测定叶片可溶性糖含量,每个样本3次重复。参照何锐杰等^[32]的方法进行RNA提取和qRT-PCR分析,所用引物序列见表1,内参基因为 *Pe60S* 基因^[33],采用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法^[34]计算相对表达量,并利用SPSS 21.0软件中的Duncan's新复极差法对实验数据进行显著性分析。利用Origin 9.1软件绘制柱形图。

表1 用于鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员实时荧光定量PCR的引物
Table 1 Primers used for real-time fluorescence quantitative PCR of *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

基因 Gene	正向引物序列(5'→3') Forward primer sequence (5'→3')	反向引物序列(5'→3') Reverse primer sequence (5'→3')
<i>PeSUT1</i>	ACGCCGTATGTGCAGGAG	AGCGCAAGATGAACGGCT
<i>PeSUT2</i>	TGGGGAGGGAGGTGTACG	ATCAACCCCACTGCACCG
<i>PeSUT3</i>	CTTGAGCGGCACAAGGGA	CCAACCAAAGTGCACGCC
<i>PeSUT4</i>	CTCAGCGCGTGGTCAAGG	ATGGACCCGACCAATGG
<i>PeSUT5</i>	TCGCCAGCTCTTGATGG	AGTTGCACCGGAGCCTTC
<i>Pe60S</i>	AGGTGGGTAACAGGATTATC	TGGCTGTCTTTGGTGCTG

2 结果和分析

2.1 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员鉴定

通过对鸡蛋果全基因组数据的筛选,最终鉴定到5个 *SUT* 基因(表2),根据其在染色体上的位置,依次命名为 *PeSUT1* 至 *PeSUT5*。5个 *PeSUT* 基因的长度介于2 110~10 184 bp之间,平均值为6 022 bp;编码区长度介于987~3 045 bp之间,平均值为1 591 bp。

对鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的基本理化性质进行分析,结果(表3)表明:5个 *PeSUT* 基因编码蛋白的氨基酸残基数介于328~1 014之间,平均值为529;理论相对分子质量介于35 910~108 710

表2 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员基本特征
Table 2 Basic characteristics of *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

基因 Gene	基因 ID Gene ID	染色体位置 Chromosomal location	基因 长度/bp Gene length	编码区长度/bp Coding region length
<i>PeSUT1</i>	ZX.01G0028300	Chr1	6 835	1 188
<i>PeSUT2</i>	ZX.01G0056030	Chr1	3 280	1 599
<i>PeSUT3</i>	ZX.04G0032980	Chr4	7 701	3 045
<i>PeSUT4</i>	ZX.07G0014600	Chr7	2 110	1 137
<i>PeSUT5</i>	ZX.08G0004860	Chr8	10 184	987
平均值 Mean			6 022	1 591

表3 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的基本理化性质¹⁾
Table 3 Basic physicochemical properties of proteins encoded by *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims¹⁾

基因 Gene	<i>n</i>	MW	pI
<i>PeSUT1</i>	395	42 390	4.88
<i>PeSUT2</i>	532	56 820	9.39
<i>PeSUT3</i>	1 014	108 710	9.09
<i>PeSUT4</i>	378	41 290	6.91
<i>PeSUT5</i>	328	35 910	5.96
平均值 Mean	529	57 024	

¹⁾ *n*: 氨基酸残基数 Number of amino acid residues; MW: 理论相对分子质量 Theoretical relative molecular mass; pI: 理论等电点 Theoretical isoelectric point.

之间,平均值为57 024;理论等电点介于pI 4.88~pI 9.39之间。5个 *PeSUT* 基因编码蛋白均无信号肽,属于非分泌蛋白。亚细胞定位显示:5个 *PeSUT* 基因编码蛋白均定位于质膜,说明鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员在质膜中发挥调控作用。

2.2 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的基因结构及其编码蛋白的保守基序、三级结构和系统发育分析

对鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的基因结构进行分析,结果(图1)显示:5个 *PeSUT* 基因外显子数介于5~9之间,其中,*PeSUT1* 和 *PeSUT5* 基因含有9个外显子, *PeSUT3* 和 *PeSUT4* 基因含有8个外显子, *PeSUT2* 基因含有5个外显子,表明鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员在进化过程中发生了分化,出现了外显子增加或者缺失现象。

为进一步了解鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的保守性以及基序分布情况,利用MEME Suite在线工具,以10个保守基序为条件进行分析。结果(图2)显示:5个 *PeSUT* 蛋白均含有 motif 4、motif 5、motif 6 和 motif 8 这4个基序,即这4个基序为5个 *PeSUT* 蛋白较保守的基序。从进化分析可见,同一分支的成

员的保守基序类型及位置十分相似,例如 motif 3 和 motif 9 只存在于先聚在一起的 PeSUT1、PeSUT2 和 PeSUT3 蛋白。

蛋白质三级结构(图 3)显示:5 个 PeSUT 蛋白

中, α 螺旋占比最高,介于 65%~78%之间。此外,PeSUT1 和 PeSUT3 蛋白的三级结构相似,但与其他 3 个 PeSUT 蛋白存在差异,说明鸡蛋果 *SUT* 基因家族编码蛋白间既存在保守性又存在差异性。

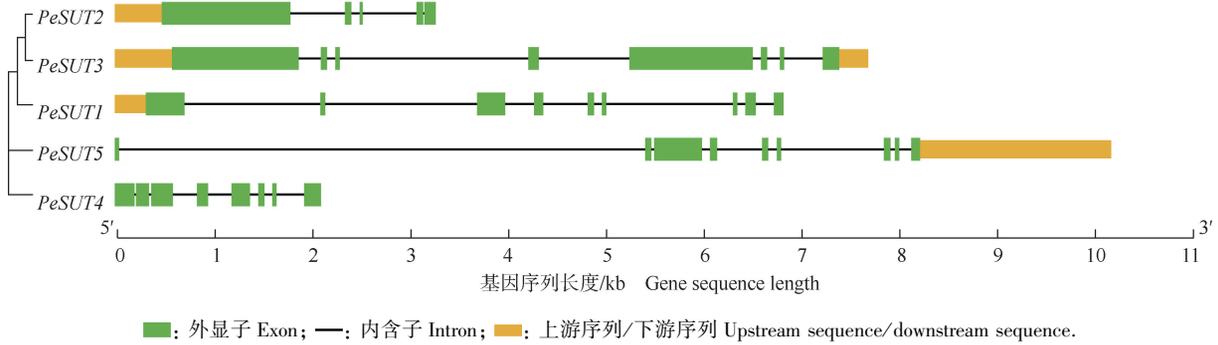


图 1 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的基因结构
Fig. 1 Gene structure of *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

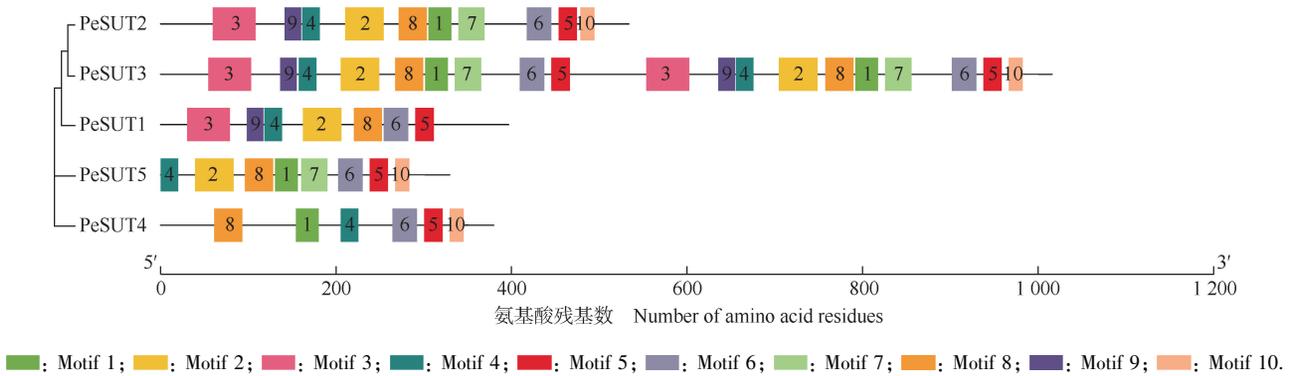


图 2 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的保守基序分布
Fig. 2 Conserved motif distribution of proteins encoded by *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

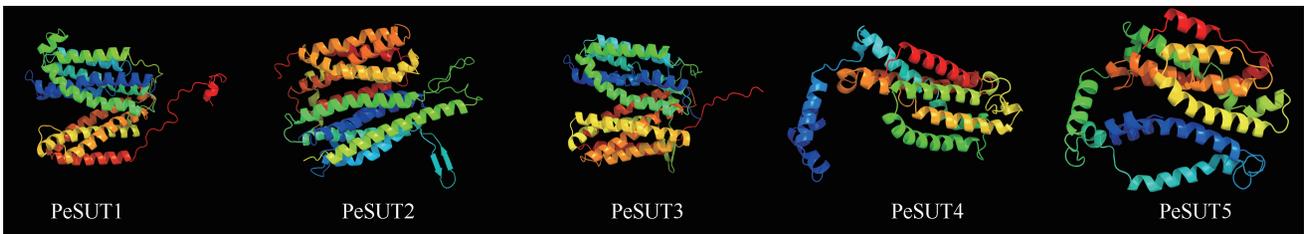


图 3 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的三级结构
Fig. 3 Tertiary structure of proteins encoded by *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

为进一步了解鸡蛋果 *SUT* 基因家族的生物学功能,利用 MEGA7.0 软件对鸡蛋果、拟南芥、水稻和玉米 4 种植物 *SUT* 基因家族成员编码蛋白进行系统发育树构建。结果(图 4)表明:供试 4 种植物 *SUT* 基因家族成员编码蛋白首先划分为 2 支,PeSUT4 蛋白与

AtSUC3、OsSUT4、ZmSUT2 蛋白聚为一支,为 SUT2 亚族;其他 *SUT* 基因家族成员编码蛋白聚为另一支。后者进一步划分为 4 个亚支,PeSUT2 和 PeSUT3 蛋白与 7 个拟南芥 SUC 蛋白聚为一个亚支,为 SUT1 亚族;PeSUT1 和 PeSUT5 蛋白与 OsSUT2、ZmSUT4、

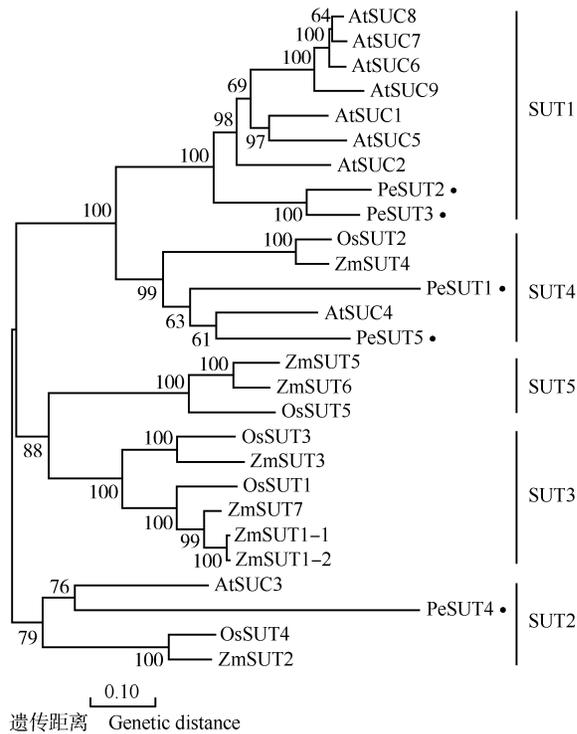


图 4 4 种植物 *SUT* 基因家族成员编码蛋白的系统发育树
Fig. 4 Phylogenetic tree of proteins encoded by *SUT* gene family members of four plants

AtSUC4 蛋白聚为一个亚支,为 SUT4 亚族;2 个水稻 SUT 蛋白和 4 个玉米 SUT 蛋白聚为一个亚支,为 SUT3 亚族;ZmSUT5、ZmSUT6 和 OsSUT5 蛋白聚为一个亚支,为 SUT5 亚族。

2.3 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员启动子顺式作用元件分析

利用 PlantCARE 对鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的启动子进行顺式作用元件分析。结果(表 4 和表 5)显示:5 个 *PeSUT* 基因的核心启动子均包含较多的 CAAT 框和 TATA 框,表明鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员均具有转录元件。5 个 *PeSUT* 基因启动子均具有光响应元件、脱落酸响应元件、茉莉酸甲酯响应元件、厌氧诱导响应元件和分生组织表达响应元件;除 *PeSUT5* 基因外,其他 4 个 *PeSUT* 基因启动子均具有

表 4 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的核心启动子序列
Table 4 Core promoter sequences of *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

基因 Gene	核心启动子序列数量 Number of core promoter sequences	
	CAAT 框 CAAT box	TATA 框 TATA box
<i>PeSUT1</i>	30	20
<i>PeSUT2</i>	40	40
<i>PeSUT3</i>	40	26
<i>PeSUT4</i>	40	35
<i>PeSUT5</i>	27	27

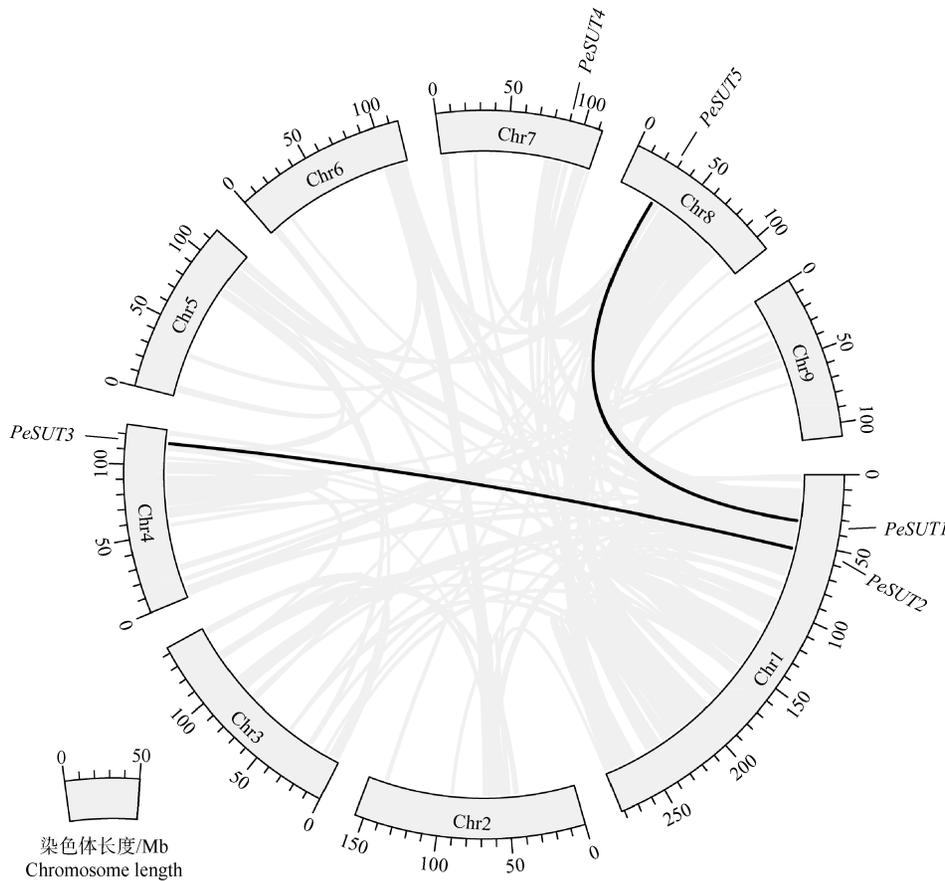
表 5 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员启动子的顺式作用元件
Table 5 *Cis*-acting elements in promoters of *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

顺式作用元件 <i>Cis</i> -acting element	不同基因中的顺式作用元件数量 Number of <i>cis</i> -acting elements in different genes				
	<i>PeSUT1</i>	<i>PeSUT2</i>	<i>PeSUT3</i>	<i>PeSUT4</i>	<i>PeSUT5</i>
光 Light	11	15	13	10	13
低温 Low temperature	1	1	1	2	0
脱落酸 Abscisic acid	1	2	3	2	4
赤霉素 Gibberellin	0	2	0	0	1
生长素 Auxin	0	0	0	0	1
水杨酸 Salicylic acid	0	0	0	1	0
茉莉酸甲酯 Methyl jasmonate	2	4	2	2	6
厌氧诱导 Anaerobic induction	2	5	4	5	1
缺氧特异性诱导 Anoxic specific induction	0	0	0	0	1
分生组织表达 Meristem expression	3	1	1	1	1
栅栏叶肉细胞分化 Differentiation of the palisade mesophyll cells	0	1	0	0	1
防御和应激 Defense and stress	0	1	1	1	0
创伤 Wound	0	1	0	0	0
参与干旱诱导 MYB 结合位点 MYB binding site involved in drought induction	0	0	0	1	0
玉米蛋白代谢调控 Zein metabolism regulation	0	0	0	1	1
总计 Total	20	33	25	26	30

低温响应元件; *PeSUT2*、*PeSUT3* 和 *PeSUT4* 基因启动子均具有防御和应激响应元件; *PeSUT2* 和 *PeSUT5* 基因启动子均具有赤霉素响应元件和栅栏叶肉细胞分化响应元件; *PeSUT4* 和 *PeSUT5* 基因启动子均具有玉米蛋白代谢调控响应元件; *PeSUT2* 基因启动子具有创伤响应元件; *PeSUT4* 基因启动子具有水杨酸响应元件和参与干旱诱导的 MYB 结合位点响应元件; *PeSUT5* 基因启动子具有生长素响应元件和缺氧特异性诱导响应元件。

2.4 鸡蛋果 *SUT* 基因家族的共线性分析

鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的染色体分布及共线性分析结果见图 5。结果显示: 5 个 *PeSUT* 基因不均匀地分布在染色体上, 其中 *PeSUT1* 和 *PeSUT2* 2 个基因分布在 1 号染色体 (Chr1), *PeSUT3*、*PeSUT4* 和 *PeSUT5* 基因分别分布在 4 号染色体 (Chr4)、7 号染色体 (Chr7) 和 8 号染色体 (Chr8), 其中有 2 对基因存在共线关系, 分别为 *PeSUT1* 和 *PeSUT5* 基因以及 *PeSUT2* 和 *PeSUT3* 基因。



——: 表示鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员间存在共线关系 Indicating that there are collinear relationships between *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims.

图 5 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的染色体分布及共线性分析
Fig. 5 Chromosomal distribution and collinearity analysis on *SUT* gene family members of *Passiflora edulis* Sims

为了更好地理解鸡蛋果 *SUT* 基因家族的进化历史, 利用 TBtools 软件计算 2 个共线基因对的 Ka/Ks 值 (表 6)。结果显示: 2 个共线基因对均属于片段复制, 二者的 Ka/Ks 值均小于 1。

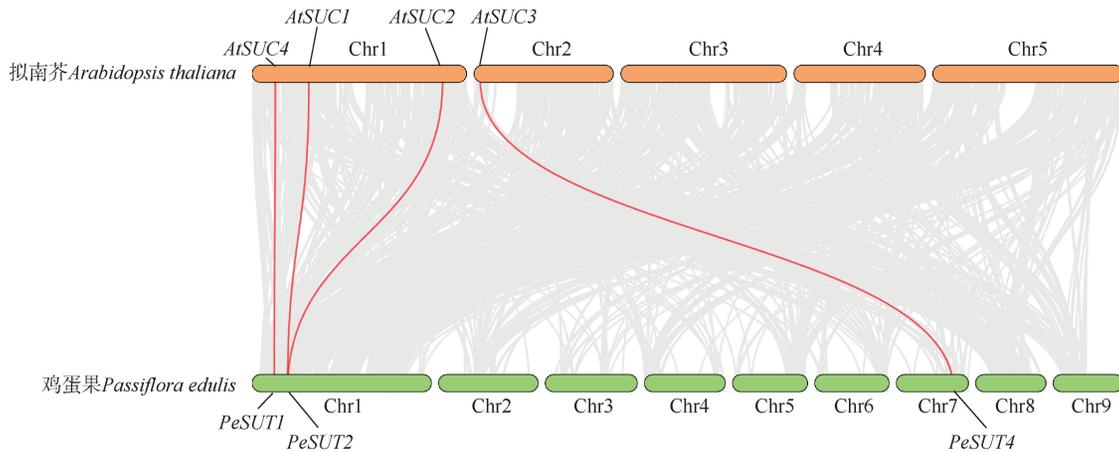
为进一步探讨鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的系统发育关系, 对鸡蛋果 *SUT* 基因与拟南芥 *SUC* 基因间的共线性进行分析。结果 (图 6) 显示: 3 个 *PeSUT* 基

表 6 鸡蛋果 *SUT* 基因家族共线基因对的 Ka/Ks 值
Table 6 Ka/Ks values of collinear gene pairs of *SUT* gene family of *Passiflora edulis* Sims

基因对 Gene pair	非同义替换率 (Ka) Non-synonymous substitution rate (Ka)	同义替换率 (Ks) Synonymous substitution rate (Ks)	Ka/Ks
<i>PeSUT2/PeSUT3</i>	0.111	0.878	0.126
<i>PeSUT1/PeSUT5</i>	0.357	0.583	0.612

因与 4 个 *AtSUC* 基因间存在共线关系, 分别为 *PeSUT1* 和 *AtSUC4* (GenBank 登录号 AT1G09960) 基因、*PeSUT2* 和 *AtSUC1* (GenBank 登录号 AT1G71880)

基因、*PeSUT2* 和 *AtSUC2* (GenBank 登录号 AT1G22710) 基因以及 *PeSUT4* 和 *AtSUC3* (GenBank 登录号 AT2G02860) 基因。

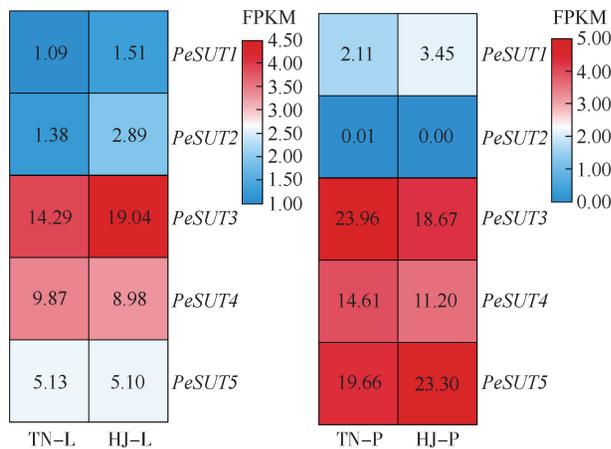


—: 表示鸡蛋果 *SUT* 基因与拟南芥 *SUC* 基因间存在共线关系 Indicating that there are collinear relationships between *SUT* genes of *Passiflora edulis* Sims and *SUC* genes of *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

图 6 鸡蛋果 *SUT* 基因与拟南芥 *SUC* 基因间的共线性分析
Fig. 6 Collinearity analysis between *SUT* genes of *Passiflora edulis* Sims and *SUC* genes of *Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.

2.5 鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的表达模式分析

利用 NCBI 的公共转录组数据及本课题组的转录组数据分析不同鸡蛋果品种叶片和果皮中 *SUT* 基因家族成员的表达情况, 绘制特异性表达热图



TN: ‘台农 1 号’ ‘Tainong No. 1’; HJ: ‘黄金果’ ‘Huangjinguo’. L: 叶片 Leaf; P: 果皮 Pericarp. FPKM: 每千个碱基的转录每百万映射读取的碎片 Fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments.

图 7 不同鸡蛋果品种和部位中 *SUT* 基因家族成员的特异性表达热图
Fig. 7 Heat map of specific expression of *SUT* gene family numbers in different cultivars and parts of *Passiflora edulis* Sims

(图 7)。结果显示: *PeSUT1* 和 *PeSUT2* 基因在鸡蛋果品种‘台农 1 号’和‘黄金果’叶片和果皮中呈现较低表达或不表达。 *PeSUT3*、*PeSUT4* 和 *PeSUT5* 基因在‘台农 1 号’和‘黄金果’叶片和果皮中均呈现较高表达 (FPKM 值大于 5), 其中, *PeSUT3* 基因在‘台农 1 号’叶片中的表达量低于‘黄金果’叶片, 但在‘台农 1 号’果皮中的表达量却高于‘黄金果’果皮; *PeSUT4* 基因在‘台农 1 号’叶片和果皮中的表达量分别高于‘黄金果’叶片和果皮; *PeSUT5* 基因在‘台农 1 号’和‘黄金果’叶片中的表达量基本相同, 在‘台农 1 号’果皮中的表达量低于‘黄金果’果皮。

2.6 低温胁迫下鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员的表达分析

低温胁迫下鸡蛋果叶片中可溶性糖含量及 *SUT* 基因家族成员的表达情况见图 8。结果显示: 低温 (4 °C) 胁迫处理下鸡蛋果叶片中可溶性糖含量极显著 ($P \leq 0.01$) 高于正常温度 (25 °C) 处理。低温胁迫处理下, *PeSUT1*、*PeSUT2* 和 *PeSUT4* 基因的相对表达量较正常温度处理略有上升, 但差异均未达到显著水平; *PeSUT3* 基因的相对表达量较正常温度处理极显著上升; *PeSUT5* 基因的相对表达量较正常温度处理极显著下降。

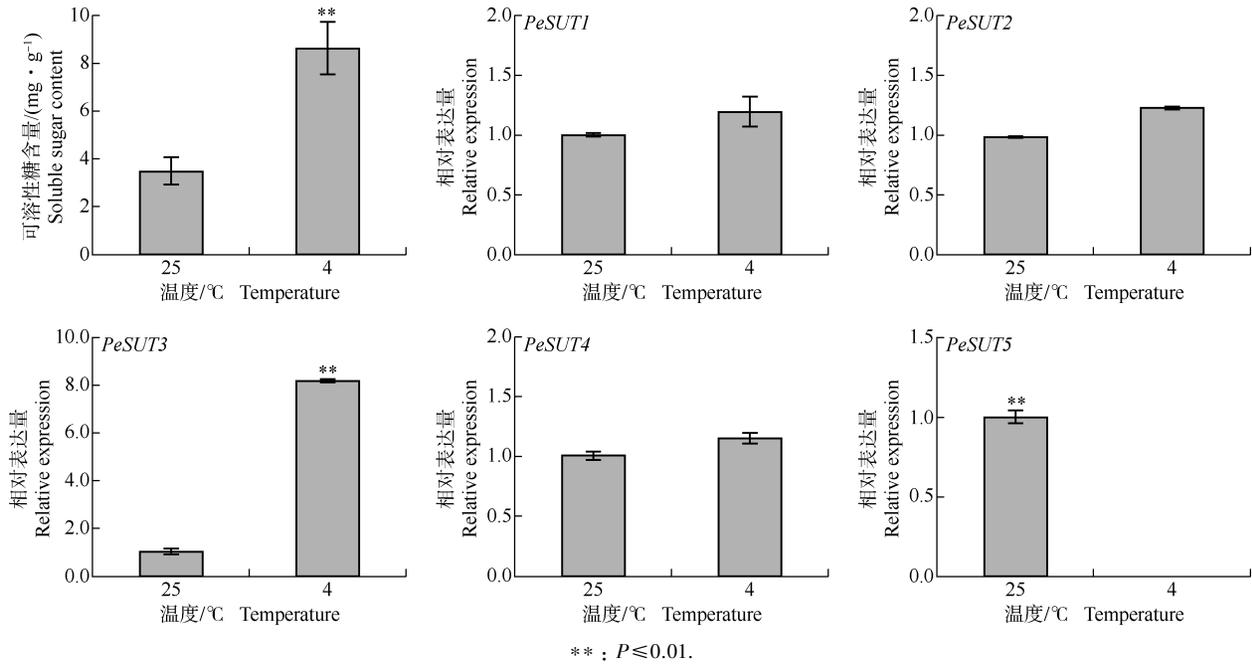


图8 低温胁迫下鸡蛋果叶片中可溶性糖含量及 *SUT* 基因家族成员的表达情况

Fig. 8 Soluble sugar contents and expression of *SUT* gene family members in leaves of *Passiflora edulis* Sims under low temperature stress

3 讨论和结论

SUT 基因家族已被证明在蔗糖的源细胞韧皮部装载、长距离运输以及库细胞卸载中发挥重要作用,其基因表达水平受生物与非生物胁迫、植物内源激素等诸多因子调控^[35-36]。本研究采用生物信息学方法在鸡蛋果全基因组范围内筛选并鉴定出5个 *SUT* 基因,为1个较小的基因家族,类似结果在其他植物中也有发现,例如:番茄 (*Solanum lycopersicum* Linn.) 中有3个 *SUT* 基因^[37],葡萄 (*Vitis vinifera* Linn.) 中有4个 *SUT* 基因^[38],苹果^[21]和龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.)^[8]中均有6个 *SUT* 基因。系统发育分析结果显示:4种植物 *SUT* 基因家族成员编码蛋白分为5个亚族,其中 *SUT1* 亚族为双子叶植物特有,*SUT3* 和 *SUT5* 亚族为单子叶植物特有,*SUT2* 和 *SUT4* 亚族为单子叶植物和双子叶植物共有,与前人在单子叶植物与双子叶植物 *SUT* 蛋白系统发育分析方面的研究结果一致^[35]。鸡蛋果 *SUT* 家族成员分布在 *SUT1*、*SUT2* 和 *SUT4* 3个亚族中,同属 *SUT1* 亚族的 *PeSUT2* 和 *PeSUT3* 蛋白的序列同源性高,聚在一起,但是 *SUT4* 亚族中 *PeSUT1* 和 *PeSUT5* 蛋白间的序列同源性低于二者各自与 *AtSUC4* 蛋白的序列同源性,类似

结果在拟南芥和水稻等植物的 *SUT* 家族分析中也有发现^[39]。*SUT1* 亚族成员为高亲和-低转运能力的转运蛋白^[40],专一定位于质膜,并行使将蔗糖装入韧皮部或在库组织的细胞中吸收蔗糖的功能,例如拟南芥的 *AtSUC1* 蛋白在花粉萌发和糖诱导的花青素积累中发挥重要作用^[41];甜菜 (*Beta vulgaris* Linn.) 的 *BvSUT1* 蛋白负责将蔗糖装载到源叶片的韧皮部并运送到其主根库的贮藏组织^[42]。*SUT2* 亚族成员为低亲和-高转运能力的转运蛋白,其成员大多数定位于质膜上,起着糖转运蛋白与糖传感器的作用^[18,43],例如拟南芥的 *AtSUT2* 蛋白和番茄的 *LeSUT2* 蛋白定位于韧皮部,催化蔗糖装载到筛管伴胞复合体^[43-44];而苹果的 *MdSUT2.2* 蛋白定位于液泡膜中,过表达 *MdSUT2.2* 基因使得液泡中的蔗糖积累增加^[45]。*SUT4* 亚族也为低亲和-高转运能力的转运蛋白^[46],一部分成员定位于液泡膜,参与液泡中蔗糖外排至细胞质的过程,例如苹果的 *MdSUT4.1* 蛋白^[21]和枣 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 的 *ZjSUT4* 蛋白^[47]都与果实中糖积累有关。根据系统发育分析推测被聚为一类的鸡蛋果 *SUT* 蛋白可能具有相似功能。*Ka* 和 *Ks* 值被认为是研究蛋白质编码基因选择性压力或强度的重要指标。本研究中, *PeSUT2* 和 *PeSUT3* 基因以及 *PeSUT1* 和 *PeSUT5* 基因2个共线基因对的 *Ka/Ks* 值

均小于1,表明鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员在进化过程中可能经历了严格的纯化选择作用^[48],暗示了复制基因的结构与功能较保守,推测这可能与人类长期对其优质品种的驯化和培育有关。此外,本研究中3个 *PeSUT* 基因与4个 *AtSUC* 基因之间存在共线关系,这将有助于推测 *PeSUT* 基因功能,但 *PeSUT* 基因的具体功能还有待进一步实验研究和验证。

当植物遭受逆境胁迫时,植物可以利用糖转运蛋白从其他组织运输可溶性糖来维持细胞膨压,从而提高其自身抗逆性,维持自身正常的生长。近年来的研究表明:*SUT* 基因家族在低温、盐和干旱等非生物胁迫响应中起重要作用^[49-54]。例如:水稻中的 *OsSUT1* 和 *OsSUT2* 基因在干旱和盐胁迫条件下表达量显著提升^[49-50],芹菜(*Apium graveolens* Linn.)中的 *AgSUT1* 基因在盐胁迫条件下表达量下降^[55],过表达 *MdSUT2.2* 和 *TaSUT1A* 基因分别能够显著提高苹果^[52]和小麦(*Triticum aestivum* Linn.)^[56]的耐旱能力。对鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员启动子的顺式作用元件进行分析,发现 *PeSUT* 基因具有干旱、防御和应激等非生物胁迫响应元件,推测 *PeSUT* 基因可能参与逆境胁迫相关的过程。此外,低温(4 ℃)胁迫处理下,*PeSUT3* 基因的相对表达量较正常温度(25 ℃)处理极显著上升,类似结果在拟南芥^[36]、水稻^[57]和辣椒^[26]中均有发现。*PeSUT3* 基因启动子顺式作用元件包括1个低温响应元件和3个脱落酸响应元件,因此推测 *PeSUT3* 基因可通过脱落酸信号传导途径参与鸡蛋果对低温胁迫的响应。

综上所述,本研究基于鉴定出鸡蛋果 *SUT* 基因家族成员,发现 *PeSUT3* 基因可能参与鸡蛋果对低温胁迫的响应,这将为解析低温胁迫下鸡蛋果 *SUT* 基因的功能和作用机制提供研究基础。

参考文献:

- [1] QIU W W, SU W Q, CAI Z Y, et al. Combined analysis of transcriptome and metabolome reveals the potential mechanism of coloration and fruit quality in yellow and purple *Passiflora edulis* Sims[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(43): 12096-12106.
- [2] 邢相楠,黄永才,陈 格,等. 广西百香果产业发展现状、存在问题及对策建议[J]. 南方农业学报, 2020, 51(5): 1240-1246.
- [3] LI C B, XIN M, LI L, et al. Characterization of the aromatic profile of purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) during ripening by HS-SPME-GC/MS and RNA sequencing [J]. Food Chemistry, 2021, 355: 129685.
- [4] FONSECA A M A, GERALDI M V, MARÓSTICA JUNIOR M R, et al. Purple passion fruit (*Passiflora edulis* f. *edulis*): a comprehensive review on the nutritional value, phytochemical profile and associated health effects [J]. Food Research International, 2022, 160: 111665.
- [5] XU M X, LI A D, TENG Y, et al. Exploring the adaptive mechanism of *Passiflora edulis* in karst areas via an integrative analysis of nutrient elements and transcriptional profiles[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 185.
- [6] XIA Z Q, HUANG D M, ZHANG S K, et al. Chromosome-scale genome assembly provides insights into the evolution and flavor synthesis of passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) [J]. Horticulture Research, 2021, 8(1): 14.
- [7] MA D N, DONG S S, ZHANG S C, et al. Chromosome-level reference genome assembly provides insights into aroma biosynthesis in passion fruit (*Passiflora edulis*) [J]. Molecular Ecology Resources, 2021, 21(3): 955-968.
- [8] FANG T, PENG Y, RAO Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of sugar transporter (ST) gene family in longan (*Dimocarpus longan* L.) [J]. Plants, 2020, 9(3): 342.
- [9] WEN S Y, NEUHAUS H E, CHENG J T, et al. Contributions of sugar transporters to crop yield and fruit quality [J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(8): 2275-2289.
- [10] BÜTTNER M. The monosaccharide transporter(-like) gene family in *Arabidopsis* [J]. FEBS Letters, 2007, 581(12): 2318-2324.
- [11] LIESCHE J. Sucrose transporters and plasmodesmal regulation in passive phloem loading [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59(5): 311-321.
- [12] SLEWINSKI T L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(13): 4647-4670.
- [13] SAUER N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters [J]. FEBS Letters, 2007, 581(12): 2309-2317.
- [14] REDDY V S, SHLYKOV M A, CASTILLO R, et al. The major facilitator superfamily (MFS) revisited [J]. FEBS Journal, 2012, 279(11): 2022-2035.
- [15] YAN N. Structural advances for the major facilitator superfamily (MFS) transporters [J]. Trends in Biochemical Sciences, 2013, 38(3): 151-159.
- [16] RIESMEIER J W, WILLMITZER L, FROMMER W B. Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast [J]. The EMBO Journal, 1992, 11(13): 4705-4713.
- [17] SIVITZ A B, REINDERS A, WARD J M. Arabidopsis sucrose transporter AtSUC1 is important for pollen germination and sucrose-induced anthocyanin accumulation [J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 92-100.
- [18] SCHULZE W, WEISE A, FROMMER W B, et al. Function of the cytosolic N-terminus of sucrose transporter AtSUT2 in substrate

- affinity[J]. FEBS Letters, 2000, 485(2/3): 189-194.
- [19] MEYER S, LAUTERBACH C, NIEDERMEIER M, et al. Wounding enhances expression of AtSUC3, a sucrose transporter from Arabidopsis sieve elements and sink tissues [J]. Plant Physiology, 2004, 134(2): 684-693.
- [20] AOKI N, HIROSE T, SCOFIELD G N, et al. The sucrose transporter gene family in rice [J]. Plant and Cell Physiology, 2003, 44(3): 223-232.
- [21] PENG Q, CAI Y M, LAI E H, et al. The sucrose transporter MdSUT4.1 participates in the regulation of fruit sugar accumulation in apple[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 191.
- [22] WANG L F, QI X X, HUANG X S. Overexpression of sucrose transporter gene *PbSUT2* from *Pyrus bretschneideri*, enhances sucrose content in *Solanum lycopersicum* fruit[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105: 150-161.
- [23] SUN L X, DENG R L, LIU J W, et al. An overview of sucrose transporter (SUT) genes family in rice [J]. Molecular Biology Reports, 2022, 49(6): 5685-5695.
- [24] WANG Y Z, CHEN Y, WEI Q Z, et al. Phylogenetic relationships of sucrose transporters (SUTs) in plants and genome-wide characterization of *SUT* genes in Orchidaceae reveal roles in floral organ development[J]. PeerJ, 2021, 9: e11961.
- [25] 游晓商,李碧娴,周高峰,等. 枳 *PtrSUT4* 的时空表达及低温下其表达量与糖含量相关性分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(5): 1487-1495.
- [26] CHEN W Q, DIAO W P, LIU H Q, et al. Molecular characterization of SUT gene family in Solanaceae with emphasis on expression analysis of pepper genes during development and stresses [J]. Bioengineered, 2022, 13(6): 14780-14798.
- [27] CHEN C J, CHEN H, HANG Y, et al. TBtools: an integrative Toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. Molecular Plant, 2020, 13(8): 1194-1202.
- [28] 弓 雪,陈 坤,刘亚利,等. 玉米 *SUT* 基因家族生物信息学分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(11): 3499-3506.
- [29] HU B, JIN J P, GUO A Y, et al. GSDS 2.0: an upgraded gene feature visualization server [J]. Bioinformatics, 2015, 31(8): 1296-1297.
- [30] BAILEY T L, BODEN M, BUSKE F A, et al. MEME SUITE: tools for motif discovery and searching [J]. Nucleic Acids Research, 2009, 37: W202-W208.
- [31] CHEN C J, WU Y, XIA R. A painless way to customize Circos plot: from data preparation to visualization using TBtools [J]. iMeta, 2022, 1(3): e35.
- [32] 何锐杰,方 庭,余伟军,等. 西番莲查尔酮合成酶(*CHS*)基因家族全基因组鉴定及表达模式[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(4): 1066-1075.
- [33] MUNHOZ C F, SANTOS A A, ARENHART R A, et al. Analysis of plant gene expression during passion fruit-*Xanthomonas axonopodis* interaction implicates lipoxygenase 2 in host defence [J]. Annals of Applied Biology, 2015, 167(1): 135-155.
- [34] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method[J]. Methods, 2001, 25: 402-408.
- [35] KÜHN C, GROF C P. Sucrose transporters of higher plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(3): 288-298.
- [36] GONG X, LIU M L, ZHANG L J, et al. Arabidopsis *AtSUC2* and *AtSUC4*, encoding sucrose transporters, are required for abiotic stress tolerance in an ABA-dependent pathway [J]. Physiologia Plantarum, 2015, 153(1): 119-136.
- [37] 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.
- [38] AFOUFA-BASTIEN D, MEDICI A, JEAUFFRE J, et al. The *Vitis vinifera* sugar transporter gene family: phylogenetic overview and microarray expression profiling [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 245.
- [39] 张立军,李晓宇,阮燕晔. 双子叶与单子叶植物蔗糖转运蛋白的研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(3): 259-264.
- [40] SCOFIELD G N, AOKI N, HIROSE T, et al. The role of the sucrose transporter, OsSUT1, in germination and early seedling growth and development of rice plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(3): 483-495.
- [41] SIVITZ A B, REINDERS A, WARD J M. Arabidopsis sucrose transporter AtSUC1 is important for pollen germination and sucrose-induced anthocyanin accumulation [J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 92-100.
- [42] NIEBERL P, EHRL C, POMMERENIG B, et al. Functional characterisation and cell specificity of BvSUT1, the transporter that loads sucrose into the phloem of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) source leaves[J]. Plant Biology, 2017, 19(3): 315-326.
- [43] BARKER L, KÜHN C, WEISE A, et al. SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements [J]. The Plant Cell, 2000, 12(7): 1153-1164.
- [44] HACKEL A, SCHAUER N, CARRARI F, et al. Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit development in different ways[J]. Plant Journal, 2006, 45(2): 180-192.
- [45] MA Q J, SUN M H, LU J, et al. Transcription factor AREB2 is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes[J]. Plant Physiology, 2017, 174(4): 2348-2362.
- [46] 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.
- [47] ZHANG C M, BIAN Y, HOU S H, et al. Sugar transport played a more important role than sugar biosynthesis in fruit sugar accumulation during Chinese jujube domestication [J]. Planta, 2018, 248(5): 1187-1199.

- [48] YANG Z H, NIELSEN R. Estimating synonymous and nonsynonymous substitution rates under realistic evolutionary models[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17(1): 32-43.
- [49] SIAHPOOSH M R, SANCHEZ D H, SCHLERETH A, et al. Modification of *OsSUT1* gene expression modulates the salt response of rice *Oryza sativa* cv. Taipei 309[J]. *Plant Science*, 2012, 182: 101-111.
- [50] IBRAHEEM O, DEALTRY G, ROUX S, et al. The effect of drought and salinity on the expressional levels of sucrose transporters in rice (*Oryza sativa* Nipponbare) cultivar plants[J]. *Plant Omics Journal*, 2011, 4(2): 68-74.
- [51] MA Q J, SUN M H, KANG H, et al. A CIPK protein kinase targets sucrose transporter MdsUT2.2 at Ser²⁵⁴ for phosphorylation to enhance salt tolerance[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2019, 42(3): 918-930.
- [52] MA Q J, SUN M H, LU J, et al. An apple sucrose transporter MdsUT2.2 is a phosphorylation target for protein kinase MdCIPK22 in response to drought[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(3): 625-637.
- [53] WEI H B, BAUSEWEIN A, STEININGER H, et al. Linking expression of fructan active enzymes, cell wall invertases and sucrose transporters with fructan profiles in growing taproot of chicory (*Cichorium intybus*): impact of hormonal and environmental cues [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1806.
- [54] FROST C J, NYAMDARI B, TSAI C J, et al. The tonoplast-localized sucrose transporter in *Populus* (PtaSUT4) regulates whole-plant water relations, responses to water stress, and photosynthesis[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7: e44467.
- [55] NOIRAUD N, DELROT S, LEMOINE R. The sucrose transporter of celery. Identification and expression during salt stress[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(4): 1447-1455.
- [56] 胡梦芸, 李 辉, 庞建周, 等. 过量表达蔗糖转运蛋白基因增强转基因小麦的耐旱性[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(8): 1473-1483.
- [57] TAKAHASHI S, MEGURO-MAOKA A, YOSHIDA M. Analysis of sugar content and expression of sucrose transporter genes (*OsSUTs*) in rice tissues in response to a chilling temperature [J]. *Japan Agriculture Research Quarterly*, 2017, 51(2): 137-146.

(责任编辑: 张明霞)

公益宣传：世界环境日

世界环境日(World Environment Day)为每年的6月5日,反映了世界各国人民对环境问题的认识和态度,表达了人类对美好环境的向往和追求,是联合国鼓励全世界对环境保护的认识和行动的主要工具,也是联合国促进全球环境意识、提高对环境问题的关注并采取行动的主要媒介之一。在过去50年中,世界环境日已发展成全球重要的环保宣传平台之一。

塑料污染已成为21世纪非常严峻的环境挑战之一,对环境系统和人类健康造成了广泛而严重的危害。全球每年生产超过4亿吨塑料,其中一半只能使用一次,且只有不到10%被回收。据估计,每年有1900~2300万吨塑料最终流入湖泊、河流和海洋。丢弃或焚烧的一次性塑料危害人类健康和生物多样性,污染从山顶到海底的每一个生态系统。

2023年世界环境日的主题是“Beat Plastic Pollution”,旨在共同寻找解决方案,通过减塑捡塑呵护人类共同的家园。