

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.002

引用格式:刘进娣,陈仕勇,李进,等.燕麦 *SWEET* 基因家族的鉴定及其响应干旱和盐碱胁迫的表达分析[J].草地学报, 2026, 34(5):1568–1583

LIU Jin-di, CHEN Shi-yong, LI Jin, et al. The Identification of the *SWEET* Gene Family in Oats and Its Expression Analysis in Response to Drought and Salt Stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1568–1583

燕麦 *SWEET* 基因家族的鉴定及其响应干旱和盐碱胁迫的表达分析

刘进娣^{1,3}, 陈仕勇^{2*}, 李进¹, 梁国玲¹, 周青平²

(1. 青海大学畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810016; 2. 西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站, 四川 成都 610041; 3. 云南省农业科学院热区生态农业研究所, 云南 元谋 651300)

摘要:为鉴定燕麦(*Avena sativa*)基因组中 *SWEET* 基因家族成员,并揭示其在响应干旱和盐碱胁迫中的作用。本研究采用生物信息学方法对燕麦 *AsSWEET* 基因家族进行系统鉴定,同时基于 RT-qPCR 分析其在干旱和盐碱胁迫下的表达模式。结果表明,燕麦 *AsSWEET* 基因家族共有 37 个成员,分布于 19 条染色体上。*AsSWEET* 蛋白均属于 MtN3_saliva 结构域,多数成员具有 7 个 TMHs,亚细胞定位预测结果显示 *AsSWEET* 蛋白均位于质膜上。*AsSWEET* 蛋白在进化关系上可分为 4 个分枝,且与大麦(*Hordeum vulgare*) *SWEET* 蛋白具有较高的同源性。*AsSWEET* 家族成员启动子区含大量的光响应、激素响应、生长发育及非生物胁迫相关的调控元件。表达模式分析得出,在干旱、盐和碱胁迫下,燕麦叶片中分别有 10、7 和 18 个 *AsSWEETs* 基因表达显著上调。其中 *AsSWEET15c* 和 *AsSWEET15a* 在各类胁迫中均呈现出较高的相对表达量,可作为燕麦响应干旱和盐碱胁迫的候选基因。本研究结果为深入解析燕麦 *AsSWEET* 基因家族在响应环境胁迫应答中的功能提供了参考。

关键词:燕麦; *SWEET* 蛋白; 生物信息学; 逆境胁迫; 基因表达

中图分类号:S543+.7

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1568-16

The Identification of the *SWEET* Gene Family in Oats and Its Expression Analysis in Response to Drought and Salt Stress

LIU Jin-di^{1,3}, CHEN Shi-yong^{2*}, LI Jin¹, LIANG Guo-ling¹, ZHOU Qing-ping²

(1. Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. Sichuan Zoige Alpine Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Southwest Minzu University, Chengdun, Sichuan Province 610041, China; 3. Institute of Tropical Eco-agricultural Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou, Yunnan Province 651300, China)

Abstract: To identify the *SWEET* genes in *Avena sativa* and its responses to drought and salinity-alkalinity stress, this study systematically characterized the *AsSWEET* gene family using bioinformatics approaches and analyzed their expression patterns under drought and salt-alkali stress conditions by RT-qPCR. A total of 37 *AsSWEET* genes were identified and mapped to 19 chromosomes. All *AsSWEET* proteins contained the conserved MtN3_saliva domain, most members possessed seven transmembrane helices (TMHs), and subcellular localization prediction indicated that they were primarily located on the plasma membrane. Phylogenetic analysis revealed that *AsSWEET* proteins could be classified into four major clades and shared high homology with *SWEET* proteins from *Hordeum vulgare*. Promoter analysis showed that *AsSWEET* family members harbored numerous cis-acting elements associated with light responsiveness, hormone signaling, development, and abiotic stress responses. Expression profiling indicated that 10, 7 and 18 *AsSWEETs* genes were signifi-

收稿日期:2025-08-20;修回日期:2025-11-02

基金项目:四川省区域创新合作项目(2025YFHZ0282);四川省“十四五”饲草育种攻关项目(2021YFYZ0013)和云南种子种业联合实验室元谋研发中心共享平台建设实验室项目(202405AR340001)资助

作者简介:刘进娣(1996-),女,汉族,甘肃白银人,博士研究生,主要从事种质分子方面研究, E-mail: liujindi6922@126.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: chengshi8827@163.com

cantly upregulated in leaves under drought, salt and alkali stress, respectively. Among them, *AsSWEET15a* and *AsSWEET15c* exhibited consistently high expression levels across all stress conditions, suggesting that they might serve as key candidate genes involved in oat tolerance to drought and salt-alkali stress. These findings provide theoretical insights into the functional roles of the *AsSWEET* gene family in abiotic stress responses and offer potential gene resources for molecular breeding of stress-tolerant oat varieties.

Key words: *Avena sativa*; SWEET proteins; Bioinformatics; Abiotic stress; Gene expression

糖类是高等植物体内不可或缺的碳源,在能量储存、渗透调节和信号转导方面具有重要作用^[1]。而糖在这些过程中并不能独立跨越细胞膜。糖转运蛋白则是植物体糖类的跨膜转运的必要载体^[2]。目前,已知植物体内存在的3种主要的糖转运蛋白分别为单糖转运蛋白(Monosaccharide Transporters, MSTs)^[3]、蔗糖转运蛋白(Sucrose Transporters, SUTs)^[4]和糖外排转运蛋白(Sugar Will Eventually be Exported Transporters, SWEETs)^[5]。其中,SWEET是近年来新发现的一类双向糖转运蛋白,能够介导细胞中糖类流入和流出,并通过调控植物体内的糖类运输、分配和贮藏,参与生长发育及逆境胁迫响应^[6]。

全球气候变化导致非生物胁迫,尤其是干旱和盐碱胁迫,对作物生长构成了严重威胁^[7]。鉴定植物胁迫相关基因对提高植物抗逆性至关重要^[8]。在多种植物中,SWEET基因已被证实能够增强其对非生物胁迫的耐受能力^[9-11]。玉米(*Zea mays*)*ZmSWEET1b*基因能够正向调控气孔开放,这一特性可能通过影响水分利用效率,为玉米抗旱提供了新的思路^[9]。在水分亏缺条件下,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*AtSWEET11*和*AtSWEET12*表达上调会促进糖从叶向根转运,从而增强拟南芥耐旱性^[10]。苹果(*Malus domestica*)*MdSWEET1*基因异源表达时,能够通过增加可溶性糖积累提高番茄(*Solanum lycopersicum*)整体耐盐性^[11]。水稻(*Oryza sativa*)脱落酸应答转录因子*OsbZIP72*可以直接与*OsSWEET13*和*OsSWEET15*基因的启动子结合并激活其表达,从而精确调控蔗糖的运输和分配,实现对水稻干旱和盐胁迫响应的有效调控^[12]。然而,目前关于植物SWEET蛋白如何响应干旱和盐碱胁迫的分子调控机制仍不清晰,亟待深入探究。

燕麦(*Avena sativa*)作为禾本科一种的重要粮饲兼用型作物,兼具适口性好、营养价值高、饲草产量高等优良特点,深受草食家畜喜食^[13]。同时因其具有较强的抗逆性,被广泛种植于高寒牧区和恶劣气候区,是北方地区和青藏高原冬春储备的主要饲草,已成为保障我国农牧业可持续发展的关键资源^[14]。然而干旱和盐碱仍是限制燕麦的生长和产量

的主要环境因素。挖掘优良基因对培育高产高抗燕麦新品种具有重要意义^[15]。随着分子生物学技术的不断发展,很多作物在抗逆基因挖掘和通过优异基因提高抗性方面已有深入探索。燕麦基因组数据的相继公布推动了燕麦在抗逆遗传机制和优异基因挖掘方面的研究^[16]。研究燕麦*AsSWEET*基因响应干旱和盐碱胁迫的分子机制有助于深入揭示SWEET介导的糖信号与逆境响应之间的内在联系,丰富植物糖转运与抗逆调控的分子机制研究。因此,本研究通过利用分子生物信息学手段对燕麦*AsSWEET*基因家族进行系统鉴定。通过分析其理化性质、系统进化、染色体分布及蛋白结构等特征,结合不同胁迫条件下的表达模式,旨在阐明*AsSWEET*基因家族的功能,揭示其在逆境胁迫中的分子调控机制,也为燕麦抗逆新品种培育提供优异候选基因。

1 材料与方法

1.1 燕麦*AsSWEET*家族成员鉴定及理化性质分析

以TAIR数据库(<https://www.arabidopsis.org/>)检索的拟南芥SWEET基因家族蛋白序列作为参考序列。燕麦OT3098_v2基因组资源信息及gff文件来源于GrainGenes数据库(<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>)^[17]。通过TBtools软件对燕麦基因组数据进行Blast,筛选去除冗余序列。将筛选后的蛋白序列提交至Pfam-InterPro(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/>)进一步通过保守结构域验证。最后,使用ExPASy-protParam(<https://web.expasy.org/protparam/>)分析了燕麦*AsSWEETs*家族成员理论等电点(pI)、分子量(MW),利用在线工具TMHMM-2.0(<https://services.healthtech.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/>)预测*AsSWEETs*蛋白跨膜螺旋结构和使用WoLF PSORT在线网站分析SWEET蛋白的亚细胞定位(<https://wolfsort.hgc.jp/>)。

1.2 燕麦*AsSWEET*蛋白结构预测

利用在线工具SOPMA(<https://npsa.lyon.>

insema. fr/cgibin/npsa_automat. pl page=/NPSA/npsa_sopma. html)预测蛋白质二级结构,参数为系统默认值。利用在线工具 SWISS-MODEL (<https://swissmodel.expasy.org/>)预测蛋白质三级结构。

1.3 燕麦 *AsSWEET* 基因结构及染色体定位分析

根据燕麦基因组注释文件 gff3, 获取 *AsSWEET* 基因的外显子和内含子结构信息, 利用 TBtools 软件进行可视化基因结构。使用在线网站 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>) 鉴定燕麦 *SWEET* 蛋白质序列保守基序 (Motif), 结构域数目设为 10, 其余参数采用系统默认^[18]。通过 NCBI 数据库中的 Batch CD-Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 下载燕麦 *AsSWEET* 基因的保守结构域, 并利用 TBtools 进行可视化。同时利用 TBtools 软件对染色体位置进行可视化。

1.4 SWEET 系统进化及蛋白互作分析

从 JGI-phytozome 植物基因资源数据库 (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) 获取拟南芥、玉米、水稻和大麦的 *SWEET* 蛋白质序列^[19]。利用 MEGA 11 软件将所获得的燕麦 *AsSWEET* 蛋白序列与拟南芥、玉米、水稻和大麦的蛋白质序列进行 ClustalW 多序列比对, 根据序列比对结果, 使用邻接法 (Neighbor-Joining, NJ), Bootstrap=1000, 构建系统发育树, 利用在线工具 ITOL (<https://itol.embl.de/>) 进行可视化^[20]。利用 STRING 在线网站 (<https://cn.string-db.org/>) 预测燕麦 *SWEETs* 相互作用蛋白, 并使用 Cytoscape 3.10.0 软件进行优化^[21]。

1.5 SWEET 基因共线性分析

利用 TBtools 软件对燕麦 *AsSWEETs* 家族成员进行组内共线性分析, 同时分析其与二倍体燕麦 (*Avena longiglumis*) 和四倍体燕麦 (*Avena insularis*)、二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*) 和水稻之间的共线性关系, 并可视化处理。

1.6 燕麦 *AsSWEET* 基因家族启动子顺式作用元件分析

利用在线网站 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>), 基于

燕麦 *AsSWEET* 基因上游 2000 bp 的基因序列, 分析启动子顺式作用元件, 并使用 TBtools 软件可视化^[22]。

1.7 燕麦 *AsSWEET* 基因表达模式分析

1.7.1 样品处理 以燕麦品种‘凯撒’为试验材料。挑选饱满且大小均一的种子, 在发芽盒内萌发 7 天后移至标准 Hoagland 溶液中, 温室条件为光照/黑暗为 16 h/8 h, 日夜温度为 22℃/18℃, 湿度为 60%。光照强度 200~250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 培养至两叶一心后, 进行胁迫处理。干旱、盐和碱胁迫处理分别为添加 15% PEG-6000、150 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 和 100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaHCO_3 (pH 值为 8.3) 的 Hoagland 溶液进行培养, 每个处理 10 个重复, 分别在胁迫前 (0 h) 和胁迫后 6, 12 和 24 h 采集不同胁迫条件下的长势一致的幼苗叶片样品, 液氮冷冻后立即保存于 -80℃ 冰箱。

1.7.2 实时荧光定量 (RT-qPCR) 验证 利用在线网站 Primer 3.0 plus (<https://www.primer3plus.com/index.html>) 设计 *AsSWEETs* 基因引物序列, 引物序列及内参基因 *AsFPGS-ID2* 引物序列如表 1 所示。分别提取干旱、盐和碱胁迫处理 0, 6, 12 和 24 h 燕麦叶片 RNA, 所用试剂为植物 RNA 提取试剂盒 V1.6 (BIOFIT)。使用 ToloScript ALL-in-one RT EasyMix for qPCR 试剂盒 (TOLOBIO) 将 RNA 逆转录为 cDNA。RT-qPCR 反应采用 2×Q3 SYBR qPCR Master Mix (Universal) 试剂盒 (TOLOBIO) 进行, 反应体系为 20 μL , 包含 2×Q3 SYBR qPCR Master Mix (Universal) 10 μL 、上下游引物各 0.4 μL 、cDNA 模板 2 μL 、ddH₂O 7.2 μL 。反应程序为: 95℃ 30 s; 95℃ 10 s 和 60℃ 30 s (40 个循环)。每个样品设 3 次生物学重复, 基因相对表达量采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算。

1.8 数据处理

采用 SPSS 27 软件进行单因素方差分析 (ANOVA), 使用 LSD 法进行事后多重比较, 并使用 R4.4.1 绘图。

2 结果与分析

2.1 燕麦 *AsSWEET* 基因家族成员的鉴定

本研究在燕麦基因组数据库中共鉴定出 37 个 *AsSWEET* 基因家族成员, 并检测得出 *AsSWEET* 基因均属于 MtN3/saliva (PF03083) 保守结构域, 有

表 1 RT-qPCR 引物序列
Table 1 Primers sequences for RT-qPCR

基因名 Gene name	正向引物 Forward primer (5'—3')	反向引物 Reverse primer (5'—3')	产物长度 Product size/bp
<i>AsSWEET1a</i>	CAAGACGAAGAGCGTGGAGTT	CCCGCACCCGTTGGGGATGTA	127
<i>AsSWEET1b</i>	GCGAGGTTCTTCTTCGGAGTC	GTTGATCGTCGTCACCAGGAT	210
<i>AsSWEET1c</i>	GCGAGGTTCTTCTTCGGAGT	AGGAGGCAGTTGAGCAGCGT	149
<i>AsSWEET1d</i>	AGTTCTTGTTTGGGATTTTCGG	CCTTCTTGCTGGACGCGAAG	273
<i>AsSWEET1e</i>	TTCTTGTTTGGGATTTTCGGG	CTCGCCTTCTTGCTGGACGC	275
<i>AsSWEET2a</i>	AAAGAACCCTCTCGGGCATC	TCTCCTAAATGTCGGCAGCG	231
<i>AsSWEET2b</i>	CTTCTCTCGTCTTCTCCGCC	CGGACGATCCTCCTGAATGT	133
<i>AsSWEET2c</i>	TGTTCTGTACCTGTACCGACG	GAAGAGGGAAATGTAGGCGAG	206
<i>AsSWEET2d</i>	AACCTCTTCGCCTTCGCTCT	AGAGGGAAATGTAGGCGAGC	223
<i>AsSWEET2e</i>	ACAAGGAAGGCAATCTTTCATAC	AGAGAAGGTAGGGGAGCCCATCG	212
<i>AsSWEET3a</i>	GCACACCCACCAATGCGTAA	GGATACCCATCAAAGAGCCGA	242
<i>AsSWEET3b</i>	GCAAGACAAAACCTTCAGCCC	GAGTCCAGTTCTCCCACCCAG	238
<i>AsSWEET3c</i>	GCGTAGTTTGCCTTCTCCTC	AGTCCAGTTCTCCCACCCAG	173
<i>AsSWEET4</i>	GTGATACTGCTCTTGCCCCC	TTCAACATTGCGATGAGGTAC	104
<i>AsSWEET5</i>	GACGGACGCTGTCGACTTTG	CCTACGGACCCTTCCTCTGA	171
<i>AsSWEET11a</i>	GCTCGTCAAGACCAACTCCA	AGGAGGAAGGATGCGAGGGC	135
<i>AsSWEET11b</i>	ACGGAGGGGTTTCAGCTCGGT	CAGCCGAATGCGTTGATGGT	119
<i>AsSWEET11c</i>	TCACCATCAACTCCTTCGGC	GGAAGAAGTAGGCGAGCGTC	105
<i>AsSWEET11d</i>	TGCGTGCTGTGGATCTTCTA	CTCCGAGGAACCTTCTCACGA	241
<i>AsSWEET11e</i>	TCCTGCTCACCATCAACTCCT	TCGAGGAGGAAGAAGTATGCG	118
<i>AsSWEET12</i>	GTTGGTCTTCGCTGTGGGCAT	GCCACCAGCTTGACGGTGAAG	294
<i>AsSWEET13a</i>	CCGATACCGACCTTCTACCG	GGAGGCTCTCGTTGGATTTC	133
<i>AsSWEET13b</i>	CGACGTTCTACCGTATCTACAAA	GGATCTTGGCTGTGAAAACCTTG	228
<i>AsSWEET13c</i>	GGTTAGAGACGAAGAGGGGGA	AGGCTCTCGTTGGATTTCACC	294
<i>AsSWEET13d</i>	CAACCTTTGTATCGCAATGGG	AGGCTCTCGTTGGATTTCACC	228
<i>AsSWEET13e</i>	CCGATACCGACCTTCTACCG	GAGGAGGCTCTCGTTGGATT	135
<i>AsSWEET13f</i>	CCTATCCCTGGAGCACCCCT	AGACTGGAATCCCTCCGTCG	133
<i>AsSWEET13g</i>	TTCGCAACCTTTGTATCGCA	GGAGGGTTTCGTTGGATTTC	237
<i>AsSWEET13h</i>	GAGGGGTTCCAGTCTGTGCC	CGCAGCGTTGATGGTGATGA	111
<i>AsSWEET13i</i>	GCTTGGAGTTCGCAACCTTT	ACGGTAGAACGTCGGTATCG	133
<i>AsSWEET15a</i>	CCTCCCTCTCTTCCCTCCCGA	CCTCGGTGGACTTCTTACGG	227
<i>AsSWEET15b</i>	TTCTTTTCACTACTCCGAC	GCTTCGCAGTGAGGAGTCTC	241
<i>AsSWEET15c</i>	ACCTCCCTCTCTTCCCTCCCG	CCCTCGGTGGACTTCTTACG	229
<i>AsSWEET16a</i>	CGGTTCTGGTCTTCGTTTCT	TTTGGTGACGCCGATAGAGA	137
<i>AsSWEET16b</i>	AATGTCTGCTTCTTCGCCGC	AGTAGACGCTCCAGATGCCG	223
<i>AsSWEET16c</i>	TCTTAGTCGGAATCGTCGGG	GGTGCGTAGGCGAGGTAGAG	253
<i>AsSWEET16d</i>	TCTTAGTCGGAATCGTCGGG	GGTGCGTAGGCGAGGTAGAG	253
<i>AsFPGS-1D2</i>	AGGACCGAGATTGTTCTTTA	AGAATCTTTCGAGATTGCC	158

3 个 *AsSWEET* 成员 (*AsSWEET3a* 和 *AsSWEET16 a/b*) 仅含一个 MtN3/saliva 结构域, 其余均有两个。根据近缘物种系统进化关系对其进行命名(表 2)。蛋白理化性质分析结果得出, *AsSWEET* 蛋白编码 107~344 个氨基酸, 分子量在 11 855. 51~37 854. 59 Da 之间; 理论等电点 (PI) 在 6. 10~9. 53 之间, 其中 *AsSWEET12*、*AsSWEET15a*、*AsSWEET15c* 和 *AsSWEET16a* 的理论等电点 (PI) 小于 7, 呈弱酸性, 其余蛋白均大于 7, 表明其为碱性蛋白。除 *AsSWEET3a* 和 *AsS-*

WEET16b, 其他 *AsSWEETs* 蛋白均包含 6~7 个跨膜螺旋结构 (Transmenbrane helix, TMH), 大多数成员含 7 个 TMHs。亚细胞定位预测结果显示 37 条 *AsSWEETs* 蛋白均位于质膜上。

2.2 燕麦 *AsSWEET* 蛋白结构预测

燕麦 *AsSWEET* 蛋白二级结构由 α -螺旋、 β -转角、无规则卷曲和延伸链, 4 部分组成(表 3)。 α -螺旋在 33. 65%~57. 94% 之间, 其中占比最高的是 *AsSWEET16b*; 无规则卷曲在 26. 17%~49. 36% 之间,

表 2 燕麦 *AsSWEET* 基因基本信息
Table 2 Characteristics of *AsSWEET* gene family in oat

基因名 Gene name	基因注释 ID	染色体 Chr.	位置 Position		编码区 CDS	跨膜螺旋 Transmembrane Helix	生理特性 Physiological characteristics		等电点 pI	亚细胞定位 Subcellular location
			开始 Start	终止 End			长度 Length/aa	分子量 MW/Da		
<i>AsSWEET1a</i>	AVESA.00001b.r3.3Cg0003053	3C	632 916 425	632 919 735	807	6	268	28 909.3	8.77	质膜
<i>AsSWEET1b</i>	AVESA.00001b.r3.4Ag0003204	4A	409 340 439	409 343 759	798	6	265	28 627.93	8.94	质膜
<i>AsSWEET1c</i>	AVESA.00001b.r3.4Dg0002756	4D	364 379 005	364 382 334	798	6	265	28 625.95	8.94	质膜
<i>AsSWEET1d</i>	AVESA.00001b.r3.1Ag0001066	1A	286 912 858	286 915 255	804	6	267	28 527.36	9.05	质膜
<i>AsSWEET1e</i>	AVESA.00001b.r3.1Dg0001065	1D	278 885 867	278 888 324	795	6	264	28 343.27	9.04	质膜
<i>AsSWEET2a</i>	AVESA.00001b.r3.6Cg0000940	6C	94 727 742	94 729 327	876	7	291	32 051.86	9.12	质膜
<i>AsSWEET2b</i>	AVESA.00001b.r3.6Dg0001616	6D	283 606 847	283 608 431	825	7	274	30 526.81	9.12	质膜
<i>AsSWEET2c</i>	AVESA.00001b.r3.3Ag0001950	3A	393 295 087	393 296 608	777	7	258	28 528.79	9.25	质膜
<i>AsSWEET2d</i>	AVESA.00001b.r3.3Cg0002187	3C	536 875 047	536 876 665	780	7	259	28 815.93	8.64	质膜
<i>AsSWEET2e</i>	AVESA.00001b.r3.3Dg0001501	3D	344 075 181	344 076 795	777	7	258	28 602.82	9.15	质膜
<i>AsSWEET3a</i>	AVESA.00001b.r3.1Ag0000187	1A	22 980 228	22 982 408	432	4	143	15 922.03	9.17	质膜
<i>AsSWEET3b</i>	AVESA.00001b.r3.1Cg0000615	1C	65 244 122	65 246 139	789	7	262	29 296.87	9.42	质膜
<i>AsSWEET3c</i>	AVESA.00001b.r3.1Dg0000158	1D	18 612 371	18 614 625	789	7	262	29 286.81	9.39	质膜
<i>AsSWEET4</i>	AVESA.00001b.r3.2Ag0002286	2A	399 181 076	399 183 633	948	6	315	33 180.89	9.11	质膜
<i>AsSWEET5</i>	AVESA.00001b.r3.2Dg0002211	2D	190 420 847	190 423 543	948	7	315	33 115.85	9.21	质膜
<i>AsSWEET11a</i>	AVESA.00001b.r3.5Ag0002899	5A	451 457 153	451 458 692	879	7	292	31 881.94	8.82	质膜
<i>AsSWEET11b</i>	AVESA.00001b.r3.5Cg0002511	5C	541 917 379	541 918 979	879	7	292	31 802.9	8.99	质膜
<i>AsSWEET11c</i>	AVESA.00001b.r3.5Cg0000165	5C	32 380 773	32 383 151	891	7	296	32 120.82	8.69	质膜
<i>AsSWEET11d</i>	AVESA.00001b.r3.7Ag0001651	7A	143 797 313	143 799 666	885	7	294	31 763.49	8.42	质膜
<i>AsSWEET11e</i>	AVESA.00001b.r3.7Dg0000630	7D	57 781 596	57 783 953	888	7	295	31 888.62	8.42	质膜
<i>AsSWEET12</i>	AVESA.00001b.r3.5Dg0000357	5D	35 925 386	35 927 758	933	7	310	33 899.02	6.10	质膜
<i>AsSWEET13a</i>	AVESA.00001b.r3.6Ag0001356	6A	276 417 189	276 419 175	891	7	296	32 186.27	9.13	质膜
<i>AsSWEET13b</i>	AVESA.00001b.r3.6Cg0000318	6C	26 147 091	26 149 363	897	7	298	32 613.5	8.81	质膜
<i>AsSWEET13c</i>	AVESA.00001b.r3.6Cg0000323	6C	26 531 559	26 533 491	792	7	263	29 162.56	8.70	质膜
<i>AsSWEET13d</i>	AVESA.00001b.r3.6Cg0000324	6C	26 617 484	26 619 694	1029	7	342	37 714.57	8.89	质膜
<i>AsSWEET13e</i>	AVESA.00001b.r3.6Dg0001039	6D	238 650 020	238 652 281	891	7	296	32 186.3	9.17	质膜
<i>AsSWEET13f</i>	AVESA.00001b.r3.7Dg0002465	7D	444 421 645	444 423 738	888	7	295	32 291.5	9.25	质膜
<i>AsSWEET13g</i>	AVESA.00001b.r3.7Dg0002466	7D	444 465 162	444 467 355	993	7	330	36 406.12	9.53	质膜
<i>AsSWEET13h</i>	AVESA.00001b.r3.7Dg0002837	7D	473 736 927	473 739 048	891	7	296	32 473.76	9.25	质膜
<i>AsSWEET13i</i>	AVESA.00001b.r3.7Dg0002838	7D	473 775 324	473 777 377	993	7	330	36 352.01	9.66	质膜
<i>AsSWEET15a</i>	AVESA.00001b.r3.3Ag0001391	3A	254 550 733	254 553 467	1035	7	344	37 854.59	6.35	质膜
<i>AsSWEET15b</i>	AVESA.00001b.r3.3Cg0001273	3C	259 325 509	259 328 024	909	7	302	33 394.57	8.66	质膜
<i>AsSWEET15c</i>	AVESA.00001b.r3.3Dg0000957	3D	220 269 601	220 272 638	1032	7	343	37 798.61	6.26	质膜
<i>AsSWEET16a</i>	AVESA.00001b.r3.3Ag0000239	3A	24 045 633	24 047 988	561	6	186	20 707.76	6.54	质膜
<i>AsSWEET16b</i>	AVESA.00001b.r3.4Cg0003020	4C	576 813 209	576 815 663	324	3	107	11 855.51	9.33	质膜
<i>AsSWEET16c</i>	AVESA.00001b.r3.5Ag0000724	5A	61 476 992	61 479 506	942	7	313	34 145.39	9.27	质膜
<i>AsSWEET16d</i>	AVESA.00001b.r3.5Dg0000331	5D	33 067 060	33 069 500	939	7	312	34 018.23	9.18	质膜

AsSWEET16d 占比最高;延伸连在 13.97%~20.43% 之间,占比最高的是 *AsSWEET16a*;β-转角贡献最小,在 0.00%~3.23% 之间,即 α-螺旋和无规则卷曲是 *AsSWEET*s 蛋白基因结构的主要构成元件。*AsSWEET* 蛋白三级结构预测得出,其三维空间结构具有高度相似性,如 *AsSWEET1a/1b/1c/1d/1e*, *AsSWEET2c/2d*, *AsSWEET3b/3c*, 以及 *AsSWEET4/5*, *AsSWEET11a/11b*, *AsSWEET13g/13i*, *AsSWEET15a/15b/15c*, *AsSWEET16c/16d*。

推测其功能相似,其余 *AsSWEET*s 蛋白质三级结构不同且差异较大(图 1)。

2.3 燕麦 *AsSWEET* 家族成员位置分布与结构分析

根据燕麦基因组注释文件,分析 *AsSWEET* 基因在染色体上的分布(图 2),得出 37 个 *AsSWEET* 基因分布在 19 条染色体上,2C 和 7C 没有 *AsSWEET* 基因,表明其呈不均匀分布。在 6C 和 7D 染

表 3 燕麦 *AsSWEET* 蛋白质二级结构预测
Table 3 Predicted secondary structure analysis of oat *AsSWEET* protein

蛋白名 Protein name	α -螺旋 α helix	β -转角 β turn	延伸连 Extended strand	无规则卷曲 Random coil
AsSWEET1a	48.88	2.24	18.66	30.22
AsSWEET1b	41.13	2.26	18.11	38.49
AsSWEET1c	44.53	2.26	18.87	34.34
AsSWEET1d	38.95	2.25	17.98	40.82
AsSWEET1e	40.91	2.27	18.56	38.26
AsSWEET2a	43.64	2.06	16.84	37.46
AsSWEET2b	45.62	1.46	16.42	36.50
AsSWEET2c	43.02	2.33	20.16	34.50
AsSWEET2d	42.47	2.32	19.69	35.52
AsSWEET2e	41.09	2.33	18.60	37.98
AsSWEET3a	44.76	0.00	15.38	39.86
AsSWEET3b	43.89	3.05	18.32	34.73
AsSWEET3c	47.71	2.29	16.79	33.21
AsSWEET4	45.40	1.90	14.92	37.78
AsSWEET5	48.89	2.86	13.97	34.29
AsSWEET11a	43.15	2.05	16.10	38.70
AsSWEET11b	44.86	2.05	17.12	35.96
AsSWEET11c	41.55	2.03	16.55	39.86
AsSWEET11d	40.48	2.04	17.01	40.48
AsSWEET11e	41.02	2.37	17.63	38.98
AsSWEET12	37.10	1.29	16.13	45.48
AsSWEET13a	35.81	1.35	16.55	46.28
AsSWEET13b	37.25	2.01	17.79	42.95
AsSWEET13c	46.77	2.28	16.73	34.22
AsSWEET13d	38.89	1.17	15.50	44.44
AsSWEET13e	35.81	1.35	16.22	46.62
AsSWEET13f	38.98	2.03	16.95	42.03
AsSWEET13g	38.48	2.12	14.85	44.55
AsSWEET13h	40.54	2.03	16.89	40.54
AsSWEET13i	40.00	1.82	14.85	43.33
AsSWEET15a	39.83	1.74	14.24	44.19
AsSWEET15b	37.75	1.99	15.89	44.37
AsSWEET15c	43.44	1.75	16.33	38.48
AsSWEET16a	48.39	3.23	20.43	27.96
AsSWEET16b	57.94	0.00	15.89	26.17
AsSWEET16c	38.66	1.92	15.34	44.09
AsSWEET16d	33.65	1.92	15.06	49.36

色体上有片段重复和串联重复事件,如 *AsSWEET13b/13c/13d*、*AsSWEET13g/13f* 和 *AsSWEET13h/13i*。这些基因的重复可能使 *AsSWEET* 家族成员数目出现了一定的扩张。表明 *AsSWEET* 家族成员之间的进化关系,突出了染色体重复的共同起源以及相似的结构和功能特性。

构建燕麦 *AsSWEET* 蛋白物种内 ML 进化树,并分析其基因结构,*AsSWEET* 家族成员被分为 3 组,包含 10 个保守基序类型,37 条 *AsSWEET* 均含有 Motif 1,除 *AsSWEET3a* 和 16b,其余 *AsSWEET* 都含有 Motif 1、Motif 2 和 Motif 3(图 3)。除 *AsS-*

WEET4 和 5,其余 *AsSWEET* 均含有 Motif 4。说明 Motif 1-4 在燕麦 *AsSWEET* 蛋白中高度保守。在 *AsSWEET1a-1c*, *AsSWEET1d-1e*, *AsSWEET2a-2e*, *AsSWEET3b-3c*, *AsSWEET4-5*, *AsSWEET11a-11b*, *AsSWEET11c-11e*, *AsSWEET13a-13d*、*13f* 和 *13h*, *AsSWEET13g* 和 *13i*, *AsSWEET15a* 和 *15c*, *AsSWEET16c-16d* 各组中, *AsSWEET* 蛋白保守基序类型高度相似。分析 *AsSWEET* 基因 CDS (外显子)和 UTR (非编码区)结构发现,除 *AsSWEET16b*(含有 3 个外显子),其余 *AsSWEETs* 基因含有 4-6 个外显子。



图 1 燕麦 AsSWEET 蛋白三级结构预测

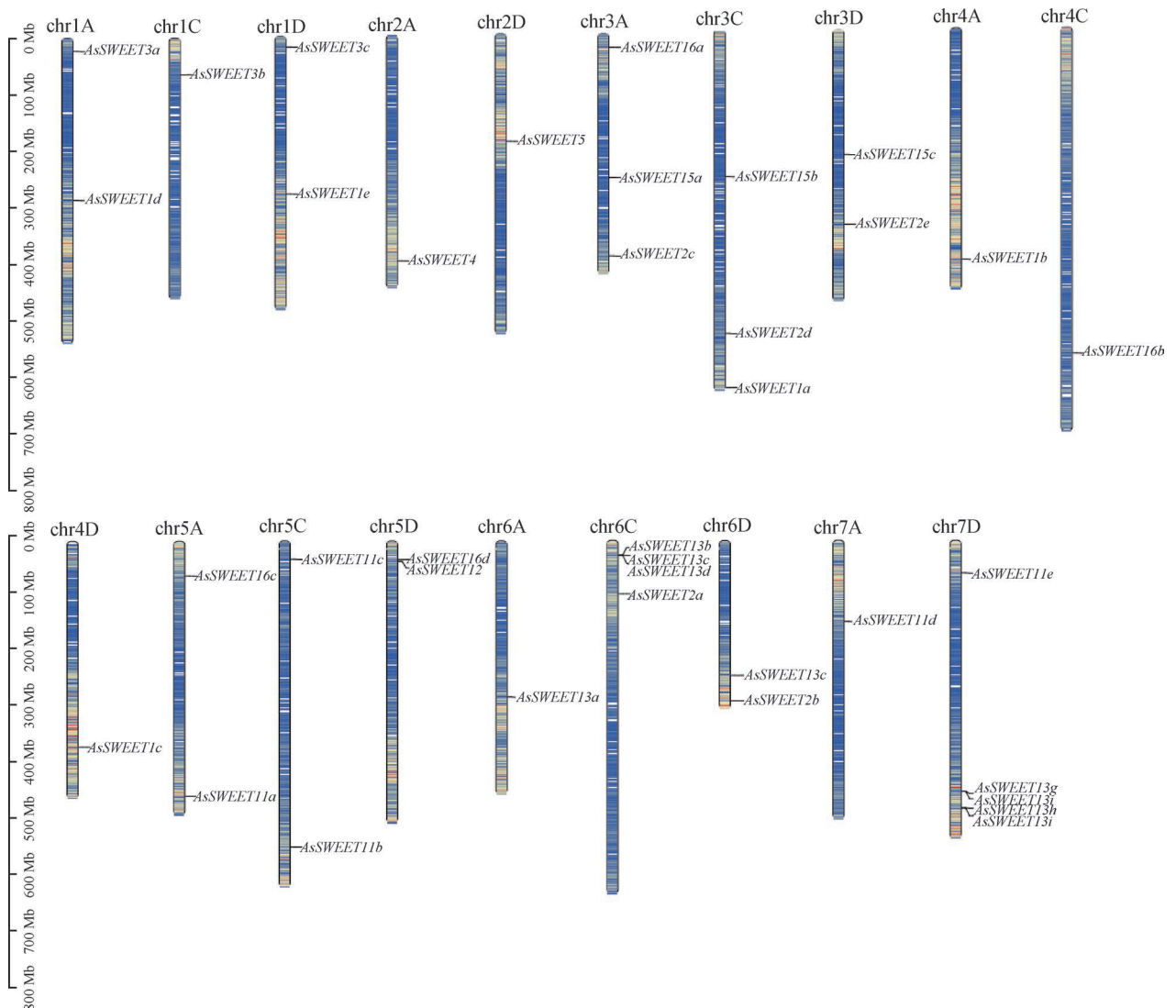
Fig. 1 Prediction of tertiary structure of oat AsSWEET protein

2.4 SWEET 系统进化及蛋白互作分析

基于 37 个燕麦 AsSWEET 和拟南芥 (17 个)、玉米 (24 个)、水稻 (21 个)、大麦 (21 个) 的蛋白序列构建系统进化树 (图 4)。AsSWEET 蛋白可分为 4 个分枝。Clade I 包括 13 个 AsSWEET、3 个 AtSWEET、5 个 ZmSWEET、6 个 OsSWEET 和 5 个 HvSWEET; Clade II 包括 2 个 AsSWEET、5 个 AtSWEET、5 个 ZmSWEET、9 个 OsSWEET 和 5 个 HvSWEET; Clade III 成员最多, 包括 18 个 AsSWEET、7 个 AtSWEET、11 个 ZmSWEET、5 个 OsSWEET 和 10 个 HvSWEET; Clade IV 成员最少, 包括 4 个 AsSWEET、2 个 AtSWEET、3 个 ZmSWEET、1 个 OsSWEET 和 1 个 HvSWEET。AsSWEET1a~1e、2a~2e 和 3a~3c 属 Clade I, AsSWEET4 和 5 属 Clade II, AsSWEET11a~11e、

12、13a~13i、15a~15c 属 Clade III, AsSWEET16a~16d 属 Clade IV。燕麦 AsSWEET 蛋白与大麦 HvSWEET 蛋白具有较高的同源性。

为揭示燕麦 AsSWEET 潜在调控网络, 参考拟南芥 AtSWEET 蛋白, 分析燕麦 AsSWEET 蛋白互作网络, 发现燕麦 AsSWEET 蛋白之间相互作用, 并与蔗糖转运蛋白 (Sucrose transporters, SUT)、PCMP-H43 等相互作用, 关系密切, 主要作用于植物糖转运 (图 5)。与 ERD6、糖转运蛋白 (Sugar transporter protein, STP)、ARPC2B、MSSP1 等蛋白关系较为密切, 可能共同参与植物胁迫响应。根据拟南芥 AtSWEET 与燕麦 AsSWEET 蛋白进化关系, AtSWEET2 与 AsSWEET3a, AtSWEET8 与 AsSWEET4, AtSWEET12 与 AsSWEET15a, AtSWEET15 与 AsSWEET11d, AtSWEET16 与 AsS-

图2 燕麦 *AsSWEET* 基因染色体分布Fig. 2 Chromosome distribution of oat *AsSWEET*s genes

WEET16c 亲缘关系较近。

2.5 *AsSWEET* 基因共线性分析

鉴于串联重复和片段重复在进化过程中基因家族扩展中起着重要作用,为进一步了解燕麦 *AsSWEET* 的主要扩展方式,对其进行了组内共线性分析,研究基因复制事件,如图6所示,在 *AsSWEET* 中共有 37 对共线性基因对,其中有 4 个串联重复和 20 个片段重复,如 *AsSWEET13b*, *AsSWEET13c*, *AsSWEET13d* 很可能属于串联重复,以及 *AsSWEET3a* 和 *AsSWEET3b* 可能属于片段重复。为阐明 *AsSWEET* 在禾本科物种间的潜在进化关系,构建燕麦与其二倍体祖先、四倍体祖先以及二穗短柄草和水稻之间的种间共线性图谱(图7),燕麦 *AsSWEET* 基因与其二倍体及四倍体祖先种,尤其是与

四倍体祖先种之间存在高度共线性。二穗短柄草和水稻中的 *SWEET* 成员也与燕麦 *AsSWEET* 关联性较高,上述结果均证实了 *AsSWEET* 基因的高度保守性。

2.6 燕麦 *AsSWEET*s 基因家族启动子区顺式作用元件分析

分析燕麦 *AsSWEET* 基因家族上游 2000 bp 启动子区域顺式作用元件,结果表明参与 *AsSWEET* 功能元件主要包含光响应、非生物胁迫、生长发育和激素响应等,共 17 类(图8)。其中,光响应元件最多,植物激素元件也较多,与植物激素相关的元件包括生长素、脱落酸响应、水杨酸响应、茉莉酸甲酯响应、赤霉素响应等;非生物胁迫反应元件包括干旱诱导、低温响应、厌氧诱导和抵御和应激响应

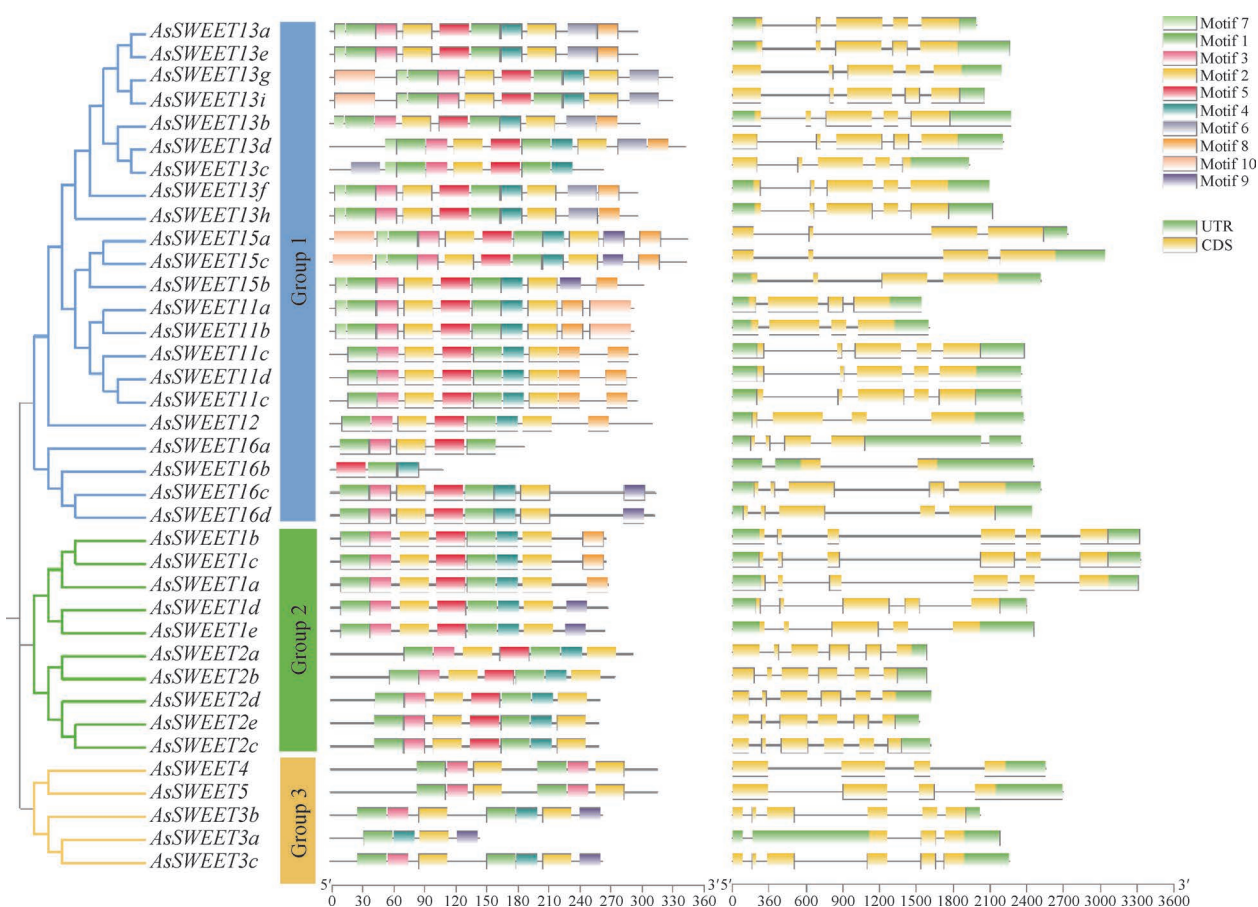


图 3 燕麦 *AsSWEET* 基因 ML 系统发育树、保守基序和基因结构分析

Fig. 3 Development tree, conserved motifs, and gene structure analysis of oat *AsSWEET* genes

等;控制生长发育相关元件包括玉米醇溶蛋白代谢调节、种子特异性调节、胚乳表达、分生组织表达、根特异性、细胞周期调控、昼夜节律控制等;说明 *AsSWEET* 基因不仅参与植物糖转运、激素信号转导和生长发育,还响应各类非生物胁迫。

2.7 燕麦 *AsSWEET* 基因响应非生物胁迫的表达模式分析

通过 RT-qPCR 验证不同逆境胁迫下燕麦叶片的基因表达模式,系统阐明非生物胁迫条件下燕麦 *AsSWEET* 基因的生物学功能。结果得出,与干旱和盐胁迫相比,碱胁迫诱导会使更多 *AsSWEET* 成员显著表达。在干旱、盐和碱胁迫 12 h 下,部分燕麦叶片 *AsSWEET* 基因表达水平均具有显著变化(图 9)。在干旱胁迫 12 h 下,一共有 10 个 *AsSWEET*s 基因表达水平在叶片中显著上调($P < 0.05$),其中 *AsSWEET15c* 的相对表达量水平最高(图 10a)。 *AsSWEET15a* 相对表达量较高。在盐胁迫 12 h 下,一共有 7 个 *AsSWEET*s 基因表达水平在叶片中显著上调($P < 0.05$),其中 *AsSWEET15c*

仍为相对表达量水平最高, *AsSWEET15a* 相对表达量较高(图 10b)。在碱胁迫 12 h 下,一共有 18 个 *AsSWEET*s 基因表达水平在叶片中显著上调($P < 0.05$),其中 *AsSWEET11e* 相对表达量水平最高,其次为 *AsSWEET11c*(图 10c)。总体而言,燕麦 *AsSWEET2c*, *AsSWEET2d*, *AsSWEET3b*, *AsSWEET12*, *AsSWEET15a* 和 *AsSWEET15c* 在不同胁迫下均表现出显著上调,其中 *AsSWEET15c* 表现出最高的相对表达量,其次为 *AsSWEET15a*(图 11)。因此, *AsSWEET15c* 和 *AsSWEET15a* 可能是燕麦抗逆性的关键调控因子,其具体调控网络仍需深入研究。

3 讨论

糖不仅是植物生长发育和基础代谢的能源物质,还是重要的信号分子^[23]。逆境环境下,植物能够通过转运其他组织可溶性糖,降低渗透压,以提高抗逆性维持自身正常生长^[24]。SWEET 蛋白能够调节植物体糖在细胞内和细胞间的转运和分配,同

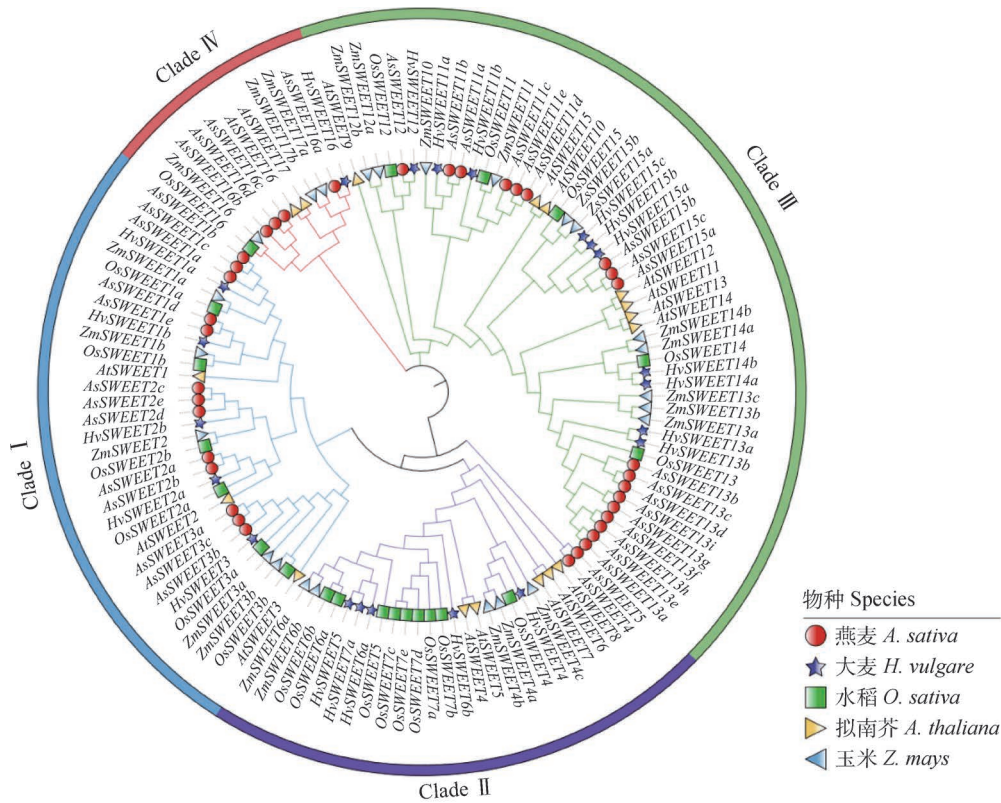


图4 拟南芥、玉米、水稻、大麦和燕麦 SWEETs 蛋白系统进化树分析

Fig. 4 System evolutionary tree analysis of SWEETs proteins in *Arabidopsis thaliana*, *Zea mays*, *Oryza sativa*, *Hordeum vulgare* and *Avena sativa*

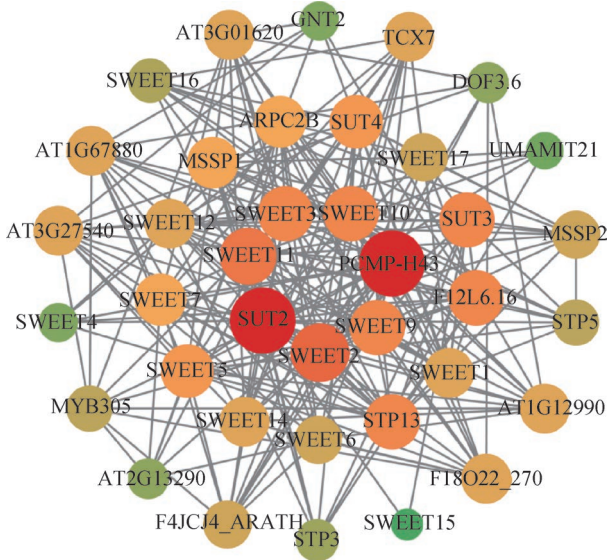


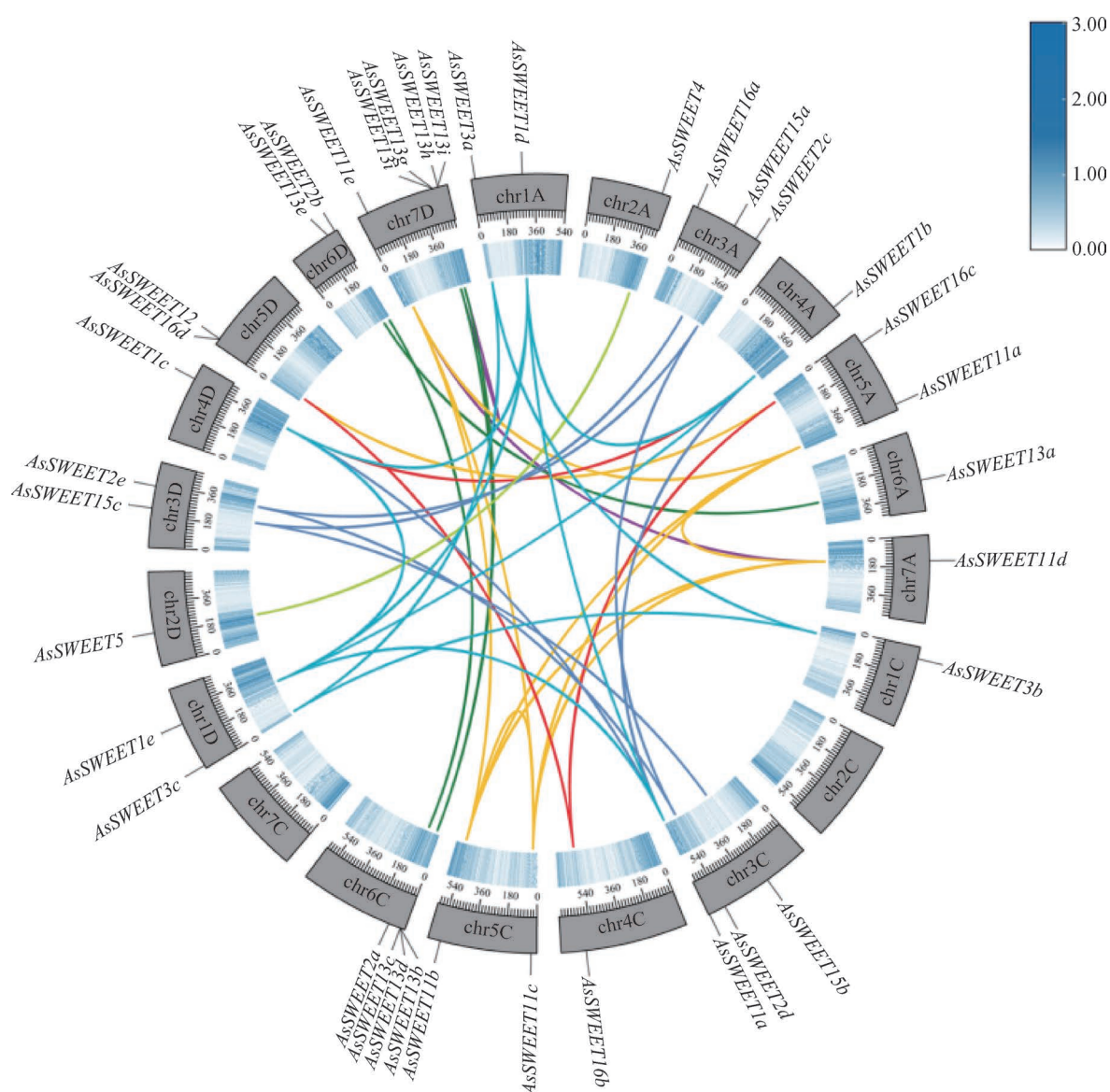
图5 燕麦 AsSWEET 蛋白互作分析

Fig. 5 Analysis of oat AsSWEET protein interaction

时对调节逆境环境下植物的生长发育也具有重要的作用^[25]。燕麦作为我国干旱区和半干旱区及盐渍化地区的重要饲草^[26],因此,探究 SWEET 基因家族在燕麦中的胁迫响应机制具有重要意义。本研究共鉴定出 37 个燕麦 AsSWEET 基因,而 PAN

等^[27]报道燕麦中仅有 17 个 AsSWEET 基因,这一差异主要源于所采用的燕麦基因组数据库不同。多数 AsSWEET 基因含 7 个 TMHs 结构,仅有 8 个 AsSWEET 基因的 TMHs 少于 7 个,这可能是基因在进化过程中发生外显子化,缺失和插入等事件所致。这与 SWEET 基因在其他物种中的进化特征相一致^[28],暗示 AsSWEET 可能通过结构域变异而产生功能分化。多数 AsSWEET 基因具有 4~6 个外显子,而外显子-内含子结构存在差异可能有助于增加基因的功能多样性。AsSWEET 蛋白氨基酸数目在 107~344 个之间,与大麦^[29]、玉米^[30]等物种的相差不大。SWEET 蛋白亚细胞定位主要位于细胞膜、液泡膜和内质网^[31]。而本研究亚细胞定位预测发现 AsSWEET 蛋白均分布于质膜上。植物基因结构在进化过程中通常是相对保守的,本研究中 AsSWEET 也表现出保守的基序和结构域。

本研究发现 AsSWEET 家族成员在 5D、6C 和 7D 染色体上均存在串联重复基因,这与 Hu 等^[32]研究结果相似,表明串联重复对 SWEET 基因的扩展具有重要的作用。植物 SWEET 蛋白系统发育树一般被聚类为 4 个分支,不同 SWEET 蛋白位于不同

图 6 燕麦 *AsSWEET* 基因组内共线性分析Fig. 6 Synteny analysis of oat *AsSWEET* genes

细胞区室具有不同功能。其中 Clade I (SWEET1~3) 和 Clade II (SWEET4~8) 主要定位于质膜上, 负责己糖(尤其是葡萄糖)的跨膜转运, 也可以运输蔗糖。Clade III (SWEET9~15) 主要高效转运蔗糖, 并参与韧皮部装载运输、果实发育及器官衰老等多种生理过程。Clade IV (SWEET16~17) 定位于液泡膜上, 主要跨膜转运果糖^[33]。本研究 SWEET 蛋白系统发育树也分为 4 个分枝, *AsSWEET* 主要位于 Clade I 和 Clade III, 这与前人研究结果相一致^[34]。并发现, 相较于双子叶植物拟南芥, 燕麦 *AsSWEET* 与禾本科物种同源性更高, 表明 SWEET 基因家族在单子叶植物进化过程中具有一定的保守性。

启动子是解析基因表达和调控的关键元件。本研究分析发现 *AsSWEET* 基因启动子区存在大量的光响应、激素响应和非生物胁迫响应元件以及与生长发育有关的元件, 暗示了燕麦 *AsSWEET* 家族成员复杂的调控机制, 并广泛参与燕麦的生长发育和逆境调控。SWEET 可以与自身形成同源二聚体, 也可以与其他蛋白形成异源二聚体, 参与植物体内许多重要的生理过程^[35]。糖转运和非生物胁迫相关蛋白 (*SUT2*、*SUT3*、*SUT4*、*PCMP-H43*、*ERD6*、*STP13*、*ARPC2B*、*MSSP1*) 能够与 *AsSWEET* 相互作用, 进一步验证了 *AsSWEET* 蛋白在非生物胁迫响应中的重要性。通过 RT-qPCR 验证干旱、盐碱胁迫处理下 *AsSWEET* 在燕麦幼苗叶片

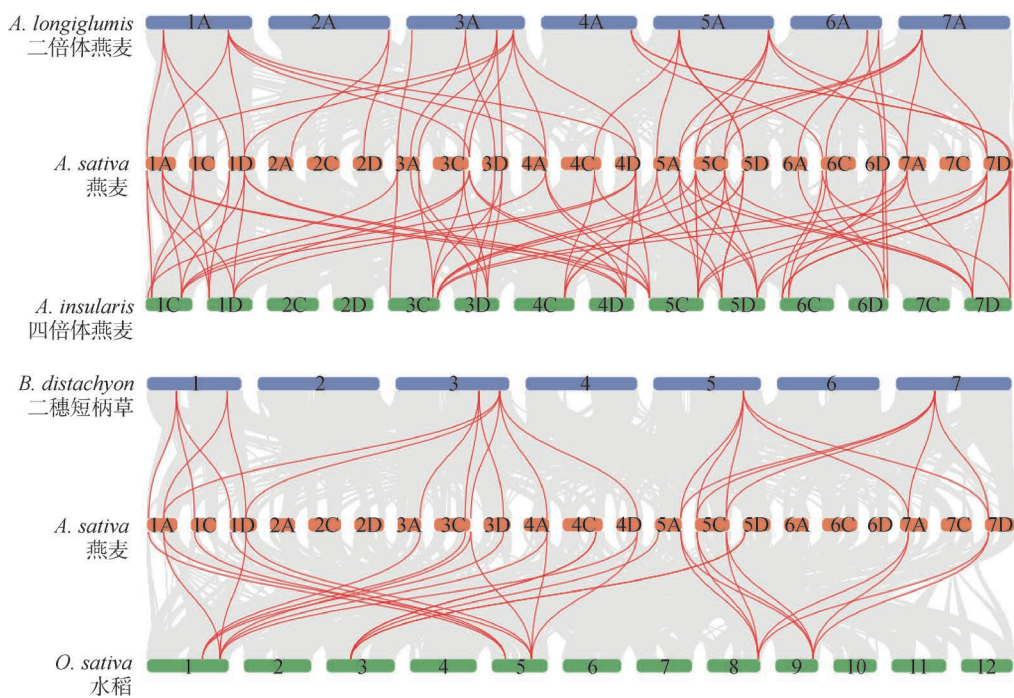


图 7 燕麦 AsSWEET 基因与不同物种间的共线性分析

Fig. 7 Comparative collinearity analysis of oat AsSWEET genes with other species

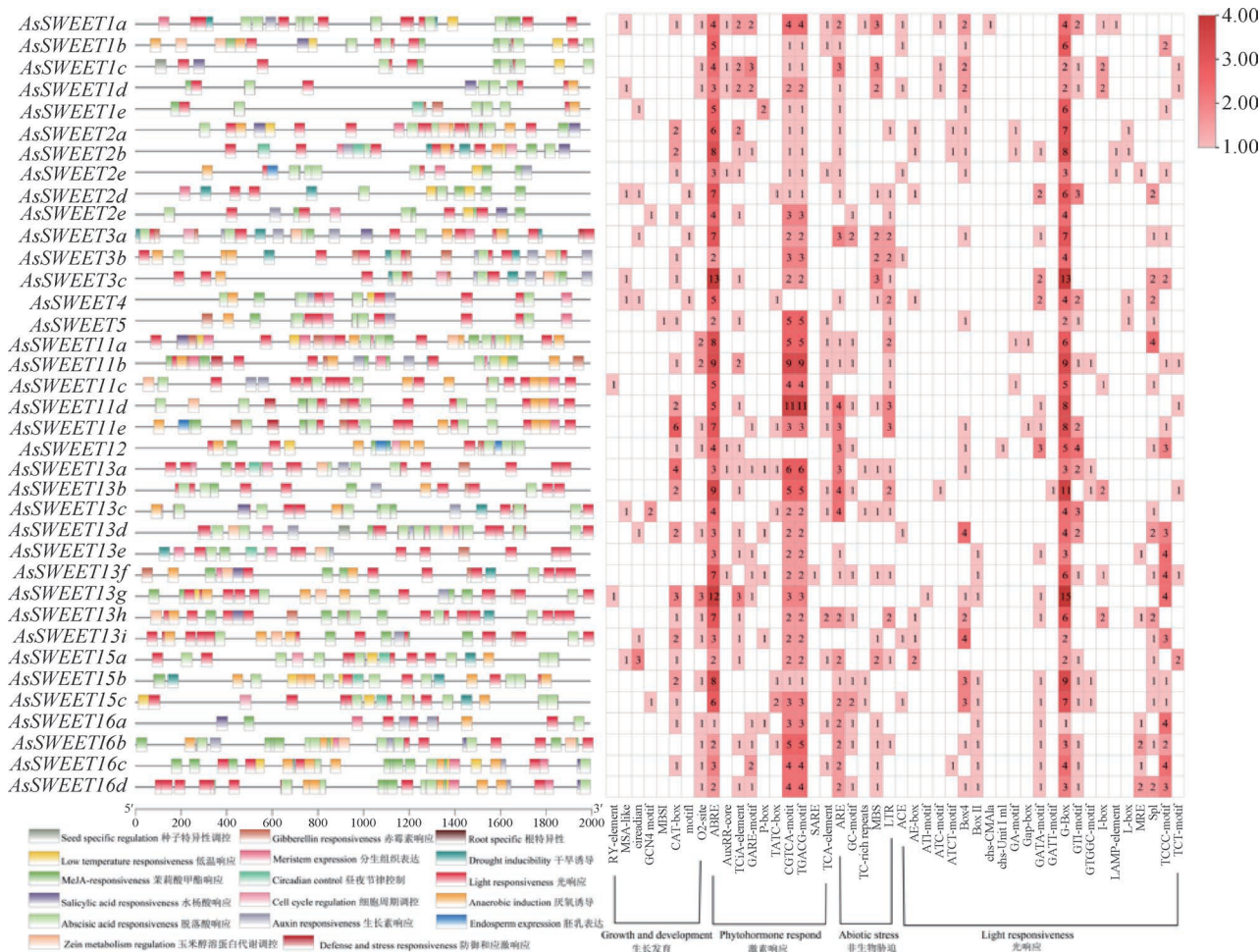
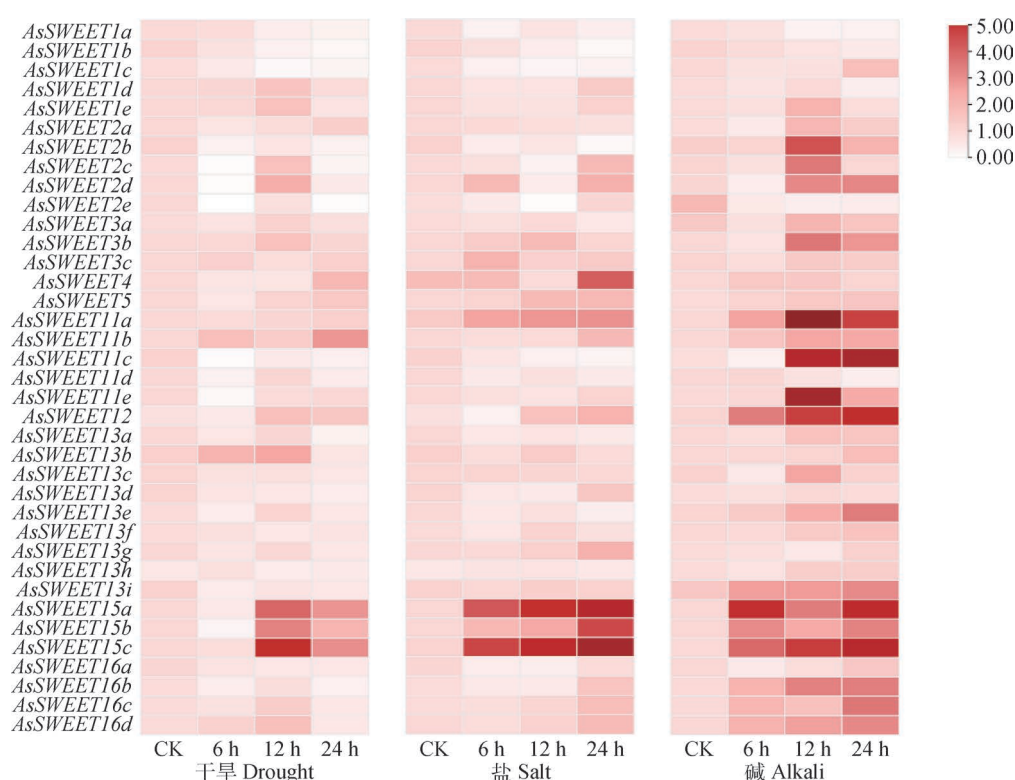
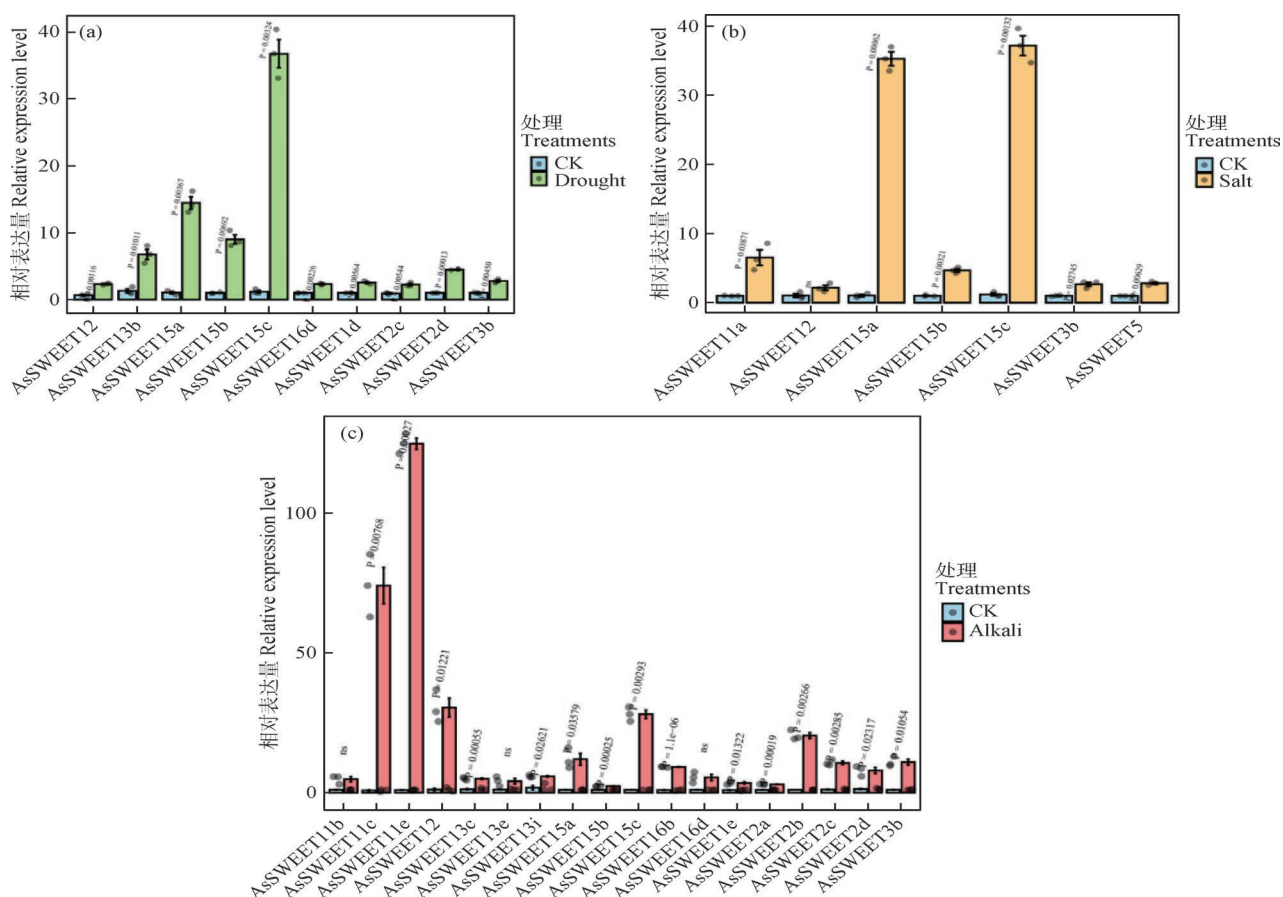


图 8 燕麦 AsSWEET 基因顺式作用元件分析

Fig. 8 Analysis of cis-acting elements in oat AsSWEET genes

图 9 燕麦 *AsSWEET* 基因在不同胁迫下的表达模式热图Fig. 9 Expression heatmap of oat *AsSWEET* genes under various stresses图 10 燕麦 *AsSWEET* 基因在干旱、盐、碱胁迫下的差异表达Fig. 10 Differential expression of *AsSWEET* genes in oats under drought, salt and alkaline stresses

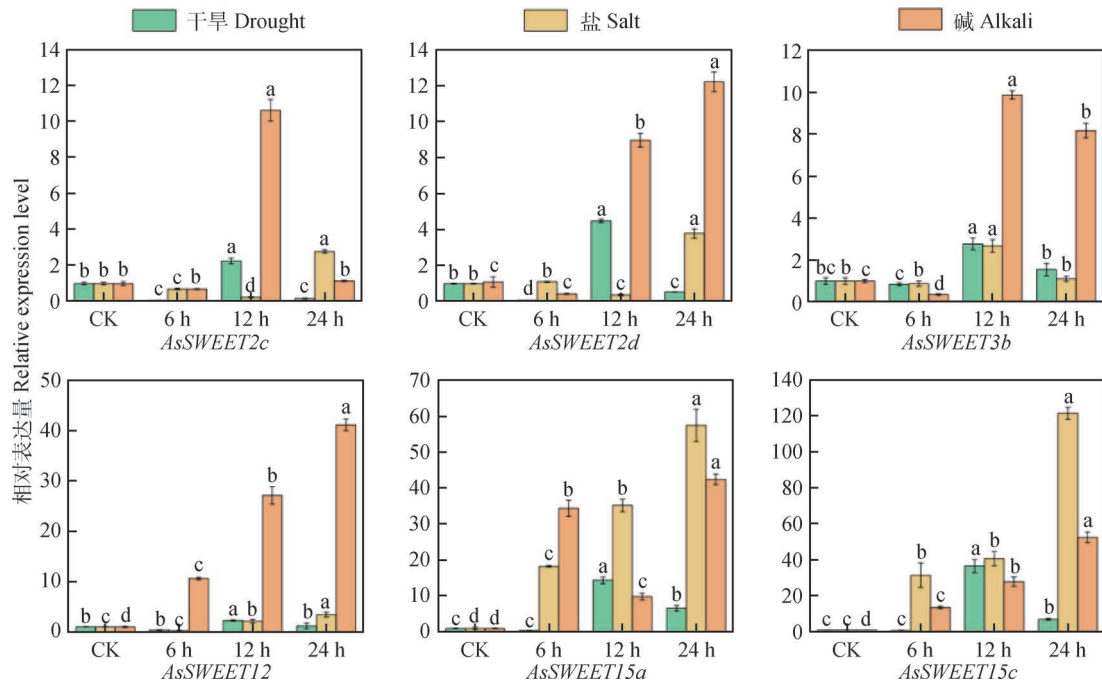


图 11 燕麦 *AsSWEET* 基因在不同胁迫下不同时间的相对表达模式

Fig. 11 Relative expression of oat *AsSWEET* genes at various time under different stresses

注:小写字母表示不同处理时间在 0.05 水平上差异显著

Note: Lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level

中的相对表达量,发现在各类胁迫处理 12 h,燕麦叶片 *AsSWEET* 基因表达量均具有显著变化。在干旱、盐和碱胁迫下,分别有 10、7 和 18 个 *AsSWEET*s 基因表达水平在叶片中显著上调。这与 Song 等^[36]研究过表达 *NtSWEET12i* 能够增强烟草 (*Nicotiana tabacum*) 干旱和盐碱耐受性结果相一致。本研究中 *AsSWEET15c* 和 *AsSWEET15a* 在各胁迫中均表现出较高的相对表达量。番茄 *SlSWEET15* 基因在拟南芥中异源表达,能够显著增强干旱胁迫下拟南芥 *AtSWEET15* 基因的表达,进而提高根部蔗糖含量、降低渗透压、增强吸水能力,有效促进根系生长^[25]。番茄 *SlSWEET15* 与 *AtSWEET15* 序列拥有 50% 的同源性,基于序列同源性往往伴随着功能保守性的规律,表明二者可能遵循相似的功能和调控机制,这为 *SWEET* 基因功能的跨物种研究提供了重要线索^[37]。*ZmSWEET15a* 基因在干旱胁迫下的表达水平显著提高,有助于玉米在干旱环境中顽强生长^[38]。在盐胁迫条件下,拟南芥中 *AtSWEET15* 基因的表达水平显著提高,水稻中的 *OsSWEET15* 基因也被诱导表达^[33]。但也有研究发现,盐胁迫条件下, *AtSWEET15* 和 *AtSWEET16* 基因过表达会使拟南芥对高盐环境高度敏感,反之 *AtSWEET15* 和 *AtSWEET16* 突变体表现出更高的耐

盐性和显著增强的根系活力^[39]。因此,本研究 *AsSWEET15c* 和 *AsSWEET15a* 可作为燕麦抗逆调控的候选基因,值得进一步研究其对燕麦逆境的调控机理。

4 结论

本研究从燕麦基因组中共鉴定出 37 个 *AsSWEET* 基因,分布于 19 条染色体上。主要分布于 Clade I 和 Clade III 分支中,且与大麦 *SWEET* 蛋白高度同源。并根据共线性分析得出 *AsSWEET* 基因在进化过程中高度保守。启动子区含有大量的光响应、激素响应和非生物胁迫响应元件。在干旱、盐、碱胁迫下,分别有 10、7 和 18 个 *AsSWEET*s 基因表达水平在叶片中显著上调,且 *SWEET* 基因在各胁迫 12 h 下,均表现出显著变化。其中 *AsSWEET15c* 和 *AsSWEET15a* 在各类胁迫中均高表达,表明其可能通过调控糖运输与信号传导参与非生物胁迫响应,并在维持细胞能量分配中发挥重要作用。本研究为深入解析燕麦响应逆境胁迫分子机制奠定了理论基础,同时为燕麦抗性育种和品质改良提供了参考。

参考文献

- [1] CHEN L-Q, CHEUNG L S, FENG L, et al. Transport of sugars[J]. Annual Review of Biochemistry, 2015, 84: 865-894
- [2] LIU Z, FAN H, MA Z Y. Comparison of SWEET gene family between maize and foxtail millet through genomic, transcriptomic, and proteomic analyses[J]. The Plant Genome, 2022, 15(3): e20226
- [3] SLEWINSKI T L. Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: a physiological perspective[J]. Molecular Plant, 2011, 4(4): 641-662
- [4] AYRE B G. Membrane-transport systems for sucrose in relation to whole-plant carbon partitioning [J]. Molecular Plant, 2011, 4(3): 377-394
- [5] CHEN L Q, HOU B H, LALONDE S, et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens [J]. Nature, 2010, 468(7323): 527-532
- [6] ANJALI A, FATIMA U, MANU M S, et al. Structure and regulation of SWEET transporters in plants: an update [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 156: 1-6
- [7] RIVERO R M, MITTLER R, BLUMWALD E, et al. Developing climate-resilient crops: improving plant tolerance to stress combination[J]. The Plant Journal, 2022, 109(2): 373-389
- [8] ESMAEILI N, SHEN G X, ZHANG H. Genetic manipulation for abiotic stress resistance traits in crops[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1011985
- [9] NIE P X, XU G X, YU B, et al. 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.) [J]. Agronomy, 2022, 12(8): 1747
- [10] DURAND M, PORCHERON B, HENNION N, et al. Water deficit enhances C export to the roots in *Arabidopsis thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots[J]. Plant Physiology, 2016, 170(3): 1460-1479
- [11] ZHANG B, LI Y N, WU B H, et al. Plasma membrane-localized transporter MdSWEET12 is involved in sucrose unloading in apple fruit[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(49): 15517-15530
- [12] MATHAN J, SINGH A, RANJAN A. Sucrose transport in response to drought and salt stress involves ABA-mediated induction of OsSWEET13 and OsSWEET15 in rice[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 171(4): 620-637
- [13] 胡泽龙, 梁国玲, 刘文辉, 等. 青藏高原不同燕麦品种粒色与籽粒功能营养成分关系分析[J]. 草地学报, 2025, 33(6): 1843-1851
- HU Z L, LIANG G L, LIU W H, et al. Analysis of the relationship between grain color and functional nutrient components in different oat varieties on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(6): 1843-1851
- [14] 周青平, 胡晓炜, 汪辉, 等. 燕麦在维护国家粮食安全中的重要作用[J]. 草业学报, 2024, 33(10): 171-182
- ZHOU Q P, HU X W, WANG H, et al. The important role of oat in reinforcing the foundation of food security[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(10): 171-182
- [15] YU J D, ZHANG R, MA X, et al. Physiological mechanism of lodging resistance of oat stalk and analysis of transcriptome differences[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1532216
- [16] PENG Y Y, YAN H H, GUO L C, et al. Reference genome assemblies reveal the origin and evolution of allohexaploid oat[J]. Nature Genetics, 2022, 54(8): 1248-1258
- [17] YANG Y J, LI J, YAO M J, et al. Genome-wide identification of CAMTA gene family in oat (*avena sativa*) and expression analysis under various abiotic stresses[J]. Agronomy, 2024, 14(9): 2053
- [18] BAILEY T L, JOHNSON J, GRANT C E, et al. The MEME suite[J]. Nucleic Acids Research, 2015, 43(W1): W39-W49
- [19] 马圆, 刘欢, 赵桂琴, 等. 燕麦 sHSP 基因家族的鉴定及其响应高温及老化的表达分析[J]. 草业学报, 2024, 33(8): 145-158
- MA Y, LIU H, ZHAO G Q, et al. Identification of the oat sHSP gene family and its transcript profiles in response to high temperature and aging[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(8): 145-158
- [20] TAMURA K, STECHER G, KUMAR S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. Molecular Biology and Evolution, 2021, 38(7): 3022-3027
- [21] DONCHEVA N T, MORRIS J H, GORODKIN J, et al. Cytoscape StringApp: network analysis and visualization of proteomics data[J]. Journal of Proteome Research, 2019, 18(2): 623-632
- [22] 李进, 杨艳娇, 贾志锋, 等. 饲用燕麦 TLP 基因家族鉴定及干旱胁迫下表达模式分析[J]. 草地学报, 2025, 33(4): 1029-1038
- LI J, YANG Y J, JIA Z F, et al. Identification of the tubby gene family in oat and its response to drought stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(4): 1029-1038
- [23] 代玥, 刘林姬, 杨那, 等. 植物中 SWEET 蛋白的研究进展[J]. 分子植物育种, 2021, 19(4): 1128-1135
- DAI Y, LIU L Y, YANG N, et al. Research advances on plant SWEET sugar transporters [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(4): 1128-1135
- [24] YAMADA K, SAIJO Y, NAKAGAMI H, et al. Regulation of sugar transporter activity for antibacterial defense in *Arabidopsis* [J]. Science, 2016, 354(6318): 1427-1430
- [25] KO H Y, HO L H, NEUHAUS H E, et al. Transporter SisWEET15 unloads sucrose from phloem and seed coat for fruit and seed development in tomato [J]. Plant Physiology, 2021, 187(4): 2230-2245
- [26] 周青平, 苟小林, 田莉华, 等. 寒冷区早晚熟燕麦品种的生产性能分析[J]. 科学通报, 2018, 63(17): 1722-1730
- ZHOU Q P, GOU X L, TIAN L H, et al. Performances of early and late maturing oat varieties in cold regions[J]. Chinese Science Bulletin, 2018, 63(17): 1722-1730
- [27] PAN Y B, NIU K J, MIAO P Q, et al. Genome-wide analysis

- of the SWEET gene family and its response to powdery mildew and leaf spot infection in the common oat (*Avena sativa* L.)[J]. BMC Genomics, 2024, 25(1):995
- [28] 李根, 牛奎举. 小黑麦 SWEET 家族基因鉴定及其在不同逆境下表达模式分析[J]. 草地学报, 2023, 31(11):3310-3321
- LI G, NIU K J. Characterization and analysis of SWEET gene family and response to abiotic stress in *Triticosecale*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(11):3310-3321
- [29] YUE W H, CAI K F, XIA X, et al. Genome-wide identification, expression pattern and genetic variation analysis of SWEET gene family in barley reveal the artificial selection of HvSWEET1a during domestication and improvement [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1137434
- [30] ZHU J L, ZHOU L, LI T F, et al. Genome-wide investigation and characterization of SWEET gene family with focus on their evolution and expression during hormone and abiotic stress response in maize[J]. Genes, 2022, 13(10):1682
- [31] 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
- ZHANG J Y, WANG G, WANG T, et al. Research progress on functional roles of SWEET proteins in plant growth and development[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2023, 32(5):1-15
- [32] HU B, WU H, HUANG W F, et al. SWEET gene family in *Medicago truncatula*: genome-wide identification, expression and substrate specificity analysis[J]. Plants, 2019, 8(9):338
- [33] YANG Q, WANG G Z, DOU J H, et al. Plant sugar transporters SWEETs: structure, function, and cutting-edge research insights[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2025, 73(30):18457-18479
- [34] 李新, 杨丹, 牛奎举. 扁蓿豆 SWEET 基因家族鉴定及在干旱和寒冷胁迫下的表达分析[J]. 中国草地学报, 2024, 46(9):1-14
- LI X, YANG D, NIU K J. Identification of SWEET gene family in *Medicago ruthenica* and expression analysis under drought and cold stress [J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(9):1-14
- [35] ZHANG Q, CHEN C Z, GUO R, et al. Plasma membrane-localized hexose transporter OsSWEET1b, affects sugar metabolism and leaf senescence[J]. Plant Cell Reports, 2024, 43(1):29
- [36] SONG W T, XUE L Y, JIN X S, et al. Genome-wide identification of SWEET family genes and functional analysis of NtSWEET12i under drought and saline-alkali stresses in tobacco[J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1):195
- [37] CHEN L Q, QU X Q, HOU B H, et al. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport[J]. Science, 2012, 335(6065):207-211
- [38] LIU M T, LIU T Y, LU J Y, et al. Characterization and functional analysis of ZmSWEET15a in maize[J]. DNA and Cell Biology, 2022, 41(6):564-574
- [39] WANG J, YAN C Y, LI Y N, et al. Crystal structure of a bacterial homologue of SWEET transporters[J]. Cell Research, 2014, 24(12):1486-1489

(责任编辑 彭露茜)