

## 综述 Reviews

## 拟南芥ABC转运蛋白研究进展

王晓珠, 孙万梅, 马义峰, 韩二琴, 韩丽, 孙丽萍, 彭再慧, 王邦俊\*

西南大学生命科学学院, 教育部三峡库区生态环境重点实验室, 重庆400715

**摘要:** ABC转运蛋白(ATP-binding cassette transporters)是一类普遍存在于原核生物和真核生物中的跨膜转运蛋白, 该蛋白家族庞大, 功能多样。拟南芥基因组编码约130种ABC转运蛋白, 它们广泛存在于细胞的质膜、质体、线粒体、液泡、内质网、过氧化物酶体等位置, 在植物激素运输、脂质代谢、外源毒素的解毒、植物抗病等方面都起着关键作用。近年来, 越来越多的ABC转运蛋白被鉴定, 但是大多数转运蛋白的功能仍待确定。本文综述了拟南芥ABC转运蛋白的结构特点、分类以及最新研究进展。

**关键词:** 拟南芥; ABC转运蛋白; 激素; 解毒; 功能

ABC转运蛋白是目前发现的最大、最古老的蛋白家族之一, 广泛存在于真核和原核生物中。由于这类蛋白的结构中都含有腺苷三磷酸(ATP)的结合盒, 并能借助水解ATP释放的能量转运物质, 因此称之为腺苷三磷酸结合盒转运蛋白(ATP-binding cassette transporters)。迄今为止, 已在人类(*Homo sapiens*)基因组中发现49个ABC转运蛋白, 酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中大约有30个ABC转运蛋白, 大肠杆菌中已发现79个ABC转运蛋白成员(Hwang等2016)。与其他生物相比, 植物ABC转运蛋白数目相对较多, 以水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为代表的ABC转运蛋白家族成员多达130种以上, 这可能是植物在长期进化过程中适应复杂环境的结果。

1992年国际上报道了第一个从模式植物拟南芥中鉴定出的ABC转运蛋白AtABCB1 (又名AtMDR1/AtPGP1) (Dudler和Hertig 1992), 掀起了ABC转运蛋白研究的热潮。近10年来, 随着拟南芥全基因组测序的完成, 越来越多的ABC转运蛋白被鉴定出来。它们广泛存在于各类细胞器, 大多数的ABC转运蛋白能够借助水解ATP释放的能量实现对各类物质的跨膜转运, 从而调节植物体内的一系列生理活动(Theodoulou 2000; Wilkens 2015)。

一般而言, 生物体功能越复杂, 越需要更多ABC转运蛋白的参与。植物体在进化过程中形成了许多特殊的结构与功能, 是植物适应陆生环境所必需的。研究表明, ABCB和ABCG这两大亚家族的多个成员参与了许多关键生理过程, 如植物表皮脂质的分泌、植物激素的运输、液泡对毒性

物质的富集、种子萌发的调控以及防御性分子物质的运输等, 使植物适应多变的环境。目前, 还没有关于其他转运蛋白家族可以转运如此之多物质的报道。ABC转运蛋白家族不同的成员负责不同底物的转运, 甚至有的蛋白可以介导多种物质的转运, 如AtABCG36不仅可以整合重金属镉, 起到解毒作用, 同时还可以运输IBA, 调节细胞内生长素的动态平衡。但是到目前为止, 绝大多数转运蛋白的底物及其功能还不清楚, 还有许多未知基因及其功能有待发掘。本文主要概括了拟南芥ABC转运蛋白各个亚家族蛋白的相关转运功能研究的最新进展。

## 1 ABC转运蛋白简介

### 1.1 植物ABC转运蛋白的结构特点

ABC转运蛋白结构域组织形式多样, 根据蛋白的大小分为全分子转运蛋白、半分子转运蛋白和可溶性转运蛋白三类。通常, 全分子转运蛋白包括2个核苷酸结合区域(nucleotide binding domains, NBD)和2个跨膜结构域(transmembrane domains, TMD), 这四个结构域以正向方式TMD-NBD-TMD-NBD或反向NBD-TMD-NBD-TMD的形式排列在一条多肽分子上(Rea 2007); 半分子转运蛋白只包含一个NBD结构域和一个膜结构域(membrane spanning

收稿 2016-10-13 修定 2016-12-19

资助 重庆市自然科学基金(cstc2013jcyjA80016)、国家自然科学基金(31370317、31571584)、国家重点研发计划专项(2016YFD0100504)和中央高校基本科研业务费(XDJK2013B032)。

\* 通讯作者(E-mail: bangjunwang@swu.edu.cn)。

表1 植物ABC转运蛋白家族各亚家族的划分及结构示意图

Table 1 Putative domain organizations of plant ABC transporter subfamilies

类型	亚家族	结构示意图
全分子转运蛋白	ABCA (AOH)	NH <sub>2</sub> COOH (TMD-NBD) <sub>2</sub>
	ABCB (MDR)	NH <sub>2</sub> COOH (TMD-NBD) <sub>2</sub>
	ABCC (MRP)	NH <sub>2</sub> COOH TMD0-(TMD-NBD) <sub>2</sub>
	ABCG (PDR)	NH <sub>2</sub> COOH (NBD-TMD) <sub>2</sub>
半分子转运蛋白	ABCA (ATH)	NH <sub>2</sub> COOH TMD-NBD
	ABCB (ATM)	NH <sub>2</sub> COOH TMD-NBD
	ABCB (TAP)	NH <sub>2</sub> COOH TMD-NBD
	ABCD (PMP)	NH <sub>2</sub> COOH TMD-NBD
	ABCG (WBC)	NH <sub>2</sub> COOH NBD-TMD
可溶性转运蛋白	ABCE (RLI)	NH <sub>2</sub> COOH NBD-NBD
	ABCF (GCN)	NH <sub>2</sub> COOH NBD-NBD/NBD
	ABCI (SMC)	NH <sub>2</sub> COOH NBD
	ABCI (NAP)	NH <sub>2</sub> COOH NBD

不同的结构域由不同色块代表, 红色: NBDs1和2; 深蓝色: TMD0; 浅蓝色: TMD1和2; 黑色: linker domain; 浅灰: amphipathic signal peptide; 黄色: C-terminal extension. 改编自Rea (2007)、Sánchez-Fernández等(2001)和Kang等(2011)的文献。

domains, MSD), 通过形成同二聚体、异二聚体或多聚体来实现功能; 可溶性转运蛋白其NBD和TMD存在于不同的多肽上(表1)。

在众多类型的ABC转运蛋白中, NBD的结构和序列是高度保守的。每一个NBD结构域分为2个子域, 分别为起催化作用的核心结构域和 $\alpha$ -螺旋结构域, 包括高度保守的Walker A和Walker B序列以及较不保守的H环、Q环、ABC蛋白特异位点(Davidson等2008)。相对于保守的NBD结构域, ABC转运蛋白的TMD的序列相似性却很低, 每个TMD都含有4~6个跨膜的 $\alpha$ 螺旋, 形成了溶质跨膜的通道。其中NBD结构域负责结合ATP, 当ATP水解后其构象发生改变, 从而激活转运过程, 而TMD

结构域则形成通道使得底物通过脂质双分子层, 二者的协调作用最终实现了物质的转运(Davidson和Maloney 2007)。

由此可见, ABC转运蛋白主要是作为一种膜整合蛋白来实现物质的转运, 尽管许多ABC转运蛋白的序列相似, 但因其结构的差异, 转运的底物类型也各不相同, 其转运底物包括氨基酸、糖、脂质、生物碱、有机酸、无机离子和重金属螯合物等多种类型。

## 1.2 拟南芥ABC转运蛋白的分类及命名

植物ABC转运蛋白家族成员种类繁多, 一直以来转运蛋白的命名及归类并没有一个统一的标准, 不同的研究团队都建立了自己的命名系统, 给

研究者造成了一定程度的困扰。Verrier等(2008)借鉴动物中广泛使用的人类基因组组织(human genome organization, HUGO)命名系统, 根据ABC转运蛋白的序列相似度、系统发育关系及结构域的组织形式, 将ABC转运蛋白划分为ABCA~ABCH 8个亚家族。不过到现在为止, 在植物中还未发现ABCH亚家族成员。Kang等(2011)将更为简单的ABC转运蛋白, 如仅仅编码NBD或TMD的蛋白, 命名为细菌类型的ABC1亚家族; 因此, 他们又将拟南芥ABC转运蛋白划分为ABCA~ABCG、AGCI共8个亚家族。另外, Sánchez-Fernández等(2001)将拟南芥ABC家族成员主要分为全分子ABC转运蛋白、半分子ABC转运蛋白和可溶性转运蛋白三类, 包括AOH、MDR、MRP、PDR、PMP、WBC、ATH、ATM、TAP、RLI、GCN、SMC、NAP等亚家族成员。本文将结合这几种分类和命名方式, 对拟南芥ABC转运蛋白的研究进展进行进一步的综述。

## 2 拟南芥ABC转运蛋白各亚家族成员及其功能

### 2.1 全分子ABC转运蛋白

#### 2.1.1 ABCA (AOH)

ABCA (AOH)是ABCA转运蛋白亚家族中的一类全分子转运蛋白, 是人类ABC1的直系同源蛋白。AtABCA1/AtAOH1的中心连接区域有一个很长的被疏水片段中断的调控结构域, 从而使之成为拟南芥中最大的ABC转运蛋白, 它也是拟南芥中唯一在酵母中不存在同源蛋白的转运蛋白(Garcia等2004)。

#### 2.1.2 ABCB (MDR)

ABCB (MDR) (multidrug resistance protein, 多药耐药性蛋白, 又称PGP/P-糖蛋白), 是植物ABC转运蛋白家族中第二大的亚家族(Geisler和Murphy 2006; Rea 2007; 邵若玄等2013)。目前, 拟南芥中已鉴定出22个成员, 主要参与植物生长素、次生代谢物质和异源物质的跨膜运输(表2)。

Dudler等1992年成功克隆出了植物中的第一个MDR型基因*AtABCB1* (又名*AtPGP1*), 发现其参与植物的生长发育过程(Dudler和Hertig 1992; Sidler等1998)。AtABCB19/AtPGP19是AtABCB1最相似的基因, 该基因突变后, 生长素从地上部分到地下部分的极性运输减少, 植株矮化; AtABCB19促进了种子萌发后下胚轴的快速伸长(Wu等2016)。Sukumar等(2013)发现拟南芥根部切除会诱导AtABCB19大

量的表达, 从而提高了切割部位生长素水平, 导致不定根的形成。在*atabcb1 abcb19*双突变体中, 拟南芥植株出现了更严重的生长素运输缺陷及矮化的表型, 由此可见AtABCB1和AtABCB19存在功能冗余性(Geisler和Murphy 2006)。atabcb1 abcb19双突变体的表型与突变体*twd1*相似, 研究表明AtABCB1和AtABCB19的转运活性依赖于TWD1与二者的相互作用, 同时TWD1是ABCB蛋白正确定位到细胞质膜所必需的, 这对于生长素调控植物生长至关重要(Geisler等2003; Wu等2010; Wang等2013)。

AtABCB4/AtPGP4与AtABCB1有60%的序列相似性, 主要在主根和侧根中表达, 促进根毛的生长, 调节根部的发育。当生长素浓度较低时, AtABCB4将生长素输入细胞, 而当生长素浓度高时, 又将生长素输出细胞; 因此, AtABCB4被认为是生长素输入/输出蛋白, 调控细胞内的生长素水平(Kubeš等2012; Santelia等2005)。同样, 与AtABCB4相似的同源蛋白AtABCB21, 也具有类似的功能(Kamimoto等2012)。最近又有研究表明, 更多的ABCB转运蛋白, 如AtABCB11/MDR8、AtABCB14/MDR12和AtABCB15/MDR13, 也可能与生长素的极性运输相关(Kaneda等2011)。

ABCB家族成员除了与生长素运输相关外, 少部分成员还被鉴定出其他功能。植物气孔的保卫细胞能够对光强、CO<sub>2</sub>、水以及植物激素作出响应, 从而调控气孔的开合影响植物的呼吸和蒸腾作用。Lee等发现AtABCB14可能通过将苹果酸盐从质外体运输到保卫细胞, 提高渗透压来调控气孔对CO<sub>2</sub>的响应, 从而调控气孔的开合(Lee等2008)。

#### 2.1.3 ABCC (MRP)

随着第一个MDR亚家族基因的发现, 研究人员在进一步探索的过程中, 又发现了一类新的转运蛋白家族多药耐药相关蛋白(multidrug resistance-associated protein, MRP), 属于ABCC亚家族。其结构中除了包含2个NBD结构域和2个TMD结构域之外, 大部分的ABCC转运蛋白具有一个附加的N端跨膜结构域(TMD0), 由3~5个跨膜螺旋组成。ABCC (MRP)转运蛋白最初被鉴定为位于液泡上的转运GS扼合物的离子泵, 并推测有可能参与其他生理过程, 如细胞内的解毒作用、叶绿素代谢物的运输以及离子通道的调节等(Wanke和Koluki-

表2 拟南芥ABC转运蛋白家族中部分已鉴定的基因及其功能

Table 2 Functions of representative members of different ABC protein subfamilies in *Arabidopsis thaliana*

亚家族	蛋白全称(蛋白数目)	基因名称	功能	参考文献		
全分子转运蛋白	ABCA (AOH)	ABC1 homologue (1)	<i>AtAOH1</i>	未知	Garcia等2004	
		ABCB (MDR)	multidrug resistance (22)	<i>AtABCB1/PGP1</i>	生长素输出, 促进下胚轴和根的伸长	Sidler等1998
	<i>AtABCB4/PGP4</i>		生长素输入/输出, 调节根部发育	Kubeš等2012		
	<i>AtABCB14/MDR12</i>		气孔开合	Lee等2008		
	<i>AtABCB19/PGP19</i>		侧根形成	Sukumar等2013		
	ABCC (MRP)		multidrug resistance-associated protein (15)	<i>AtABCB21</i>	生长素输入/输出, 调节	Kamimoto等2012
				<i>AtABCC1/MRP1</i>	转运外源物质GS扼合物及内源物质除草剂、花青素以及ABA-GE	Song等2010; Park等2012
				<i>AtABCC2/MRP2</i>	运输GS扼合物、ABA-GE	Burla等2013
				<i>AtABCC3</i>	PC-Cd的运输	Brunetti等2015
				<i>AtMRP4</i>	转运叶酸	Klein等2006
				<i>AtMRP5</i>	保卫细胞中脱落酸和钙离子信号转导途径中离子通道的调控	Nagy等2009
				<i>AtMRP6</i>	重金属镉的解毒作用	Gaillard等2008
	ABCG (PDR)		pleiotropic drug resistance (15)	<i>AtABCG29/PDR1</i>	木质素合成	Alejandro等2012
				<i>AtABCG40/PDR12</i>	铅解毒作用; 气孔开合	Lee等2005; Kang等2010
				<i>AtABCG36/PDR8</i>	镉解毒作用; 调节生长素动态平衡	Kim等2007; Strader和Bartel 2009
				<i>AtABCG31</i>	ABA输出, 种子的萌发	Kang等2015
				<i>AtABCG30</i>	ABA输入, 种子的萌发	Kang等2015
				<i>AtABCG37/PDR9</i>	运输铁复合物	Fourcroy等2014
				<i>AtPDR11</i>	运输百草枯	Xi等2012
<i>AtABCG32/PEC1/PDR4</i>		花器官的发育		Bessire等2011; Fabre等2016		
半分子转运蛋白	ABCA (ATH)	ABC2 homologue (16)	<i>AtATH14</i> 、 <i>AtATH15</i>	盐胁迫下表达下调	Maathuis等2003	
			<i>AtABCA9/AtATH15</i>	油脂合成	Kim等2013	
	ABCB (ATM)	ABC transporter of the mitochondria (3)	<i>AtATM1</i>	未知	Kim等2006	
			<i>AtATM2</i>	毒性作用	Chen等2007	
			<i>AtABCB25/AtATM3</i>	重金属解毒; 铁离子平衡; 钼辅因子的合成	Schaedler等2014; Teschner等2010	
	ABCB (TAP)	transporter associated with antigen processing (2)	<i>ABCB26/TAP1</i>	定位于叶绿体, 功能不明	Ferro等2010	
			<i>ABCB27/TAP2</i>	提高铝抗性	Paul等2006; Jaquinod等2007	
	ABCD (PMP)	peroxisomal membrane protein (2)	<i>AtPMP1</i>	未知	Paul等2008	
			<i>AtPMP2</i>	脂酰CoAs的运输; 苯甲酸的合成	Steven等2002; Bussell等2014	
	ABCG (WBC)	white-brown complex homologue (28)	<i>AtABCG25</i>	ABA输出, 调节气孔开关	Kuromori等2010	
			<i>AtABCG11/WBC11</i>	角质层脂质输出	Panikashvili等2007	
			<i>AtABCG13/WBC13</i>	花的角质层脂质的运输	Panikashvili等2011	
			<i>ABCG26/WBC27</i>	花粉外壁的形成	Choi等2011	
<i>ABCG19/WBC19</i>			内源标记基因	Kang等2010		
<i>AtABCG14</i>	细胞分裂素的运输	Ko等2014				



表1 (续)

亚家族	蛋白全称(蛋白数目)	基因名称	功能	参考文献		
可溶性转运蛋白	ABCE (RLI)	<i>RNase L inhibitor (2)</i>	<i>AtABCG22/WBC23</i>	ABA信号传导	Kuromori等2011	
		ABCF (GCN) general control non-repressible (5)	<i>AtABCG12/WBC12</i>	角质层脂质运输	Pighin等2004	
	<i>AtRLI2</i>		内源抑制因子	Sarmiento等2006		
	<i>AtGCN1</i>		未知	Sánchez-Fernández等2001		
	<i>AtGCN3</i>					
	<i>AtGCN4</i>					
	<i>AtGCN5</i>					
	ABCI (SMC)		structural maintenance of chromosomes homolog (4)	<i>AtSMC1</i>	未知	Sánchez-Fernández等2001
				<i>AtSMC2</i>		
	ABCI (NAP)	non-intrinsic ABC proteins (15)	<i>AtSMC3</i>			
<i>AtSMC4</i>						
		<i>AtNAP1/LAF6</i>	光调控	Møller等2001		

saoglu 2010)。Song等在研究植物对于重金属砷的解毒机制时, 鉴定出AtABCC1/AtMRP1和AtABCC2/AtMRP2是一类十分重要的定位于液泡膜上的PCs (金属螯合物)转运蛋白, 过量表达该基因可提高植物对砷的耐受性; 同时, 它们也介导了细胞对镉和汞的耐受性(Song等2010; Park等2012)。之前有研究者证明了VvABCC1能介导葡萄花色苷在液泡膜上的运输(Francisco等2013), 随后Burla等(2013)证明了在酵母中AtABCC1和AtABCC2能够介导ABA-GE运输到液泡中, 调节细胞内ABA含量的动态平衡, 此类蛋白在植物中是否参与运输ABA或者ABA-GE的具体机制还有待验证。

在植物体中, 重金属镉的解毒机制依赖于植物螯合态, 并且需要将PC-Cd复合体运输到液泡中。Brunetti等(2015)的最新研究表明AtABCC3能够介导PC-Cd复合体的运输, 同时其活性受镉的调控, 并与AtABCC1和AtABCC2的活性协调一致。AtABCC3是否参与植物对砷或其他重金属的耐受还有待研究。

此外, 有研究表明AtABCC4/AtMRP4定位在细胞质膜, 参与转运叶酸(Klein等2006)。AtABCC5/AtMRP5也是细胞质膜上的转运蛋白, 是保卫细胞中脱落酸和钙离子信号转导途径中离子通道的中心调控者(Suh等2007)。气孔的调节和种子中肌醇六磷酸的存储这两个看起来没有相关性的功能均由AtABCC5调控(Nagy等2009)。Gaillard等(2008)发现AtMRP6在拟南芥幼苗发育的早期表达, 在重金属镉胁迫下表达上调, 意味着AtABCC6/AtMRP6参与重金属的解毒作用。

### 2.1.4 ABCG (PDR)

多向耐药性蛋白(pleiotropic drug resistance, PDR)归属于ABC转运蛋白中ABCG亚家族, 包括15个成员, 结构为NBD-TMD-NBD-TMD。ABCG (PDR)蛋白可以转运次生代谢物如萜类物质、植物生长调节物和金属离子, 在植物应答外界生物和非生物胁迫引起的防御反应中发挥着重要作用。

木质素是木材的重要组成成分, 木质素单体在细胞质基质中合成, 然后被运到细胞壁中形成木质素的聚合物。Alejandro等(2012)发现位于维管组织和内皮层细胞膜上的AtABCG29/PDR1, 在木质素单体转运过程中起着非常重要的作用。

植物体内对重金属的解毒过程主要有金属硫蛋白、植物螯合肽、半胱氨酸丰富的膜蛋白以及重金属转运蛋白等的参与。Lee等(2005)发现AtABCG40/AtPDR12在Pb胁迫下表达上调, AtABCG40能将铅或铅的衍生物运出细胞质, 从而增强了拟南芥对铅的耐受; 之后, Kim等(2007)发现AtABCG36/AtPDR8/PEN3在根部表皮细胞质膜中表达, 通过将Cd<sup>2+</sup>或Cd的螯合物泵出细胞质膜来降低细胞内重金属含量, 进而起到解毒作用。

ABA在植物响应干旱、高盐、病原体入侵等生物或非生物的胁迫过程中起着重要作用。Kang等(2010)发现AtABCG40/AtPDR12参与调节ABA跨膜运入保卫细胞的过程, 从而影响气孔的开关。另外, ABA是种子萌发的一个重要抑制子, 拟南芥胚乳层能够合成ABA并持续地向胚中释放ABA, 而ABA从胚乳输送到胚的运输机制还不清楚。Kang等(2015)发现ABCG家族PDR类转运蛋

白中有三类转运蛋白参与此过程, 其中AtABCG31介导ABA从胚乳的输出, 而AtABCG30和AtABCG40介导ABA向胚中的输入, 通过这三类转运蛋白的协调作用共同来调控种子的萌发。

植物激素有很多非活性的储存形式, 其中IBA就是IAA的一种存储形式, 在过氧化物酶体中通过 $\beta$ 氧化反应后可转化为IAA。Strader和Bartel (2009)研究发现ABCG36/PDR8介导的IBA的输出调控了其在细胞内的积累, 从而有助于细胞内生长素动态平衡的调节。

Ito和Gray (2006)研究发现ABCG37/AtPDR9在不影响内源生长素正常转运的情况下, 能够将2,4-D运出细胞, 因此赋予了拟南芥对生长素类除草剂的抗性; ABCG37/AtPDR9同时还能促进IBA的输出(Strader等2008)。此外, ABCG37/AtPDR9还是香豆素化合物分泌必须的, 而香豆素可以和铁形成复合物, 当植物处在缺铁环境中时, 通过AtABCG37的转运功能可以及时补给含铁的复合物供植物正常生长(Fourcroy等2014)。

Xi等(2012)发现定位于细胞质膜上的ABCG39/AtPDR11能运输百草枯除草剂; 拟南芥*pdr11*突变体中百草枯的积累量只是野生型植株的33%~50%, 可能是由于突变体中运入的百草枯量减少造成的。

此外, Bessire等发现AtABCG32/PEC1/PDR4不仅参与拟南芥细胞壁角质层的形成, 同时还能将蜡质前体运出花瓣表皮细胞层, 影响拟南芥花器官的发育(Bessire等2011; Fabre等2016)。另外, 研究发现, AtABCG31与拟南芥花粉外壁的形成相关, 主要调节花粉表面甾醇类物质的分布(Choi等2014)。

## 2.2 半分子ABC转运蛋白

### 2.2.1 ABCA (ATH)

目前, ABCA (ATH)转运蛋白亚家族仅在植物和原核生物中被鉴定出来, 拟南芥中有16个成员, 其结构中没有类似AtABCA1/AtAOH1中的大片段连接部件。有研究报道, 当拟南芥幼苗在含有NaCl的培养液中水培时, AtATH14和AtATH15表达下调, 具体机制还不清楚(Maathuis等2003)。2013年Kim等(2013)发现, AtABCA9/AtATH11是一类位于内质网上的蛋白, 负责将质体中合成的脂肪酸运入内质网, 用于种子成熟过程中三酰甘油的合成, 从而影响种子中油脂的含量。AtABCA9是

ATH亚家族中少数研究的比较清楚的基因, 更多的基因及功能还有待发掘。

### 2.2.2 ABCB (ATM)

线粒体ABC转运蛋白家族(ABC transporter of the mitochondria, ATM)编码一种线粒体蛋白, 是ABC转运蛋白家族中成员最少的亚家族之一, 只包含1个TMD和1个NBD, 属于ABCB亚家族半分子转运蛋白。目前已知拟南芥基因组中只有3个ATM成员, 且与酵母ATM1存在一定的同源性, 其中AtABCB23/AtATM1和AtABCB24/AtATM2位于拟南芥第IV染色体相邻位置, AtABCB25/AtATM3则位于拟南芥第V条染色体上。AtABCB25与酵母ATM1最相似, 参与线粒体基质对硫铁簇的外排; 当AtABCB25过量表达后可增强植株对重金属镉和铅的耐受性(Kim等2006)。钼辅因子(Moco)是许多酶必需的一类辅基, 其在真核细胞中的合成需要四步, 后三步发生在细胞质基质中; Teschner等发现AtABCB25能够将Moco合成的前体物质之一cPMP从线粒体运输到细胞质基质中, 从而调控Moco的生物合成(Teschner等2010)。

此外还有研究发现, AtABCB25参与细胞质基质中金属辅因子的装配以及参与调节拟南芥细胞内铁离子的动态平衡, AtABCB23/AtATM1一定程度上也参与这个过程, 而AtABCB24/AtATM2在拟南芥和酵母系统中均产生了毒性作用, 具体形成机制还不清楚(Chen等2007; 邵若玄等2013; Schaedler等2014)。

### 2.2.3 ABCB (TAP)

抗原肽相关运载蛋白体(transporter associated with antigen processing, TAP)是一种与抗原加工有关的转运蛋白, 属于ABCB亚家族, 关于此类蛋白的研究很少。目前的研究发现, 拟南芥中ABCB26/TAP1蛋白定位于叶绿体(Ferro等2010); 而ABCB27/TAP2蛋白定位于液泡膜, 可能调节根尖细胞对重金属铝的抗性(Paul等2006; Jaquinod等2007)。根据对哺乳动物中TAP1和TAP2功能的研究, 推测AtABCB26和AtABCB27可能也参与催化多肽的跨膜移动, 影响种子的发芽过程中储存蛋白的活化, 以及运输病原体诱导产生的多肽到病原体中(Rea 2007)。

### 2.2.4 ABCD (PMP)

过氧化物酶体是植物新陈代谢过程中一类重要的细胞器, 其中包含了脂肪酸 $\beta$ 氧化所需要的所

有酶(Theodoulou等2006)。其中的ABC转运蛋白属于ABCD亚家族, 主要包括含有TMD-NBD结构的半分子转运蛋白, 这类蛋白通过形成同源或异源的二聚体来参与过氧化物酶体中脂肪酸的输入。拟南芥AtABCD2, 又名AtPMP1, 编码一个半分子转运蛋白, 具体功能还不清楚(Paul等2008)。另外一个亚家族成员AtABCD1/AtPMP2研究的较为清楚, 不同的团队还将其命名为CTS (COMATOSE)、PED3、PXA1、ACN2等(Russell等2000; Hooks等2007; Footitt等2002)。Steven等(2002)发现AtABCD1在拟南芥休眠期与发芽期转化的发育阶段起关键作用, 同时作为转运蛋白能够介导脂酰COAs运入过氧化物酶体。Zolman等(2001)发现AtABCD1在拟南芥植株的整个发育过程中十分重要, 主要参与运输脂酰辅酶A和IBA进入过氧化物酶体进行β氧化反应。Hayashi等(2002)发现AtABCD1基因突变后, 脂肪酸β氧化反应一定程度受到了抑制。值得注意的是, AtABCD1编码的可能不是典型的半分子PMP类蛋白, 更可能是一类全分子转运蛋白(Sánchez-Fernández等2001)。Bussell等(2014)发现过氧化物酶体的β氧化过程影响植物中苯甲酸的合成, 其中AtABCD1是拟南芥种子中苯甲酰化代谢物积累所必需的一类蛋白, 此类代谢物在植物与病原菌、有害的动植物以及共生体间的相互作用中起到了关键作用。

### 2.2.5 ABCG (WBC)

ABCG (white-brown complex, WBC)转运蛋白是植物ABC转运蛋白家族中最大的亚家族, 其结构为NBD-TMD, 参与生物体内多种重要的生理代谢过程。ABCG (WBC)运输的底物类型十分广泛, 包括植物激素、抗生素以及脂质前体等。我们根据拟南芥ABCG (WBC)亚家族成员的蛋白序列构建了进化树, 发现它们存在数个分支, 暗示了它们功能可能不同(图1)。

陆生植物地上部分器官表面覆盖的角质层, 主要由长链脂肪酸及其衍生物构成。角质层的形成需要将脂质从表皮细胞运到植物表面, 由CER5基因编码的AtABCG12/AtWBC12是最早发现的一类参与角质层脂质运输的ABC转运蛋白。与拟南芥野生型相比, cer5突变体的蜡状物积累量显著降低, 意味着AtABCG12是蜡质前体物质运输所必需

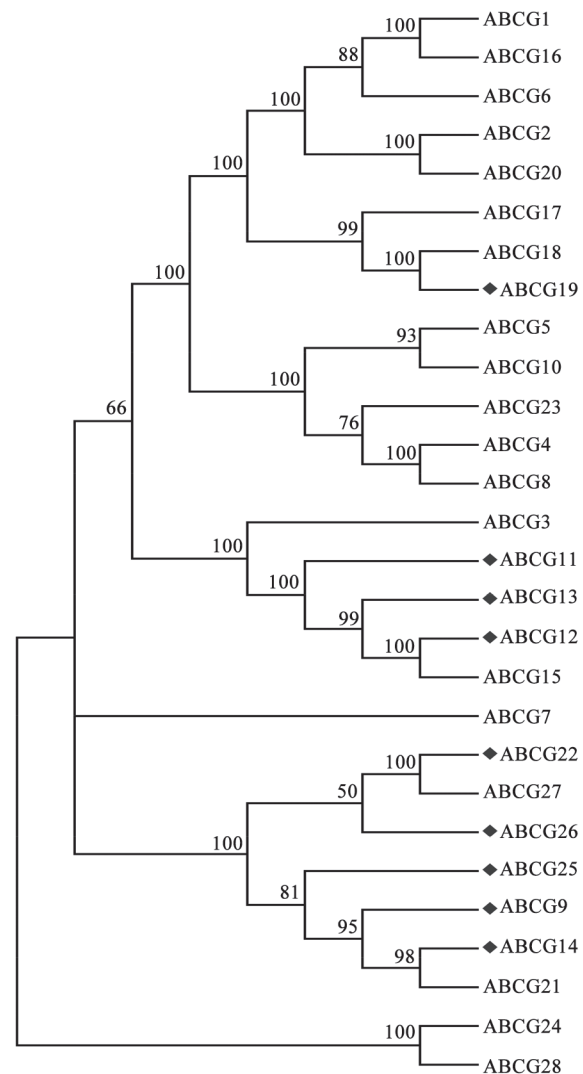


图1 拟南芥ABCG (WBC)亚家族转运蛋白系统进化分析  
Fig.1 Phylogenetic analysis of ABCG (WBC) transporters in *Arabidopsis*  
黑色方框代表已经鉴定的蛋白。

的(Pighin等2004)。研究发现, AtABCG11/WBC11也是参与了角质层脂质前体的输出, 2个AtABCG11能够形成同源二聚体, AtABCG11也能与AtABCG12形成异源二聚体来实现底物的运输(Panikashvili等2007; Luo等2007; Bird等2007)。Panikashvili等(2011)发现了AtABCG13/WBC13也与角质层脂质分泌相关, 该蛋白主要介导拟南芥花的角质前体的运输, 同时还影响着花瓣表皮细胞的特征。

花粉外壁结构错综复杂, 其主要成分孢粉素是脂肪酸和酚醛树脂混合物的一种聚合物。孢粉素前体在绒毡层细胞中合成, 随后转运到花粉表面,



其中的转运机制还不太清楚。研究发现ABCG26/WBC27介导孢粉素前体从绒粘层向子囊腔内转运,对于花粉外壁的形成和花粉的发育的起到了关键作用(Choi等2011; Quilichini等2010, 2014)。

Kang等(2010)研究发现了在杂种山杨中超表达AtABCG19/AtWBC19后,与超表达nptII的植株抗性相似,均对卡那霉素等多种氨基糖苷类抗生素具有抗性,推测可能是由于AtABCG19/AtWBC19蛋白与其他半分子转运蛋白形成二聚体实现的转运功能。这为植物基因工程中替代细菌抗生素抗性基因提供了可能,使植物转基因更为安全。

一般认为,细胞分裂素主要在根尖合成,通过木质部运输到地上部分调节植物的生长,已有研究表明,细胞分裂素生物合成相关基因AtIPT1和AtIPT7主要在根部伸长区维管柱细胞和根部韧皮部伴细胞中表达,然而具体的转运机制还不太清楚(Takei等2004)。Ko等发现AtABCG14参与了将细胞分裂素运输到根部的木质部,有利于细胞分裂素向茎中的运输(Ko等2014; Zhang等2014b)。Hir等(2013)发现AtABCG9、AtABCG11和AtABCG14这三个转运蛋白之间通过形成异源二聚体实现转运功能,影响着拟南芥维管组织的发育。Kuromori等(2010)研究发现了AtABCG25主要在维管组织中表达,能够将ABA运出细胞外,与全分子转运蛋白AtABCG40一起协同转运ABA来调节气孔的开关;AtABCG25过量表达后,气孔关闭,蒸腾作用减少,不能及时散热,从而导致植株叶片温度升高。近来研究发现,与AtABCG25紧密相关的半分子转运蛋白AtABCG22/AtWBC23,定位于保卫细胞的细胞膜上。尽管AtABCG22在保卫细胞上的运输底物还未鉴定清楚,据推测该蛋白可能在ABA的信号传导过程及ABA生物合成过程中起作用(Daszkowska-Golec和Szarejko 2013; Merilo等2015; Kuromori等2011; Van Ha等2014)。

迄今为止,ABCG (WBC)亚家族的28个成员中仅有三分之一的功能被鉴定出来(图1,黑色方框)。进化树一个分支中的AtABCG11、AtABCG12以及AtABCG13同源性较高,研究发现这三个蛋白与脂质前体的运输相关;ABCG3和ABCG15与其相似度最高,可能也会具有类似脂质前体运输的功能。ABCG (WBC)亚家族成员是半分子转运蛋白,一般

需要形成同源或异源二聚体来行使功能。虽然有些蛋白直接的功能已鉴定,但具体的作用机制还有待进一步研究。

### 2.3 可溶性ABC转运蛋白

#### 2.3.1 ABCE (RLI)

拟南芥核糖核酸酶L抑制因子家族(RLI)是ABC转运蛋白家族中的一类可溶性蛋白,只包含2个NBD结构域,没有跨膜结构域。在其分子结构的N末端具有铁氧化还原蛋白基序,该结构域常在一些具有多重功能如异构化、脱水作用的蛋白发生氧化还原反应时起到运输电子的作用;在与核酸相互作用时,Fe-S簇起到类似于锌指结构域的作用(Braz等2004)。

研究发现,AtRLI2在RNA沉默过程中可作为一种内源抑制因子,这种调控作用可发生于局部和系统水平(Sarmiento等2006)。RLI是迄今为止发现的最保守的内源抑制因子,拥有古老的起源。

#### 2.3.2 ABCF (GCN)

GCN亚家族与RLI亚家族在序列上差异性较大,但它们具有相同的中心结构域:2个NBDs,没有跨膜结构域。拟南芥GCN是可溶性ABC蛋白家族的典型代表,目前AtGCN1、AtGCN3、AtGCN4和AtGCN5这四个基因的表达序列标签(ESTs)已经确定,但其具体功能有待进一步研究(Sánchez-Fernández等2001; Rea 2007)。

#### 2.3.3 ABCI (SMC)

拟南芥SMC亚家族是ABC转运蛋白家族最少见的家族之一,成员包括AtSMC1、AtSMC2、AtSMC3、AtSMC4。在它们的N端结构域包含一个Walker A盒,C端结构域不仅包含一个Walker B盒,还有ABC信号标签,该家族基因的功能还不清楚(Sánchez-Fernández等2001; Rea 2007)。

#### 2.3.4 ABCI (NAP)

可溶性拟南芥转运蛋白中,有部分蛋白结构中只包含有一个NBD结构域,不能按照统一的分类标准进行归类,因此划分为一类异构蛋白,即NAP。这些蛋白很小,包含约290个氨基酸(Sánchez-Fernández等2001)。研究发现,AtNAP1/LAF6突变体表现出对连续远红光的响应显著削弱,由此推测调控远红光相关基因的表达削弱及原卟啉的超积累均与AtNAP1相关(Møller等2001; Rea 2007)。



### 3 展望

ABC转运蛋白是生物体中最大的蛋白家族之一, 其中陆生植物拥有众多ABC转运蛋白, 数量是其他生物体的2~4倍, 这可能是植物在进化过程中适应复杂环境的结果(Hwang等2016)。ABC转运蛋白能借助水解ATP释放的能量跨膜运输各类物质, 使植物进行正常的新陈代谢。植物ABC转运蛋白最初被鉴定为解毒蛋白, 能够螯合外源毒性物质并将其从细胞质基质运入液泡, 减少植物的伤害。近10年来, 越来越多的植物ABC转运蛋白的功能被鉴定。它们有的定位于细胞质膜, 有的定位在液泡、质体、过氧化物酶体、线粒体以及内质网等细胞器膜上, 参与了重金属、激素、脂类、萜类化合物和有机酸等底物的运输, 具有广泛的生物学功能。

拟南芥中约有130种ABC转运蛋白, 其最大的两类亚家族ABCB和ABCG中的部分成员, 参与了细胞间生长素、脱落酸和细胞分裂素等激素的运输, 调控着植物的生长发育。ABCG36和ABCG37是ABCG (PDR)亚家族中在根部高度表达的两个蛋白, 参与了IBA运输, 调控了细胞内生长素动态平衡; 是否有更多的ABC亚家族成员参与这一过程, 需要进一步研究。此外, ABCC亚家族成员的功能主要集中在对重金属的解毒, 有趣的是AtABCC1和AtABCC2也能介导ABA-GE的运输, 参与细胞内ABA的动态平衡, 该研究为ABC转运蛋白多重作用的研究提供了思路。

在过去的研究中, 关于ABC转运蛋白的研究难题主要集中在其特异底物的鉴定。由于植物ABC转运蛋白家族成员众多, 基因间有功能冗余, 成员间存在同源或异源互作, 从而导致很多转运蛋白的功能难以确定。在以后的研究中, 我们需要结合生物信息学、蛋白质组学、结构生物学、细胞生物学和分子生物学等领域的研究方法, 进一步探究植物ABC转运蛋白的具体功能。

### 参考文献

- Alejandro S, Lee Y, Tohge T, Sudre D, Osorio S, Park J, Bovet L, Lee Y, Geldner N, Fernie AR, et al (2012). AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Curr Biol*, 22 (13): 1207–1212
- Bessire M, Borel S, Fabre G, Carraça L, Efremova N, Yephremov A, Cao Y, Jetter R, Jacquat AC, Métraux JP, et al (2011). A member of the PLEIOTROPIC DRUG RESISTANCE family of ATP binding cassette transporters is required for the formation of a functional cuticle in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (5): 1958–1970
- Bird D, Beisson F, Brigham A, Shin J, Greer S, Jetter R, Kunst L, Wu X, Yephremov A, Samuels L (2007). Characterization of *Arabidopsis* ABCG11/WBC11, an ATP binding cassette (ABC) transporter that is required for cuticular lipid secretion. *Plant J*, 5 (3): 485–498
- Braz ASK, Finnegan J, Waterhouse P, Margis R (2004). A plant orthologue of RNase L inhibitor (RLI) is induced in plants showing RNA interference. *J Mol Evol*, 59 (1): 20–30
- Brunetti P, Zanella L, De Paolis A, Di Litta D, Cecchetti V, Falasca G, Barbieri M, Altamura MM, Costantino P, Cardarelli M (2015). Cadmium-inducible expression of the ABC-type transporter AtABCC3 increases phytochelatin-mediated cadmium tolerance in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 66 (13): 3815–3829
- Burla B, Pfrunder S, Nagy R, Francisco RM, Lee Y, Martinoia E (2013). Vacuolar transport of abscisic acid glucosyl ester is mediated by ATP-binding cassette and proton-antiport mechanisms in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (3): 1446–1458
- Bussell JD, Reichelt M, Wiszniewski AA, Gershenzon J, Smith SM (2014). Peroxisomal ATP-binding cassette transporter COMATOSE and the multifunctional protein ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM are required for the production of benzoylated metabolites in *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol*, 164 (1): 48–54
- Chen S, Sánchez-Fernández R, Lyver ER, Dancis A, Rea PA (2007). Functional characterization of AtATM1, AtATM2, and AtATM3, a subfamily of *Arabidopsis* half-molecule ATP-binding cassette transporters implicated in iron homeostasis. *J Biol Chem*, 282 (29): 21561–21571
- Choi H, Jin JY, Choi S, Hwang JU, Kim YY, Suh MC, Lee Y (2011). An ABCG/WBC-type ABC transporter is essential for transport of sporopollenin precursors for exine formation in developing pollen. *Plant J*, 65 (2): 181–193
- Choi H, Ohya K, Kim YY, Jin JY, Lee SB, Yamaoka Y, Muranaka T, Suh MC, Fujioka S, Lee Y (2014). The role of *Arabidopsis* ABCG9 and ABCG31 ATP binding cassette transporters in pollen fitness and the deposition of sterol glycosides on the pollen coat. *Plant Cell*, 26 (1): 310–324
- Daszkowska-Golec A, Szarejko I (2013). Open or close the gate-stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front Plant Sci*, 4: 138
- Davidson AL, Dassa E, Orelle C, Chen J (2008). Structure, function, and evolution of bacterial ATP-binding cassette systems. *Microbiol Mol Biol Rev*, 72 (2): 317–364
- Davidson AL, Maloney PC (2007). ABC transporters: how small machines do a big job. *Trends Microbiol*, 15 (10): 448–455
- Dudler R, Hertig C (1992). Structure of an mdr-like gene from *Arabidopsis thaliana*. Evolutionary implications. *J Biol Chem*, 267 (9): 5882–5888
- Fabre G, Garroum I, Mazurek S, Daraspe J, Mucciolo A, Sankar M, Humbel BM, Nawrath C (2016). The ABCG transporter PEC1/ABCG32 is required for the formation of the developing leaf

- cuticle in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 209 (1): 192–201
- Ferro M, Brugière S, Salvi D, Seigneurin-Berny D, Moyet L, Ramus C, Miras S, Mellal M, Gall SL, Kieffer-Jaquinod S, et al (2010). AT\_CHLORO, a comprehensive chloroplast proteome database with subplastidial localization and curated information on envelope proteins. *Mol Cell Proteomics*, 9 (6): 1063–1084
- Footitt S, Slocombe SP, Larner V, Kurup S, Wu Y, Larson T, Graham I, Baker A, Holdsworth M (2002). Control of germination and lipid mobilization by COMATOSE, the *Arabidopsis* homologue of human ALDP. *EMBO J*, 21 (12): 2912–2922
- Fourcroy P, Sisó-Terraza P, Sudre D, Savirón M, Reyt G, Gaymard F, Abadía A, Abadía J, Alvarez-Fernandez A, Briat JF (2014). Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency. *New Phytol*, 201 (1): 155–167
- Francisco RM, Regalado A, Ageorges A, Burla BJ, Bassin B, Eisenach C, Zarrouk O, Vialet S, Marlin T, Chaves MM, et al (2013). ABCC1, an ATP binding cassette protein from grape berry, transports anthocyanidin 3-*O*-glucosides. *Plant Cell*, 25 (5): 1840–1854
- Gaillard S, Jacquet H, Vavasseur A, Leonhardt N, Forestier C (2008). *AtMRP6/AtABCC6*, an ATP-binding cassette transporter gene expressed during early steps of seedling development and up-regulated by cadmium in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 8 (1): 22
- García O, Bouige P, Forestier C, Dassa E (2004). Inventory and comparative analysis of rice and *Arabidopsis* ATP-binding cassette (ABC) systems. *J Mol Biol*, 343 (1): 249–265
- Geisler M, Kolkusaoglu HÜ, Bouchard R, Billion K, Berger J, Saal B, Frangne N, Koncz-Kalman Z, Koncz C, Dudler R, et al (2003). TWISTED DWARF1, a unique plasma membrane-anchored immunophilin-like protein, interacts with *Arabidopsis* multidrug resistance-like transporters AtPGP1 and AtPGP19. *Mol Biol Cell*, 14 (10): 4238–4249
- Geisler M, Murphy AS (2006). The ABC of auxin transport: the role of p-glycoproteins in plant development. *FEBS Lett*, 580 (4): 1094–1102
- Hayashi M, Nito K, Takei-Hoshi R, Yagi M, Kondo M, Suenaga A, Yamaya T, Nishimu M (2002). Ped3p is a peroxisomal ATP-binding cassette transporter that might supply substrates for fatty acid  $\beta$ -oxidation. *Plant Cell Physiol*, 43 (1): 1–11
- Hir R, Sorin C, Chakraborti D, Moritz T, Schaller H, Tellier F, Robert S, Morin H, Bako L, Bellini C (2013). ABCG9, ABCG11 and ABCG14 ABC transporters are required for vascular development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 76 (5): 811–824
- Hooks MA, Turner JE, Murphy EC, Johnston KA, Burr S, Jaroslowski S (2007). The *Arabidopsis* ALDP protein homologue COMATOSE is instrumental in peroxisomal acetate metabolism. *Biochem J*, 406 (3): 399–406
- Hwang JU, Song WY, Hong D, Ko D, Yamaoka Y, Jang S, Yim S, Lee E, Khare D, Kim K, et al (2016). Plant ABC transporters enable many unique aspects of a terrestrial plant's lifestyle. *Mol Plant*, 9 (3): 338–355
- Ito H, Gray WM (2006). A gain-of-function mutation in the *Arabidopsis* pleiotropic drug resistance transporter PDR9 confers resistance to auxinic herbicides. *Plant Physiol*, 142 (1): 63–74
- Jaquinod M, Villiers F, Kieffer-Jaquinod S, Hugouvieux V, Bruley C, Garin J, Bourguignon J (2007). A proteomics dissection of *Arabidopsis thaliana* vacuoles isolated from cell culture. *Mol Cell Proteomics*, 6 (3): 394–412
- Kamimoto Y, Terasaka K, Hamamoto M, Takashi K, Fukuda S, Shitan N, Sugiyama A, Suzuki H, Shibata D, Wang B, et al (2012). *Arabidopsis* ABCB21 is a facultative auxin importer/exporter regulated by cytoplasmic auxin concentration. *Plant Cell Physiol*, 53 (12): 2090–2100
- Kaneda M, Schuetz M, Lin BSP, Chanis C, Hamberger B, Western TL, Ehrling J, Samuels AL (2011). ABC transporters coordinately expressed during lignification of *Arabidopsis* stems include a set of ABCBs associated with auxin transport. *J Exp Bot*, 62 (6): 2063–2077
- Kang BG, Ye KX, Osburn LD, Stewart Jr CN, Cheng ZM (2010). Transgenic hybrid aspen overexpressing the *Atwbc19* gene encoding an ATP-binding cassette transporter confers resistance to four aminoglycoside antibiotics. *Plant Cell Rep*, 29 (6): 643–650
- Kang J, Hwang JU, Lee M, Kim YY, Assmann SM, Martinoia E, Lee Y (2010). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (5): 2355–2360
- Kang J, Park J, Choi H, Burla B, Kretschmar T, Lee Y, Martinoia E (2011). Plant ABC transporters. *Arabidopsis Book*, 9: e0153
- Kang J, Yim S, Choi H, Kim A, Lee KP, Lopez-Molina L, Martinoia E, Lee Y (2015). Abscisic acid transporters cooperate to control seed germination. *Nat Commun*, 6: 8113
- Kim DY, Bovet L, Kushnir S, Noh EW, Martinoia E, Lee Y (2006). AtATM3 is involved in heavy metal resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 140 (3): 922–932
- Kim DY, Bovet L, Maeshima M, Martinoia E, Lee Y (2007). The ABC transporter AtPDR8 is a cadmium extrusion pump conferring heavy metal resistance. *Plant J*, 50 (2): 207–218
- Kim S, Yamaoka Y, Ono H, Kim H, Shim D, Maeshima M, Martinoia E, Cahoon EB, Nishida I, Lee Y (2013). AtABCA9 transporter supplies fatty acids for lipid synthesis to the endoplasmic reticulum. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (2): 773–778
- Klein M, Burla B, Martinoia E (2006). The multidrug resistance-associated protein (MRP/ABCC) subfamily of ATP-binding cassette transporters in plants. *FEBS Lett*, 580 (4): 1112–1122
- Ko D, Kang J, Kiba T, Park J, Kojima M, Do J, Kim KY, Kwon M, Endler A, Song WY, et al (2014). *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (19): 7150–7155
- Kubeš M, Yang H, Richter GL, Cheng Y, Młodzińska E, Wang X, Blakeslee JJ, Carraro N, Petrášek J, Zažímalová E, et al (2012). The *Arabidopsis* concentration-dependent influx/efflux transporter ABCB4 regulates cellular auxin levels in the root epidermis. *Plant J*, 69 (4): 640–654
- Kuromori T, Miyaji T, Yabuuchi H, Shimizu H, Sugimoto E, Kamiya A, Moriyama Y, Shinozaki K (2010). ABC transporter AtABCG25 is involved in abscisic acid transport and responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (5): 2361–2366

- Kuromori T, Sugimoto E, Shinozaki K (2011). *Arabidopsis* mutants of *AtABCG22*, an ABC transporter gene, increase water transpiration and drought susceptibility. *Plant J*, 6 (5): 885–894
- Lee M, Choi Y, Burla B, Kim YY, Jeon B, Maeshima M, Yoo JY, Martinoia E, Lee Y (2008). The ABC transporter *AtABCB14* is a malate importer and modulates stomatal response to CO<sub>2</sub>. *Nat Cell Biol*, 10 (10): 1217–1223
- Lee M, Lee K, Lee J, Noh EW, Lee Y (2005). *AtPDR12* contributes to lead resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 138 (2): 827–836
- Luo B, Xue XY, Hu WL, Wang LJ, Chen XY (2007). An ABC transporter gene of *Arabidopsis thaliana*, *AtWBC11*, is involved in cuticle development and prevention of organ fusion. *Plant Cell Physiol*, 48 (12): 1790–1802
- Maathuis FJ, Filatov V, Herzyk PC, Krijger GB, Axelsen K, Chen S, Green BJ, Li Y, Madagan KL, Sanchez-Fernandez R, et al (2003). Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress. *Plant J*, 35 (6): 675–692
- Merilo E, Jalakas P, Laanemets K, Mohammadi O, Hõrak H, Kollist H, Brosché M (2015). Abscisic acid transport and homeostasis in the context of stomatal regulation. *Mol Plant*, 8 (9): 1321–1333
- Møller SG, Kunkel T, Chua NH (2001). A plastidic ABC protein involved in intercompartmental communication of light signaling. *Gene Dev*, 15 (1): 90–103
- Nagy R, Grob H, Weder B, Green P, Klein M, Frelet-Barrand A, Schjoerring JK A, Brearley C, Martinoia E (2009). The *Arabidopsis* ATP-binding cassette protein *AtMRP5/AtABCC5* is a high affinity inositol hexakisphosphate transporter involved in guard cell signaling and phytate storage. *J Biol Chem*, 284 (48): 33614–33622
- Panikashvili D, Savaldi-Goldstein S, Mandel T, Yifhar T, Franke RB, Höfer R, Lukas S, Chory J, Aharoni A (2007). The *Arabidopsis* *DESPERADO/AtWBC11* transporter is required for cutin and wax secretion. *Plant Physiol*, 145 (4): 1345–1360
- Panikashvili D, Shi JX, Schreiber L, Aharoni A (2011). The *Arabidopsis* *ABC13* transporter is required for flower cuticle secretion and patterning of the petal epidermis. *New Phytol*, 190 (1): 113–124
- Park J, Song WY, Ko D, Eom Y, Hansen TH, Schiller M, Lee TG, Martinoia E, Lee Y (2012). The phytochelatin transporters *AtABCC1* and *AtABCC2* mediate tolerance to cadmium and mercury. *Plant J*, 69 (2): 278–288
- Pighin JA, Zheng H, Balakshin LJ, Goodman IP, Western TL, Jetter R, Kunst L, Samuels AL (2004). Plant cuticular lipid export requires an ABC transporter. *Science*, 306: 702–704
- Quilichini TD, Friedmann MC, Samuels AL, Douglas CJ (2010). ATP-binding cassette transporter *G26* is required for male fertility and pollen exine formation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 154 (2): 678–690
- Quilichini TD, Samuels AL, Douglas CJ (2014). *ABCG26*-mediated polyketide trafficking and hydroxycinnamoyl spermidines contribute to pollen wall exine formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (11): 4483–4498
- Rea PA (2007). Plant ATP-binding cassette transporters. *Plant Biol*, 58: 347–375
- Russell L, Lerner V, Kurup S, Bougourd S, Holdsworth M (2000). The *Arabidopsis* *COMATOSE* locus regulates germination potential. *Development*, 127 (17): 3759–3767
- Sánchez-Fernández R, Davies TE, Coleman JO, Rea PA (2001). The *Arabidopsis thaliana* ABC protein superfamily, a complete inventory. *J Biol Chem*, 276 (32): 30231–30244
- Santelia D, Vincenzetti V, Azzarello E, Bovet L, Fukao Y, Düchtig P, Mancuso S, Martinoia E, Geisler M (2005). MDR-like ABC transporter *AtPGP4* is involved in auxin-mediated lateral root and root hair development. *FEBS Lett*, 579 (24): 5399–5406
- Sarmiento C, Nigul L, Kazantseva J, Buschmann M, Truve E (2006). *AtRLI2* is an endogenous suppressor of RNA silencing. *Plant Mol Biol*, 61 (1-2): 153–163
- Schaedler TA, Thornton JD, Kruse I, Schwarzländer M, Meyer AJ, van Veen HW, Balk J (2014). A conserved mitochondrial ATP-binding cassette transporter exports glutathione polysulfide for cytosolic metal cofactor assembly. *J Biol Chem*, 28 (34): 23264–23274
- Shao RX, Shen YK, Zhou WB, Fang J, Zheng BS (2013). Recent advances for plant ATP-binding cassette transporters. *J Zhejiang Univ*, 30 (5): 761–768 (in Chinese with English abstract) [邵若玄, 沈忆珂, 周文彬, 方佳, 郑炳(2013). 植物ATP结合盒(ABC)转运蛋白研究进展. 浙江农林大学学报, 30 (5): 761–768]
- Sidler M, Hassa P, Hasan S, Ringli C, Dudler R (1998). Involvement of an ABC transporter in a developmental pathway regulating hypocotyl cell elongation in the light. *Plant Cell*, 10 (10): 1623–1636
- Song WY, Park J, Mendoza-Cózatl DG, Suter-Grotemeyer M, Shim D, Hörtensteiner S, Geisler M, Weder B, Rea PA, Rentsch D, et al (2010). Arsenic tolerance in *Arabidopsis* is mediated by two ABCC-type phytochelatin transporters. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (49): 21187–21192
- Strader LC, Bartel B (2009). The *Arabidopsis* *PLEIOTROPIC DRUG RESISTANCE8/ABC36* ATP binding cassette transporter modulates sensitivity to the auxin precursor indole-3-butyric acid. *Plant Cell*, 21 (7): 1992–2007
- Strader LC, Monroe-Augustus M, Rogers KC, Lin GL, Bartel B (2008). *Arabidopsis* *iba response5* suppressors separate responses to various hormones. *Genetics*, 180 (4): 2019–2031
- Suh SJ, Wang YF, Frelet A, Leonhardt N, Klein M, Forestier C, Mueller-Roeber B, ChoMH, Martinoia E, Schroeder JI (2007). The ATP binding cassette transporter *AtMRP5* modulates anion and calcium channel activities in *Arabidopsis* guard cells. *J Biol Chem*, 282 (3): 1916–1924
- Sukumar P, Maloney GS, Muday GK (2013). Localized induction of the ATP-binding cassette *B19* auxin transporter enhances adventitious root formation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 162 (3): 1392–1405
- Takei K, Ueda N, Aoki K, Kuromori T, Hirayama T, Shinozaki K, Yamaya T, Sakakibara H (2004). *AtIPT3* is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 45 (8): 1053–1062
- Teschner J, Lachmann N, Schulze J, Geisler M, Selbach K, Santam-



- aria-Araujo J, Balk J, Mendel RR, Bittner F (2010). A novel role for *Arabidopsis* mitochondrial ABC transporter ATM3 in molybdenum cofactor biosynthesis. *Plant Cell*, 22 (2): 468–480
- Theodoulou FL (2000). Plant ABC transporters. *BBA-Biomembranes*, 1465 (1): 79–103
- Theodoulou FL, Holdsworth M, Baker A (2006). Peroxisomal ABC transporters. *FEBS Lett*, 580 (4): 1139–1155
- Van Ha C, Leyva-González MA, Osakabe Y, Tran UT, Nishiyama R, Watanabe Y, Tanaka M, Seki M, Yamauchi S, Dong NV, et al (2014). Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 11 (2): 851–856
- Verrier PJ, Bird D, Burla B, Dassa E, Forestier C, Geisler M, Klein M, Kolukisaoglu U, Lee Y, Martinoia E, et al (2008). Plant ABC proteins—a unified nomenclature and updated inventory. *Trends Plant Sci*, 13 (4): 151–159
- Wang B, Bailly A, Zwiewka M, Henrichs S, Azzarello E, Mancuso S, Maeshima M, Friml J, Schulz A, Geisler M (2013). *Arabidopsis* TWISTED DWARF1 functionally interacts with auxin exporter ABCB1 on the root plasma membrane. *Plant Cell*, 25 (1): 202–214
- Wanke D, Kolukisaoglu HU (2010). An update on the ABCC transporter family in plants: many genes, many proteins, but how many functions. *Plant Biol*, 12 (s1): 15–25
- Wilkins S (2015). Structure and mechanism of ABC transporters. *F1000prime Rep*, 7: 14
- Wu G, Carville JS, Spalding EP (2016). ABCB19-mediated polar auxin transport modulates *Arabidopsis* hypocotyl elongation and the endoreplication variant of the cell cycle. *Plant J*, 85 (2): 209–218
- Xi J, Xu P, Xiang CB (2012). Loss of AtPDR11, a plasma membrane-localized ABC transporter, confers paraquat tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 69 (5): 782–791
- Zhang K, Novak O, Wei Z, Gou M, Zhang X, Yu Y, Yang H, Cai Y, Strnad M, Liu CJ (2014). *Arabidopsis* ABCG14 protein controls the acropetal translocation of root-synthesized cytokinins. *Nat Commun*, 5: 3247
- Zhu L, Xu J, Zhang DB (2012). Molecular evolution, expression and functional network prediction analysis of ABC transporter gene family in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 48 (12): 1151–1166 (in Chinese with English abstract) [朱璐, 许杰, 张大兵 (2012). 拟南芥ABC转运类蛋白家族的分子进化, 表达模式和蛋白功能网络预测分析. *植物生理学报*, 48 (12): 1151–1166]
- Zolman BK, Silva ID, Bartel B (2001). The *Arabidopsis* pxa1 mutant is defective in an ATP-binding cassette transporter-like protein required for peroxisomal fatty acid  $\beta$  oxidation. *Plant Physiol*, 127 (3): 1266–1278

## Research progress of ABC transporters in *Arabidopsis thaliana*

WANG Xiao-Zhu, SUN Wan-Mei, MA Yi-Feng, HAN Er-Qin, HAN Li, SUN Li-Ping, PENG Zai-Hui, WANG Bang-Jun\*

Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

**Abstract:** ATP-binding cassette (ABC) transporters are members of one protein family active in the transport of substances across membranes widely existing in prokaryotes and eukaryotes. They constitute one of the largest protein families with diverse functions. *Arabidopsis thaliana* have about 130 kinds of ABC transporters, which are localized in most cellular membranes such as the plasma membrane, plastids, mitochondria, vacuoles, endoplasmic reticulum, peroxisomes, and play a key role in plant hormone transport, lipid metabolism, detoxification processes, disease resistance, etc. In recent years, more and more ABC transporters have been identified, but there are still more transporters need to be determined. In this review, we summarized the structure features, classification and recent research progress of ABC transporters in *Arabidopsis thaliana*.

**Key word:** *Arabidopsis thaliana*; ABC transporters; hormones; detoxification; function

Received 2016-10-13 Accepted 2016-12-19

This work was supported by the National Natural Science Foundation of Chongqing (Grant No. cstc2013jcyjA80016); the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 31370317, 31571584); the Ministry of Science and Technology of China (Grant No. 2016YFD0100504); and Fundamental Research Funds for the Central Universities (Grant No. XDJK2013B032).

\*Corresponding author (E-mail: bangjunwang@swu.edu.cn).