

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.40623

刘红玲, 张新婉, 黄玮, 张艳鸽, 赵华. 植物氨基酸转运子研究进展[J]. 植物科学学报, 2018, 36(4): 623-631

Liu HL, Zhang XW, Huang W, Zhang YG, Zhao H. Advances in research on plant amino acid transporters[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(4): 623-631

植物氨基酸转运子研究进展

刘红玲, 张新婉, 黄玮, 张艳鸽, 赵华*

(华中农业大学园艺林学学院, 园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 氨基酸是高等植物氮素同化产物长距离运输及在组织间分配的主要形式, 通过跨膜转运的方式在植物体内进行运输。氨基酸转运子是位于生物膜上吸收及转运氨基酸的蛋白家族, 对植物氮素营养具有重要贡献。本文对植物氨基酸转运子的表达、调控及其与氮素利用效率、植物产量与品质形成、抗逆性及适应性等方面的研究进展进行了综述。

关键词: 氨基酸转运子; 氮效率; 基因表达; 跨膜转运

中图分类号: Q943.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)04-0623-09

Advances in research on plant amino acid transporters

Liu Hong-Ling, Zhang Xin-Wan, Huang Wei, Zhang Yan-Ge, Zhao Hua*

(Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Amino acids are the principal form of organic nitrogen transportation within plants. Amino acid transporters are essential for the import and export of amino acids from plant cells as well as between organelles across cellular or subcellular membranes. Various molecular mechanisms for the absorption and transportation of amino acids have been demonstrated in plants, which contribute significantly to nitrogen efficiency. This review summarizes research progress on the molecular mechanisms of amino acid transporters based on their expression pattern, function, and regulation, which are associated with important traits, such as nitrogen utilization efficiency, disease resistance, quality, and production.

Key words: Amino acid transporter; Nitrogen efficiency; Gene expression; Transmembrane transport

氨基酸是高等植物氮素同化产物长距离运输及在组织间分配的主要氮素形式, 在植物体内依赖内膜转运蛋白进行跨膜运输, 以调控植物体内氨基酸和氮素的稳态平衡。早期的研究证实, 北极苔原、寒冷森林及高山等不同生态系统土壤氨基酸态氮浓度明显高于无机氮, 是植物生长的重要氮源^[1,2]。土壤氨基酸具有来源广、流通量大、含量差异较大、分布呈地带性、半衰期短等特点。土壤游离氨

基酸含量随土壤类型的变化呈地带性分布, 其分布规律不仅受海拔影响, 而且与植被类型、土壤母质和耕作制度密切相关, 不同生态系统的组分和含量也差异较大^[3]。氨基酸态氮对作物氮素营养的贡献具有普遍性。土壤氨基酸态氮是保持土壤质量和肥力的重要因素。近年来, 随着可持续发展有机农业的兴起, 土壤氨基酸态氮受到植物营养研究领域的高度关注, 有关氨基酸转运蛋白分子机

收稿日期: 2018-02-08, 退修日期: 2018-04-18。

基金项目: 中央高校基本科研业务资助项目(2662018JC046)。

This work was supported by a grant from the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2662018JC046)。

作者简介: 刘红玲(1994-), 女, 硕士研究生, 研究方向为茶树分子生物学(E-mail: liuhongling@webmail.hzau.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhaohua@mail.hzau.edu.cn)。

制的研究成为植物分子生物学的研究热点,并取得了一系列重要进展。本文对植物氨基酸转运蛋白的生物学功能及其表达调控等方面的研究进展进行了综述。

1 植物氨基酸转运蛋白研究的现状

1.1 植物氨基酸转运蛋白的家族分类

氨基酸通过一系列跨膜转运的方式在植物体内进行运输,包括:氨基酸的根系吸收、地上、地下长距离运输及其在各组织间的分配。氨基酸跨膜进出植物细胞需要依赖质膜上的特异性载体蛋白,即氨基酸转运子,以实现氨基酸的装卸。近年来,有关植物氨基酸转运蛋白基因鉴定的研究取得了一系列重要进展。基于基因序列的同源性 & 结构域特点,植物氨基酸转运蛋白可分为 ATF (Amino acid transporter family) 或 AAP (Amino acid/auxin permease)、APC (Amino acid polyamine and choline transporters)、OEP 16/PRAT (Plastid outer envelope protein of 16 kD or preprotein and amino acid transporter)、DASS (Divalent anion sodium symporter)、MCF (Mitochondrial carrier family) 等 5 类超家族。目前,有关植物氨基酸转运子功能的研究主要集中在 ATF 和 APC 2 个家族。ATF 超家族首先在植物中被鉴定,目前报道较多,包括 AAP、LHT、GAT、ANT、AUX、ProT 6 个亚家族;APC 超家族包括 CAT 和 LAT 2 个亚家族^[4]。

1.2 主要氨基酸转运蛋白家族的功能及表达

最早从植物中分离的氨基酸转运蛋白 AtAAP1/NAT2 属于 AAPs 家族。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.) 中 AtAAPs 有 8 个成员 (AtAAP1 ~ AtAAP8) AtAAPs 优先在维管组织中表达,负责酸性、中性及碱性氨基酸的长距离运输。Fischer 等^[5]研究发现,除 AtAAP6 高亲和运输酸性和中性氨基酸外,其他 AtAAPs 均低亲和介导氨基酸的运输;Lee 等^[6]研究表明,AtAAP1 可在根尖和根毛的表皮细胞中表达,仅在高浓度氨基酸下介导谷氨酸和中性氨基酸的转运;随后 Perchlik 等^[7]证实 AtAAP1 在低氨基酸浓度的土壤溶液中也能介导氨基酸的吸收。AtAAP2 可在植物整个韧皮部表达,实现氨基酸的长距离运输。拟南芥 *Ataap2* 突变体的叶片中氨基酸含量减少,导致种子含氮量及蛋白

质水平降低,表明 AAP2 能将叶片中的氨基酸装载到韧皮部中进而转运至种子,为氨基酸在源与库不同器官的分配中发挥重要作用^[8]。AtAAP3 及 AtAAP5 主要在根部表达介导碱性氨基酸的吸收。AtAAP6 则主要在木质部薄壁细胞中表达,推测其在氨基酸从木质部向韧皮部的转运过程中发挥重要作用;AtAAP8 主要在未成熟的种子和成熟角果中表达,其定位于质膜,负责将氨基酸运输到胚乳中供种胚发育。此外,也有其他物种的氨基酸通透酶转运子 (AAPs) 的报道,某些基因功能已得到验证,如:反义抑制马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 源叶中 StAAP1 的表达可导致库器官中氨基酸水平的改变和块茎中氨基酸含量的降低,表明 StAAP1 可能在韧皮部氨基酸的装载中发挥重要作用^[9]。水稻 (*Oryza sativa* L.) AAPs 主要介导中性及碱性氨基酸的转运。OsAAP1 和 OsAAP3 定位于质膜,OsAAP3 高效介导赖氨酸和精氨酸等碱性氨基酸的吸收,但不吸收芳香族氨基酸^[10]。OsAAP7、OsAAP8、OsAAP15 和 OsAAP16 在水稻发育进程及抵抗非生物胁迫中均表现出相似的表达模式,表明这些基因的功能可能存在冗余^[11]。水稻储藏蛋白基因 OsAAP6 是一个组成型表达基因,在维管组织中表达量相对较高,通过调控水稻种子储藏蛋白的含量及淀粉的合成与积累调控稻米的营养品质^[12]。Couturier 等^[13]从杨 (*Populus trichocarpa* Torr. & Gray) 基因组中鉴定出 14 个 AAP 亚家族的氨基酸转运子,其中 PtAAP11 主要在不同器官分化的木质部细胞中表达,高亲和介导脯氨酸的转运,可在木质部形成中为细胞壁蛋白提供脯氨酸。

LHTs 是定位于细胞质膜上运输赖氨酸和组氨酸的专一性蛋白。研究表明,AtLHT2、AtLHT4 ~ AtLHT6 等 LHT 亚家族成员的表达具有组织特异性,可在花粉、花粉管、雌蕊和雄配子体中表达,亚细胞定位研究表明其位于细胞质膜上,转运氨基酸的同时也参与植物花粉和雌蕊的生长发育。AtLHT1 和 AtLHT2 的转运具有高亲和力,AtLHT1 在拟南芥根表皮和叶肉非维管组织中表达,在根表皮中参与赖氨酸和组氨酸的吸收,在叶肉细胞中的表达说明其可能参与氨基酸向库器官的运输;AtLHT2 对脯氨酸和天冬氨酸盐的亲和力较强,高亲和转运中性及酸性氨基酸,主要在拟南芥绒毡层

特异表达,可参与花器官中氨基酸的转运与分配,推测其通过参与氨基酸向孢子细胞的运输而影响花粉的发育^[14]。ACC是乙烯合成的前体,研究表明*AtLHT1*参与ACC的吸收,丙氨酸和甘氨酸作为*AtLHT1*的吸收底物,竞争性抑制ACC诱导的乙烯三重反应,从而影响外源ACC诱导的乙烯应答^[15]。*AtLHT6*在根表皮、根毛和皮层组织表达,介导酸性氨基酸、谷氨酰胺和丙氨酸等中性氨基酸的吸收^[7]。有关LHTs家族的研究在其他物种中也有报道,如水稻*OsLHT6*可在新梢分生组织中特异性表达^[11]。人参(*Panax ginseng* C. A. Mey.)*PgLHT*的表达具有组织特异性,超表达株系的毛状根与对照相比生物量显著增加,且添加外源氨基酸后,毛状根早期生长速度加快,表明*PgLHT*参与了人参根系的生长发育^[16]。

GAT亚家族主要转运GABA(γ -氨基丁酸)及GABA相关化合物,对GABA转运具有较高亲和性,其中*AtGAT1*在花器官萼片中表达丰度最高^[17]。*AtANT1*可在花器官和茎生叶中高丰度表达,是第一个介导芳香族氨基酸吸收的植物氨基酸转运子,同时低亲和介导中性氨基酸、精氨酸和生长素的运输^[18]。AUX亚家族高亲和介导吲哚乙酸(IAA)的转运。拟南芥的研究发现,*AtAUX1*和*AtLAX3*主要在根部表达并促进侧根形成^[19]。水稻*OsAUX*亚家族成员的表达同样具有组织特异性,*OsAUX4*可在新梢分生组织中优先表达,*OsAUX2*和*OsAUX5*可在幼根中特异性表达,可能与根系的形成和发育过程相关^[11]。蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula* L.)*MtLAX2*是拟南芥*AUX1*的同源基因,启动子区域具有多个生长素响应元件,在根瘤原基、发育中的根瘤维管组织及成熟根瘤的顶端组织中表达,表明该基因在根瘤形成过程中对生长素的积累起非常重要的作用^[20]。

脯氨酸转运蛋白(ProTs)亚家族成员底物特异性相似,主要介导脯氨酸、甜菜碱及 γ -氨基丁酸等化合物的转运。亚细胞定位结果表明,*AtProT1*~*AtProT3*均定位于质膜。*AtProT1*在整个植株的韧皮部及薄壁组织中表达,说明其在脯氨酸长距离运输中具有重要作用;*AtProT2*仅在根表皮和皮层细胞中表达,*AtProT3*在植株地上部表达,并在叶表皮细胞中有较高的表达丰度,可能参与叶片中脯氨酸的分配^[21]。大麦(*Hordeum vulgare* L.)

*HvProT2*编码甘氨酸甜菜碱/脯氨酸转运蛋白,酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae* Hansen.)突变体异源表达实验结果显示,*HvProT2*对甜菜碱的亲性和性最高,脯氨酸次之,对 γ -氨基丁酸亲和性最低;瞬时表达结果表明*HvProT2*定位于质膜,*HvProT2*在叶和根中为组成型表达,老叶表达水平高于幼叶和根^[22]。大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)*GmProT1*和*GmProT2*蛋白与其他ProTs蛋白同源性很高,序列高度相似,可在根、茎、叶、花、种子等不同组织及其各个发育阶段检测到转录本,且*GmProT1*在未成熟种子中表达丰度很高^[23]。

拟南芥中APC家族根据功能可分为*AtCATs*和*AtLATs*2个亚家族,共14个成员,其中9个属于CATs亚家族,具有14个跨膜结构域^[24]。水稻*OsAPC*家族共27个成员,其中16个涉及基因功能冗余,这可能是导致水稻和拟南芥APC家族成员数量差异的主要原因^[11]。拟南芥蛋白质组学研究表明,*AtCAT2*、*AtCAT4*和*AtCAT8*亚细胞定位于液泡膜,推测其介导氨基酸跨液泡膜转运。其他成员*AtCAT1*、*AtCAT3*、*AtCAT5*、*AtCAT6*,定位于质膜或内质网膜^[25]。植物中分离的第一个APC型转运蛋白原名AAT1,但其与天冬氨酸转移酶缩写相同,且结构与哺乳动物CAT家族相似,后更名为CAT1。*AtCAT1*高亲和碱性氨基酸,对中性氨基酸的亲性和性略低,在叶片和根的主要维管组织及未成熟的种子中特异表达^[26]。*AtCAT2*在多个组织器官的液泡膜中表达,与野生型相比,土壤基质土培养的突变株系生长势没有明显差异,但叶中氨基酸浓度增加,表明液泡膜转运子*AtCAT2*对氨基酸浓度的稳态保持至关重要;亚细胞定位结果显示,*AtCAT3*、*AtCAT4*分别定位于内质网膜和液泡膜^[25]。毒性氨基酸类似物吸收实验发现,*AtCAT3*、*AtCAT6*和*AtCAT8*参与中性或酸性氨基酸的转运。*AtCAT5*高亲和介导碱性氨基酸的转运,可能参与叶缘渗漏氨基酸的再吸收利用。*AtCAT5*与*AtCAT1*的同源性最高,蛋白序列同源相似度达64%。*AtCAT7*在所有组织中的表达量都很低。*AtCAT8*主要在幼嫩根尖和地上部的分生组织细胞质膜上表达,可介导谷氨酸和谷氨酰胺的吸收及其分配到植株幼嫩的分生组织中^[24]。*AtCAT9*定位于细胞囊泡膜,超表达植株较野生型和突变体植株的发育更加滞缓,且地上部茎

和花序变小,但是叶片和根系的生物量增加,可以影响植株对氮的储存、再利用和胞内氨基酸的稳态^[27]。Couturier 等^[28]研究表明,杨 *PtCAT11* 在衰老阶段高度表达,通过促进谷氨酰胺在韧皮部中的装载,促进氮素再利用。番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) *SICAT2* 在果实发育和成熟过程中起重要作用^[29]。*SICAT2* 是第一个以乙酰胆碱为底物的液泡内运或外排转运蛋白,但 *SICAT2* 对精氨酸更具亲和力,表明 *SICAT2* 可能主要通过跨液泡膜运输精氨酸^[30]。

拟南芥 LAT(L 型氨基酸转运蛋白)亚家族共有 5 个成员,具有 12 个跨膜结构域,定位于液泡膜,与其他氮转运、有机化合物转运、离子或重金属转运蛋白在液泡代谢和外源物质储存、细胞信号传导和 pH 稳态中起重要作用。*AtLAT1* 介导多胺 PA 及其类似物百草枯的吸收,其遗传变异可导致拟南芥对百草枯的耐受性发生改变^[31]。*AtLAT4*、*AtLAT5* 可在全植株中表达,其中 *AtLAT4* 在低碳条件下介导叶肉细胞和绿色心皮细胞输出氨基酸,*AtLAT5* 介导植物中的双向氨基酸转运活性,在高碳条件下介导氨基酸向叶片分配^[32]。

1.3 其他氨基酸转运蛋白

根据已经鉴定的氨基酸转运子的特点,可将它们分为跨细胞膜内运转运子、外排转运子及细胞器间跨膜转运子^[33, 34]。

除上述内运吸收类型 (Import) 氨基酸转运子,还有外排类型 (Efflux) 转运子,主要负责植物细胞外排氨基酸,氨基酸外排转运蛋白在植物中的功能有待深入研究。拟南芥 *AtBAT1* 为双向氨基酸转运子,介导精氨酸和丙氨酸的吸收,外排赖氨酸和谷氨酸^[35]。*AtANT1* 在韧皮部表达,突变体 *ant1* 筛管中氨基酸浓度高于野生型,推测其可能参与拟南芥韧皮部氨基酸的外排^[18, 36]。*SiAR1* 可在根系、种子及维管组织中表达,该基因突变后,拟南芥叶片变小,角果呈现红色,作为双向氨基酸转运子,*SiAR1* 参与谷氨酸和组氨酸跨细胞膜外排及天冬氨酸和谷氨酸跨细胞膜吸收。拟南芥 *UMAMIT14* 在根部的中柱鞘和韧皮细胞中表达,参与多种氨基酸的吸收与外排,介导氨基酸向种子转运,并在酵母中介导多种氨基酸的外排。与野生型拟南芥相比,*umamti14* 从叶片转运至根部的氨基酸及根部分泌的氨基酸减少,推测 *UMAMIT14* 参与根部韧皮部

氨基酸的卸载^[37]。Pilot 等^[38]研究发现, *AtGDU1* 主要在导管组织及叶片泌水孔中表达,该基因突变可导致泌水孔呈现盐结晶,且木质部汁液及叶片质外体浓度特异升高,伴随叶片和韧皮部汁液中其他几个氨基酸含量的升高,推测该基因可能参与氨基酸的外排。

液泡氨基酸转运蛋白及线粒体转运蛋白负责氨基酸在细胞器间的跨膜运输。拟南芥 *AtAVT3* 与 *AtAVT4* 定位于液泡膜,编码氨基酸外排蛋白,介导液泡膜外运丙氨酸与脯氨酸^[39]。酿酒酵母 *Ypq1p* 是一种跨液泡膜转运蛋白,*Ypq1p* 的突变导致液泡膜囊泡内依赖 ATP 的氨基酸吸收受阻,赖氨酸的吸收下降显著,*Ypq1p* 超表达后吸收恢复,表明 *Ypq1p* 介导赖氨酸跨液泡膜转运^[40]。线粒体转运蛋白介导鸟氨酸、精氨酸、赖氨酸、组氨酸和瓜氨酸等跨线粒体膜转运。拟南芥 *AtmBAC2* 介导精氨酸跨线粒体膜转运,其在各组织中均有表达,以花中表达量最高^[41]。

总之,氨基酸转运蛋白在“源”与“库”之间氨基酸的转运过程中至关重要,可介导氨基酸在不同组织或器官间实现跨细胞膜或细胞器膜的“内运”或“外排”(图 1)。

2 氨基酸转运蛋白的生物学功能

植物基因的表达受环境因素和生长发育进程影响。氨基酸转运蛋白的表达具有组织和时空特异性,可受光、低温、高盐和干旱等环境信号的调节,氨基酸转运蛋白对提高作物产量与氮素利用效率,改善品质、增强抗逆性及适应性等方面起重要作用(表 1)。

研究发现,某些氨基酸转运子的表达与植物生长发育过程密切相关,韧皮部和木质部氨基酸的含量严格受氮需求量较大的器官如种子、果实等的调节。研究证实,拟南芥 *AtCAT5* 和 *AtCAT8* 的表达受发育调节,*AtCAT5* 主要在苗期叶缘和子叶中表达,在花中表达量较低;*AtCAT8* 主要在苗期的地上部分和根系的顶端分生组织中以及幼嫩叶片和叶柄中表达^[24]。甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 去除荚果后水杨酸含量降低, *BnAAP1*、*BnAAP2*、*BnAAP4* 和 *BnAAP6* 在成熟叶片中表达量降低,导致韧皮部氨基酸装载降低,导致氮素利用率降低^[42]。*MtLAX2* 在蒺藜苜蓿根瘤发育早期可以响应

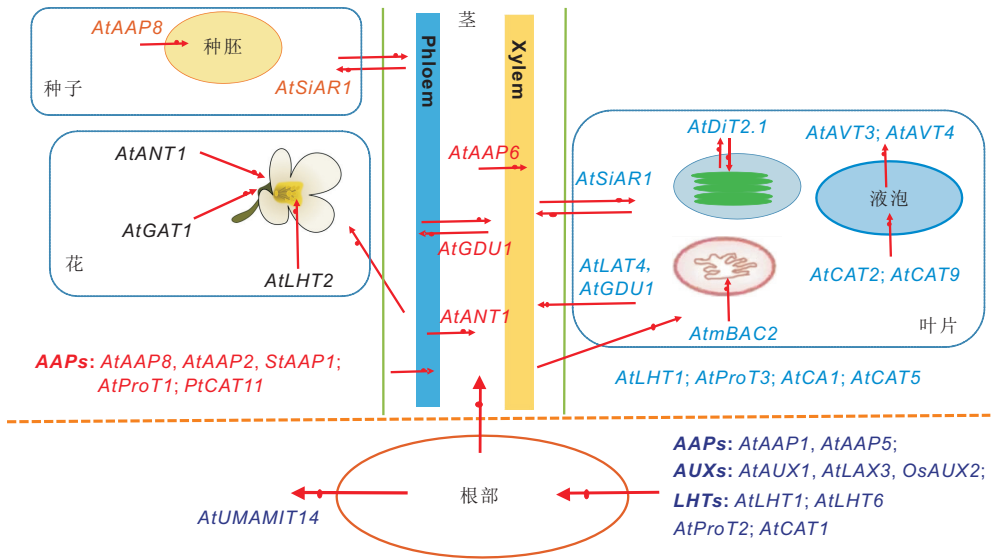


图 1 植物已知功能的氨基酸转运蛋白概况

Fig. 1 Overview of amino acid transporters with demonstrated functions in plants

表 1 氨基酸转运蛋白的生物学功能

Table 1 Biological functions of amino acid transporters

氨基酸转运子 Amino acid transporter	生物学功能 Biological function	参考文献 References
氮素利用效率 Nitrogen use efficiency		
AtLHT1	无机氮不足条件下,超表达植株的氨基酸吸收量增加,氮素利用率提高	[14]
AtCAT9	在囊泡中表达,调节叶片可溶性氨基酸的稳态,植株氮利用效率取决于液泡或囊泡中的氮储存量	[27]
BnAAP1, BnAAP2, BnAAP4, BnAAP6	甘蓝型油菜去除荚果后表达量降低,韧皮部氨基酸装载量减少,氮素利用率降低	[42]
PtCAT11	在杨衰老阶段高度表达,谷氨酰胺在韧皮部中装载量增加,促进氮素再利用	[13]
MtLAX2	促进根瘤形成和生长,增强固氮能力	[20]
生物学产量或经济产量 Biomass or economic production		
PgLHT	添加外源氨基酸后,毛状根生长初期,超表达株系的毛状根生长速度比野生型更快	[16]
PsAAP1	不同氮水平条件下超表达植株嫩叶生物量及种子产量均高于野生型	[43]
AtAAP8	与野生型相比,aap8 突变体的总长角果数显著降低达 40%,种子产量减少约 40%	[44]
品质性状 Nutrient quality trait		
StAAP1	反义抑制马铃薯源器官叶中 StAAP1 表达,库器官中氨基酸水平改变,块茎氨基酸含量降低	[9]
OsAAP6	调控水稻种子储藏蛋白和淀粉合成与积累来调控稻米的营养品质	[12]
AtAAP2	调节氨基酸在源库器官间的分配,拟南芥突变体的叶片中氨基酸含量减少,种子含氮量及蛋白质水平降低	[8]
抗性相关 Resistance		
GmProT1, GmProT2	响应盐与干旱胁迫,超表达 GmProTs 株系中内源脯氨酸积累增加,植株胁迫耐受力提高	[23]
McAAT2	响应盐胁迫,刺激叶片韧皮部中 McAAT2 的表达	[45]
AtLAT5	突变体对盐胁迫和干旱表现出抗性	[32]
LjLHT1	真菌菌根诱导百脉根根细胞中 LjLHT1 表达,在菌根中高效参与氨基酸的再吸收,利用	[46]
AtLAT1	介导多胺及百草枯的吸收,其遗传变异影响拟南芥对百草枯的耐受性	[13]
AtCAT1	感染丁香假单胞菌后迅速上调表达,超表达植株通过组成型活化水杨酸途径增强对丁香假单胞菌的抗性	[25]
RcLHT6, RcANT15, RcProT2, RcCAT2	甘氨酸氟虫腈 (GlyF) 处理后诱导基因表达,介导 GlyF 的吸收,提高杀虫剂的有效性	[47]

生长素信号,促进根瘤的形成和生长,增强固氮能力^[20]。

非生物胁迫可诱导植株相关基因表达,从而提高对外界的适应能力,增强抗逆性,最终影响植物的品质及产量。在渗透胁迫条件下,不同功能氨基酸转运子的表达存在差异。拟南芥 *AtAAPs* 家族在渗透压力胁迫下表达受到抑制, *AtAAP4* 和 *AtAAP6* 及冰叶日中花 (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) *McAAT2* 在盐胁迫中表达量下调^[45],相反 *At-ProT2*、*McAAT1* 及大麦的 *HvProT* 在盐胁迫条件下表达量显著上升^[48,49]。水稻 *OsAAT* 家族中也有部分基因在盐胁迫和干旱胁迫下表达量显著下调或上调,表明水稻氨基酸转运子可能在非生物胁迫中发挥着关键作用^[11]。人参 *PgLHT* 在施加脱落酸、水杨酸、茉莉酸甲酯、NaCl 和外源氨基酸等条件下可上调表达,而在盐胁迫下表达量呈先升后降的趋势,表明 *PgLHT* 与 *PgProT2* 类似,逆境胁迫环境下对氮素的分配起一定作用^[16]。大豆 *GmProTs* 在响应非生物胁迫中可以发挥作用,超表达 *Gm-ProTs* 基因的拟南芥可影响脯氨酸的合成和响应,缓解盐和干旱胁迫对植株的伤害^[23]。

研究表明,病原体侵染也可以影响氨基酸转运子的表达,进而影响植物的抗病性。拟南芥氨基酸转运子 *AtLHT1* 的表达受病原体入侵影响,原因可能是胞液谷氨酸盐含量升高,谷氨酰胺影响了水杨酸调节信号的通路,导致植物抗病能力下降^[50]。真菌菌根可诱导百脉根 (*Lotus japonicas* L.) 根细胞中 *LjLHT1* 基因的表达^[46]。蓖麻 (*Ricinus communis* L.) 幼苗中 *RcLHT6*、*RcANT15*、*RcProT2* 和 *RcCAT2* 基因可在甘氨酸氟虫腈 (GlyF) 处理后诱导表达,且表达模式与 GlyF 在叶片中的吸收过程相似,表明上述基因可能参与介导 GlyF 的吸收,提高了杀虫剂的有效性^[47]。拟南芥 *AtCAT1* 基因在感染丁香假单胞菌后迅速上调表达,表明该基因可能参与植物防御病原体系统;*AtCAT1* 超表达后通过组成型活化水杨酸 (SA) 途径增强了对丁香假单胞菌的抗性^[51]。

植物在发生突变、过量表达及不同浓度的氮素条件下,氨基酸的转运过程也可能发生改变,从而提高植物氮素利用效率,影响作物的产量和品质。因此,可以通过基因工程手段获得耐低氮作物新品种以实现增产。韧皮部中流通氨基酸的变化可能会

影响氨基酸源库的运输。例如,源器官和韧皮部细胞中氨基酸转运蛋白过量表达或抑制后,氨基酸在韧皮部的装载及种子中的分配发生变化,最终可能改变源库韧皮部中氨基酸的分配^[52]。拟南芥缺氮条件下, *AtCAT1* 超表达植株赖氨酸的吸收速率加快,总生物量减少,开花时间提前^[51]。*CAT2* 的表达量是影响叶片氨基酸浓度的主要因素,干涉 *CAT2* 的表达可以改变植物组织中氨基酸的浓度^[25]。在缺氮土壤中, *cat9* 突变体植株表现出萎黄病的症状,可溶性总氨基酸库显著受到影响;超表达该基因植株中的可溶性氨基酸含量较突变体更低,发育略微延迟,提高了严重氮饥饿条件下植株的存活率^[27]。*AtLHT1* 的超表达可在特定外源氮条件下提高氮素的利用效率^[14]。豌豆 (*Pisum sativum* L.) *PsAAP1* 在韧皮部和胚胎中超表达时,氨基酸源库分配得到改善,在氮肥充足的条件下,氮素长距离运输、库器官的发育、种子产量及品质得到改善^[53]。Perchlik 和 Tegeder^[43] 研究发现,在不同氮水平条件下, *PsAAP1* 超表达植株的生物学产量均高于野生型,改变源库氮素分配是增加产量、提高氮素利用效率的有效途径。拟南芥 *aap8* 突变体韧皮部氨基酸装载减少,且“库”中的氨基酸减少,导致角果和种子数量减少,但种子的蛋白质水平无变化,表明 *AAP8* 在氮素从“源”到“库”的分配中发挥重要作用,影响了叶片的生理状况及种子产量^[44]。研究发现,拟南芥 *Atlat5* 突变体对盐和干旱胁迫表现出抗性,幼苗游离氨基酸含量发生改变,表明 *AtLAT5* 在氨基酸内环境稳定和非生物胁迫耐受中起一定作用^[32]。

3 展望

氨基酸转运蛋白参与植物多个生理过程,包括根系对土壤氨基酸的吸收、木质部与韧皮部间氨基酸的转运、以及花与种子的发育过程等。同一氨基酸转运子在植物不同部位表达可以发挥不同功能,同一生理过程也可由多基因共同完成。不同氨基酸转运蛋白之间在功能上可能存在重叠或冗余,如 *AtLHT6* 与 *AtAAP1* 之间存在功能冗余^[7],可为植物在不同环境条件下正常生长发育提供保障。氨基酸转运蛋白的表达由多方面因素共同调节,现有的研究表明,环境因素及植物生长发育进程均可调控氨基酸转运子的表达。植物体内的维管组织及某一

特定组织中氨基酸的浓度呈现动态变化,这种变化会影响特定氨基酸转运蛋白的表达。目前,关于氨基酸转运蛋白的研究主要局限于拟南芥、水稻及豌豆等模式植物中,在其他物种特别是经济类作物中研究较少,或只限于研究少数转运蛋白家族。植物氨基酸转运蛋白家族的基因功能、分子调控机制以及氮营养效率、营养元素间的互作、植物产量与品质、抗病能力之间的联系等科学问题仍是今后研究的重点。参与韧皮部装载过程的氨基酸转运子的功能及其分子机理还有待深入研究。作为富含氨基酸的茶(*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.)和果树,以及以氨基酸态氮为主要氮源的森林树木、草甸牧草等物种,其氨基酸转运子与已鉴定的家族成员在数量上是否存在差异,功能是否发生分化,尚有待进一步研究。目前,有关氨基酸外排转运子及跨细胞器膜转运子等的报道仍然较少,其基因功能的解析及调控机制等仍是今后研究的重点。阐明这些问题对于提高农作物氮营养利用效率,改善作物品质,发展有机农业具有重要的科学意义。

参考文献:

- [1] Jonasson S, Shaver GR. Within-stand nutrient cycling in arctic and boreal wetlands[J]. *Ecology*, 1999, 80(7): 2139–2150.
- [2] Näsholm T, Persson J. Plant acquisition of organic nitrogen in boreal forests[J]. *Physiol Plantarum*, 2001, 111(4): 419–426.
- [3] Cao XC, Chen XY, Li XY, Yuan L, Wu LH, Zhu YH. Rice uptake of soil adsorbed amino acids under sterilized environment[J]. *Soil Biol Biochem*, 2013, 62(5): 13–21.
- [4] Rentsch D, Schmidt S, Tegeder M. Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds in plants[J]. *FEBS Letters*, 2007, 581(12): 2281–2289.
- [5] Fischer W, Loo DDF, Koch W, Ludewig U, Boorer KJ, *et al.* Low and high affinity amino acid H⁺-cotransporters for cellular import of neutral and charged amino acids[J]. *Plant J*, 2002, 29(6): 717–731.
- [6] Lee YH, Foster J, Chen J, Voll LM, Weber APM, Tegeder M. AAP1 transports uncharged amino acids into roots of *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2007, 50(2): 305–319.
- [7] Perchlik M, Foster J, Tegeder M. Different and overlapping functions of *Arabidopsis* LHT6 and AAP1 transporters in root amino acid uptake[J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(18): 5193–5204.
- [8] Zhang L, Tan Q, Lee R, Trethewey A, Lee YH, Tegeder M. Altered xylem-phloem transfer of amino acids affects metabolism and leads to increased seed yield and oil content in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(11): 3603–3620.
- [9] Koch W, Kwart M, Laubner M, Heineke D, Stransky H, *et al.* Reduced amino acid content in transgenic potato tubers due to antisense inhibition of the leaf H⁺/amino acid symporter StAAP1[J]. *Plant J*, 2003, 33(2): 211–220.
- [10] Taylor MR, Reinders A, Ward JM. Transport function of rice amino acid permeases (AAPs) [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(7): 1355–1363.
- [11] Zhao HM, Ma HL, Yu L, Wang X, Zhao J. Genome-wide survey and expression analysis of amino acid transporter gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e49210.
- [12] Peng B, Kong HL, Li YB, Wang LQ, Zhong M, *et al.* Os-AAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice[J]. *Nat Commun*, 2014, 5(1): 4847.
- [13] Couturier J, de Fay E, Fitz M, Wipf D, Blaudez D, Chalot M. PTAAP11, a high affinity amino acid transporter specifically expressed in differentiating xylem cells of poplar[J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(6): 1671–1682.
- [14] Hirner A, Ladwig F, Stransky H, Okumoto S, Keinath M, *et al.* *Arabidopsis* LHT1 is a high-affinity transporter for cellular amino acid uptake in both root epidermis and leaf mesophyll[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(8): 1931–1946.
- [15] Shin K, Lee S, Song W, Lee RA, Lee I. Genetic identification of acc-resistant2 reveals involvement of lysine histidine transporter1 in the uptake of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(3): 572–582.
- [16] Zhang R, Zhu J, Huang JJ, Cao HZ, Luo ZY. Isolation and characterization of LHT-type plant amino acid transporter gene from *Panax ginseng* Meyer[J]. *J Gins Res*, 2013, 37(3): 361–370.
- [17] Meyer A, Eskandari S, Grallath S, Rentsch D. AtGAT1, a high affinity transporter for γ -aminobutyric acid in *Arabidopsis thaliana*[J]. *J Biol Chem*, 2006, 281(11): 7197–7204.
- [18] Chen L, Ortiz-Lopez A, Jung A, Bush DR. ANT1, an aromatic and neutral amino acid transporter in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 25(4): 1813–1820.
- [19] Ugartechea-Chirino Y, Swarup R, Swarup K, Péret B, Whitworth M, *et al.* The AUX1 LAX family of auxin influx carriers is required for the establishment of embryonic root cell organization in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Ann Bot*, 2010, 105(2): 277–289.
- [20] Roy S, Robson F, Lilley J, Liu CW, Cheng X, *et al.* Mt-LAX2, a functional homologue of the *Arabidopsis* auxin influx transporter AUX1, is required for nodule organogene-

- sis[J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(1): 326–338.
- [21] Grallath S, Weimar T, Meyer A, Gummy C, Suter-Grote-meyer M, *et al.* The AtProT family. Compatible solute transporters with similar substrate specificity but differential expression patterns[J]. *Plant Physiol*, 2005, 137(1): 117–126.
- [22] Fujiwara T, Mitsuya S, Miyake H, Hattori T, Takabe T. Characterization of a novel glycinebetaine/proline transporter gene expressed in the mestome sheath and lateral root cap cells in barley[J]. *Planta*, 2010, 232(1): 133–143.
- [23] Guo N, Xue D, Zhang W, Zhao JM, Xue CC, *et al.* Overexpression of *GmProT1* and *GmProT2* increases tolerance to drought and salt stresses in transgenic *Arabidopsis*[J]. *J Inter Arg*, 2016, 15(8): 1727–1743.
- [24] Su Y, Frommer WB, Ludewig U. Molecular and functional characterization of a family of amino acid transporters from *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2004, 136(2): 3104–3113.
- [25] Yang HY, Krebs M, Stierhof Y, Ludewig U. Characterization of the putative amino acid transporter genes *AtCAT2*, 3 & 4: The tonoplast localized *AtCAT2* regulates soluble leaf amino acids[J]. *J Plant Physiol*, 2014, 171(8): 594–601.
- [26] Frommer WB, Hummel S, Unseld M, Ninnemann O. Seed and vascular expression of a high-affinity transporter for cationic amino acids in *Arabidopsis*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 12036–12040.
- [27] Yang H, Stierhof Y, Ludewig U. The putative cationic amino acid transporter 9 is targeted to vesicles and may be involved in plant amino acid homeostasis[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 212.
- [28] Couturier J, Doidy J, Guinet F, Wipf D, Blaudez D, Chalot M. Glutamine, arginine and the amino acid transporter Pt-CAT11 play important roles during senescence in poplar[J]. *Ann Bot*, 2010, 105(7): 1159–1169.
- [29] Yang Y, Yang L, Li Z. Molecular cloning and identification of a putative tomato cationic amino acid transporter-2 gene that is highly expressed in stamens[J]. *Plant Cell Tiss Org*, 2013, 112(1): 55–63.
- [30] Regina TMR, Galluccio M, Scalise M, Pochini L, Indiveri C. Bacterial production and reconstitution in proteoliposomes of *Solanum lycopersicum* CAT2: a transporter of basic amino acids and organic cations[J]. *Plant Mol Biol*, 2017, 94(6): 657–667.
- [31] Fujita M, Fujita Y, Iuchi S, Yamada K, Kobayashi Y, *et al.* Natural variation in a polyamine transporter determines paraquat tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(16): 6343–6347.
- [32] Begam RA. Functional characterization of the L-type amino acid transporters (LATs) in *Arabidopsis thaliana*[D]. Edmonton: University of Alberta, 2012.
- [33] Okumoto S, Pilot G. Amino acid export in plants: Amis-sing link in nitrogen cycling[J]. *Mol Plant*, 2011, 4(3): 453–463.
- [34] Tegeder M. Transporters for amino acids in plant cells: Some functions and many unknowns[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(3): 315–321.
- [35] Dündar E, Bush DR. BAT1, a bidirectional amino acid transporter in *Arabidopsis*[J]. *Planta*, 2009, 229(5): 1047–1056.
- [36] Hunt EJ, Pritchard J, Bennett MJ, Allen T, Bale J, New-bury HJ. The *Arabidopsis thaliana*/*Myzus persicae* model system demonstrates that a single gene can influence the interaction between a plant and a sap-feeding insect[J]. *Mol Ecol*, 2006, 15(13): 4203–13.
- [37] Besnard J, Pratelli R, Zhao CS, Sonawala U, Collakova E, *et al.* UAMIT14 is an amino acid exporter involved in phloem unloading in *Arabidopsis* roots[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(22): 6385–6397.
- [38] Pilot G, Stransky H, Bushey D, Pratelli R, Ludewig U, Wingate VPM. Overexpression of glutamine dumper1 leads to hypersecretion of glutamine from hydathodes of *Arabi-dopsis* leaves[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(7): 1827–1840.
- [39] Fujiki Y, Teshima H, Kashiwao S, Kawano-Kawada M, Ohsumi Y, *et al.* Functional identification of AtAVT3, a family of vacuolar amino acid transporters, in *Arabidopsis*[J]. *FEBS Letters*, 2017, 591(1): 5–15.
- [40] Sekito T, Nakamura K, Manabe K, Tone J, Sato Y, *et al.* Loss of ATP-dependent lysine uptake in the vacuolar membrane vesicles of *Saccharomyces cerevisiae* ypq1Δ mutant[J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2014, 78(7): 1199–202.
- [41] Catoni E, Desimone M, Hilpert M, Wipf D, Kunze R, *et al.* Expression pattern of a nuclear encoded mitochondrial arginine-ornithine translocator gene from *Arabidopsis*[J]. *BMC Plant Biol*, 2003, 3(1): 1–10.
- [42] Lee BR, Zhang Q, Bae D, Kim TH. Pod removal respon-sive change in phytohormones and its impact on protein degradation and amino acid transport in source leaves of *Brassica napus*[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, 106: 159–164.
- [43] Perchlik M, Tegeder M. Improving plant nitrogen use effi-ciency through alteration of aminoacid transport processes[J]. *Plant Physiol*, 2017, 175: 235–247.
- [44] Santiago JP, Tegeder M. Connecting source with sink: the role of *Arabidopsis* AAP8 in phloem loading of amino acids[J]. *Plant Physiol*, 2016, 171(1): 508–521.
- [45] Rentsch D, Frommer WB. Salt stress-induced proline transporters and salt stress-repressed broad specificity

- amino acid permeases identified by suppression of a yeast amino acid permease-targeting mutant [J]. *Plant Cell*, 1996, 8(8): 1437–1446.
- [46] Guether M, Volpe V, Balestrini R, Requena N, Wipf D, *et al.* LjLHT1.2-a mycorrhiza-inducible plant amino acid transporter from *Lotus japonicas* [J]. *Biol Fertil Soils*, 2011, 47(8): 925–936.
- [47] Xie Y, Zhao J, Wang C, Yu AX, Liu N, *et al.* Glycinergic-Fipronil uptake is mediated by an amino acid carrier system and induces the expression of amino acid transporter genes in *Ricinus communis* seedlings[J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64(19): 3810–3818.
- [48] Ueda A, Shi W, Sanmiya K, Shono M, Takabe T. Functional analysis of salt-inducible proline transporter of barley roots[J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42(11): 1282–1289.
- [49] Popova OV, Dietz KJ, Gollidack D. Salt-dependent expression of a nitrate transporter and two amino acid transporter genes in *Mesembryanthemum crystallinum* [J]. *Plant Mol Biol*, 2003, 52(3): 569–578.
- [50] Liu G, Ji Y, Bhuiyan NH, Pillot GO, Selvaraj G, *et al.* Amino acid homeostasis modulates salicylic acid-associated redox status and defense responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(11): 3845–3863.
- [51] Yang H, Postel S, Kemmerling B, Ludewig U. Altered growth and improved resistance of *Arabidopsis* against *Pseudomonas syringae* by overexpression of the basic amino acid transporter AtCAT1 [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(6): 1404–1414.
- [52] Tegeder M, Hammes UZ. The way out and in: phloem loading and unloading of amino acids[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 43: 16–21.
- [53] Zhang L, Garneau MG, Majumdar R, Grant J, Tegeder M. Improvement of pea biomass and seed productivity by simultaneous increase of phloem and embryo loading with amino acids[J]. *Plant J*, 2015, 81(1): 134–146.

(责任编辑:周媛)