



植物ABCG转运蛋白功能的研究进展

孙洁婷¹, 敬雪皎¹, 赵丹妮¹, 潘烨鑫¹, 罗启哲¹, 向垒³, 莫测辉^{3*}, 侯学文^{1,2*}

1. 华南农业大学生命科学学院光合作用与植物逆境生物学研究中心, 广州 510642;

2. 华南农业大学生命科学学院亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广州 510642;

3. 暨南大学生命科学技术学院广东省环境污染控制与修复材料工程中心, 广州 510632

* 联系人, E-mail: hwx1969@scau.edu.cn; tchmo@jnu.edu.cn

2023-12-10 收稿, 2024-02-05 修回, 2024-02-07 接受, 2024-02-19 网络版发表

国家自然科学基金(42077300, 42030713, 42177187)资助

摘要 高等植物中细胞器及细胞之间是由生物膜分隔开来, 但在植物的生理代谢及应对逆境胁迫的过程中, 细胞器及细胞之间需要大量的信号与物质的交流. 多数情况下, 这些跨膜交流由膜上的转运蛋白来执行, 其中以ABCG亚家族为代表的ABC转运蛋白家族是一类介导多种不同类型物质的跨膜转运以完成相应功能的转运蛋白. 植物比其他真核生物拥有数量更多的ABCG转运蛋白, 表明植物中ABCG转运蛋白具有多样且重要的功能. ABCG转运蛋白不仅参与植物正常生长发育过程中许多物质的转运, 执行诸多重要的生理功能, 还广泛参与植物对干旱、重金属、温度、渗透和抗生素等非生物胁迫, 以及病原菌、害虫和植物化感作用造成的生物胁迫响应过程中的信号与物质转运, 说明ABCG既与植物的正常生长发育相关, 也在植物抵抗逆境胁迫中发挥重要作用. 本文对植物ABCG转运蛋白的结构、分类、生理功能及在抗生物与非生物逆境胁迫的功能进行系统总结, 为深入了解植物ABCG转运蛋白多样化功能、研究趋势和利用植物分子育种技术对ABCG基因进行表达调控以获得具有优良特性的植物新种质提供重要借鉴和参考.

关键词 ABCG转运蛋白, 生理代谢, 生物胁迫, 非生物胁迫, 抗逆作用

转运蛋白(transporters)是一种膜蛋白, 通过主动转运或被动转运方式跨膜运输多种类型物质, 以利于生物体的正常生理代谢及响应逆境胁迫^[1]. ATP-binding cassette(ABC)蛋白是一类膜转运蛋白家族, 同时也是目前已知数量和功能最多的蛋白家族之一^[2,3]. ABC转运蛋白分布广泛, 存在于从古生菌到高等植物、人类的多种生物中, 目前已在140种以上生物中发现此类蛋白^[4,5]. 该类蛋白均含有三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)的结合盒, 能借助水解ATP释放能量来实现物质的跨膜运输, 转运的物质包括多肽、糖类、氨基酸、金属离子、生物碱、维生素、无机分子、谷胱甘肽和细胞代谢产物等^[6]. 因为这些物质涉及植物的多

方面代谢过程, 因此ABC转运蛋白的功能也是多种多样的: 抵抗生物和非生物胁迫、维持细胞渗透稳态、控制营养摄入、信号转导、脂质稳态及病毒防御等^[7].

根据系统发育分析、核苷酸结合域(nucleotide binding domains, NBDs)序列的相似性及结构域的组织形式, 可将ABC转运蛋白家族划分为ABCA~ABCG及ABCI 8个亚家族, 其中ABCG数量最多且功能广泛^[8]. 模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)ABC转运蛋白研究相对深入, 根据拟南芥基因组综合研究数据库TAIR (<https://www.arabidopsis.org/>), ABCG蛋白的数量大约占ABC蛋白的34%, 可介导大量不同类型物质实现跨膜转运, 是最具代表性的ABC转运蛋白(表1). 然而, 目

引用格式: 孙洁婷, 敬雪皎, 赵丹妮, 等. 植物ABCG转运蛋白功能的研究进展. 科学通报, 2024, 69: 1866–1880

Sun J T, Jing X J, Zhao D N, et al. Advances in understanding the functions of plant ABCG transporters (in Chinese). Chin Sci Bull, 2024, 69: 1866–1880, doi: [10.1360/TB-2023-1272](https://doi.org/10.1360/TB-2023-1272)

表 1 拟南芥ABC转运蛋白家族的种类和主要功能

Table 1 The types and main functions of ABC transporter family in *Arabidopsis thaliana*

种类	数量	亚细胞定位	主要功能
ABCA	12	主要定位于质膜中, 部分在线粒体、叶绿体、液泡和内质网中也有表达	脂质转运和种子发育
ABCB	28	主要定位于质膜中, 部分在细胞核、线粒体、叶绿体、液泡、高尔基体和内质网中也有表达	生长素转运、寡肽转运、维持金属离子(铁、镉和铝)稳态、根系发育、叶片发育和微生物防御
ABCC	15	主要定位于质膜中, 部分在细胞核、叶绿体、液泡、液泡膜、高尔基体和内质网中也有表达	脱落酸- β -D-吡喃葡萄糖基酯(ABAGE)、钾离子和亚硝酸盐转运
ABCD	2	定位于叶绿体、乙醛酸循环体膜和过氧化物酶体中	脂质转运
ABCE	3	定位于线粒体和细胞质中	核糖体亚基的转移
ABCF	5	定位于质膜、细胞质和叶绿体中	参与芳香族和有机环化化合物的生物合成、光响应和微生物防御
ABCG	45	主要定位于质膜中, 部分在核膜、叶绿体、线粒体、高尔基体、液泡、内质网中也有表达	细胞分裂素和生长素转运、有机羟基化合物转运、脱落酸的合成和转运、蜡质的合成、有机氮化合物的生物合成、木质素生物合成、微生物防御、参与盐胁迫和根系和种子发育
ABCI	21	主要定位于质膜中, 部分在细胞核、细胞质、叶绿体、线粒体、液泡中也有表达	脂质转运、磷酸根离子转运、血红素的合成和转运、维持铁离子稳态、光响应和参与类黄酮的生物合成

前缺乏有关ABCG转运蛋白研究进展的系统总结。因此, 本文系统综述了植物ABCG转运蛋白的结构、分类、生理功能及在抗生物与非生物逆境胁迫的功能, 旨在为深入了解植物ABCG转运蛋白多样化功能、利用植物分子育种技术对ABCG相关基因进行表达调控以获得具有优良特性的植物新种质提供重要借鉴和参考。

1 ABCG转运蛋白的结构分类和转运机制

综合多方面研究报道^[9~12], 总结出典型ABCG转运蛋白的结构模型、向内和向外的转运机制, 如图1所示。

ABC转运蛋白含有核苷酸结合域和跨膜结构域(transmembrane domains, TMDs), 根据NBDs和TMDs结构域的数量和排列方式, 可分为全分子转运蛋白、半分子转运蛋白和可溶性转运蛋白3类^[13]。但目前植物ABCG转运蛋白仅发现全分子转运蛋白的PDR(pleiotropic drug resistance)型, 以及半分子转运蛋白的WBC(white-brown complex)型两类。PDR型具有4个结构域NBD-TMD-NBD-TMD, 这类转运蛋白可单独发挥转运功能; WBC型的结构为NBD-TMD, 需要与自身或另一个半分子转运蛋白结合, 形成同源或异源二聚体才能发挥转运功能(图1(a)~(c))^[14]。

亲水性的NBDs高度保守, 由3个特征基序Walker A, Walker B和ABC标签序列(又称Walker C)构成; 疏水的TMDs由4~6个跨膜 α 螺旋构成^[15]。NBDs结构域可

以与ATP结合, 通过水解ATP为转运提供能量; 而TMDs结构域形成跨膜通道, 并对转运的底物具有特异性, 这两个结构域相互协调作用, 最终实现物质的转运。在向内转运物质开始前, TMDs和NBDs都向内关闭。在向内转运物质的过程中, ABCG蛋白会发生跨膜结构域构象的改变。首先TMDs向外打开以形成跨膜通道从胞外向胞内输送底物, ATP会与关闭的NBDs结合; 随后ATP水解成ADP和磷酸基团(Pi)并释放能量使NBDs向外打开, 底物被释放到细胞质中, ABCG转运蛋白恢复到初始状态准备下一次转运(图1(d))。在向外转运物质开始前, TMDs向内关闭, NBDs则是向外打开。在向外转运物质的过程中, ATP与NBDs结合使其关闭, TMDs变为向外打开形成底物可以通过的跨膜通道, 伴随着ATP的水解底物被释放到细胞外, 并且NBDs再次打开, ABCG转运蛋白恢复到初始状态准备下一次转运(图1(e))。

2 ABCG转运蛋白的生理功能

2.1 ABCG转运蛋白参与植物激素转运

植物激素是在特定部位合成的微量有机化合物, 并通过维管系统运输至其他组织和器官发挥生理效应, 参与植物生长发育各个阶段的调控^[16]。研究表明, 植物ABCG转运蛋白参与细胞分裂素(cytokinin, CTK)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)

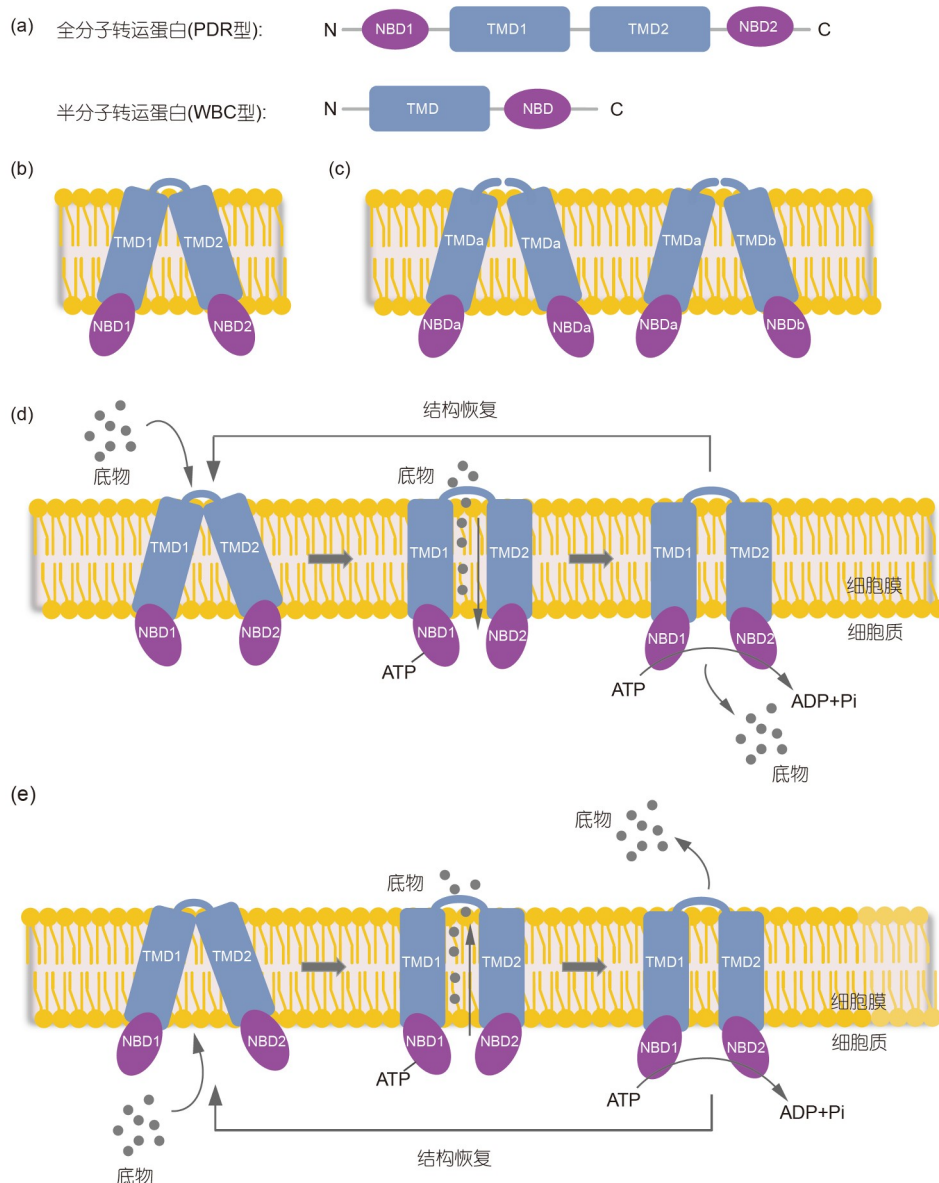


图 1 (网络版彩色)ABCG转运蛋白的结构和转运机制示意图. (a) 具有经典拓扑结构的全分子转运蛋白(PDR型)和半分子转运蛋白(WBC型)的结构域示意图. (b) 细胞质膜上全分子转运蛋白构成的通道模型. (c) 细胞质膜上两个相同或不同的半分子转运蛋白构成的通道模型. (d) 向细胞膜内转运机制示意图. (e) 向细胞膜外转运机制示意图. ADP, 二磷酸腺苷; ATP, 三磷酸腺苷; C, 蛋白羧基端; N, 蛋白氨基端; NBD, 核苷酸结合域; TMD, 跨膜结构域; Pi, 磷酸

Figure 1 (Color online) Schematic structure and transportation mechanism of ABCG transporters. (a) Schematic domain structure of the full-size transporter (PDR type) and the half-size transporter (WBC type) with a classical topology. (b) Channel model formed by full-size transporter proteins on the cytoplasmic membrane. (c) Channel model formed by two identical or different half-size transporter proteins on the cytoplasmic membrane. (d) The schematic model of the inward transportation mechanism across cell membrane. (e) The schematic model of the outward transportation mechanism across cell membrane. ADP, adenosine diphosphate; ATP, adenosine triphosphate; C, protein C terminal; N, protein N terminal; NBD, nucleotide binding domain; TMD, transmembrane domain; Pi, phosphate

和独脚金内酯(strigolactones, SL)等多种植物激素的转运^[17,18], 是植物激素的主要转运蛋白之一(图2).

拟南芥AtABCG14和水稻(*Oryza sativa*)中同源的OsABCG18在反式玉米素(*trans*-Zeatin, *tZ*)从根到地上

部的远距离运输中发挥了关键的作用. *abcg14abgc18*突变株中, 细胞分裂素从根到地上部的远距离转运受到抑制, 细胞分裂素在根系中大量积累, 地上部发育迟缓^[19,20]. 拟南芥ABCG25、ABCG30、ABCG31和

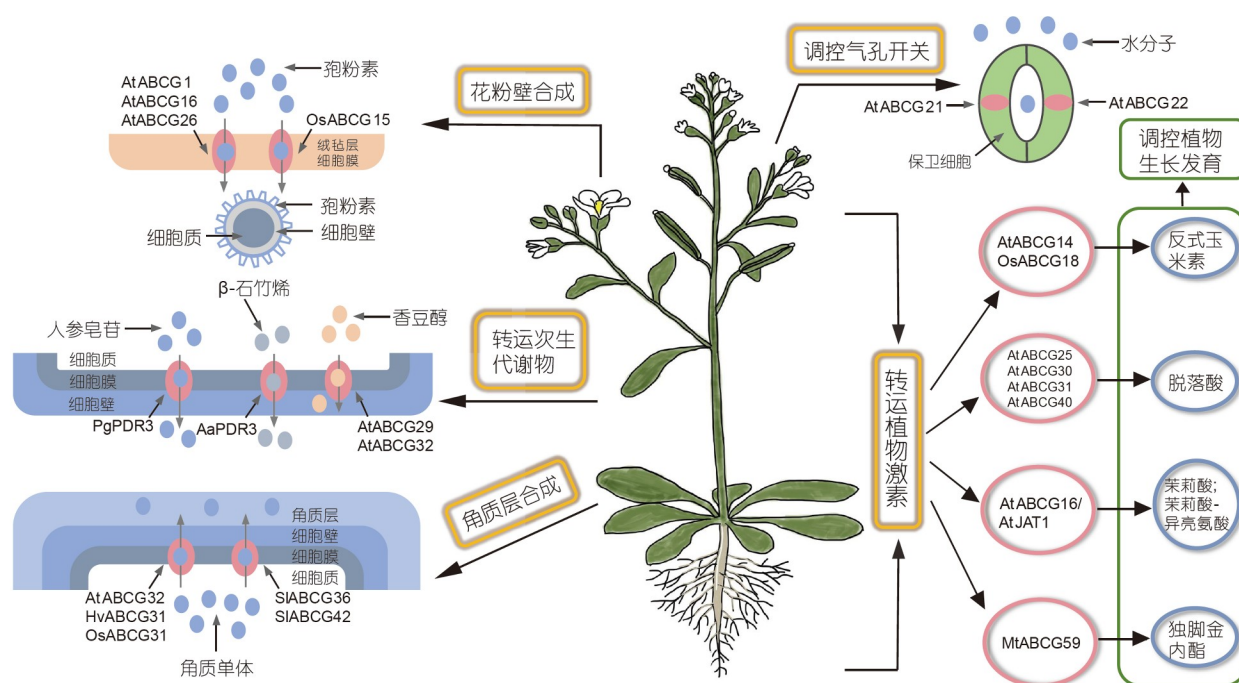


图2 (网络版彩色) ABCG转运蛋白的主要生理功能示意图。物种: Aa, 黄花蒿; At, 拟南芥; Hv, 大麦; Mt, 蒺藜苜蓿; Os, 水稻; Pg, 人参; SI, 番茄
Figure 2 (Color online) The schematic diagram of the main physiologic functions of ABCG transporters. Species: Aa, *Artemisia annua*; At, *Arabidopsis thaliana*; Hv, *Hordeum vulgare*; Mt, *Medicago truncatula*; Os, *Oryza sativa*; Pg, *Panax ginseng*; SI, *Solanum lycopersicum*

ABCG40/PDR12都能介导植物激素ABA的信号转导和转运过程, 调节种子萌发^[21~23]。拟南芥ABCG16/JAT1是一个质膜和核膜双定位的转运蛋白, 能通过介导JA的细胞外排和JA-异亮氨酸(JA-Ile)的核内流来控制茉莉酸的质核分配, 对于维持核JA-Ile浓度激活JA信号至关重要^[24]。豆科植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中的转运蛋白MtABCG59, 介导了SL从植物体内向土壤转运的过程, 在蒺藜苜蓿丛枝菌根的形成中发挥重要作用^[25]。

2.2 ABCG转运蛋白参与花粉壁和角质层形成

植物花粉壁和角质层作为植物组织中的重要组成成分, 它们的结构完整性对维持植物多个生理功能的正常发挥具有重要的作用。植物花粉壁是一个可以在植物花粉发育和受精过程中保护花粉内部营养成分免受外界环境侵害的重要结构^[26]。研究发现, ABCG广泛参与了花粉壁的生物合成(图2), 如定位于绒毡层细胞质膜的AtABCG1、AtABCG16和AtABCG26, 通过参与孢粉素从绒毡层到小孢子的转运过程, 影响植物花粉壁的发育^[27~29]。水稻ABCG15同样也参与了孢粉素的转运, 其功能缺失会导致植株发育异常, 完全雄性

不育^[30]。

植物角质层作为水和其他分子的渗透屏障, 不仅可以减轻植物水分流失, 而且可以防止植物受到外部污垢和微生物的侵害。研究发现, 拟南芥AtABCG32及其野生大麦(*Hordeum vulgare*)的同源蛋白HvABCG31是参与植株叶片表面角质层形成的关键转运蛋白^[31,32]。Garroum等人^[33]进一步研究发现, 与AtABCG32/HvABCG31结构高度相似的水稻ABCG31同样参与角质层的形成, *OsABCG31*表达下调后, 叶片角质层含量降低且结构发生改变, 同时植物生长和防御的信号传导也受到影响。近期研究表明, 番茄(*Solanum lycopersicum*)ABCG36和ABCG42均能介导各种类型角质前体的跨质膜转运, 如重要的角质合成前体10,16-二羟基十六烷基-2-甘油, 参与植物角质层的形成^[34](图2)。ABCG介导角质层合成的增强能减轻植物在高温和干旱等多种不良环境下受到的胁迫, 本部分将在下文ABCG响应非生物胁迫中再具体探讨。

2.3 ABCG转运蛋白参与次生代谢产物的转运

次生代谢产物是由植物体产生的、种类繁多的有机化合物, 可以通过与环境的相互作用来提高植物生

存和抵抗外界胁迫的能力,其转运是植物实现生长、发育、生存、防御、协调和维持体内稳态等生理功能的必需条件^[35-37]。研究表明,ABCG转运蛋白参与了多种植物次生代谢产物的转运(图2)。

拟南芥ABCG29和ABCG32能与木质化的相关基因共表达,将香豆醇运输到植物细胞壁,参与木质素的合成^[38,39],ABCG1通过转运软木脂前体在根系软木脂的形成中发挥作用^[40]。除转运多种合成前体参与植物组织结构合成过程外,ABCG转运蛋白还通过转运具有抗菌抗氧化等作用的药理成分来参与植物的某些防御过程。人参皂苷(ginsenosides)是药用植物人参(*Panax ginseng*)的主要药理成分,其转运过程可能由PgPDR3蛋白所介导^[41]。药用植物黄花蒿(*Artemisia annua*)能产生一种名为 β -石竹烯(β -caryophyllene)的倍半萜,其具有抗氧化、抗生素、抗炎和抗癌活性;过表达AaPDR3株系中 β -石竹烯的含量增加,RNA干扰技术(RNA interference, RNAi)干涉株系中 β -石竹烯积累减少,异源表达实验证实AaPDR3蛋白特异性转运 β -石竹烯^[42]。辣椒属(*Capsicum* spp.)植物中的辣椒素是生物碱类物质中的一种,由于其抗菌、抗癌和抗氧化的特性,具有重要的药用价值^[43]。早期研究认为,ABCG蛋白可能参与辣椒素等次生代谢物的转运过程^[44]。进一步研究发现,ABCG可能间接参与植物细胞转运辣椒素到液泡储存的过程,同时ABCG能在过氧化氢解毒过程中发挥作用以减少辣椒素的降解^[45]。烟草(*Nicotiana tabacum*)PDR1的表达由细菌和酵母等所诱导,NtPDR1能通过转运抗菌二萜(如香紫苏醇、二萜化合物和西松烯)参与烟草的某些抗菌过程^[46]。鉴于ABCG具备多种次生代谢产物的转运功能,深入探究其生物学功能对于开发和利用更多天然药用成分具有积极意义。

ABCG亚家族不仅是ABC转运蛋白家族中最大的亚族,而且研究也最为深入^[47,48]。上述研究充分表明,ABCG转运蛋白介导多种底物的合成和转运,参与多个生理过程,影响植物的正常生长发育(图2)。同时有许多ABCG蛋白的转运底物仍然未知,但同样也发挥着重要作用。例如,有研究表明,AtABCG21和AtABCG22虽然转运底物尚未被鉴定,但它们参与调控植物气孔开闭,在调节植物的水分蒸腾中起着关键作用^[49]。ABCG不仅在植物的正常生理代谢中发挥重要作用,而且还与植物对非生物胁迫和生物胁迫的响应过程有关,下文将探讨ABCG在胁迫响应中的主要功能(表2)。

3 ABCG转运蛋白对非生物胁迫的响应

3.1 ABCG转运蛋白与重金属胁迫

环境污染导致土壤中各类重金属含量显著增加,重金属一旦进入植物中,可能会替代生物分子中的基本金属离子,改变酶或其他生物分子的活性,从而导致重要基因表达的改变,严重影响植物的正常生长发育。植物通过改变某些抗性基因的表达来应对重金属胁迫,ABCG在这方面发挥了重要作用(图3(a))。

地毯草(*Axonopus compressus*)ABCG1定位于细胞质膜上,金属铝(Al)、镉(Cd)和镧(La)胁迫均能显著增强其在地毯草根系中的表达,其中Al处理下其表达量最高^[50]。鸽豆(*Cajanus cajan*)在Al胁迫处理后,CcABCG7基因表达显著上调^[51]。八仙花(*Hydrangea macrophylla*)在Al胁迫发生后根尖受损,HmABCG1基因上调表达^[52]。以上研究结果都表明,ABCG基因在转录水平上能响应重金属胁迫,暗示ABCG蛋白具有转运重金属离子的功能。弗吉尼亚须芒草(*Andropogon virginicus*)ABCG1赋予拟南芥转化株系对Al和铜(Cu)胁迫的耐受性^[53]。

近期的工作表明,ABCG转运蛋白参与了植物在Cd污染环境中的转运。Fu等人^[54]研究发现,对水稻进行短时间Cd处理后,OsABCG36/OsPDR9在根的表达量显著上调;在酵母细胞中异源表达OsABCG36发现其对Cd具有外排活性,利用CRISPR/Cas9技术敲除OsABCG36,发现OsABCG36的缺失导致水稻根系长度和鲜重显著减少,根部细胞汁液中Cd积累显著增加。Wang等人^[55]在拟南芥中表达杨树(*Populus tomentosa*)ABCG36基因,发现在Cd胁迫处理下,转化株系的生长明显优于野生型,且体内Cd含量少于野生型,证明了PtoABCG36转运蛋白可以作为一种镉的挤压泵将Cd外排,通过降低植物中Cd的含量来提高杨树对Cd的耐受性。Li等人^[56]研究了一个功能未知ABCG转运蛋白OsPDR20对Cd的转运能力,发现在Cd胁迫条件下水稻幼苗根和芽中的OsPDR20被强烈诱导;RNAi敲低OsPDR20导致水稻Cd积累,根茎的伸长量和生物量显著降低;田间试验表明,RNAi植株的生长发育受到了影响,小穗较小,育性较低,镉的积累水平显著升高。

3.2 ABCG转运蛋白与干旱胁迫

干旱是植物生长发育过程中水分不足的情况,严重时导致作物生长受阻、减产甚至绝收^[57]。植物已经

进化出了在干旱条件下防止水分流失、平衡重要器官的最佳供水、维持细胞水分含量等一系列保持生存的策略,这种感知缺水信号并启动应对策略的能力被称为抗旱能力^[58]。

研究表明,多个植物ABCG家族基因能够响应干旱胁迫(图3(a))。张小芳等人^[59]对野生大豆(*Glycine soja*)进行12 h干旱胁迫处理后,ABCG家族中出现差异表达的基因数量最多。李紫阳等人^[60]对毛竹(*Phyllostachys edulis*)ABCGs基因家族成员上游启动子中的顺式作用元件和应答元件进行了预测分析,在77个*PeABCGs*中发现有40个基因包含有干旱响应元件MBS(MYB binding site, MYB结合位点),其中15个*PeABCGs*的MBS元件不止一个,推测这些基因的表达可能受到干旱胁迫的调控。

ABA在应对干旱胁迫和渗透胁迫的响应中起着重要作用,干旱缺水会刺激植物组织产生ABA以优化对水分的利用^[58]。研究表明,ABCG转运蛋白能够通过介导ABA信号来调控植物对干旱胁迫的响应。拟南芥ABCG25是定位于细胞膜上的ABA转运体,过表达AtABCG25增强了叶片中保卫细胞ABA转运,通过提高水分利用效率来增强植株的耐旱性^[61]。松布尔巴图等人^[62]研究发现,盐芥(*Eutrema salsugineum*,也称为*Thellungiella salsugineum*)ABCG25在茎和根中的表达水平非常高,同时对外源ABA的响应显著,推测*EsABCG25*很可能通过直接参与盐芥对ABA信号的响应进而导致盐芥对干旱胁迫的耐受。Fu等人^[63]对黄花蒿ABCG40/PDR4研究发现,干旱胁迫下过表达AaABCG40株系中ABA积累增加,叶片枯萎速度慢于对照植株和AaABCG40干涉株系,表明AaABCG40/AaPDR4作为ABA内流转运体,通过介导ABA的合成与转运参与植物的干旱胁迫响应。

角质层是覆盖在陆生植物地上部器官表面的一种特殊疏水结构,由角质层蜡质和聚酯角质组成,在保护植物免受干旱和高温等环境胁迫的过程中发挥着重要作用^[64-66]。Chen等人^[67]在拟南芥中过表达盐芥(*Thellungiella salsugineum*)ABCG11基因,发现转基因株系的水分流失率和叶绿素浸出速度显著降低,表明过表达ABCG11能够抵抗干旱胁迫;进一步检测转基因株系中的角质层成分,发现角质层蜡质和角质单体增加,说明ABCG11参与角质层的跨质膜运输,形成保水能力更强的角质层结构,从而降低植株在干旱胁迫下的失水率。将荒漠旱生植物霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)

ABCG11基因在拟南芥中过表达后,参与蜡质生物合成的相关基因(如CER1、CER2和CER4)以及转运基因LTPG1表达显著上调,促进了蜡质积累,形成厚角质层,降低通透性;与拟南芥野生型相比,转基因株系在干旱胁迫下生物量和存活率更高,失水率减少,保水能力更强^[65]。

3.3 ABCG转运蛋白与温度胁迫

全球极端天气频发导致温度剧烈波动,使得植物越来越易受到低温或高温胁迫,植物耐受温度胁迫的关键是调控温度响应基因在转录和翻译等水平上的激活^[68-70]。盐芥ABCG25基因的表达受多种逆境影响,对4周龄的盐芥植株进行4℃低温胁迫处理,在12 h时*EsABCG25*的表达下调,但在胁迫持续至24 h时,表达水平上升至正常水平的1.7倍,证明*EsABCG25*与盐芥的抗低温胁迫关系密切,但基因的详细功能以及其分子机制还有待探究^[62]。周夕楠等人^[71]通过对番茄39个ABCG基因的启动子顺式作用元件预测分析,发现其中有10个基因的启动子含有低温响应元件,4个基因*SlABCG5*、*SlABCG22*、*SlABCG24*和*SlABCG38*在低温胁迫下明显上调表达,其中*SlABCG24*在24 h低温处理后表达量最高;*SlABCG24*蛋白和AtABCG9蛋白(AtABCG9能够与拟南芥抗冷关键蛋白HOS1、OST1、ICE1和其他抗寒相关蛋白发生相互作用)具有高度的相似性,推测*SlABCG24*可能也具有类似的功能,参与低温胁迫响应过程。Niu等人^[51]分析鸽豆多个ABCG基因启动子序列,发现存在许多高温和低温响应元件;在42℃高温胁迫下,*CcABCG7*、*CcABCG14*和*CcABCG32*表达显著上调,在4℃低温胁迫下*CcABCG28*表达显著上调。

在自然环境中,高温胁迫往往伴随着干旱胁迫,限制水分流失对植物在高温干旱胁迫下的生存至关重要。Liu等人^[72]将荒漠旱生植物霸王ABCG11导入到紫花苜蓿(*Medicago sativa*)中,发现转基因株系在高温干旱条件下生长良好,株高和地上部生物量均显著高于野生型,干草产量比野生型增加了50%;进一步探究发现,过表达ZxABCG11能上调蜡质合成相关基因,增加角质层蜡质的沉积,降低角质层的通透性,转基因苜蓿的保水能力得到提高,增强了对高温干旱的耐受性(图3(a))。

3.4 ABCG转运蛋白与渗透胁迫

渗透胁迫是一种严重的环境胁迫,能引起植物气

孔关闭,产生大量活性氧,降低光合作用,对植物的生长发育产生干扰,甚至导致植物的死亡^[73,74]. Moons^[75]利用PEG对植物模拟渗透胁迫,发现OsABCG36/OsPDR9在渗透胁迫的条件下被强烈诱导,推测OsABCG36/OsPDR9参与应对渗透胁迫. 过表达AtABCG36/AtPDR8的株系在渗透胁迫下,鲜重比野生型拟南芥大,褪绿少,且过表达植株的钠含量少于野生型,表明AtABCG36/AtPDR8能通过降低植物体内钠含量等机制提高拟南芥的抗盐能力^[76]. 盐桦(*Betula halophila*)在氯化钠胁迫条件下,不同组织中的ABCG均有所响应,如木质部和叶片中的*BhABC12*表达上调;木质部、根系和叶片中的*BhABC14*均表现出不同程度的表达上调;木质部和根系中的*BhABC15*表达下调,叶片中的*BhABC15*表达先上调后下调^[77](图3(a)).

研究表明,植物存在依赖ABA和不依赖ABA两种途径响应渗透胁迫^[78,79],介导ABA转运参与高温干旱胁迫的ABCG转运蛋白是否同样能够参与盐胁迫响应,仍有待探索.

3.5 ABCG转运蛋白与抗生素胁迫

在植物学研究中,抗生素及其解毒酶通常被作为阳性转基因株系的筛选系统使用,如卡那霉素-*nptII*(neomycin phosphotransferase II,新霉素磷酸转移酶II)基因、潮霉素B-*hpt*(hygromycin phosphotransferase,潮霉素磷酸转移酶)基因等,但这些抗性基因存在水平转移至环境微生物并导致环境微生物产生广谱耐药性的问题^[80]. Mentewab和Stewart Jr^[81]报道,超表达AtABCG19可以赋予转基因植物在100、200 mg/L卡那霉素下等同于*nptII*的抗性水平,并且半分子的AtABCG19形成同二聚体就可产生对卡那霉素的抗性;与*nptII*基因对所有的氨基糖苷类抗生素都有一定的抗性不同,AtABCG19仅对卡那霉素有抗性,而对其他的氨基糖苷类抗生素没有抗性(图3(a)). 这与AtABCG19可能定位于液泡膜,通过将卡那霉素转移并束缚于液泡而获得卡那霉素抗性机制有关. AtABCG19是报道的第一个植物来源并对卡那霉素具有抗性的基因,如果将其作为抗性筛选基因使用,就可避免微生物来源的抗性基因产生的风险. AtABCG19还被发现参与植物体内Zn等元素的稳态、烟酰胺转运等功能^[82]. 对AtABCG19功能的研究表明,它可能被开发成一个十分有价值的研究工具.

4 ABCG转运蛋白与生物胁迫

生物胁迫在自然环境中普遍存在,主要包括植物病原体、食草昆虫和寄生植物等. 生物胁迫不仅会影响植物品质,还会使得农作物严重减产. 因此,提高农作物的抗生物胁迫就显得十分重要.

ABCG转运蛋白在抵抗生物胁迫中也发挥着重要作用. 小麦(*Triticum aestivum*)*Lr34*基因编码ABCG/PDR亚型的转运蛋白,其对小麦的叶锈病、条锈病、茎锈病和白粉病病原体具有广谱且持久的抗性^[83]. Krattinger等人^[84]在粳稻日本晴中过表达*Lr34*基因,能延迟多种稻瘟病病原菌对植株细胞的入侵,细胞受损减轻,叶片损伤较小. Sucher等人^[85]将*Lr34*基因转化到玉米(*Zea mays*)中,发现过表达*Lr34*的玉米植株对玉米叶枯萎病的抗性增强. 在大麦(*Hordeum vulgare*)中表达*Lr34*,转化株系对叶锈病和白粉病表现出较强的抗性^[86]. Krattinger等人^[87]进一步研究发现,ABA植物激素能够作为*Lr34*的转运底物,表达*Lr34*的水稻株系中ABA的积累增加. 这也确定了*Lr34*能够介导植物体中ABA再分配,增强植物体应对生物胁迫的能力. 编码ABCG/RDR亚型转运蛋白的基因沉默会导致植株对病菌侵染更加敏感,抗病能力显著降低. 野生烟草(*Nicotiana attenuate*)在受到链格孢菌(*Alternaria alternata*)侵染时*NaPDR1*和*NaPDR1-like*被显著诱导,*NaPDR1*和*NaPDR1-like*的共同沉默会导致烟草对链格孢菌的抵抗力降低,植株生长受损,叶部病害增加,说明PDR转运蛋白具有应对生物胁迫的功能^[88].

研究表明,ABCG转运蛋白可以通过介导各类激素和抗病化合物分子的吸收和转运来应对植物病原体的生物胁迫(图3(b)). Moons^[89]分析水稻转录组发现,植物面对生物胁迫时茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)和水杨酸(salicylic acid, SA)合成基因都会被激活;这两个植物激素会导致一半的全分子ABCG基因表达上调,暗示这些ABCG转运蛋白对防御植物病原体有积极作用. Khare等人^[90]研究发现,使用MeJA处理拟南芥后,*AtABCG34*的表达在1 h内增加7倍,SA处理后*AtABCG34*的表达也有所增加. JA是调控植物生长发育、参与生物和非生物胁迫响应的重要植物激素,能够对食草昆虫和病原菌入侵做出响应^[18]. 拟南芥*AtABCG6/AtJAT3*和*AtABCG20/AtJAT4*定位于细胞质膜,具有向细胞内转运JA的功能,参与JA在细胞间的转运;在生物胁迫导致叶片创伤的情况下,介导JA从局部受

表2 植物ABCG转运蛋白功能

Table 2 Functions of plant ABCG transporters

功能分类	转运蛋白	植物种类	具体功能	文献
参与植物的正常生长发育	OsABCG18	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	参与细胞分裂素从根到地上部的远距离运输	[19]
	AtABCG14	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	参与细胞分裂素从根到地上部的远距离运输	[20]
	AtABCG25、AtABCG30、AtABCG31、AtPDR12/AtABCG40	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	介导植物激素脱落酸的信号转导和转运过程, 调节种子萌发, 影响植物生长和发育	[21~23]
	AtABCG16/AtJAT1	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	介导茉莉酸的细胞外排和茉莉酸-异亮氨酸(JA-Ile)的核内流	[24]
	MtABCG59	蒺藜苜蓿(<i>Medicago truncatula</i>)	介导独脚金内酯的从植物体内向土壤转运的过程	[25]
	AtABCG1、AtABCG16、AtABCG26	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	参与孢粉素从绒毡层到小孢子的转运过程, 影响植物花粉壁的发育	[27~29]
	OsABCG15	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	参与了孢粉素的转运, 其功能的缺失会导致植株发育异常	[30]
	AtABCG32	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	参与植株叶片表面角质层形成	[31]
	HvABCG31	大麦(<i>Hordeum vulgare</i>)	参与植株叶片表面角质层形成	[32]
	OsABCG31	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	参与角质层的形成, 可能会影响植物生长和防御的信号传导	[33]
	SlABCG36、SlABCG42	番茄(<i>Solanum copersicum</i>)	介导各种类型角质前体的跨质膜转运, 参与植物角质层的形成	[34]
	AtABCG32、AtABCG29	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	运输香豆醇, 参与木质素的合成	[38,39]
	AtABCG1	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	转运软木脂前体介导根系软木脂的形成	[40]
	PgPDR3	人参(<i>Panax ginseng</i>)	可能介导人参皂苷的转运过程	[41]
	AaPDR3	黄花蒿(<i>Artemisia annua</i>)	能够特异性转运 β -石竹烯	[42]
	CaABCG28、CbABCG26等	辣椒属(<i>Capsicum</i> spp.)	可能间接参与了植物细胞辣椒素的转运到液泡储存过程, 在过氧化氢解毒过程中发挥作用	[44,45]
	NtPDR1	烟草(<i>Nicotiana tabacum</i>)	能转运抗菌二萜物质参与烟草的某些防御过程	[46]
	AtABCG21、AABCG22	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	可能参与调控植物气孔开闭, 调节蒸腾作用	[49]
参与重金属胁迫	AcABCG1	地毯草(<i>Axonopus compressure</i>)	能响应金属铝、镉和铜胁迫, 可能参与转运过程	[50]
	CcABCG7	鸽豆(<i>Cajanus cajan</i>)	能响应金属铝胁迫, 可能参与转运过程	[51]
	HmABCG1	八仙花(<i>Hydrangea macrophylla</i>)	响应金属铝胁迫, 可能参与转运过程	[52]
	AvABCG1	弗吉尼亚须芒草(<i>Andropogon virginicus</i>)	赋予植物对铝和铜胁迫的耐受性	[53]
	OsABCG36/OsPDR9	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	酵母异源表达发现可以外排镉	[54]
	PtoABCG36	杨树(<i>Populus tomentosa</i>)	降低植物中镉的含量, 提高对镉的耐受性	[55]
	OsPDR20	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	维持镉稳态, 功能缺失会导致镉的积累	[56]
参与干旱胁迫	GsABCG11、GsABCG12、GsABCG24等	野生大豆(<i>Glycine soja</i>)	干旱胁迫处理后, 基因显著差异表达, 可能参与植物的干旱胁迫响应	[59]
	PeABCG2、PeABCG8、PeABCG21等	毛竹(<i>Phyllostachys edulis</i>)	含有多个干旱响应元件, 可能参与了植物的干旱胁迫响应	[60]
	AtABCG25	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	介导脱落酸的转运, 提高植物耐旱能力	[61]
	EsABCG25	盐芥(<i>Eutrema salsugineum</i>)	可能参与脱落酸信号的响应, 增强对干旱胁迫的耐受	[62]
	AaABCG40/AaPDR4	黄花蒿(<i>Artemisia annua</i>)	介导脱落酸的合成与转运, 参与了植物的干旱胁迫响应	[63]
	ZxABCG11	霸王(<i>Zygophyllum xanthoxylum</i>)	促进蜡质积累, 形成厚角质层, 提高植物的保水能力	[65]
	TsABCG11	盐芥(<i>Thellungiella salsugineum</i>)	参与角质层的跨质膜运输, 形成保水能力更高的角质层结构, 降低植物在干旱胁迫下的失水率	[67]

(续表2)				
功能分类	转运蛋白	植物种类	具体功能	文献
参与温度胁迫	CcABCG7、CcABCG14、CcABCG33	鸽豆(<i>Cajanus cajan</i>)	在高温胁迫下基因表达显著上调,可能参与响应抗高温胁迫	[51]
	CcABCG28	鸽豆(<i>Cajanus cajan</i>)	在低温胁迫下基因表达显著上调,可能参与响应抗低温胁迫	[51]
	EsABCG25	盐芥(<i>Eutrema salsugineum</i>)	低温胁迫处理,基因表达先下调后上升,可能参与响应抗低温胁迫	[62]
	SlABCG5、SlABCG22、SlABCG24等	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	含有低温反应元件,在低温胁迫下表达明显上调	[71]
	ZxABCG11	霸王(<i>Zygophyllum xanthoxylum</i>)	增加角质层蜡质的沉积,提高保水能力和光合能力,对高温条件的耐受性更强	[72]
参与渗透胁迫	OsABCG36/OsPDR9	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	在渗透胁迫的条件下被强烈诱导,可能参与应对渗透胁迫	[75]
	AtABCG36/AtPDR8	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	能通过降低植物体内钠含量等机制提高了拟南芥的抗盐能力	[76]
	BhABC12、BhABC14、BhABC15	盐桦(<i>Betula halophila</i>)	在渗透胁迫下基因表达显著变化,可能参与响应渗透胁迫	[77]
参与抗生素胁迫	AtABCG19	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	将卡那霉素转移并束缚于液泡而获得卡那霉素抗性	[81]
参与生物胁迫	TaLr34	小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	介导脱落酸的转运再分配,对叶锈病、条锈病、茎锈病和白粉病病原体具有广谱且持久的抗性	[83~87]
	NaPDR1、NaPDR1-like	野生烟草(<i>Nicotiana attenuata</i>)	功能缺失会导致烟草对链格孢菌的抵抗力降低	[88]
	OsPDR3、OsPDR9、OsPDR20	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	在茉莉酸甲酯和水杨酸存在时基因表达上调,可能对防御植物病原体有促进作用	[89]
	AtABCG34	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	茉莉酸甲酯处理后基因表达显著上调,可能参与响应生物胁迫;进一步研究表明其介导生物碱卡美拉辛的分泌,使植物对病原菌有更强的抵抗力	[90]
	AtABCG6/AtJAT3、AtABCG20/AtJAT4	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	介导茉莉酸转运,使植物获得病原体抗性	[91]
	NbABCG1/NbPDR1、NbABCG2/NbPDR2	本氏烟草(<i>Nicotiana benthamiana</i>)	介导辣椒碱的分泌,参与对植物病原体的胁迫响应	[93]
	AtABCG36/AtPDR8	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	转运色氨酸代谢过程的衍生代谢物,提高对灰葡萄孢菌的抗性	[94,95]
	PhPDR2	矮牵牛(<i>Petunia hybrida</i>)	介导昆虫毒素牵牛甾酮和矮牵牛苷的合成与转运,参与植物对食草昆虫的防御	[96]
	SlABCG44、SlABCG45	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	介导独角金内酯的分泌,在植物的生物胁迫中会起负调控作用	[97]

损的叶片转运至系统叶,使植物获得系统性抗性^[91]。

辣椒碱(capsidiol)产生于被病原菌侵袭的植物组织中,并通过抑制病原菌生长来发挥防御病害作用^[92]。Shibata等人^[93]发现,在病原菌侵染时,本氏烟草(*Nicotiana benthamiana*)的两个转运蛋白ABCG1/PDR1和ABCG2/PDR2在细胞膜处大量积累;当这两个基因沉默后,植株细胞受损,辣椒碱的分泌减少,表明这两种转运蛋白可能通过介导辣椒碱的分泌参与对植物病原体的胁迫响应。过表达*AtABCG34*的株系能分泌更多的植物抗病生物碱卡美拉辛(camalexin)到叶片表面,对病原菌有更强的抵抗力;而*AtABCG34*敲除株系分泌的卡

美拉辛较少,对病原菌高度敏感^[90]。拟南芥ABCG36/PDR8/PEN3在灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)感染时表达增强,通过转运色氨酸代谢过程的衍生代谢物来提高对灰葡萄孢菌的抗性^[94,95]。

早期很多研究表明,植物ABCG转运蛋白参与对真菌和细菌病原体的抗性,进一步研究发现,PDR蛋白不仅能抵抗植物病原菌,还能抵抗草食昆虫的采食。Sasse等人^[96]研究发现,矮牵牛(*Petunia hybrida*)PDR2定位于质膜,是次生代谢物转运体;通过RNA干扰技术下调*PhPDR2*,转基因植株代谢物中两种昆虫毒素牵牛甾酮(petuniasterone)和矮牵牛苷(petuniolide)含量显著减少,

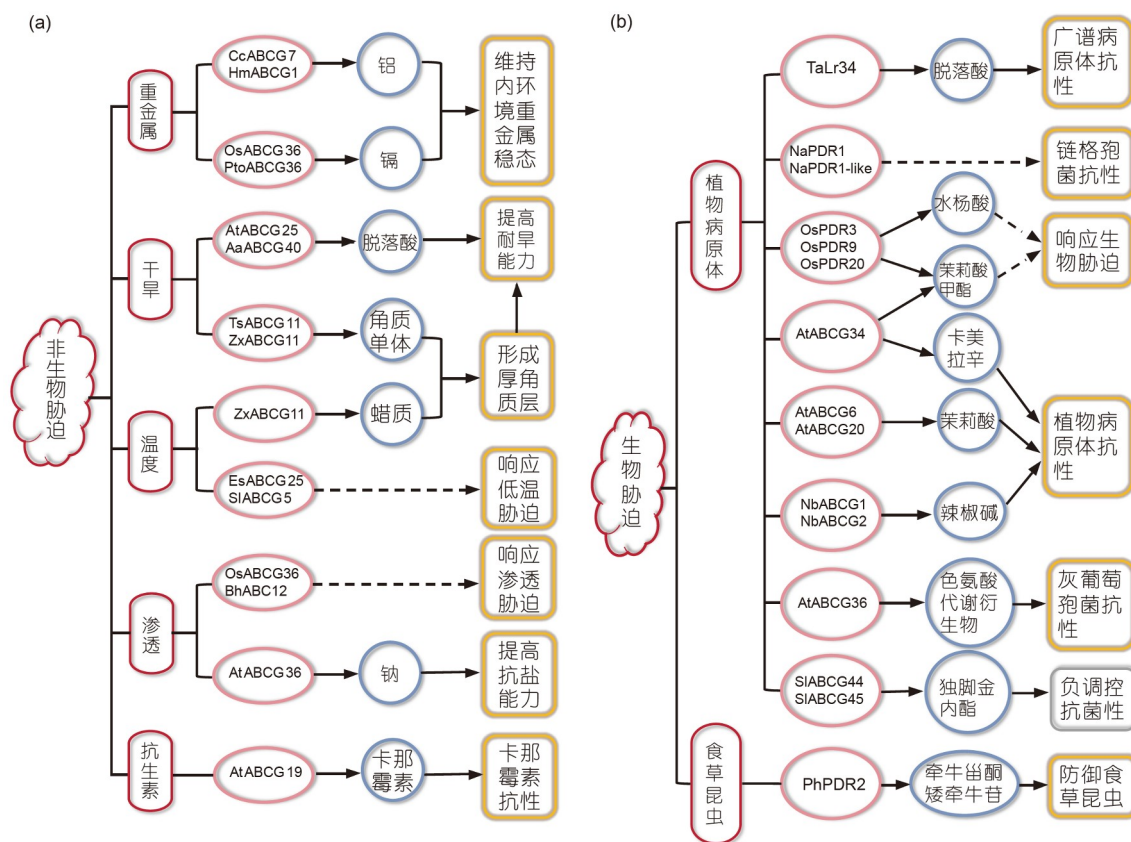


图3 (网络版彩色) ABCG转运蛋白对非生物胁迫和生物胁迫的响应示意图. (a) 非生物胁迫. (b) 生物胁迫. 物种: Aa, 黄花蒿; At, 拟南芥; Bh, 盐桦; Cc, 鸽子; Es, 盐芥; Hm, 八仙花; Hv, 大麦; Mt, 蒺藜苜蓿; Na, 野生烟草; Nb, 本氏烟草; Os, 水稻; Pg, 人参; Ph, 矮牵牛; Pto, 杨树; Sl, 番茄; Zx, 霸王. 图中虚线代表转运蛋白推测的功能

Figure 3 (Color online) The schematic diagram of ABCG transporters response to biotic and abiotic stresses. (a) Biotic stress. (b) Abiotic stress. Species: Aa, *Artemisia annua*; At, *Arabidopsis thaliana*; Bh, *Betula halophila*; Cc, *Cajanus cajan*; Es, *Eutrema salsugineum*; Hm, *Hydrangea macrophylla*; Hv, *Hordeum vulgare*; Mt, *Medicago truncatula*; Na, *Nicotiana attenuate*; Nb, *Nicotiana benthamiana*; Os, *Oryza sativa*; Pg, *Panax ginseng*; Ph, *Petunia hybrida*; Pto, *Populus tomentosa*; Sl, *Solanum copersicum*; Zx, *Zygophyllum xanthoxylum*. The dashed lines represent the inferred function of the transporters

导致植株对海灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)的敏感性显著增加, 证明了PDR蛋白在调控昆虫毒素代谢上发挥着重要作用, 参与植物对草食昆虫的防御(图3(b)).

有些ABCG蛋白在植物的生物胁迫中会起负调控作用. 植物根系分泌的独角金内酯(strigolactones, SL)能够诱导根系寄生杂草埃及列当(*Phelipanche aegyptiaca*)和列当属植物(*Orobancha* spp.)的萌发. 番茄中ABCG44和ABCG45转运蛋白缺少会导致突变株中的SL含量显著降低, 突变株株高降低, 根系附着的寄生杂草明显减少^[97].

5 总结与展望

综上所述, 经过相关研究人员的努力, 目前对植物ABCG转运蛋白的结构、转运机制(图1), 以及植物

ABCG转运蛋白在正常生长发育和应对逆境胁迫过程中的功能取得了许多进展(图2和3, 表2), 但仍存在如下一些问题需要深入研究. (1) 阐明ABCG转运蛋白的底物: 虽然如前所述, 部分ABCG转运蛋白已阐明了转运的底物, 但更多的ABCG转运蛋白的转运底物是未知的, 因此今后采用同位素标记、冷冻电子显微镜和代谢组学等技术鉴定到更多ABCG转运蛋白的底物对阐明ABCG的功能具有重要价值^[43,98,99]. (2) 半分子ABCG形成同二聚体或异二聚体的调控机制: 拟南芥ABCG11不仅能与自身形成同二聚体, 它还能分别与ABCG9、ABCG12和ABCG14形成不同的异二聚体, 这必然导致它们转运底物的不同, 产生多样性的功能; 但ABCG12不能形成同二聚体^[100,101]. 因此阐明半分子ABCG间形成同二聚体或异二聚体的机制及其带来的功能多样性

也将是今后的研究重点。(3) ABCG作用机制问题: 尽管目前已发现多个能响应逆境的 $ABCG$ 基因, 但许多 $ABCG$ 蛋白的作用机制尚不明确, 比如是否与某些抗病、抗逆蛋白发生互作, 与已知的抗逆途径之间是如何关联等问题, 需要继续深入解析。(4) $ABCG$ 蛋白间的协同作用问题: 在自然界中往往不同逆境同时或交叉出现, $ABCG$ 蛋白之间如何相互协调来应对复杂的多逆境胁迫值得深入研究。如干旱和高温都可调控 $CcABCG7$ 表达上调, 可能同时在干旱和高温逆境中发挥作用^[51]。(5) $ABCG$ 亚家族是否具有有机污染物的吸收转运功能及其作用机制问题: 环境中存在许多有机污染物甚至是持久性有机污染物, 如有机氯杀虫剂和全氟烷基化合物(如全氟辛酸PFOA、全氟辛烷磺酸PFOS)等, 这些物质被证明能被植物吸收积累并通过食物链富集。我们前期工作表明, $ABCG$ 转运蛋白可能在

植物对PFOA吸收积累中具有作用。阐明 $ABCG$ 转运蛋白在植物对这些持久性有机污染物吸收转运中是否具有功能及其作用机制将是今后研究热点之一。

现阶段的研究中, 许多研究者都采用了CRISPR/Cas9基因组编辑技术来探究植物 $ABCG$ 转运蛋白的具体功能。作物在生长发育过程中可能受到干旱、高温、低温、盐害、重金属及有机污染物等非生物逆境的影响, CRISPR/Cas9基因组编辑技术可以通过编辑相关功能基因和关键调控基因等方式来提高作物抵抗非生物逆境的能力^[102]。总之, 今后在深入研究 $ABCG$ 应对植物逆境的相关问题时, 可着力于 $ABCG$ 转运蛋白的作用机制、 $ABCG$ 转运蛋白间的协同作用和 $ABCG$ 转运蛋白对有机污染物吸收积累机制的阐明, 特别是积极利用分子植物育种技术创制低积累有机污染物的作物品种, 为提高食品安全性作出应有的贡献。

参考文献

- Fitzgerald G A, Terry D S, Warren A L, et al. Quantifying secondary transport at single-molecule resolution. *Nature*, 2019, 575: 528–534
- Rees D C, Johnson E, Lewinson O. ABC transporters: The power to change. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2009, 10: 218–227
- Verrier P J, Bird D, Burla B, et al. Plant ABC proteins—A unified nomenclature and updated inventory. *Trends Plant Sci*, 2008, 13: 151–159
- Jones P M, George A M. The ABC transporter structure and mechanism: Perspectives on recent research. *Cell Mol Life Sci*, 2004, 61: 682–699
- Higgins C F. ABC transporters: From microorganisms to man. *Annu Rev Cell Biol*, 1992, 8: 67–113
- Dhara A, Raichaudhuri A. ABCG transporter proteins with beneficial activity on plants. *Phytochemistry*, 2021, 184: 112663
- Liu Y Q, Zhao Y F. Structure and mechanism of ABC transporter (in Chinese). *Chin Bull Life Sci*, 2017, 29: 223–229 [刘艳青, 赵永芳. ABC转运蛋白结构与转运机制的研究进展. *生命科学*, 2017, 29: 223–229]
- Gräfe K, Schmitt L, Weber A. The ABC transporter G subfamily in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 2021, 72: 92–106
- Qu J Z, Chen T H, Yao M D, et al. ABC transporter and its application in synthetic biology (in Chinese). *Chin J Biotechnol*, 2020, 36: 1754–1766 [曲俊泽, 陈天华, 姚明东, 等. ABC转运蛋白及其在合成生物学中的应用. *生物工程学报*, 2020, 36: 1754–1766]
- Paolini A, Baldassarre A, Del Gaudio I, et al. Structural features of the ATP-binding cassette (ABC) transporter ABCA3. *Int J Mol Sci*, 2015, 16: 19631–19644
- Pinkett H W, Lee A T, Lum P, et al. An inward-facing conformation of a putative metal-chelate-type ABC transporter. *Science*, 2007, 315: 373–377
- Zolnericiks J K, Wooding C, Linton K J. Evidence for a Sav1866-like architecture for the human multidrug transporter P-glycoprotein. *FASEB J*, 2007, 21: 3937–3948
- Wang X Z, Sun W M, Ma Y F, et al. Research progress of ABC transporters in *Arabidopsis thaliana* (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2017, 53: 133–144 [王晓珠, 孙万梅, 马义峰, 等. 拟南芥ABC转运蛋白研究进展. *植物生理学报*, 2017, 53: 133–144]
- Dean M, Moitra K, Allikmets R. The human ATP-binding cassette (ABC) transporter superfamily. *Hum Mutat*, 2022, 43: 1162–1182
- Jasinski M, Ducos E, Martinoia E, et al. The ATP-binding cassette transporters: Structure, function, and gene family comparison between rice and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, 131: 1169–1177
- Park J, Lee Y, Martinoia E, et al. Plant hormone transporters: What we know and what we would like to know. *BMC Biol*, 2017, 15: 93
- Borghi L, Kang J, Ko D, et al. The role of ABCG-type ABC transporters in phytohormone transport. *Biochem Soc Trans*, 2015, 43: 924–930
- Zi L Y, Lin Y X, Fu R N, et al. Research progress in plant hormones transport (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2022, 58: 2238–2252 [资丽媛, 林浴霞, 傅若楠, 等. 植物激素转运研究进展. *植物生理学报*, 2022, 58: 2238–2252]
- Zhao J, Yu N, Ju M, et al. ABC transporter OsABCG18 controls the shootward transport of cytokinins and grain yield in rice. *J Exp Bot*, 2019, 70: 6277–6291
- Ko D, Kang J, Kiba T, et al. *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 7150–7155

- 21 Kang J, Yim S, Choi H, et al. Absciscic acid transporters cooperate to control seed germination. *Nat Commun*, 2015, 6: 8113
- 22 Kuromori T, Miyaji T, Yabuuchi H, et al. ABC transporter AtABCG25 is involved in absciscic acid transport and responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 2361–2366
- 23 Kang J, Hwang J U, Lee M, et al. PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone absciscic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 2355–2360
- 24 Li Q, Zheng J, Li S, et al. Transporter-mediated nuclear entry of jasmonoyl-isoleucine is essential for jasmonate signaling. *Mol Plant*, 2017, 10: 695–708
- 25 Banasiak J, Borghi L, Stec N, et al. The full-size ABCG transporter of *Medicago truncatula* is involved in strigolactone secretion, affecting arbuscular mycorrhiza. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 18
- 26 Shi J, Liang W Q, Zhang D B, et al. Pollen wall development in plant (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2007, 43: 588–592 [石晶, 梁婉琪, 张大兵, 等. 植物花粉壁的发育. *植物生理学通讯*, 2007, 43: 588–592]
- 27 Yim S, Khare D, Kang J, et al. Postmeiotic development of pollen surface layers requires two *Arabidopsis* ABCG-type transporters. *Plant Cell Rep*, 2016, 35: 1863–1873
- 28 Yadav V, Molina I, Ranathunge K, et al. ABCG transporters are required for suberin and pollen wall extracellular barriers in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 3569–3588
- 29 Choi H, Jin J, Choi S, et al. An ABCG/WBC-type ABC transporter is essential for transport of sporopollenin precursors for exine formation in developing pollen. *Plant J*, 2011, 65: 181–193
- 30 Wu L, Guan Y, Wu Z, et al. *OsABCG15* encodes a membrane protein that plays an important role in anther cuticle and pollen exine formation in rice. *Plant Cell Rep*, 2014, 33: 1881–1899
- 31 Bessire M, Borel S, Fabre G, et al. 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*, 2011, 23: 1958–1970
- 32 Chen G, Komatsuda T, Ma J F, et al. An ATP-binding cassette subfamily G full transporter is essential for the retention of leaf water in both wild barley and rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 12354–12359
- 33 Garroum I, Bidzinski P, Daraspe J, et al. Cuticular defects in *Oryza sativa* *ATP-binding Cassette Transporter G31* mutant plants cause dwarfism, elevated defense responses and pathogen resistance. *Plant Cell Physiol*, 2016, 57: 1179–1188
- 34 Elejalde-Palmett C, Martinez San Segundo I, Garroum I, et al. ABCG transporters export cutin precursors for the formation of the plant cuticle. *Curr Biol*, 2021, 31: 2111–2123.e9
- 35 Larsen B, Xu D, Halkier B A, et al. Advances in methods for identification and characterization of plant transporter function. *J Exp Bot*, 2017, 68: 4045–4056
- 36 Nogia P, Pati P K. Plant secondary metabolite transporters: Diversity, functionality, and their modulation. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 758202
- 37 Erb M, Kliebenstein D J. Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: The blurred functional trichotomy. *Plant Physiol*, 2020, 184: 39–52
- 38 Takeuchi M, Kegasa T, Watanabe A, et al. Expression analysis of transporter genes for screening candidate monolignol transporters using *Arabidopsis thaliana* cell suspensions during tracheary element differentiation. *J Plant Res*, 2018, 131: 297–305
- 39 Alejandro S, Lee Y, Tohge T, et al. AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Curr Biol*, 2012, 22: 1207–1212
- 40 Shanmugarajah K, Linka N, Gräfe K, et al. ABCG1 contributes to suberin formation in *Arabidopsis thaliana* roots. *Sci Rep*, 2019, 9: 11381
- 41 Zhang R, Huang J, Zhu J, et al. Isolation and characterization of a novel PDR-type ABC transporter gene *PgPDR3* from *Panax ginseng* C.A. Meyer induced by methyl jasmonate. *Mol Biol Rep*, 2013, 40: 6195–6204
- 42 Fu X, Shi P, He Q, et al. AaPDR3, a PDR transporter 3, is involved in sesquiterpene β -caryophyllene transport in *Artemisia annua*. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 723
- 43 Perla V, Nadimi M, Reddy R, et al. Effect of ghost pepper on cell proliferation, apoptosis, senescence and global proteomic profile in human renal adenocarcinoma cells. *PLoS One*, 2018, 13: e0206183
- 44 Kim S, Park M, Yeom S I, et al. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species. *Nat Genet*, 2014, 46: 270–278
- 45 Lopez-Ortiz C, Dutta S K, Natarajan P, et al. Genome-wide identification and gene expression pattern of ABC transporter gene family in *Capsicum* spp. *PLoS One*, 2019, 14: e215901
- 46 Sasabe M, Toyoda K, Shiraishi T, et al. cDNA cloning and characterization of tobacco ABC transporter: *NtPDR1* is a novel elicitor-responsive gene. *FEBS Lett*, 2002, 518: 164–168
- 47 Tao T X, Kong W P, Ren K L, et al. Advance of research in function of plant ABC transporters (in Chinese). *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2023, 32: 1–10 [唐桃霞, 孔维萍, 任凯丽, 等. 植物ABC转运蛋白功能研究进展. *西北农业学报*, 2023, 32: 1–10]
- 48 Lane T S, Rempe C S, Davitt J, et al. Diversity of ABC transporter genes across the plant kingdom and their potential utility in biotechnology.

- BMC Biotechnol, 2016, 16: 47
- 49 Kuromori T, Sugimoto E, Ohiraki H, et al. Functional relationship of AtABCG21 and AtABCG22 in stomatal regulation. *Sci Rep*, 2017, 7: 12501
 - 50 Li J F, Han J R, Jia Y D, et al. Cloning and expression analysis of AcABCG1 in *Axonopus compressus* (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2019, 27: 1147–1153 [李季肤, 韩佳芮, 贾怡丹, 等. 地毯草铝响应基因AcABCG1的克隆与表达分析. *草地学报*, 2019, 27: 1147–1153]
 - 51 Niu L, Li H, Song Z, et al. The functional analysis of ABCG transporters in the adaptation of pigeon pea (*Cajanus cajan*) to abiotic stresses. *PeerJ*, 2021, 9: e10688
 - 52 Chen H X, Wang X, Xu L. Identification and bioinformatics analysis of ABC transporter gene family in Hydrangea under aluminum stress (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2021, 19: 6613–6623 [陈海霞, 王暄, 许璐. 铝胁迫下八仙花ABC转运蛋白基因家族的鉴定与生物信息学分析. *分子植物育种*, 2021, 19: 6613–6623]
 - 53 Ezaki B, Takahashi K, Utsumi K, et al. A half-type AvABCG1 transporter derived from *Andropogon virginicus* L. confers aluminum tolerance. *Environ Exp Bot*, 2015, 118: 21–31
 - 54 Fu S, Lu Y, Zhang X, et al. The ABC transporter ABCG36 is required for cadmium tolerance in rice. *J Exp Bot*, 2019, 70: 5909–5918
 - 55 Wang H, Liu Y, Peng Z, et al. Ectopic expression of poplar ABC transporter PtoABCG36 confers Cd tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 3293
 - 56 Li H, Li C, Sun D, et al. OsPDR20 is an ABCG metal transporter regulating cadmium accumulation in rice. *J Environ Sci*, 2023, 136: 21–34
 - 57 Schwalm C R, Anderegg W R L, Michalak A M, et al. Global patterns of drought recovery. *Nature*, 2017, 548: 202–205
 - 58 Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado A I. The physiology of plant responses to drought. *Science*, 2020, 368: 266–269
 - 59 Zhang X F, Qiao Y K, Wang B B, et al. Sequence analysis of ABC transporter transcriptome in wild soybean under the drought stress (in Chinese). *J Nucl Agric Sci*, 2019, 33: 1474–1482 [张小芳, 乔亚科, 王冰冰, 等. 干旱胁迫下野生大豆ABC转运蛋白转录组测序分析. *核农学报*, 2019, 33: 1474–1482]
 - 60 Li Z Y, Yang K B, Zhu C L, et al. Identification and expression pattern analysis of ABCG genes in moso bamboo (in Chinese). *J Nucl Agric Sci*, 2023, 37: 917–926 [李紫阳, 杨克彬, 朱成磊, 等. 毛竹ABCG基因鉴定及其表达模式研究. *核农学报*, 2023, 37: 917–926]
 - 61 Kuromori T, Fujita M, Urano K, et al. Overexpression of *AtABCG25* enhances the abscisic acid signal in guard cells and improves plant water use efficiency. *Plant Sci*, 2016, 251: 75–81
 - 62 Song B E B T, Chen Y, Chen N M, et al. Cloning and expression of *EsABCG25* from *Eutrema salsugineum* (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2018, 34: 108–118 [松布尔巴图, 陈悦, 陈宁美, 等. 盐芥*EsABCG25*的克隆及其表达分析. *生物技术通报*, 2018, 34: 108–118]
 - 63 Fu X, Liu H, Hassani D, et al. AaABCG40 enhances artemisinin content and modulates drought tolerance in *Artemisia annua*. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 950
 - 64 Busta L, Schmitz E, Kosma D K, et al. A co-opted steroid synthesis gene, maintained in sorghum but not maize, is associated with a divergence in leaf wax chemistry. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2022982118
 - 65 Liu L B, Bai W P, Li H J, et al. *ZxABCG11* from the xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* enhances drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* through modulating cuticular wax accumulation. *Environ Exp Bot*, 2021, 190: 104570
 - 66 Lewandowska M, Keyl A, Feussner I. Wax biosynthesis in response to danger: Its regulation upon abiotic and biotic stress. *New Phytol*, 2020, 227: 698–713
 - 67 Chen N, Song B, Tang S, et al. Overexpression of the ABC transporter gene *TsABCG11* increases cuticle lipids and abiotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Biotechnol Rep*, 2018, 12: 303–313
 - 68 Ding Y, Yang S. Surviving and thriving: How plants perceive and respond to temperature stress. *Dev Cell*, 2022, 57: 947–958
 - 69 Shi Y, Ding Y, Yang S. Molecular regulation of CBF signaling in cold acclimation. *Trends Plant Sci*, 2018, 23: 623–637
 - 70 Ohama N, Sato H, Shinozaki K, et al. Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 53–65
 - 71 Zhou X N, Yu A Z, Wang X Y, et al. Genome-wide Identification and expression analysis of ABC family G subfamily (ABCGs) in tomato (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2021, 19: 8005–8018 [周夕楠, 于岸洲, 王星元, 等. 番茄ABC家族G亚族(ABCGs)的全基因组鉴定和表达分析. *分子植物育种*, 2021, 19: 8005–8018]
 - 72 Liu L, Bao A, Li H, et al. Overexpression of *ZxABCG11* from *Zygophyllum xanthoxylum* enhances tolerance to drought and heat in alfalfa by increasing cuticular wax deposition. *Crop J*, 2023, 11: 1140–1151
 - 73 Zhang H, Zhu J, Gong Z, et al. Abiotic stress responses in plants. *Nat Rev Genet*, 2022, 23: 104–119
 - 74 van Zelm E, Zhang Y, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2020, 71: 403–433
 - 75 Moons A. *Ospdr9*, which encodes a PDR-type ABC transporter, is induced by heavy metals, hypoxic stress and redox perturbations in rice roots. *FEBS Lett*, 2003, 553: 370–376
 - 76 Kim D Y, Jin J Y, Alejandro S, et al. Overexpression of *AtABCG36* improves drought and salt stress resistance in *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 2010, 139: 170–180
 - 77 An L, Ma Q, Du J, et al. Preliminary classification of the ABC transporter family in *Betula halophila* and expression patterns in response to

- exogenous phytohormones and abiotic stresses. *Forests*, 2019, 10: 722–741
- 78 Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 781–803
 - 79 Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21: 133–139
 - 80 Dormatey R, Sun C, Ali K, et al. *ptxD/Phi* as alternative selectable marker system for genetic transformation for bio-safety concerns: A review. *PeerJ*, 2021, 9: e11809
 - 81 Mentewab A, Stewart Jr C N. Overexpression of an *Arabidopsis thaliana* ABC transporter confers kanamycin resistance to transgenic plants. *Nat Biotechnol*, 2005, 23: 1177–1180
 - 82 Mentewab A, Matheson K, Adebiyi M, et al. RNA-Seq analysis of the effect of kanamycin and the ABC transporter AtWBC19 on *Arabidopsis thaliana* seedlings reveals changes in metal content. *PLoS One*, 2014, 9: e109310
 - 83 Rinaldo A, Gilbert B, Boni R, et al. The *Lr34* adult plant rust resistance gene provides seedling resistance in durum wheat without senescence. *Plant Biotechnol J*, 2017, 15: 894–905
 - 84 Krattinger S G, Sucher J, Selter L L, et al. The wheat durable, multipathogen resistance gene *Lr34* confers partial blast resistance in rice. *Plant Biotechnol J*, 2016, 14: 1261–1268
 - 85 Sucher J, Boni R, Yang P, et al. The durable wheat disease resistance gene *Lr34* confers common rust and northern corn leaf blight resistance in maize. *Plant Biotechnol J*, 2017, 15: 489–496
 - 86 Boni R, Chauhan H, Hensel G, et al. Pathogen-inducible *Ta-Lr34res* expression in heterologous barley confers disease resistance without negative pleiotropic effects. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 245–253
 - 87 Krattinger S G, Kang J, Bräunlich S, et al. Absciscic acid is a substrate of the ABC transporter encoded by the durable wheat disease resistance gene *Lr34*. *New Phytol*, 2019, 223: 853–866
 - 88 Xu Z, Song N, Ma L, et al. NaPDR1 and NaPDR1-like are essential for the resistance of *Nicotiana attenuata* against fungal pathogen *Alternaria alternata*. *Plant Divers*, 2018, 40: 68–73
 - 89 Moons A. Transcriptional profiling of the *PDR* gene family in rice roots in response to plant growth regulators, redox perturbations and weak organic acid stresses. *Planta*, 2008, 229: 53–71
 - 90 Khare D, Choi H, Huh S U, et al. *Arabidopsis* ABCG34 contributes to defense against necrotrophic pathogens by mediating the secretion of camalexin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 5712–5720
 - 91 Li M, Yu G, Ma J, et al. Interactions of importers in long-distance transmission of wound-induced jasmonate. *Plant Signal Behav*, 2021, 16: 1886490
 - 92 Yan L, Zhang J H, Jiang D, et al. Recent advances for plant secondary metabolite transporters (in Chinese). *Chin Tradit Herb Drugs*, 2020, 51: 5065–5076 [严黎, 张建红, 姜丹, 等. 植物次生代谢物转运蛋白研究进展. *中草药*, 2020, 51: 5065–5076]
 - 93 Shibata Y, Ojika M, Sugiyama A, et al. The full-size ABCG transporters Nb-ABCG1 and Nb-ABCG2 function in Pre- and postinvasion defense against *Phytophthora infestans* in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell*, 2016, 28: 1163–1181
 - 94 He Y, Xu J, Wang X, et al. The *Arabidopsis* pleiotropic drug resistance transporters PEN3 and PDR12 mediate camalexin secretion for resistance to *Botrytis cinerea*. *Plant Cell*, 2019, 31: 2206–2222
 - 95 Lu X, Dittgen J, Piślewska-Bednarek M, et al. Mutant allele-specific uncoupling of PENETRATION3 functions reveals engagement of the ATP-binding cassette transporter in distinct tryptophan metabolic pathways. *Plant Physiol*, 2015, 168: 814–827
 - 96 Sasse J, Schlegel M, Borghi L, et al. *Petunia hybrida* PDR2 is involved in herbivore defense by controlling steroidal contents in trichomes. *Plant Cell Environ*, 2016, 39: 2725–2739
 - 97 Bari V K, Nassar J A, Meir A, et al. Targeted mutagenesis of two homologous ATP-binding cassette subfamily G (*ABCG*) genes in tomato confers resistance to parasitic weed *Phelipanche aegyptiaca*. *J Plant Res*, 2021, 134: 585–597
 - 98 Janulienė D, Moeller A. Cryo-EM of ABC transporters: An ice-cold solution to everything? *FEBS Lett*, 2020, 594: 3776–3789
 - 99 Fang C, Wu S, Niu C, et al. Triphasic regulation of *ZmMs13* encoding an ABCG transporter is sequentially required for callose dissolution, pollen exine and anther cuticle formation in maize. *J Adv Res*, 2023, 49: 15–30
 - 100 McFarlane H E, Shin J J H, Bird D A, et al. *Arabidopsis* ABCG transporters, which are required for export of diverse cuticular lipids, dimerize in different combinations. *Plant Cell*, 2010, 22: 3066–3075
 - 101 Le Hir R, Sorin C, Chakraborti D, et al. ABCG9, ABCG11 and ABCG14 ABC transporters are required for vascular development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2013, 76: 811–824
 - 102 Lai Z S Y, Huang Z T, Sun J T, et al. The recent progress of CRISPR/Cas genome editing technology and its application in crop improvement (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2022, 67: 1923–1937 [赖郑诗雨, 黄赞唐, 孙洁婷, 等. CRISPR/Cas基因组编辑技术及其在农作物品种改良中的应用. *科学通报*, 2022, 67: 1923–1937]

Summary for “植物ABCG转运蛋白功能的研究进展”

Advances in understanding the functions of plant ABCG transporters

Jieting Sun¹, Xuejiao Jing¹, Danni Zhao¹, Yexin Pan¹, Qizhe Luo¹, Lei Xiang³, Cehui Mo^{3*} & Xuewen Hou^{1,2*}¹ Center for Photosynthesis and Plant Stress Biology, College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;² State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;³ Guangdong Provincial Research Center for Environment Pollution Control and Remediation Materials, College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China* Corresponding authors, E-mail: hwx1969@scau.edu.cn; tchmo@jnu.edu.cn

Biomembranes serve as barriers that separate organelles and cells. Despite the divisions, a significant number of signals and substrates must be transported across biomembranes during plant metabolism and responses to various abiotic and biotic stresses. In plants, transmembrane transportations are mostly facilitated by two main types of transporters: Carrier proteins and channel proteins. Among these transporters, the ATP binding cassette (ABC) transporter family, a large and multifunctional group, plays a crucial role in mediating the transmembrane transportation of diverse substances. The ABC transporter family can be further grouped into eight subfamilies: ABCA to ABCG and ABCI. Notably, the ABCG subfamily stands out as the largest, and displays heightened higher functional diversity in the ABC transporter family. In plants, only two types of ABCG transporters have been identified: The full-size pleiotropic drug resistance (PDR) transporters and the half-size white-brown complex (WBC) transporters. PDR transporters are equipped with two nucleotide-binding domains (NBDs) and two transmembrane domains (TMDs), and can independently carry out substrate transportation. Conversely, WBC transporters possess only a single NBD and TMD, requiring the formation of homodimers or heterodimers for substrate transportation. There is a greater abundance of ABCG transporters as compared to other eukaryotes, suggesting their diverse range of important roles in plant biology. Indeed, many studies have shown that plant ABCG transporters play key roles in many aspects of plant development, including stomata opening, hormone transportation (e.g., cytokinin, abscisic acid, jasmonic acid, and strigolactones), sporopollenin transport, cuticle synthesis precursor exportation, and transportation of secondary metabolites such as tonquinol, ginsenosides, β -caryophyllene, and capsaicin. Furthermore, plant ABCG transporters are widely involved in plant responses to abiotic stresses such as heavy metal (e.g. aluminum, cadmium, copper, and lanthanum) resistance by facilitating efflux of heavy metals, drought resistance, osmotic stress, and high-temperature resistance through abscisic acid transportation and formation of thicker cuticle. They are also known to regulate abscisic acid transportation, cuticle thickness, as well as kanamycin resistance through antibiotic sequestration into the vacuole of plant cell. Plant ABCG transporters are known to play roles in biotic resistance against pathogens and pests by regulating jasmonic acid, salicylic acid, and anti-pathogen metabolites transportation and accumulation. They play roles in allelopathy by mediating chemical compound secretion into the environment. This review presents a comprehensive discussion of recent progress in the structures, classifications, physiological functions, and roles of plant ABCG transporters. Current research advances highlight the crucial roles of ABCG transporters not only in plant growth and development but also in plant resistance to diverse abiotic and biotic stresses. We conclude by proposing five important research trends for future studies on ABCG transporters and highlighting the potential use of plant molecular breeding technology to generate new plant germplasm with enhanced characteristics by regulating the expression of *ABCG* transporter genes.

ABCG transporter, physiological metabolism, biotic stresses, abiotic stresses, stresses resistancedoi: [10.1360/TB-2023-1272](https://doi.org/10.1360/TB-2023-1272)