



植物激素转运研究进展

资丽媛, 林浴霞, 傅若楠, 李建明, 刘林川*

亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州510642

*通信作者(lcliu@scau.edu.cn)

摘要: 植物激素是植物体内产生的重要活性物质, 参与调节植物生长发育各个阶段。植物激素在细胞中合成后通常需要转运至特定的组织部位, 通过信号转导调控下游基因表达, 最终影响细胞分裂与分化、组织器官形成, 以及植物对环境的适应性等过程。尽管近年来对参与植物激素运输的转运蛋白有了一定认识, 但对其生化功能和调节机制还有待深入研究。本文对植物激素转运蛋白的类型、转运的调节方式进行了综述, 提出了植物激素转运的研究方法与策略, 为理解植物激素在植物生长发育中的作用机制提供线索。

关键词: 植物激素; 转运蛋白; 调控机制; 植物生长发育

Research progress in plant hormones transport

ZI Liyuan, LIN Yuxia, FU Ruonan, LI Jianming, LIU Linchuan*

State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

*Corresponding author (lcliu@scau.edu.cn)

Abstract: Plant hormones are important chemicals produced by plants that regulate various processes of growth and development. After being synthesized in the cell, plant hormones can be transported to their site of action to regulate downstream gene expression, leading to various responses such as cell division and differentiation, tissue and organ initiation, and plant adaptations to the environment. In recent years, multiple transporters have been identified for plant hormones. However, much is still unknown with respect to their biochemical functions and mechanisms. Here we outline the current knowledge about the transporters of plant hormones and their regulation, and elaborate on the methods and strategies that are currently available for the study of plant hormones transport. This work could provide clues for the understanding on the mechanisms of plant hormones during growth and development.

Key words: plant hormone; transporter; regulation mechanisms; plant growth and development

植物激素是植物体内产生的在极低浓度下能够产生生理效应的信号分子, 参与植物生长发育各个阶段的调控。自上世纪90年代以来, 科学家们利用遗传学、生物化学和分子生物学等研究手段, 对植物激素合成和代谢、信号转导途径与作用机制

进行了全面而深入的研究。一些关键酶、信号识别受体和下游重要转录因子相继被克隆和鉴定,

收稿 2022-06-06 修定 2022-08-23
资助 国家自然科学基金(31970187)和广东省基础与应用基础研究基金(2022A1515010803)。

极大地推动了植物激素的基础研究和实际应用(黎家和李传友2019; Waadt等2022)。植物激素通常在植物特定部位合成, 并通过维管系统运输至其他组织和器官来发挥生理作用, 同时一些植物激素在细胞内合成后转运至邻近细胞, 维持了激素在细胞内的稳态并在局部组织形成浓度梯度, 从而促进了细胞生长和组织分化(Park等2017)。近年来, 以生长素为代表的植物激素转运研究加深了我们对植物根生长发育、叶形态建成等重要过程分子机制的理解, 同时也为研究其他植物激素的转运以及不同植物激素间的相互作用提供了重要参考(Du和Jiao 2020; Leftley等2021)。鉴于近年来许多植物激素转运蛋白相继被发现和功能鉴定, 对植物激素转运的研究已成为继激素合成代谢和信号转导途径后又一重要的研究方向。本文将对生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinin, CK)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)和独脚金内酯(strigolactone, SL)等植物激素转运蛋白的研究进展进行综述, 介绍植物激素

转运的调控机制, 同时提出植物激素转运的研究方法和策略, 为深入理解植物激素在植物生长发育中的作用机制提供参考。

1 植物激素转运蛋白

根据目前已发现的植物激素转运蛋白的结构特征和所转运底物的性质, 可将其分为ABC超家族类植物激素转运蛋白、小分子物质转运体类植物激素转运蛋白和特异性植物激素转运蛋白3种类型(图1)。

1.1 ABC超家族类植物激素转运蛋白

ABC转运蛋白(ATP-binding cassette transporter)是一类借助ATP水解释放能量行使物质转运功能的多次跨膜蛋白, 广泛存在于原核和真核生物中。与其他物种相比, 植物中ABC转运蛋白数量相对较多, 在植物激素转运、脂质代谢、逆境响应中都发挥着重要作用(Wang等2017)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中ABC超家族转运蛋白在系统发育上可以分为ABCA~ABCG和ABCI共8个亚家族。在结构

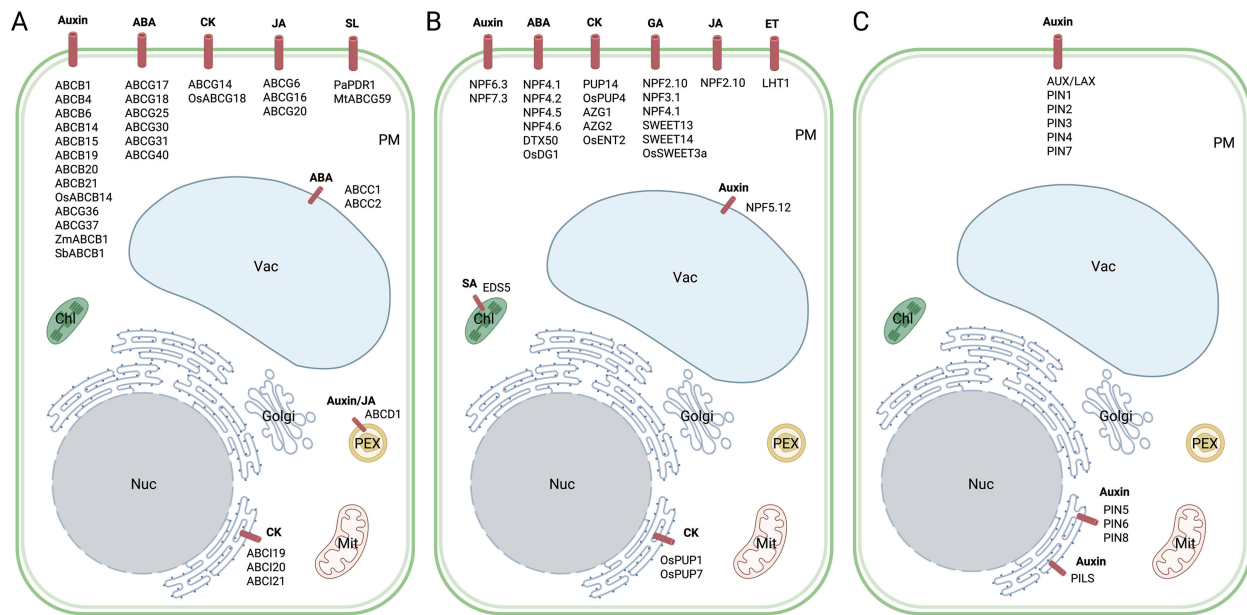


图1 植物激素转运蛋白类型及其在细胞中的定位

Fig. 1 Classification and subcellular localization of plant hormone transporters

A: ABC超家族类植物激素转运蛋白; B: 小分子物质转运体类植物激素转运蛋白; C: 特异性植物激素转运蛋白。ABA: 脱落酸; Auxin: 生长素; Chl: 叶绿体; CK: 细胞分裂素; ER: 内质网; ET: 乙烯; GA: 赤霉素; Golgi: 高尔基体; JA: 茉莉酸; Mit: 线粒体; Nuc: 细胞核; PEX: 过氧化物酶体; PM: 细胞膜; SA: 水杨酸; SL: 独脚金内酯; Vac: 液泡。

上ABC转运蛋白主要由核苷酸结合结构域(nucleotide binding domain, NBD)和跨膜结构域(transmembrane domain, TMD)组成,其中NBD负责ATP的结合和水解,为底物的转运提供能量;而TMD通常由4~6个 α 螺旋组成,形成高度疏水的跨膜通道,与转运底物特定位点结合并执行物质的转运(Higgins和Linton 2004)。根据NBD和TMD的数目不同,可将ABC转运蛋白分为全分子转运蛋白(含有2个NBD和2个TMD)、半分子转运蛋白(含有1个NBD和1个TMD)和可溶性转运蛋白(不含有NBD)三类(Sánchez-Fernández等2001)。目前发现ABCB、ABCC、ABCD和ABCG亚家族的部分蛋白成员参与了植物激素的转运(图1-A)。

ABCB亚家族蛋白在动物中因其与耐药性有关,通常被称为多药耐药相关蛋白(multidrug resistance, MDR)或P-糖蛋白(P-glycoprotein, PGP)。在植物中,ABCB亚家族蛋白参与了生长素的极性运输。拟南芥*ABCB1/PGP1*是植物中克隆到的第一个ABCB亚家族成员基因(Dudler和Hertig 1992),*ABCB1*过量表达株系的下胚轴在暗培养下具有和低浓度生长素处理的野生型植株相似的表型,而反义表达株系出现生长素转运抑制剂NPA (1-N-naphthylphthalamic acid)处理后植株的表型,表明*ABCB1*很可能与生长素转运有关(Sidler等1998)。*ABCB19/PGP19*是与*ABCB1*具有相似功能的基因,最初被发现受阴离子通道阻滞剂NPPB [5-nitro-2-(3-phenylpropylamino) benzoic acid]的诱导表达,同时NPPB也抑制了生长素的极性运输,*ABCB19*功能缺失突变体表现出花序茎和下胚轴缩短并且生长素极性运输减弱(Noh等2001; Cho等2014)。特别是在*abcb1 abcb19*双突变体中,拟南芥植株出现了更为严重的矮化表型和生长素运输缺陷,表明*ABCB1*和*ABCB19*在功能上存在冗余,转运实验证明了*ABCB1*和*ABCB19*具有向细胞外输出生长素的功能(Geisler等2003; Noh等2001)。*ABCB4*和*ABCB21*也被证明是拟南芥中定位于质膜的生长素转运蛋白,主要参与了根和叶片中生长素的极性运输。然而它们具有依赖于细胞中生长素浓度的双向转运功能,在低浓度生长素条件下促进生长素的输入,而在高浓度条件下转变为对生长素的输出(Kamimoto等2012; Kubeš等2012)。

近年来研究还发现ABCB亚家族蛋白的其他成员,如*ABCB14*、*ABCB15*、*ABCB6*和*ABCB20*也参与了拟南芥中生长素的转运(Kaneda等2011; Zhang等2018)。在单子叶植物生长素转运中ABCB转运蛋白同样发挥了重要作用,玉米(*Zea mays*)中*ZmABCB1* (*Brachytic2*, *BR2*)和高粱(*Sorghum bicolor*)中*SbABCB1* (*Dwarf3*, *DW3*)基因的突变导致生长素向基部运输受阻,*br2*和*dw3*突变体出现节间极度缩短的矮化表型(Multani等2003; Knöller等2010),而水稻(*Oryza sativa*)中*OsABCB14*被报道参与了生长素的向顶性运输(Xu等2014)。然而单子叶中其他ABCB转运蛋白的功能目前还未被鉴定,它们是否具有植物激素转运的功能仍有待研究。

ABCC亚家族蛋白是继ABCB亚家族蛋白发现后的另一类多药耐药相关蛋白(multidrug resistance-associated protein, MRP),在结构上属于全分子转运蛋白,并且该家族部分蛋白具有一个较为特殊的N端跨膜结构域(Wanke和Kolukisaoglu 2010)。ABCC转运蛋白最初被发现主要参与了重金属离子和葡萄糖苷等有机物跨液泡膜的转运,然而酵母转运实验证明拟南芥ABCC1和ABCC2还具有转运ABA-葡萄糖酯(ABA-glucose ester, ABA-GE)的能力(Burla等2013),在植物中参与了ABA-GE向液泡内转运并以该形式对ABA进行贮存,ABA-GE可在ABA糖基水解酶(β -glucosidase)催化下水解成具有生物活性的游离ABA(Xu等2012)。但是ABCC1和ABCC2是否具有直接转运ABA的功能目前仍不清楚。

ABCD亚家族蛋白属于半分子转运蛋白,能够以同源或异源二聚体的形式对底物分子进行转运。拟南芥中ABCD1/PXA1/PED3/CTS定位于过氧化物酶体膜上,参与了脂酰CoA和生长素前体吲哚-3-丁酸(indole-3-butyric acid, IBA)转运进入过氧化物酶体,IBA经过 β -氧化反应生成吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA),进而调节植物生长发育(Zolman等2001)。但是遗传学的实验发现*abcd1*具有多效性的表型,除了影响IBA转运外,JA的含量和损伤诱导下JA的合成在*abcd1*中也出现下降,表明ABCD1可能具有多种底物转运的性质,进一步的研究发现ABCD1能够转运来自叶绿体中合成的顺式-12-氧二烯酸(*cis*-12-oxophytodienoic acid, OPDA)进入过氧化物

酶体, 从而被催化合成JA (Theodoulou等2005)。

ABCG亚家族蛋白是ABC超家族蛋白中成员最多的一类, 在拟南芥中共包含15个全分子转运蛋白和28个半分子转运蛋白(Verrier等2008)。全分子转运蛋白也被称为多向耐药蛋白(pleiotropic drug resistance, PDR), 除ABGG19外, 其余发现的全分子转运蛋白都定位于细胞质膜(Dhara和Raichaudhuri 2021)。ABCG转运蛋白参与了细胞分裂素、脱落酸、茉莉酸、生长素和独脚金内酯等多种植物激素的转运(Borghi等2015)。在高等植物中, 细胞分裂素通常以反式玉米素(*trans*-zeatin, *tZ*)和 N^6 -(Δ^2 -异戊烯基)腺嘌呤[N^6 -(Δ^2 -isopentenyl) adenine, *iP*]两种活性形式存在。*tZ*在根维管组织中合成后, 通过木质部向上运输, 从而调节地上部的生长发育; 而*iP*主要在地下部合成并通过韧皮部向基部运输(Kudo等2010)。ABCG14被鉴定为细胞分裂素转运蛋白并在*tZ*转运过程中起重要的作用。与野生型相比, *abcg14*植株生长迟缓、叶片变小、木质部和韧皮部细胞的数量和大小明显减少, 木质素含量降低, 通过外源施加*tZ*后能够拯救*abcg14*生长发育缺陷的表型(Ko等2014)。水稻中的OsABCG18具有和拟南芥ABCG14相似的功能, *osabcg18*突变体在营养生长期表现出生长发育迟缓和分蘖受阻, 并且与野生型相比, 突变体中的*tZ*在地下部分减少, 而在根中过度积累, 表明OsABCG18参与了*tZ*从根到地上部分的转运(Zhao等2019)。同样, ABA的合成后运输对植物的生长发育以及抵御不利环境起着非常重要的作用。拟南芥ABCG25主要在韧皮部伴胞细胞中表达, 具有向细胞外转运ABA的功能, 从而将ABA从维管组织中输出(Kuromori等2010)。而ABCG40主要在叶片保卫细胞中表达, 作为ABA向细胞内转运的载体, 将ABA输入至保卫细胞, 调节植物的抗旱过程(Kang等2010)。另外, 在拟南芥种子发育过程中, ABCG25和ABCG31参与了胚乳中合成的ABA的输出, 而ABCG30和ABCG40将这些ABA输入到胚中, 调节种子的萌发(Park等2017; Kang等2015)。最近, ABCG17和ABCG18也被鉴定为拟南芥中的ABA转运蛋白, 冗余地介导ABA的输入。与野生型相比, *ABCG17*和*ABCG18*基因共同沉默后的植株表现出叶面积和气孔孔径减小,

气孔导度和蒸腾速率降低。ABCG17和ABCG18主要在叶肉细胞和茎皮层细胞中表达, 对限制ABA向保卫细胞和侧根起始位点转运, 维持ABA的动态平衡起重要作用(Zhang等2021)。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。其合成、代谢和信号转导分别在叶绿体、过氧化物酶体、细胞质及细胞核中进行。拟南芥JAT1/ABCG16是第一个被鉴定的JA转运蛋白, 在质膜和核膜上均有定位, 通过调节JA向细胞外转运和JA-异亮氨酸(JA-Ile)向细胞核内转运, 控制JA和JA-Ile在细胞质和细胞核中的分布, 从而影响JA的信号转导, 该蛋白也是植物中首次被报道定位于核膜的激素转运蛋白(Li等2017)。JAT3/ABCG6和JAT4/ABCG20定位于细胞质膜, 具有向细胞内转运JA的功能, 参与了JA在细胞间的转运, 介导创伤诱导产生的JA沿韧皮部从局部受损的叶片转运至远端叶片, 使植物获得系统性抗性(Li等2021)。SL是类胡萝卜素衍生的植物激素, 最早作为寄生杂草独脚金(*Striga asiatica*)种子萌发的诱导物被发现, 近年来的研究表明SL在侧芽生长及植物菌根共生中发挥着重要的生理功能(Mashiguchi等2021)。矮牵牛(*Petunia axillaris*) ABCG类转运蛋白PaPDR1是植物中第一个被发现的SL转运蛋白, *papdr1*突变体根系在分泌SL方面存在缺陷, 导致其与真菌的共生作用减弱, 并且由于SL分配受损引起突变体分枝增多(Kretzschmar等2012; Sasse等2015)。NtPDR6是PaPDR1在烟草(*Nicotiana tabacum*)中的同源基因, NtPDR6基因敲除株系的分枝数目显著增加, 表明NtPDR6也可能参与了烟草中SL的运输(Xie等2015)。在豆科植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中也存在SL的转运蛋白, *MtABCG59*是PaPDR1在蒺藜苜蓿中的同源基因, 参与SL向土壤中的转运, 在蒺藜苜蓿丛枝菌根的形成中发挥重要作用(Banasiak等2020)。值得注意的是, 大量的实验证据表明SL在植物体内能够进行长距离运输, 但目前对SL转运机制的了解仅局限于茄科植物和豆科植物, 而模式植物中SL转运蛋白仍有待被发现和鉴定。此外, 还有一些ABCG亚家族成员可能参与了某些植物激素前体或类似物的转运, 如Aryal等(2019)发现拟南芥中ABCG36/PDR8/PEN3和ABCG37/PDR9/PIS1

共同参与了生长素前体物质IBA向细胞外转运,从而维持IBA在根中的极性分布。

ABCI亚家族转运蛋白不具有典型的ABC转运蛋白结构,通常仅含有一个NBD结构域,具有可溶性。Kim等发现拟南芥*ABCI19*、*ABCI20*和*ABCI21*的表达受光信号调节因子HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL 5)的诱导,并且*abci19 abci20*双突变体和*abci19 abci20 abci21*三突变体具有对外源细胞分裂素超敏感的表型。*ABCI20*和*ABCI21*定位于内质网并与*ABCI19*形成复合体,推测其可能具有细胞分裂素转运的功能,但是目前还缺乏转运实验的证据(Kim等2020)。

1.2 小分子物质转运体类植物激素转运蛋白

NPF [Nitrate transporter 1 (NRT1)/Peptide transporter (PTR) family]类蛋白最初被鉴定为硝酸盐和肽类物质的转运蛋白,在拟南芥中共有53个成员(Leran等2014)。*NPF6.3/NRT1.1/CHL1*是植物中第一个被鉴定的硝酸盐转运蛋白,其作为硝酸根离子的感受器参与了植物氮信号的传递(Tsay等1993; Ho等2009)。随后科学家们对该家族多个成员蛋白所转运的底物进行了鉴定,发现了包括二肽、硝酸盐、亚硝酸盐、氯化物、芥子油苷和氨基酸在内的多个小分子物质能够被NPF类蛋白所转运(Corratgé-Faillie和Lacombe 2017)。值得关注的是,该家族许多成员也参与了植物激素的转运(图1-B)。科学家首先发现了硝酸盐转运蛋白*NRT1.1*基因的表达量受到生长素的诱导(Guo等2002),同时在研究拟南芥侧根发生和生长的过程中,发现在没有添加或者在含有较低浓度硝酸盐($200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的环境中,*NRT1.1*能够行使生长素转运蛋白的功能,负责将侧根中的生长素从根尖部位向根基部位运输。而在高浓度硝酸盐($1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)处理下,*NRT1.1*转运生长素的能力减弱,导致生长素在侧根根尖积累,从而加速了侧根的生长。利用爪蟾(*Xenopus oocytes*)卵细胞、酵母和烟草细胞验证了*NRT1.1*具有转运IAA和2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)的能力(Krouk等2010)。IBA作为生长素的前体物质,能够通过过氧化物酶体中的 β -氧化途径转变为IAA。研究发现IBA可以被NPF家族成员TOB1 (TRANSPORTER OF IBA1)/*NPF5.12*转运,TOB1定位于液泡膜,负责将

IBA从细胞质运输至液泡,以维持细胞质中IAA浓度(Michniewicz等2019)。另外,低亲和力硝酸盐转运蛋白*NRT1.5/NPF7.3*也具有转运IBA的活性,参与了中柱鞘细胞和根尖细胞中IBA的吸收,从而维持根中适合的生长素浓度梯度(Watanabe等2020)。ABA主要在植物的根中合成,在干旱胁迫的条件下能够通过维管组织被运输至叶,调控叶片气孔的关闭(Jiang和Hartung 2008)。除了ABC类转运蛋白参与了ABA的转运,利用依赖于ABA的酵母双杂交系统鉴定到了NPF家族中的四个成员具有ABA转运活性,包括*NPF4.6/AIT1/NRT1.2*、*NPF4.5/AIT2*、*NPF4.1/AIT3*和*NPF4.2/AIT4*。其中*NPF4.6*主要在维管组织中表达,其缺失突变体由于影响了ABA的转运导致气孔张开,植物体表面温度降低,同时表现出对外源施加的ABA不敏感(Kanno等2012)。随后利用同样的研究手段,发现*NPF1.1*、*NPF2.5*、*NPF3.1*、*NPF5.1*、*NPF5.2*、*NPF5.3*、*NPF5.7*和*NPF8.2*也具有转运ABA的活性(Chiba等2015; Tal等2016),但是目前尚缺乏植物体内的遗传学证据。值得注意的是,一些NPF类转运蛋白也参与了GA的转运,例如*NPF4.1/AIT3*在酵母中除了能够转运ABA外,还具有转运GA₃的活性(Kanno等2012)。*NPF2.10/GTR1*在爪蟾卵细胞中也被鉴定能够转运GA₃,拟南芥*gtr1*突变体雄蕊花丝变短、花药开裂受阻、育性降低,外源施加GA₃后可以恢复其生长发育缺陷的表型,表明*NPF2.10*所介导的GA₃转运对植物雄蕊的生长发育至关重要。同时发现了该蛋白也具有转运活性形式JA-Ile的功能(Saito等2015)。Tal等(2016)以荧光标记的GA分子(GA-FI)作为底物,对拟南芥根内胚层细胞中不能积累GA-FI的突变体进行筛选,发现*NPF3.1*的功能缺失突变体吸收外源GA₃-FI和GA₄-FI的能力明显减弱,转运实验证明了*NPF3.1*具有转运GA₃和GA₄的功能。尽管目前对植物体内NPF家族成员的激素转运功能有了一定的认识,但是对转运底物的选择性和具体的转运机制认识还十分有限,需要利用遗传学和生物化学等研究手段获取更多的证据支持。

多药和毒性化合物外排转运(Multidrug and toxic compound extrusion, MATE)蛋白广泛存在于原核和真核细胞中,主要负责将多种有机酸、次生代谢

产物和外源有害物质排出细胞。在植物中, MATE 蛋白家族成员数量丰富, 参与了植物抗重金属胁迫和抗病反应等。在拟南芥中共有56个MATE家族成员, 被命名为DTX1~DTX56 (DETOXIFICATION; Li等2002)。植物中MATE家族成员在蛋白序列上具有很高的相似性, 但由于表达模式和亚细胞定位的不同, 在转运底物和生理功能上存在差异。研究发现该家族部分成员具有植物激素转运的功能(图1-B)。DTX50作为拟南芥MATE家族成员蛋白, 其基因受到ABA的诱导表达, *DTX50*功能缺失突变体生长迟缓并具有对ABA超敏感的表型。测定发现突变体中ABA的含量增加。同时利用细菌功能缺失突变体*kam3*、爪蟾卵细胞和原生质体验证了DTX50具有向细胞外转运ABA的功能(Zhang等2014)。在水稻中, MATE家族成员蛋白OsDG1同样参与了ABA的外运过程。在*osdgl*突变体中, 由于水稻叶片中的ABA不能被有效运输至颖壳部位, 引起种子发育的异常和对高温的敏感性增加(Qin等2021)。此外, *EDS5* (ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY5)是在筛选对病原菌敏感的拟南芥突变体时鉴定到的基因(Glazebrook等1996; Nawrath等2002), *EDS5*具有MATE家族蛋白的结构特点并定位于叶绿体膜, 参与了SA从叶绿体向细胞质的转运。在*eds5*突变体中, 由于转运功能的缺失反馈抑制了叶绿体中SA的合成, 导致细胞中SA的积累量减少, 植物抗病性减弱(Serrano等2013; Nawrath等2002)。

嘌呤通透酶(purine uptake permease, PUP)主要负责转运含有嘌呤环或吡啶环的化合物, 如腺嘌呤、胞嘧啶、吡哆醇和吡哆醛等, 在拟南芥中共有20个基因编码PUP蛋白(Jelesko2012)。由于细胞分裂素为腺嘌呤的衍生物, 因此推测PUP蛋白可能具有转运细胞分裂素的功能。Bürkle等(2003)发现悬浮培养的拟南芥细胞对¹⁴C-腺嘌呤的吸收可以被加入的细胞分裂素*iZ*抑制, 表明它们的转运可能由共同的转运蛋白来执行, 进一步通过酵母体系验证了PUP1和PUP2具有转运*iZ*和*iP*的功能。PUP14是在研究拟南芥对细胞分裂素信号感知时鉴定到的PUP蛋白, 它定位于细胞质膜, 负责将胞外细胞分裂素运至胞内, 调节了胞内和胞外细胞分裂素的浓度。在PUP14的作用下, 可供胞外质膜受体结合的细胞

分裂素的量减少, 进而调控了植物细胞发育和形态发生(Zürcher等2016)。在水稻中, 定位于内质网膜上的OsPUP1和OsPUP7, 以及定位于细胞质膜上的OsPUP4也参与了细胞分裂素的转运, 通过调控细胞区室和局部组织细胞分裂素的浓度, 影响了水稻的株高和籽粒大小(Xiao等2019, 2020; Qi和Xiong 2013)。此外, 拟南芥中与PUP功能类似的嘌呤转运蛋白AZG1 (AZA-GUANINE RESISTANT1)和AZG2、水稻中平衡型核苷转运蛋白OsENT2 (EQUILIBRATIVE NUCLEOSIDE TRANSPORTER2)也被报道参与了细胞分裂素的转运(Tessi等2021; Hirose等2005), 然而具体的作用机制还有待深入研究(图1-B)。

SWEET (sugars will eventually be exported transporter)蛋白是植物细胞中具有双向运输功能的糖转运蛋白, 介导了细胞中糖的流入和流出, 在植物生长发育和与微生物共生中发挥了重要作用。近年来的研究发现, SWEET家族蛋白还参与了植物激素的转运(图1-B)。拟南芥SWEET13和SWEET14定位于细胞质膜, 主要分布在维管组织和花器官中。*SWEET13 SWEET14*双缺失突变体的花药开裂延迟并伴随育性降低, 与赤霉素(GA)合成和信号转导突变体中花器官异常发育的表型十分相似, 并且外源施加GA₃能够缓解双突变体中花药发育缺陷的表型, 进一步利用酵母和爪蟾卵细胞证实了SWEET13和SWEET14具有向细胞内转运GA的能力(Kanno等2016)。同时, 水稻中的OsSWEET3a也被证明具有转运GA和葡萄糖的双重功能, 参与了水稻地上部位早期生长发育的调节(Morii等2020)。

植物从土壤中吸收氨基酸并转运至不同组织部位来获取有机氮, LHT (lysine and histidine selective transporter)作为一类重要的转运蛋白分布在植物根和叶片中, 具有较为广泛的氨基酸转运能力(Hirner等2006)。Shin等(2015)在鉴定对外源乙烯合成前体ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid)不敏感突变体*are2* (*ACC-resistant2*)时发现, *LHT1*基因的突变影响了*are2*对ACC的吸收, 并且该过程受到LHT1转运底物丙氨酸和甘氨酸的竞争性抑制, 植株表现出对ACC所引起的三重反应减弱, 在遗传学上证明了LHT1具有转运ACC的功能(图1-B)。由于乙烯作为一种气体型植物激素, 能够以自由

扩散的形式在细胞间移动,其在植物体内的运输路径仍不清楚,在植物体内是否可以通过乙烯合成前体ACC的转运来调节不同组织和器官对乙烯的响应仍需要进一步研究。

1.3 特异性植物激素转运蛋白

由于植物在生长发育的不同阶段需要特定的植物激素调节,因此,植物在长期进化的过程中形成了一些特异性的激素转运蛋白(图1-C)。例如,生长素在植物局部组织合成后除了经由韧皮部进行长距离运输外,还需要在细胞间进行短距离极性运输,从而在特定组织部位形成浓度梯度,这一过程对植物器官的形态发生至关重要(Mazzoni-Putman等2021)。目前的研究表明生长素在细胞间的运输除了依赖于生长素输入载体AUXIN RESISTANT1/LIKE AUX1 (AUX/LAX)和ABCB类转运蛋白外,还需要生长素输出载体PIN (PIN-FORMED)的参与。特别是PIN蛋白在质膜上的分布决定了生长素的运输方向。在拟南芥中共有8个PIN蛋白成员,在结构上主要由亲水环(hydrophilic loop, HL)区连接的两个跨膜结构域组成。根据亲水环的长度不同可将其分为两个亚家族:其中定位于细胞膜上的PIN1~PIN4和PIN7具有长亲水环,被称为“典型”PIN蛋白,介导生长素向胞外运输(Bennett等2014);而定位于内质网膜上的PIN5、PIN6和PIN8具有短亲水环,属于“非典型”PIN蛋白,介导了生长素在细胞内区室化分布(Bennett等2014)。利用遗传学和细胞生物学等手段,目前对拟南芥中PIN蛋白的生理功能有了较为深入的认识。其中PIN1蛋白主要定位于根分生组织中柱细胞的基部,执行生长素向根尖部位运输;PIN2在未成熟皮层细胞中定位于基部,而在成熟的表皮细胞和侧根根冠细胞中定位于顶部,参与根中生长素的向基性运输和根的向重力性反应。PIN3和PIN4分别分布于根尖中柱细胞和根尖静止中心(quiescent center, QC)细胞,参与根向重力性反应并维持根尖分生组织的发育(Sauer和Kleine-Vehn 2019);PIN7在根中也参与了根向重力的调控(Kleine-Vehn等2010)。此外,定位于细胞内质网膜上的PILS (PIN-Like)蛋白也具有生长素转运的功能。尽管PILS蛋白具有和PIN蛋白相似的拓扑结构,但是在进化上相对独立,对其功能认识也有待深入

(Bogaert等2022)。目前有证据表明PILS蛋白可能通过限制细胞中生长素向细胞核扩散,从而有效控制核内生长素的信号转导(Béziat等2017; Feraru等2019)。

2 植物激素转运的调节

植物激素的转运受到细胞内多重水平的调节,包括对转运蛋白基因水平、蛋白水平和亚细胞水平的调控,最终引起转运蛋白表达量、转运活性、稳定性、亚细胞定位以及在细胞中极性分布的变化。目前,对生长素转运蛋白的调节机制研究较为深入。在基因水平上,上游转录因子通过作用于转运蛋白的启动子区调节其表达以响应对激素信号的应答(Yao等2018; Lavenus等2016),这种调节方式在介导生长素和其他植物激素间的互作中起了重要作用。例如, *PIN* 基因的表达不仅受到生长素信号途径转录因子ARF (AUXIN RESPONSE FACTOR)和Aux/IAA的调节(Chen等2015; Lavenus等2016),还受到细胞分裂素响应因子、乙烯合成前体(ACC)、油菜素内酯(brassinolide, BL)和JA的调节(Šimášková等2015; Li等2005; Růžicka等2007, 2009)。并且一些典型PIN蛋白基因的转录还可以通过BRM (BRAHMA)介导的染色质重塑过程调控,从而影响生长素在拟南芥根尖中的极性运输(Yang等2015)。在蛋白水平上,对植物激素转运蛋白的翻译后修饰是目前发现的最为重要的调控方式。典型PIN蛋白的亲水环区域含有多个可被磷酸化修饰的位点,能够被AGCVIII蛋白激酶(PID、D6PK、PAX和WAG)、丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)、钙调蛋白激酶(Ca^{2+} /calmodulin-dependent protein kinase-related kinase, CRK)和生长素调节受体(canaliculon-related auxin-regulated Malec-tin-type RLK, CAMEL)磷酸化(Hammes等2022), PIN蛋白的磷酸化修饰将导致其活性或极性定位发生改变。磷酸化的PIN蛋白也可在蛋白磷酸酶PP2A (protein phosphatase 2A)的作用下发生去磷酸化,从而能够动态调节生长素在细胞间的极性运输过程(Tan等2021)。最近, Lu等(2022)发现拟南芥BR信号途径中的关键负调控因子BIN2 (BR-INSENSITIVE 2)也能够磷酸化PIN1,通过BR信号来调控

PIN1对生长素的运输, 最终影响叶维管发育模式的建成。尽管目前对PIN蛋白的磷酸化修饰位点进行了鉴定, 但对不同激酶催化产生的不同磷酸化位点的生理效应, 以及不同磷酸化位点对转运蛋白活性、稳定性和极性定位的影响还有待深入研究。除此之外, ABC家族生长素转运蛋白ABCB1、ABCB4和ABCB19在特定的生理条件下也可以被磷酸化修饰(Nühse等2007), 已有实验证明位于ABCB1两个NBD之间连接区域的S634位点可以被蛋白激酶PID磷酸化(Henrichs等2012)。在亚细胞水平, 转运蛋白需要经过分泌途径到达细胞膜, 行使植物激素转运的功能。网格蛋白介导的内吞(clathrin-mediated endocytosis, CME)对转运蛋白在细胞膜上的动态分布起了重要的调节作用, 促使转运蛋白以内吞小泡的形式进入液泡降解。目前发现这种调节方式对PIN蛋白在细胞中的极性定位至关重要(Kleine-Vehn等2011)。此外, 一些转运蛋白的分泌和功能行使也依赖于其他蛋白的协助。拟南芥TWD1 (TWIS- TED DWARF1)是一个含有FKBD (FK506 binding domain)结构域的亲免疫素结合蛋白, 主要定位于内质网、液泡和细胞膜。TWD1的N末端能够与ABCB1的C末端相互作用, 参与其分泌过程的调节。在*twi1*突变体中, ABCB1、ABCB4和ABCB19被滞留在内质网中并被降解, 植株出现矮小卷曲等生长素转运缺陷的表型(Wu等2010; Wang等2013)。然而目前对TWD1介导的蛋白滞留和降解机制仍不清楚。当前, 随着研究技术和手段的进步, 对其他植物激素转运蛋白调节方式和调控机制的研究也逐渐深入, 将为理解不同植物激素间的协同作用以及植物激素如何通过调控生长发育进程来适应环境变化提供基础。

3 植物激素转运的研究方法与策略

对细胞中转运蛋白的功能验证是研究植物激素转运的重要步骤, 目前主要利用异源表达体系和植物内源表达体系对转运蛋白的活性进行检测。爪蟾卵细胞和酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)细胞是最常用的异源表达体系(Steiner等1994)。将转运蛋白基因转入爪蟾卵细胞或缺陷型酿酒酵母细胞中表达后, 对胞内和胞外带有同位素标记的

植物激素分子进行示踪分析, 通过计数或气/液相色谱-质谱联用技术检测转运蛋白对底物的转运效率和转运特异性。目前利用这种方法对生长素(^3H -IAA)、细胞分裂素(^{14}C -tZ)、脱落酸(^3H -ABA)和茉莉酸(^3H -JA)等多种植物激素的转运蛋白进行了功能验证(Corratgé-Faillie和Lacombe 2017; Park等2017; Binenbaum等2018)。然而目前发现一些植物激素转运蛋白的活性依赖于植物中其他蛋白的调节, 因此采用异源表达体系验证具有一定的局限性(Henrichs等2012)。拟南芥原生质体和烟草悬浮细胞(*Nicotiana tabacum* cv. Bright Yellow 2, BY-2)作为植物内源表达系统常被用来检测转运蛋白对不同植物激素的转运能力(Tessi等2021; Kamimoto等2012)。在此基础上, Zhao等(2021)利用农杆菌介导烟草叶片瞬时转化方法对3个已知拟南芥中的植物激素转运蛋白进行表达, 并结合液相色谱串联质谱技术直接对烟草细胞中多种内源性植物激素进行含量测定, 发现ABCG25和ABCG16具有转运ABA的能力, 而PUP14具有转运细胞分裂素的能力, 证明了该方法在验证植物转运蛋白的活性和发掘新的转运蛋白功能上具有一定的优势。

随着对植物激素信号转导途径研究的深入, 发现某些植物激素能够诱导受体与负调控因子发生相互作用, 促使信号向下游组分进行传递。基于这一原理, 目前开发出用来筛选和验证植物激素转运蛋白的方法。例如, 将ABA的受体PYR/PYL/RCAR与酵母GAL4蛋白的DNA结合结构域融合表达, 同时将蛋白磷酸酶PP2C (protein phosphatase 2C)与GAL4蛋白的转录激活结构域融合表达, 在酵母细胞吸收外源ABA达到一定浓度后, 能够诱导PYR和PP2C发生相互作用, 激活下游报告基因表达。利用这种方法, Kanno等(2012)发现了NRT1/PTR家族成员NRT1.2参与了ABA的吸收转运, 并将其命名为AIT1 (ABA-IMPORTING TRANSPORTER 1)。利用同样的研究策略, 目前对GA和JA-Ile的转运蛋白进行了筛选和功能验证(Chiba等2015; David等2016)。

植物激素除了进行细胞间转运外, 已有证据表明生长素、脱落酸、细胞分裂素、赤霉素、独脚金内酯和水杨酸在植物体内能够通过维管组织进行长距离运输(Park等2017)。利用同位素标记的

方法能够对植物激素的转运路径和动态分布进行示踪,另外还可以采用嫁接方法来验证植物激素在植物体中的转运方向和调控作用(Turnbull等2002)。该方法通常选取植物激素转运功能缺失突变体和野生型植株进行花序嫁接或根茎嫁接,相互交换接穗和砧木,再对嫁接植株的表型进行分析或对不同组织部位的植物激素含量进行测定,从而明确植物激素是否能够在不同组织间移动而发挥功能(Park等2017; Lacombe和Achard 2016)。同时利用该方法对一些参与激素长距离运输的转运蛋白进行了功能鉴定(Zhang等2021)。

近年来,随着细胞生物学技术的发展,以荧光标记为主的可视化检测手段已应用于植物激素转运的研究。Vukašinović等(2021)利用荧光标记对拟南芥根中油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)合成酶的分布进行了观察,并与BR信号下游转录因子BES1的荧光强度进行分析比较,发现了BR的合成依赖于根中不同的细胞,提出BR可能以前体的形式在不同细胞间进行转运。另外,通过合成具有荧光标记的植物激素或其类似物进行植物活体观察,能够实时监测植物激素在不同组织中的分布及动态变化。生长素荧光标记物NBD (7-nitro-2,1,3-benzoxadiazole)-IAA、油菜素甾醇荧光标记物AFCS (Alexa Fluor 647-castasterone)-BR、赤霉素荧光标记物Fl (fluorescein-labeled)-GA已在植物中成功应用(Hayashi等2014; Irani等2012; Shani等2013)。同时科学家们基于植物激素的信号转导途径和下游基因的表达调控开发了一系列能够检测植物激素动态变化的生物传感器(Balcerowicz等2021; Isoda等2021)。这些技术的发展为深入研究植物激素在植物体内的转运机制奠定了基础。

4 展望

植物激素在不同组织中的分布决定了植物生长发育特征,同时特定生理条件下激素的分配和转运有利于提高植物对环境的适应性。在过去二三十年里,科学家们对植物激素转运途径、转运蛋白的种类、基本功能和调控机制有了一定的认识(表1),但仍有许多问题需要进一步解决。一是许多激素转运蛋白存在多个家族成员,它们之间是否存在

冗余的功能还需要明确,同时许多转运蛋白功能缺失突变体表现出多效性的表型,表明这些转运蛋白可能具有转运多种底物的功能。多基因编辑技术的发展为研究基因家族的功能带来便利,从而将为植物激素的转运研究提供更多遗传学上的证据和支持。二是目前对生长素的转运研究较为深入,包括生长素的极性运输、在组织和细胞中的动态分布以及转运调节机制等,然而对其他植物激素的转运途径、转运过程和调节机制的认识还十分有限。特别是乙烯和油菜素甾醇两种重要植物激素在植物体和细胞内的转运方式目前仍不清楚,对肽类植物激素的转运研究也有待深入,对不同植物激素间的转运调控网络仍需要进一步挖掘。三是当前对植物激素转运机制的研究和认识多数来源于模式植物拟南芥。由于激素的转运对植物根系生长、种子发育和株型调控极为重要,因此在今后的研究中,应加大对水稻、玉米等作物中激素转运蛋白的鉴定和功能解析,将有助于培育高产、抗逆的农作物新品种。同时,对转运蛋白结构的认识是深入理解其转运机制的重要基础,由于转运蛋白具有多次跨膜结构域,体外表达纯化十分困难,冷冻电镜技术的发展为解析激素转运蛋白的结构提供了重要支持。此外,为了研究植物激素在植物组织中的分布和动态变化,越来越多的生物传感器被开发和利用。随着显微成像和实时定量检测技术的发展,这些新的便捷检测方法必将为植物激素的转运研究提供更多直观有力的证据。

参考文献(References)

- Aryal B, Huynh J, Schneuwly J, et al (2019). ABCG36/PEN3/PDR8 is an exporter of the auxin precursor, indole-3-butyric acid, and involved in auxin-controlled development. *Front Plant Sci*, 10: 899
- Balcerowicz M, Shetty KN, Jones AM (2021). Fluorescent biosensors illuminating plant hormone research. *Plant Physiol*, 187: 590–602
- Banasiak J, Borghi L, Stec N, et al (2020). The full-size ABCG transporter of *Medicago truncatula* is involved in strigolactone secretion, affecting arbuscular mycorrhiza. *Front Plant Sci*, 11: 18
- Bennett T, Brockington SF, Rothfels C, et al (2014). Paralogous radiations of PIN proteins with multiple origins of noncanonical PIN structure. *Mol Biol Evol*, 31: 2042–

表1 植物激素转运蛋白
Table 1 Plant hormone transporters

转运激素	蛋白名称	亚细胞定位	功能	参考文献
生长素	ABCB1	细胞膜	输出生长素	Sidler等1998
	ABCB4	细胞膜	输入/输出生长素	Kubeš等2012
	ABCB6	细胞膜	输出生长素	Zhang等2018
	ABCB14	细胞膜	输出生长素	Kaneda等2011
	ABCB15	细胞膜	输出生长素	Kaneda等2011
	ABCB19	细胞膜	输出生长素	Noh等2001
	ABCB20	细胞膜	输出生长素	Zhang等2018
	ABCB21	细胞膜	输入/输出生长素	Kamimoto等2012
	OsABCB14	细胞膜	输入生长素	Xu等2014
	ABCD1	过氧化物酶体	输入IBA	Zolman等2001
	ABCG36	细胞膜	输出IBA	Aryal等2019
	ABCG37	细胞膜	输出IBA	Aryal等2019
	ZmABCB1	细胞膜	输出生长素	Multani等2010
	SbABCB1	细胞膜	输出生长素	Multani等2010
	NPF6.3	细胞膜	输入生长素	Krouk等2010
	NPF5.12	液泡	输入IBA	Michniewicz 2019
	NPF7.3	细胞膜	输入IBA	Watanabe等2020
	AUX/LAX	细胞膜	输入生长素	Balzan等2014
	PIN1	细胞膜	输出生长素	Bennett等2014
	PIN2	细胞膜	输出生长素	Bennett等2014
	PIN3	细胞膜	输出生长素	Bennett等2014
	PIN4	细胞膜	输出生长素	Bennett等2014
	PIN5	内质网	输入生长素	Mravec等2009
	PIN6	内质网	输入生长素	Cazzonelli等2013
	PIN7	细胞膜	输出生长素	Bennett等2014
	PIN8	内质网	输入生长素	Ding等2012
	PILS	内质网	输入生长素	Barbez等2012
脱落酸	ABCC1	液泡	输入ABA-GE	Burla等2013
	ABCC2	液泡	输入ABA-GE	Burla等2013
	ABCG17	细胞膜	输入脱落酸	Zhang等2021
	ABCG18	细胞膜	输入脱落酸	Zhang等2021
	ABCG25	细胞膜	输出脱落酸	Kuromori等2010
	ABCG30	细胞膜	输入脱落酸	Kang等2015
	ABCG31	细胞膜	输出脱落酸	Kang等2015
	ABCG40	细胞膜	输入脱落酸	Kang等2010
	NPF4.1	细胞膜	输入脱落酸	Kanno等2012
	NPF4.2	细胞膜	输入脱落酸	Kanno等2012
	NPF4.5	细胞膜	输入脱落酸	Kanno等2012
	NPF4.6	细胞膜	输入脱落酸	Kanno等2012
	DTX50	细胞膜	输出脱落酸	Zhang等2014
	OsDG1	细胞膜	输出脱落酸	Qin等2021
细胞分裂素	ABCG14	细胞膜	输出细胞分裂素	Ko等2014
	OsABCG18	细胞膜	输出细胞分裂素	Zhao等2019

表1 (续)

转运激素	蛋白名称	亚细胞定位	功能	参考文献
细胞分裂素	ABCI19	内质网	输入细胞分裂素	Kim等2020
	ABCI20	内质网	输入细胞分裂素	Kim等2020
	ABCI21	内质网	输入细胞分裂素	Kim等2020
	PUP14	细胞膜	输入细胞分裂素	Zürcher等2016
	OsPUP1	内质网	输入细胞分裂素	Xiao等2020
	OsPUP4	细胞膜	输入细胞分裂素	Xiao等2019
	OsPUP7	内质网	输入细胞分裂素	Xiao等2019
	AZG1	细胞膜	输入细胞分裂素	Tessi等2021
	AZG2	细胞膜	输入细胞分裂素	Tessi等2021
	OsENT2	细胞膜	输入细胞分裂素	Hirose等2005
赤霉素	NPF2.10	细胞膜	输入赤霉素	Saito等2015
	NPF3.1	细胞膜	输入赤霉素	Tal等2016
	NPF4.1	细胞膜	转运赤霉素	Kanno等2012
	SWEET13	细胞膜	输入赤霉素	Kanno等2016
	SWEET14	细胞膜	输入赤霉素	Kanno等2016
	OsSWEET3a	细胞膜	输入赤霉素	Morii等2020
	—	—	—	—
茉莉酸	ABCD1	过氧化物酶体	输入OPDA	Theodoulou 2005
	ABCG6	细胞膜	输入茉莉酸	Li等2021
	ABCG16	核膜/细胞膜	输入/输出茉莉酸	Li等2017
	ABCG20	细胞膜	输入茉莉酸	Li等2021
	NPF2.10	细胞膜	输入茉莉酸	Saito等2015
独脚金内酯	PaPDR1	细胞膜	输出独脚金内酯	Kretschmar等2012
	MtABCG59	细胞膜	输出独脚金内酯	Banasiak等2020
水杨酸	EDS5	叶绿体	输出水杨酸	Serrano等2013
乙烯	LHT1	细胞膜	输入ACC	Shin等2015
油菜素甾醇	—	—	—	—

表中除特别标注来源于其他物种(Mt: 蕨蓼苜蓿; Os: 水稻; Pa: 矮牵牛; Sb: 高粱; Zm: 玉米)的植物激素转运蛋白外, 其他未标注蛋白均来源于拟南芥。“—”表示尚未明确。

2060

Béziat C, Barbez E, Feraru MI, et al (2017). Light triggers PILS-dependent reduction in nuclear auxin signalling for growth transition. *Nat Plants*, 3: 17105

Binenbaum J, Weinstain R, Shani E (2018). Gibberellin localization and transport in plants. *Trends Plant Sci*, 23: 410–421

Bogaert KA, Blomme J, Beeckman T, et al (2022). Auxin’s origin: do PILS hold the key? *Trends Plant Sci*, 27: 227–236

Borghesi L, Kang J, Ko D, et al (2015). The role of ABCG-type ABC transporters in phytohormone transport. *Biochem Soc Trans*, 43: 924–930

Bürkle L, Cedzich A, Döpke C, et al (2003). Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of

Arabidopsis. *Plant J*, 34: 13–26

Burla B, Pfrunder S, Nagy R, et al (2013). Vacuolar transport of abscisic acid glucosyl ester is mediated by ATP-binding cassette and proton-antiport mechanisms in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163: 1446–1458

Chen Q, Liu Y, Maere S, et al (2015). A coherent transcriptional feed-forward motif model for mediating auxin-sensitive *PIN3* expression during lateral root development. *Nat Commun*, 6: 8821

Chiba Y, Shimizu T, Miyakawa S, et al (2015). Identification of *Arabidopsis thaliana* NRT1/PTR FAMILY (NPF) proteins capable of transporting plant hormones. *J Plant Res*, 128: 679–686

Cho M, Henry EM, Lewis DR, et al (2014). Block of ATP-binding cassette B19 ion channel activity by 5-nitro-2-(3-phenylpropylamino)-benzoic acid impairs polar

- auxin transport and root gravitropism. *Plant Physiol*, 166: 2091–2099
- Corratgé-Faillie C, Lacombe B (2017). Substrate (un)specificity of *Arabidopsis* NRT1/PTR FAMILY (NPF) proteins. *J Exp Bot*, 68: 3107–3113
- David LC, Berquin P, Kanno Y, et al (2016). N availability modulates the role of NPF3.1, a gibberellin transporter, in GA-mediated phenotypes in *Arabidopsis*. *Planta*, 244: 1315–1328
- Dhara A, Raichaudhuri A (2021). ABCG transporter proteins with beneficial activity on plants. *Phytochemistry*, 184: 112663
- Du F, Jiao Y (2020). Mechanical control of plant morphogenesis: concepts and progress. *Curr Opin Plant Biol*, 57: 16–23
- Dudler R, Hertig C (1992). Structure of an *mdr*-like gene from *Arabidopsis thaliana*. Evolutionary implications. *J Biol Chem*, 267: 5882–5888
- Feraru E, Feraru MI, Barbez E, et al (2019). PILS6 is a temperature-sensitive regulator of nuclear auxin input and organ growth in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 3893–3898
- Geisler M, Kolukisaoglu HÜ, Bouchard 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: 4238–4249
- Glazebrook J, Rogers EE, Ausubel FM (1996). Isolation of *Arabidopsis* mutants with enhanced disease susceptibility by direct screening. *Genetics*, 143: 973–982
- Guo FQ, Wang R, Crawford NM (2002). The *Arabidopsis* dual-affinity nitrate transporter gene *AtNRT1.1* (*CHL1*) is regulated by auxin in both shoots and roots. *J Exp Bot*, 53: 835–844
- Hammes UZ, Murphy AS, Schwechheimer C (2022). Auxin transporters—a biochemical view. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 14: a039875
- Hayashi KI, Nakamura S, Fukunaga S, et al (2014). Auxin transport sites are visualized in planta using fluorescent auxin analogs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 11557–11562
- Henrichs S, Wang B, Fukao Y, et al (2012). Regulation of ABCB1/PGP1-catalysed auxin transport by linker phosphorylation. *EMBO J*, 31: 2965–2980
- Higgins CF, Linton KJ (2004). The ATP switch model for ABC transporters. *Nat Struct Mol Biol*, 11: 918–926
- Hirner A, Ladwig F, Stransky H, et al (2006). *Arabidopsis* LHT1 is a high-affinity transporter for cellular amino acid uptake in both root epidermis and leaf mesophyll. *Plant Cell*, 18: 1931–1946
- Hirose N, Makita N, Yamaya T, et al (2005). Functional characterization and expression analysis of a gene, *OsENT2*, encoding an equilibrative nucleoside transporter in rice suggest a function in cytokinin transport. *Plant Physiol*, 138: 196–206
- Ho CH, Lin SH, Hu HC, et al (2009). CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 138: 1184–1194
- Irani NG, Di Rubbo S, Mylly E, et al (2012). Fluorescent castasterone reveals BRI1 signaling from the plasma membrane. *Nat Chem Biol*, 8: 583–589
- Isoda R, Yoshinari A, Ishikawa Y, et al (2021). Sensors for the quantification, localization and analysis of the dynamics of plant hormones. *Plant J*, 105: 542–557
- Jelesko JG (2012). An expanding role for purine uptake permease-like transporters in plant secondary metabolism. *Front Plant Sci*, 3: 78
- Kamimoto Y, Terasaka K, Hamamoto M, et al (2012). *Arabidopsis* ABCB21 is a facultative auxin importer/exporter regulated by cytoplasmic auxin concentration. *Plant Cell Physiol*, 53: 2090–2100
- Kaneda M, Schuetz M, Lin BSP, et al (2011). ABC transporters coordinately expressed during lignification of *Arabidopsis* stems include a set of ABCBs associated with auxin transport. *J Exp Bot*, 62: 2063–2077
- Kang J, Hwang JU, Lee M, et al (2010). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 2355–2360
- Kang J, Yim S, Choi H, et al (2015). Abscisic acid transporters cooperate to control seed germination. *Nat Commun*, 6: 8113
- Kanno Y, Hanada A, Chiba Y, et al (2012). Identification of an abscisic acid transporter by functional screening using the receptor complex as a sensor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 9653–9658
- Kanno Y, Oikawa T, Chiba Y, et al (2016). AtSWEET13 and AtSWEET14 regulate gibberellin-mediated physiological processes. *Nat Commun*, 7: 13245
- Kim A, Chen J, Khare D, et al (2020). Non-intrinsic ATP-binding cassette proteins ABCI19, ABCI20 and ABCI21 modulate cytokinin response at the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep*, 39: 473–487
- Kleine-Vehn J, Ding Z, Jones AR, et al (2010). Gravity-induced PIN transcytosis for polarization of auxin fluxes in gravity-sensing root cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 22344–22349
- Kleine-Vehn J, Wabnick K, Martinière A, et al (2011). Recycling, clustering, and endocytosis jointly maintain PIN auxin carrier polarity at the plasma membrane. *Mol Syst Biol*, 7: 540
- Knöller AS, Blakeslee JJ, Richards EL, et al (2010). Brachyt-

- ic2/ZmABCB1 functions in IAA export from intercalary meristems. *J Exp Bot*, 61: 3689–3696
- Ko D, Kang J, Kiba T, et al (2014). *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 7150–7155
- Kretzschmar T, Kohlen W, Sasse J, et al (2012). A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*, 483: 341–344
- Krouk G, Lacombe B, Bielach A, et al (2010). Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev Cell*, 18: 927–937
- Kubeš M, Yang H, Richter GL, et al (2012). The *Arabidopsis* concentration-dependent influx/efflux transporter ABCB4 regulates cellular auxin levels in the root epidermis. *Plant J*, 69: 640–654
- Kudo T, Kiba T, Sakakibara H (2010). Metabolism and long-distance translocation of cytokinins. *J Integr Plant Biol*, 52: 53–60
- Kuromori T, Miyaji T, Yabuuchi H, et al (2010). ABC transporter AtABCG25 is involved in abscisic acid transport and responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 2361–2366
- Lacombe B, Achard P (2016). Long-distance transport of phytohormones through the plant vascular system. *Curr Opin Plant Biol*, 34: 1–8
- Lavenus J, Guyomarc'h S, Laplace L (2016). *PIN* transcriptional regulation shapes root system architecture. *Trends Plant Sci*, 21: 175–177
- Leftley N, Banda J, Pandey B, et al (2021). Uncovering how auxin optimizes root systems architecture in response to environmental stresses. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 13: a040014
- Léran S, Varala K, Boyer JC, et al (2014). A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants. *Trends Plant Sci*, 19: 5–9
- Li J, Li CY (2019). Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars. *Sci Sin Vitae*, 49: 1227–1281 (in Chinese with English Abstract) [黎家, 李传友(2019). 新中国成立70年来植物激素研究进展. *中国科学: 生命科学*, 49: 1227–1281]
- Li L, He Z, Pandey GK, et al (2002). Functional cloning and characterization of a plant efflux carrier for multidrug and heavy metal detoxification. *J Biol Chem*, 277: 5360–5368
- Li L, Xu J, Xu ZH, et al (2005). Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in *Brassica* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17: 2738–2753
- Li M, Yu G, Ma J, et al (2021). Interactions of importers in long-distance transmission of wound-induced jasmonate. *Plant Signal Behav*, 16: 1886490
- Li Q, Zheng J, Li S, et al (2017). Transporter-mediated nuclear entry of jasmonoyl-isoleucine is essential for jasmonate signaling. *Mol Plant*, 10: 695–708
- Lu Q, Zhang Y, Hellner J, et al (2022). Proteome-wide cellular thermal shift assay reveals unexpected cross-talk between brassinosteroid and auxin signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 119: e2118220119
- Mashiguchi K, Seto Y, Yamaguchi S (2021). Strigolactone biosynthesis, transport and perception. *Plant J*, 105: 335–350
- Michniewicz M, Ho CH, Enders TA, et al (2019). TRANSPORTER OF IBA1 links auxin and cytokinin to influence root architecture. *Dev Cell*, 50: 599–609
- Morii M, Sugihara A, Takehara S, et al (2020). The dual function of OsSWEET3a as a gibberellin and glucose transporter is important for young shoot development in rice. *Plant Cell Physiol*, 61: 1935–1945
- Multani DS, Briggs SP, Chamberlin MA, et al (2003). Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *br2* and sorghum *dw3* mutants. *Science*, 302: 81–84
- Nawrath C, Heck S, Parinshawong N, et al (2002). EDS5, an essential component of salicylic acid-dependent signaling for disease resistance in *Arabidopsis*, is a member of the MATE transporter family. *Plant Cell*, 14: 275–286
- Noh B, Murphy AS, Spalding EP (2001). *Multidrug resistance*-like genes of *Arabidopsis* required for auxin transport and auxin-mediated development. *Plant Cell*, 13: 2441–2454
- Nühse TS, Bottrill AR, Jones AME, et al (2007). Quantitative phosphoproteomic analysis of plasma membrane proteins reveals regulatory mechanisms of plant innate immune responses. *Plant J*, 51: 931–940
- Park J, Lee Y, Martinoia E, et al (2017). Plant hormone transporters: what we know and what we would like to know. *BMC Biol*, 15: 93
- Qi Z, Xiong L (2013). Characterization of a purine permease family gene *OsPUP7* involved in growth and development control in rice. *J Integr Plant Biol*, 55: 1119–1135
- Qin P, Zhang G, Hu B, et al (2021). Leaf-derived ABA regulates rice seed development via a transporter-mediated and temperature-sensitive mechanism. *Sci Adv*, 7: eabc8873
- Růžicka K, Ljung K, Vanneste S, et al (2007). Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell*, 19: 2197–2212
- Růžicka K, Šimášková M, Duclercq J, et al (2009). Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 4284–4289

- Saito H, Oikawa T, Hamamoto S, et al (2015). The jasmonate-responsive GTR1 transporter is required for gibberellin-mediated stamen development in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 6: 6095
- Sánchez-Fernández R, Davies TG, Coleman JO, et al (2001). The *Arabidopsis thaliana* ABC protein superfamily, a complete inventory. *J Biol Chem*, 276: 30231–30244
- Sasse J, Simon S, Gübeli C, et al (2015). Asymmetric localizations of the ABC transporter PaPDR1 trace paths of directional strigolactone transport. *Curr Biol*, 25: 647–655
- Sauer M, Kleine-Vehn J (2019). PIN-FORMED and PIN-LIKES auxin transport facilitators. *Development*, 146: dev168088
- Serrano M, Wang B, Aryal B, et al (2013). Export of salicylic acid from the chloroplast requires the multidrug and toxin extrusion-like transporter EDS5. *Plant Physiol*, 162: 1815–1821
- Shani E, Weinstain R, Zhang Y, et al (2013). Gibberellins accumulate in the elongating endodermal cells of *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 4834–4839
- Shin K, Lee S, Song WY, et al (2015). Genetic identification of *ACC-RESISTANT2* reveals involvement of *LYSINE HISTIDINE TRANSPORTER1* in the uptake of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 56: 572–582
- Sidler M, Hassa P, Hasan S, et al (1998). Involvement of an ABC transporter in a developmental pathway regulating hypocotyl cell elongation in the light. *Plant Cell*, 10: 1623–1636
- Šimášková M, O'Brien JA, Khan M, et al (2015). Cytokinin response factors regulate *PIN-FORMED* auxin transporters. *Nat Commun*, 6: 8717
- Steiner HY, Song W, Zhang L, et al (1994). An *Arabidopsis* peptide transporter is a member of a new class of membrane transport proteins. *Plant Cell*, 6: 1289–1299
- Tal I, Zhang Y, Jørgensen ME, et al (2016). The *Arabidopsis* NPF3 protein is a GA transporter. *Nat Commun*, 7: 11486
- Tan S, Luschnig C, Friml J (2021). Pho-view of auxin: reversible protein phosphorylation in auxin biosynthesis, transport and signaling. *Mol Plant*, 14: 151–165
- Tessi TM, Brumm S, Winklbaauer E, et al (2021). *Arabidopsis* AZG2 transports cytokinins *in vivo* and regulates lateral root emergence. *New Phytol*, 229: 979–993
- Theodoulou FL, Job K, Slocombe SP, et al (2005). Jasmonic acid levels are reduced in COMATOSE ATP-binding cassette transporter mutants. Implications for transport of jasmonate precursors into peroxisomes. *Plant Physiol*, 137: 835–840
- Tsay YF, Schroeder JI, Feldmann KA, et al (1993). The herbicide sensitivity gene *CHL1* of *Arabidopsis* encodes a nitrate-inducible nitrate transporter. *Cell*, 72: 705–713
- Turnbull CGN, Booker JP, Leyser HMO (2002). Micrografting techniques for testing long-distance signalling in *Arabidopsis*. *Plant J*, 32: 255–262
- Verrier PJ, Bird D, Burla B, et al (2008). Plant ABC proteins – a unified nomenclature and updated inventory. *Trends Plant Sci*, 13: 151–159
- Vukašinović N, Wang Y, Vanhoutte I, et al (2021). Local brassinosteroid biosynthesis enables optimal root growth. *Nat Plants*, 7: 619–632
- Waadt R, Seller CA, Hsu PK, et al (2022). Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nat Rev Mol Cell Biol*, doi: 10.1038/s41580-022-00479-6
- Wang B, Bailly A, Zwiewka M, et al (2013). *Arabidopsis* TWISTED DWARF1 functionally interacts with auxin exporter ABCB1 on the root plasma membrane. *Plant Cell*, 25: 202–214
- Wang XZ, Sun WM, Ma YF, et al (2017). Research progress of ABC transporters in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 53: 133–144 (in Chinese with English abstract) [王晓珠, 孙万梅, 马义峰等(2017). 拟南芥ABC转运蛋白研究进展. *植物生理学报*, 53: 2133–2144]
- 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 (Suppl. 1): 15–25
- Watanabe S, Takahashi N, Kanno Y, et al (2020). The *Arabidopsis* NRT1/PTR FAMILY protein NPF73/NRT15 is an indole-3-butyric acid transporter involved in root gravitropism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117: 31500–31509
- Wu G, Otegui MS, Spalding EP (2010). The ER-localized TWD1 immunophilin is necessary for localization of multidrug resistance-like proteins required for polar auxin transport in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell*, 22: 3295–3304
- Xiao Y, Liu D, Zhang G, et al (2019). *Big Grain3*, encoding a purine permease, regulates grain size via modulating cytokinin transport in rice. *J Integr Plant Biol*, 61: 581–597
- Xiao Y, Zhang J, Yu G, et al (2020). Endoplasmic Reticulum-localized PURINE PERMEASE1 regulates plant height and grain weight by modulating cytokinin distribution in rice. *Front Plant Sci*, 11: 618560
- Xie X, Wang G, Yang L, et al (2015). Cloning and characterization of a novel *Nicotiana tabacum* ABC transporter involved in shoot branching. *Physiol Plant*, 153: 299–306
- Xu Y, Zhang S, Guo H, et al (2014). OsABCB14 functions in auxin transport and iron homeostasis in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J*, 79: 106–117
- Xu ZY, Lee KH, Dong T, et al (2012). A vacuolar β -glucosidase homolog that possesses glucose-conjugated abscisic acid hydrolyzing activity plays an important role in osmotic

- stress responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 2184–2199
- Yang S, Li C, Zhao L, et al (2015). The *Arabidopsis* SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA targets directly to *PINS* and is required for root stem cell niche maintenance. *Plant Cell*, 27: 1670–1680
- Yao L, Cheng X, Gu Z, et al (2018). The AWP1-19 family protein ospm1 mediates abscisic acid influx and drought response in rice. *Plant Cell*, 30: 1258–1276
- Zhang H, Zhu H, Pan Y, et al (2014). A DTX/MATE-type transporter facilitates abscisic acid efflux and modulates ABA sensitivity and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 7: 1522–1532
- Zhang Y, Kilambi HV, Liu J, et al (2021). ABA homeostasis and long-distance translocation are redundantly regulated by ABCG ABA importers. *Sci Adv*, 7: eabf6069
- Zhang Y, Nasser V, Pisanty O, et al (2018). A transporter-scale amiRNA-based screen identifies redundant roles of *Arabidopsis* ABCB6 and ABCB20 in auxin transport. *Nat Commun*, 9: 4204
- Zhao J, Ju M, Qian J, et al (2021). A tobacco syringe agroinfiltration-based method for a phytohormone transporter activity assay using endogenous substrates. *Front Plant Sci*, 12: 660966
- Zhao J, Yu N, Ju M, et al (2019). ABC transporter OsABCG18 controls the shootward transport of cytokinins and grain yield in rice. *J Exp Bot*, 70: 6277–6291
- 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 β -oxidation. *Plant Physiol*, 127: 1266–1278
- Zürcher E, Liu J, di Donato M, et al (2016). Plant development regulated by cytokinin sinks. *Science*, 353: 1027–1030