植物锌铁转运相关蛋白家族的研究进展

李素贞　陈景堂
（河北农业大学农学院 国家玉米改良中心河北分中心，保定 071001）

摘　要： 锌和铁在植物的生长发育过程中参与体内的许多生化反应。锌、铁缺乏或过剩都会对植物产生一定的影响。因此，植物需要一系列金属转运体的协同工作以保持体内离子平衡。这些转运体可分为吸收蛋白和排出蛋白两大类，它们参与细胞内锌铁离子的跨膜运输，以及调节细胞内锌铁离子的平衡与分配。目前，植物细胞中锌铁转运蛋白的转录表达水平与锌铁离子在植物体中的积累与分布之间的联系已被揭示，并分离克隆了许多相关基因家族成员。综述近年来发现并鉴定出的参与锌铁转运的蛋白家族的表达、定位等相关的研究进展。

关键词： 锌　铁　转运蛋白　蛋白家族

Progresses in Studying of Protein Families Involved in Zn/Fe Transporting in Plants

Li Suzhen　Chen Jingtang
（*Department of Agronomy*，*Agricultural University of Hebei*，*Hebei Sub-Center of Chinese National Maize Improvement Center*，*Baoding* 071001）

Abstract: Zinc and iron play virtual roles in plants development and involve in many biological functions. Zinc and iron deficiency or excess will cause harmful effects to plants. Therefore, metal transporters are essential for maintaining ion homeostasis. These metal transporters were classified into two groups, metal-uptake proteins and metal-efflux proteins. They are involved in the transmembrane-transporting and translocation of the intracellular zinc and iron, and regulating the homeostatic of zinc and iron. At present, many metal transporters have been identified and their expression profiles associated with zinc/iron accumulation and distribution have been described. The gene expression and protein localization of those zinc/iron-transporter families were reviewed in this article.

Key words: Zinc　Iron　Transporter　Protein family

锌和铁是生物体所必需的微量元素，在植物的生长发育过程中有着重要作用[1]。锌是生物体 300 多种酶和重要蛋白质的结构辅助因子[2]。锌不仅参与机体的各种代谢，在生物膜稳定和基因表达调控等生理机能中也担负着重要的角色[3]。适量增加植物体内锌的含量可提高作物产量，而锌的缺乏会导致叶绿素、脂质、蛋白、质膜的氧化破坏。植物体内锌离子的过度积累又会对植物产生毒害。

铁在细胞呼吸、光合作用和金属蛋白的催化反应过程中发挥重要作用，是重要的电子传递体。因此，铁元素在原核和真核生物的生命活动中具有不可替代的功能。另外，细胞内过高的 Fe^{3+}/Fe^{2+} 氧化还原势会导致超氧化合物的产生，对细胞造成伤害[4]。因此，严格控制植物体内金属离子的平衡是至关重要的，这依赖于各种转运体的协同作用，包括锌、铁转运体蛋白家族（Zinc-regulated transporters，Iron-regulated transporter-like proteins，ZIP）、自然抗性相关巨噬蛋白家族（The natural resistance associated macrophage protein，NRAMP）、阳离子扩散辅助蛋白家族（Cation diffusion facilitator proteins，CDF）、植物

收稿日期：2012-12-24
基金项目：国家转基因生物新品种培育科技重大专项子课题（2008ZX08003-002），河北省作物种质资源重点实验室开放课题
作者简介：李素贞，女，硕士研究生，研究方向：植物资源学；E-mail：lisz-1208@163.com
通讯作者：陈景堂，男，教授，研究方向：玉米遗传育种；E-mail：chenjingtang@126.com

重金属 ATP 酶家族 P_{1B}-ATPase（Heavy metal ATPases，HMA）、黄色条纹蛋白家族（yellow stripe-like，YSL）和三磷酸结合盒转运蛋白（ATP-binding cassette transporter）。这些运输蛋白对于植物锌铁吸收、体内分配以及维持细胞内锌铁离子的平衡具有重要作用[5，6]。

1 参与锌铁吸收的蛋白

参与锌铁吸收的蛋白主要有 3 类，都是以蛋白家族形式存在的 . 包括 ZIP 即锌调控转运体（Zinc-regulated transporter，ZRT）和铁调控转运体（Iron-regulated transporter，IRT），黄色条纹蛋白家族家族（yellow stripe-like）和自然抗性相关巨噬蛋白家族（NRAMP）等蛋白定位于质膜上，其主要参与重金属离子从质外体或细胞器中转运至细胞质的过程[5]。

1.1 ZIP蛋白家族

ZIP 即锌调控转运体（Zinc-regulated transporter，ZRT）和铁调控转运体（Iron-regulated transporter，IRT）。酵母功能互补试验显示 ZIP 家族基因能够转运包括 Zn^{2+}、Fe^{2+}、Cu^{2+}、Cd^{2+} 在内的多种金属离子[7]。ZIP 一般由 309–476 个氨基酸残基组成，有 8 个潜在的跨膜结构域和相似的拓扑结构，第 3 和第 4 跨膜区之间有一长的可变区，可变区位于胞内，其 C、N-末端位于胞外，该区富含组氨酸残基，可能与金属的结合、转运有关[7]。

目前在拟南芥、水稻、蒺藜苜蓿、大豆、野生型二粒小麦、葡萄等植物中鉴定出 ZIP 基因并对其功能进行了研究。在拟南芥中发现 16 个 ZIP 家族基因，*AtIRT1* 是通过酵母互补试验分离得到的第一个 ZIP 功能基因，其主要在根部表达，且该基因的过表达可导致镍的过度积累[8–12]。*AtIRT2* 主要在根部表达，定位在囊泡，推测具有细胞内过量金属元素的解毒功能[13，14]。*AtIRT3* 能互补锌、铁转运双突变体，过表达 *AtIRT3* 会使锌在地上部、铁在地下部积累[15]。表达分析显示，*AtZIP1*、*AtZIP5*、*AtZIP9*、*AtZIP12* 和 *AtIRT3* 受缺锌诱导，由此可推测，这些基因在缺锌条件下可能增强锌的吸收能力[16]。

ZIP 家族基因在水稻中也有研究报道[17–22]，OsIRT1 为铁转运体，在缺铁条件下负责从土壤中吸收铁[11]，其过表达可使地上部、地下部和成熟种子中的锌铁含量提高[22]。*OsZIP1* 和 *OsZIP3* 受缺锌诱导于地上部和地下部中表达量升高，而 *OsZIP2* 主要在地下部表达升高[17]。原位杂交试验显示 *OsZIP1* 和 *OsZIP3* 主要在根和茎的维管束和根部韧皮部细胞中表达[17]，而 *OsZIP4* 则主要在韧皮部和分生组织表达[18]。过表达 *OsZIP5* 或 *OsZIP8* 会使水稻地上部的锌含量降低，而地下部中锌过量积累[20，21]。

野生二粒小麦中克隆的 TdZIP1 为缺锌诱导的锌转运体，其定位在内质网，过表达 *TdZIP1* 导致锌在细胞内的积累产生细胞毒性[23]。Northern 分析发现 *GmZIP1* 在缺锌 23 d 的大豆根、茎和叶中不表达，但在缺锌大豆的根瘤中表达，且随着缺失天数增加至 35 d 时，表达量达到最高，推测 *GmZIP1* 可能在植株与根瘤菌的共生中发挥作用[24]。在模式豆科植物蒺藜苜蓿中 *MtZIP1*、*MtZIP5* 和 *MtZIP6* 互补锌缺陷酵母突变株，*MtZIP4* 和 *MtZIP7* 互补锰缺陷酵母突变株，而 *MtZIP3*、*MtZIP5* 和 *MtZIP6* 互补铁缺陷酵母突变株[25]，说明 ZIP 家族基因具有一定的金属元素选择性。*ZmZLP1* 是从玉米花粉 cDNA 文库中分离得到的 ZIP-like 家族基因，其编码蛋白定位在内质网中，可能负责锌从内质网到细胞质的转运，参与未折叠蛋白反应，并且提高酵母细胞的耐热性[26]。

1.2 YSL蛋白家族

ZmYSL1 是最早从缺铁胁迫玉米根系 cDNA 文库中分离得到的基因，它是多肽转运蛋白家族的一个成员，能够转运麦根酸类物质［Muginetic acids，Mas 与铁离子螯合物（Mas-Fe^{3+}）的功能］，其酵母互补试验也证明了 YSL1 的铁转运载体功能[27，28]。从玉米中共预测出 15 个 *YSL* 基因，跨膜结构域 6–17 个，编码序列 891–2 088 bp。另有研究表明 ZmYSL1 定位在侧根和根冠的表皮细胞及叶肉细胞，主要参与铁及其他多种金属离子的吸收与胞内运输[29]。玉米 *YSL1* 突变体由于不能转运 Fe^{3+}-植物载体复合物（PS）而使玉米叶脉间失绿，呈现黄色条纹状，因此被命名为 *yellow stripe*（*YS*）[30]。水稻基因组中具有 15 个 YSL 成员，在缺铁条件下 *OsYSL2* 在叶片中的表达量升高，且证明 OsYSL2 可转运尼克烟酰胺（NA）-Fe 和 NA-Mn 螯合物。这些结果表明，

OsYSL2 负责 NA-Fe 和 NA-Mn 在韧皮部的运输，并且具有将铁和锰转运至籽粒中的作用[31]。*OsYSL16* 则在维管束 MA-Fe^{3+} 的分配中起重要作用[32]。

AtYSL1、*AtYSL2* 和 *AtYSL3* 是拟南芥中的 YSL 家族成员。*AtYSL1* 基因特异存在于幼芽和花粉中，高铁条件下，*AtYSL1* 在幼芽中的转录水平会增高。*ysl1* 突变体地上部积累大量 NA，而种子中的铁和 NA 含量明显比野生型的含量低[33]。这些结果表明，*AtYSL1* 可能具有将铁从茎和叶转移至种子中的作用[33]。此外，*AtYSL2* 转运 NA-Fe 和 NA-Cu 螯合物，在根部和地上部都有表达，并且 *AtYSL2* 的转录水平受铁和铜的调节，表明 *AtYSL2* 可能参与金属离子在维管束中的横向运输[5, 34]。*AtYSL3* 可能在维管束细胞中起到转运金属 -NA 复合物的作用[35]。*HvYSL5* 主要在大麦的根中表达（成熟根区表达，根尖不表达），并且受缺铁诱导，时空表达分析发现 *HvYSL5* 呈现出昼夜节律，基因敲除后植物没有表现出明显的表型，推测 *HvYSL5* 可能具有瞬时储存铁或者植物铁载体的功能[36]。

1.3 NRAMP蛋白家族

自然抗性巨噬蛋白（NRAMP）主要参与多种二价金属阳离子的转运，如 Zn^{2+}、Fe^{2+}、Cu^{2+}、Mn^{2+} 等[37]。*NRAMP* 家族基因编码多肽分子，其氨基酸序列具有高度的同源性和相似的二级结构，包括 10–12 个跨膜结构域，1–2 个糖基化的胞质外环状结构和一个胞质内的转运蛋白结构域[5, 38]。

在拟南芥中和水稻中分别克隆了 5 个 *AtNRAMP* 基因和 3 个 *OsNRAMP* 基因，AtNRAMP1、3、4 与水稻 OsNRAMP1 和 OsNRAMP3 属 于 一 类。AtNRAMP2-5 和水稻 OsNRAMP2 代表另一类蛋白[39]。*AtNRAMP1*、*2* 在根和芽中表达，过表达 *AtNRAMP1* 的番茄对铁胁迫的耐受力增强[40]。另有研究表明，AtNRAMP3 和 AtNRAMP4 定位到液泡膜上，负责将 Fe^{2+} 从液泡运到胞质，其转录水平受到细胞内铁离子浓度的调节。低铁条件下，*nramp3* 和 *nramp4* 导致种子萌发晚于野生型，*AtNRAMP1*、*3*、*4* 能互补酵母缺陷型双突变株对锰或铁的吸收功能。*AtNRAMP3* 和 *AtNRAMP4* 能够提高酵母对镉的敏感性，并导致镉的积累。该结果表明 *AtNRAMP* 编码多种底物特异性的金属转运蛋白[41, 42]。在水稻中，微阵列分析发现 *OsNRAMP1* 在缺铁条件下表达上调，OsNRAMP1 蛋白定位在质膜上，可转运 Fe 和 Cd，主要在根中表达，参与细胞中镉的吸收与积累[43]。*OsNRAMP2* 主要在叶中表达，*OsNRAMP3* 在所有组织都表达。Sperotto 等[44]发现，*OsNRAMP7* 和 *OsNRAMP8* 与水稻籽粒中锌、铁的浓度呈现出负相关性。说明这两个基因对籽粒中锌、铁离子浓度的积累不利。

2 参与锌铁排出的蛋白

参与锌铁排出的蛋白主要有 3 类，包括阳离子扩散协助家族蛋白（CDF）、P_{1B} 型 ATPases、三磷酸结合盒转运蛋白（ATP-binding cassette transporter）具有将重金属运载出细胞质或进入特定的细胞器的功能，因此可能具有解毒功能[5, 6]。

2.1 CDF蛋白家族

CDF（cation diffusion facilitator）蛋白可将胞质内过量的 Zn^{2+} 转运至胞外，或区室化胞内过量的 Zn^{2+}，以起到解毒或储存的作用[45]。大部分的 CDF 家族成员具有 6 个跨膜结构域，并有相似的拓扑结构。CDF 家族最保守的序列为第Ⅰ、Ⅱ、Ⅴ跨膜区，具有极保守的极性或带电氨基酸，可能与底物的转运有关[46]。在植物中第一个鉴定出的 CDF 家族成员是 *ZAT*，后被更名为 *AtMTP1*，其编码蛋白定位在叶片和根部细胞的液泡膜上，可能具有将 Zn^{2+} 运载至液泡的作用[47]。过表达 *AtMTP1* 可提高植物对高锌胁迫的耐受性，并且会提高植株根部锌含量[48]。AtMTP3 定位在液泡膜上，在 *zrc1cot1* 双突变的芽殖酵母中能够提高对锌和钴的耐受性，过表达 *AtMTP3* 可增加拟南芥根和莲座叶中锌的含量和提高耐受性。野生型拟南芥在高锌、高钴浓度且无毒害条件下，能使 *AtMTP3* 在根毛区的表皮细胞中表达增强。RNA 干扰 *AtMTP3* 会导致植物细胞对高锌胁迫比较敏感[49]。HvMTP1 是大麦中的一个 CDF 成员，与 AtMTP1 高度相似，但不像 AtMTP1 高度选择 Zn^{2+}，而是对 Zn^{2+} 和 Co^{2+} 高度亲和，其定位在液泡膜上[50]。

水稻中也有 CDF 家族蛋白的研究，OsMTP1 是一个二价阳离子转运蛋白，其定位在细胞膜上，可转移 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 以及其他重金属离子，并且保持金属离子的体内平衡[51]。OZT1 是在水稻中发现的一

个定位到液泡中的 CDF 家族蛋白，其在各种组织中均有表达，并且在高 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 胁迫条件下表达上调，*OZT1* 在酵母中表达能够增强酵母对 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的耐受性，这些试验表明，OZT1 能够转运和保持植物体中 Zn、Cd 和其他重金属的平衡[52]。

2.2　P_{1B}型ATPases

P 型 ATPases 超级家族包括多个重金属 ATPases（HMA），P_{1B} 型 ATPases 是其中的一个亚族。Zn^{2+}、Cd^{2+}、Pb^{2+} 和 Co^{2+} 等离子利用水解 ATP 释放的能量进行跨膜运输。P-ATPase 的合成包括一个磷酸化介导的酶促反应，故称之为 P-ATPases[53]。ATPase 一般含 8 个跨膜结构域，在第Ⅵ与第Ⅶ跨膜结构域之间有一个大的胞质环，环上有磷酸化结构域。膜内有 Cys-pro-Cys/His/Ser 基序，在金属元素转运过程中起作用[1，54-56]。

在拟南芥中发现了 8 个 HMA 成员，其中 HMA1-4 是二价阳离子载体，参与 $Cd^{2+}/Pb^{2+}/Zn^{2+}/Co^{2+}$ 的运输，HMA5-8 是单价阳离子载体，参与 Ag^{+}/Cu^{+} 的运输[53，57]。拟南芥中 *AtHMA2* 和 *AtHMA4* 是 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 的高亲和性质膜转运蛋白定位在质膜上，主要在根、茎和叶片的微管组织表达，通过向胞外排出过量的 Zn^{2+} 和 Cd^{2+}，提高植物对 Zn 和 Cd 的耐受性[58]。*hma2* 和 *hma4* 双突变体导致地上部锌的含量降低，*hma4* 单突变使锌的含量也比野生型低，HMA2 是依赖于 Zn^{2+} 的 ATPase，虽然也能被 Cd^{2+} 等离子所激活，但激活程度比 Zn^{2+} 低，过表达 AtHMA4 能够改善根在高浓度 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} 条件下的生长状况，并且地上部锌和镉的含量增加。这些结果表明，*HMA2* 和 *HMA4* 对于调节植物体内锌离子的平衡有重要作用，*HMA4* 可能参与金属离子咋木质部的装载[59-62]。在烟草中表达 *AtHMA4* 可以改变 Zn 和 Cd 在根和地上部的分配，并且增加植株对 Zn 和 Cd 的耐受性[63]。

2.3　三磷酸结合盒转运蛋白

三磷酸结合盒转运蛋白包含 4-6 个跨膜疏水区域、ATP 结合区域和核苷酸结合区域。三磷酸结合盒转运蛋白利用水解 ATP 释放的能量使多种重金属离子进行跨膜运输。MRP 与 PDR 是目前了解得最为详细的三磷酸结合盒转运蛋白亚族，与重金属的解毒有关。参与锌铁转运的三磷酸结合盒蛋白，目前在水稻中有 *OsPDR9*，锌和镉可诱导 *OsPDR9* 在水稻幼苗的根中表达[63]在拟南芥中发现了 120 个三磷酸结合盒转运蛋白，但目前研究得还很少。

3　结语

增加粮食作物籽粒中的锌铁含量，对满足人类锌铁营养具有重要意义，研究作物籽粒富集锌和铁的生理机制，利用现代分子生物技术生物强化籽粒中锌铁的含量是增加籽粒中锌铁含量的一种途径。目前，已知许多转运蛋白参与了植物体内锌铁离子平衡网络系统，一些蛋白也被应用到植物的转基因研究中，如在大麦中过表达 *AtZIP1* 基因能够增加锌和铁在种子中的含量。同样，过表达 *OsIRT1* 基因，水稻中锌和铁的含量在地上部、地下部和种子中都有所提高。但在水稻中过表达 *OsZIP4*、*OsZIP5*、*OsZIP8* 和 *OsZIP9*，结果导致过量的锌聚集于根部，降低了植株地上部分的锌含量，没有达到在籽粒中增加锌含量的目的。因此，这些基因的过表达对水稻籽粒中锌的富集不利。这些结果表明，异位过表达对于锌铁的积累与分布可能会起到一定的作用。然而，有关锌铁转运蛋白在籽粒中的研究还很少。所以，可以先研究籽粒中某些基因的表达模式，鉴定出其中对于转运或储藏锌铁起关键作用的基因，然后进行过表达或者组织特异性表达这些基因，以提高籽粒中锌铁含量的目的。

参考文献

[1] Wintz H, Fox T, Wu YY, et al. Expression profiles of *Arabidopsis thaliana* in mineral deficiencies reveal novel transporters involved in metal homeostasis [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278（48）：47644-47653.

[2] Haydon MJ, Cobbett CS. A novel major facilitator superfamily protein at the tonoplast influences zinc tolerance and accumulation in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143（4）：1705-1719.

[3] Mathews WR, Wang F, Eide DJ, Van Doren M. *Drosophila fear of intimacy* encodes a Zrt/IRT-like protein（ZIP）family zinc transporter functionally related to mammalian ZIP proteins [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2005, 280（1）：787-795.

[4] Briat JF, Lebrun M. Plant responses to metal toxicity [J]. Comptes

Rendus de l' Academie des Sciences Serie III, Sciences de la Vie, 1999, 322（1）：43-54.

[5] Colangelo EP, Guerinot ML. Put the metal to the petal：metal uptake and transport throughout plants [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9（3）：322-330.

[6] Yang X, Feng Y, He Z, Stoffella PJ. Molecular mechanisms of heavy metal hyperaccumulation and phytoremediation [J]. J Trace Elem Med Biol, 2005, 18（4）：339-353.

[7] Guerinot ML. The ZIP family of metal transporters [J]. Biochim Biophys Acta, 2000, 1465（1-2）：190-198.

[8] Eide D, Broderius M, Fett J, Guerinot ML. A novel iron-regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1996, 93（11）：5624-5628.

[9] Henriques R, Jasik J, Klein M, et al. Knock-out of *Arabidopsis* metal transporter gene *IRT1* results in iron deficiency accompanied by cell differentiation defects. Plant Molecular Biology, 2002, 50（4-5）：587-597.

[10] Varotto C, Maiwald D, Pesaresi P, et al. The metal ion transporter IRT1 is necessary for iron homeostasis and efficient photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant journal：for Cell and Molecular Biology, 2002, 31（5）：589-599.

[11] Vert G, Grotz N, Dedaldechamp F, et al. IRT1, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth [J]. Plant Cell, 2002, 14（6）：1223-1233.

[12] Nishida S, Tsuzuki C, Kato A, et al. AtIRT1, the primary iron uptake transporter in the root, mediates excess nickel accumulation in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant & cell Physiology, 2011, 52（8）：1433-1442.

[13] Vert G, Briat JF, Curie C. *ArabidopsisIRT2* gene encodes a root-periphery iron transporter [J]. The Plant Journal：for Cell and Molecular Biology, 2001, 26（2）：181-189.

[14] Vert G, Barberon M, Zelazny E, et al. *Arabidopsis* IRT2 cooperates with the high-affinity iron uptake system to maintain iron homeostasis in root epidermal cells [J]. Planta, 2009, 229（6）：1171-1179.

[15] Lin YF, Liang HM, Yang SY, et al. *Arabidopsis* IRT3 is a zinc-regulated and plasma membrane localized zinc/iron transporter [J]. The New Phytologist, 2009, 182（2）：392-404.

[16] Kramer U, Talke IN, Hanikenne M. Transition metal transport [J]. FEBS Lett, 2007, 581（12）：2263-2272.

[17] Ramesh SA, Shin R, Eide DJ, Schachtman DP. Differential metal selectivity and gene expression of two zinc transporters from rice. Plant Physiol, 2003, 133（1）：126-134.

[18] Ishimaru Y, Suzuki M, Kobayashi T, et al. OsZIP4, a novel zinc-regulated zinc transporter in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56（422）：3207-3214.

[19] Yang X, Huang J, Jiang Y, Zhang HS. Cloning and functional identification of two members of the *ZIP*（Zrt, Irt-like protein）gene family in rice（*Oryza sativa* L.）[J]. Molecular Biology Reports, 2009, 36（2）：281-287.

[20] Lee S, Kim SA, Lee J, et al. Zinc deficiency-inducible OsZIP8 encodes a plasma membrane-localized zinc transporter in rice [J]. Molecules and Cells, 2010, 29（6）：551-558.

[21] Lee S, Jeong HJ, Kim SA, et al. OsZIP5 is a plasma membrane zinc transporter in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73（4-5）：507-517.

[22] Lee S, An G. Over-expression of *OsIRT1* leads to increased iron and zinc accumulations in rice [J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32（4）：408-416.

[23] Durmaz E, Coruh C, Dinler G, et al. Expression and cellular localization of *ZIP1* transporter under zinc deficiency in wild emmer wheat[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2011, 29（3）：582-596.

[24] Moreau S, Thomson RM, Kaiser BN, et al. GmZIP1 encodes a symbiosis-specific zinc transporter in soybean [J]. J Biol Chem, 2002, 277（7）：4738-4746.

[25] Lopez-Millan AF, Ellis DR, Grusak MA. Identification and characterization of several new members of the ZIP family of metal ion transporters in *Medicago truncatula* [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54（4）：583-596.

[26] Xu Y, Wang B, Yu J, et al. Cloning and characterisation of *ZmZLP1*, a gene encoding an endoplasmic reticulum-localised zinc transporter in *Zea mays* [J]. Functional Plant Biology, 2010, 37（3）：194-205.

[27] Curie C, Panaviene Z, Loulergue C, et al. Maize yellow stripe1 encodes a membrane protein directly involved in Fe（III）uptake [J]. Nature, 2001, 409（6818）：346-349.

[28] Schaaf G, Ludewig U, Erenoglu BE, et al. ZmYS1 functions as a proton-coupled symporter for phytosiderophore-and nicotianamine-

chelated metals［J］. The Journal of Biological Chemistry, 2004, 279（10）：9091-9096.

［29］Ueno D, Yamaji N, Ma JF. Further characterization of ferric-phytosiderophore transporters ZmYS1 and HvYS1 in maize and barley［J］. Journal of Experimental Botany, 2009, 60（12）：3513-3520.

［30］von Wiren N, Klair S, Bansal S, et al. Nicotianamine chelates both Fe^{III} and Fe^{II}. Implications for metal transport in plants［J］. Plant Physiology, 1999, 119（3）：1107-1114.

［31］Koike S, Inoue H, Mizuno D, et al. OsYSL2 is a rice metal-nicotianamine transporter that is regulated by iron and expressed in the phloem［J］. Plant J, 2004, 39（3）：415-424.

［32］Kakei Y, Ishimaru Y, Kobayashi T, et al. OsYSL16 plays a role in the allocation of iron［J］. Plant Molecular Biology, 2012, 79（6）：583-594.

［33］Le Jean M, Schikora A, Mari S, et al. A loss-of-function mutation in AtYSL1 reveals its role in iron and nicotianamine seed loading［J］. Plant J, 2005, 44（5）：769-782.

［34］DiDonato RJ Jr, Roberts LA, Sanderson T, et al. *Arabidopsis* Yellow Stripe-Like2（YSL2）：a metal-regulated gene encoding a plasma membrane transporter of nicotianamine-metal complexes［J］. Plant J, 2004, 39（3）：403-414.

［35］Waters BM, Chu HH, Didonato RJ, et al. Mutations in *Arabidopsis* yellow stripe-like1 and yellow stripe-like3 reveal their roles in metal ion homeostasis and loading of metal ions in seeds［J］. Plant Physiology, 2006, 141（4）：1446-1458.

［36］Zheng L, Fujii M, Yamaji N, et al. Isolation and characterization of a barley yellow stripe-like gene, HvYSL5［J］. Plant & Cell Physiology, 2011, 52（5）：765-774.

［37］Nevo Y, Nelson N. The NRAMP family of metal-ion transporters［J］. Biochimica et Biophysica Acta, 2006, 1763（7）：609-620.

［38］Cellier M, Prive G, Belouchi A, et al. Nramp defines a family of membrane proteins［J］. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92（22）：10089-10093.

［39］Curie C, Alonso JM, Le Jean M, et al. Involvement of NRAMP1 from Arabidopsis thaliana in iron transport［J］. The Biochemical Journal, 2000, 347（Pt 3）：749-755.

［40］Bereczky Z, Wang HY, Schubert V, et al. Differential regulation of nramp and irt metal transporter genes in wild type and iron uptake mutants of tomato［J］. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278（27）：24697-24704.

［41］Thomine S, Lelievre F, Debarbieux E, et al. AtNRAMP3, a multispecific vacuolar metal transporter involved in plant responses to iron deficiency［J］. The Plant Journal：for Cell and Molecular Biology, 2003, 34（5）：685-695.

［42］Lanquar V, Lelievre F, Bolte S, et al. Mobilization of vacuolar iron by AtNRAMP3 and AtNRAMP4 is essential for seed germination on low iron［J］. The EMBO Journal, 2005, 24（23）：4041-4051.

［43］Takahashi R, Ishimaru Y, Nakanishi H, Nishizawa NK. Role of the iron transporter OsNRAMP1 in cadmium uptake and accumulation in rice［J］. Plant Signaling & Behavior, 2011, 6（11）：1813-1816.

［44］Sperotto RA, Boff T, Duarte GL, et al. Identification of putative target genes to manipulate Fe and Zn concentrations in rice grains［J］. Journal of Plant Physiology 2010, 167（17）：1500-1506.

［45］Gaither LA, Eide DJ. Eukaryotic zinc transporters and their regulation［J］. Biometals, 2001, 14（3-4）：251-270.

［46］Kambe T, Yamaguchi-Iwai Y, Sasaki R, Nagao M. Overview of mammalian zinc transporters［J］. Cellular and Molecular Life Sciences：CMLS, 2004, 61（1）：49-68.

［47］Kobae Y, Uemura T, Sato MH, et al. Zinc transporter of *Arabidopsis thaliana* AtMTP1 is localized to vacuolar membranes and implicated in zinc homeostasis［J］. Plant & Cell Physiology, 2004, 45（12）：1749-1758.

［48］van der Zaal BJ, Neuteboom LW, Pinas JE, et al. Overexpression of a novel *Arabidopsis* gene related to putative zinc-transporter genes from animals can lead to enhanced zinc resistance and accumulation［J］. Plant Physiology, 1999, 119（3）：1047-1055.

［49］Arrivault S, Senger T, Kramer U. The *Arabidopsis* metal tolerance protein AtMTP3 maintains metal homeostasis by mediating Zn exclusion from the shoot under Fe deficiency and Zn oversupply［J］. The Plant Journal：for Cell and Molecular Biology, 2006, 46（5）：861-879.

［50］Podar D, Scherer J, Noordally Z, et al. Metal selectivity determinants in a family of transition metal transporters［J］. The Journal of Biological Chemistry, 2012, 287（5）：3185-3196.

［51］Yuan L, Yang S, Liu B, et al. Molecular characterization of a rice metal tolerance protein, OsMTP1［J］. Plant Cell Reports, 2012, 31（1）：67-79.

[52] Lan HX, Wang ZF, Wang QH, et al. Characterization of a vacuolar zinc transporter OZT1 in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Molecular Biology Reports, 2013, 40(2): 1201-1210.

[53] Baxter I, Tchieu J, Sussman MR, et al. Genomic comparison of P-type ATPase ion pumps in *Arabidopsis* and rice[J]. Plant Physiology, 2003, 132(2): 618-628.

[54] Hall JL, Williams LE. Transition metal transporters in plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(393): 2601-2613.

[55] Williams LE, Pittman JK, Hall JL. Emerging mechanisms for heavy metal transport in plants[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2000, 1465(1-2): 104-126.

[56] Axelsen KB, Palmgren MG. Inventory of the superfamily of P-type ion pumps in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2001, 126(2): 696-706.

[57] Woeste KE, Kieber JJ. A strong loss-of-function mutation in RAN1 results in constitutive activation of the ethylene response pathway as well as a rosette-lethal phenotype[J]. The Plant Cell, 2000, 12(3): 443-455.

[58] Papoyan A, Kochian LV. Identification of Thlaspi caerulescens genes that may be involved in heavy metal hyperaccumulation and tolerance. Characterization of a novel heavy metal transporting ATPase[J]. Plant Physiology, 2004, 136(3): 3814-3823.

[59] Eren E, Arguello JM. *Arabidopsis* HMA2, a divalent heavy metal-transporting P(IB)-type ATPase, is involved in cytoplasmic Zn^{2+} homeostasis[J]. Plant Physiology, 2004, 136(3): 3712-3723.

[60] Verret F, Gravot A, Auroy P, et al. Overexpression of AtHMA4 enhances root-to-shoot translocation of zinc and cadmium and plant metal tolerance[J]. FEBS Letters, 2004, 576(3): 306-312.

[61] Verret F, Gravot A, Auroy P, et al. Heavy metal transport by AtHMA4 involves the N-terminal degenerated metal binding domain and the C-terminal His11 stretch[J]. FEBS Letters, 2005, 579(6): 1515-1522.

[62] Hussain D, Haydon MJ, Wang Y, et al. P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2004, 16(5): 1327-1339.

[63] Siemianowski O, Mills RF, Williams LE, Antosiewicz DM. Expression of the P((1)B)-type ATPase AtHMA4 in tobacco modifies Zn and Cd root to shoot partitioning and metal tolerance[J]. Plant Biotechnology Journal, 2011, 9(1): 64-74.

[64] Moons A. Ospdr9, which encodes a PDR-type ABC transporter, is induced by heavy metals, hypoxic stress and redox perturbations in rice roots[J]. FEBS Letters, 2003, 553(3): 370-376.

（责任编辑 狄艳红）