

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2012.02.027

## 植物铜转运相关蛋白研究进展

赵雪芹<sup>1,2</sup>, 张海燕<sup>2</sup>, 刘维仲<sup>1\*</sup>(1. 山西师范大学 生命科学学院, 山西 临汾 041000; 2. 中国科学院 植物研究所  
分子发育生物学研究中心, 北京 100093)

**摘要:** 环境中过量的铜会损害植物细胞的功能、降低酶的活性并且破坏蛋白质的结构。植物中有一个复杂的金属转运网络,对维持植物体内铜的动态平衡发挥着重要作用。综述了重金属铜对植物的毒害,详细介绍了铜转运相关蛋白及其对铜的转运和调控机制。

**关键词:** 转运蛋白; 铜离子稳态; 植物; 铜污染; 铜毒害

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)02-0280-05

## Research advances in transport-related proteins of copper in plants

ZHAO Xue-Qin<sup>1,2</sup>, ZHANG Hai-Yan<sup>2</sup>, LIU Wei-Zhong<sup>1\*</sup>(1. *College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China*; 2. *The Research Center for Molecular and Developmental Biology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*)

**Abstract:** In the environments, excess copper will impair the plant cells, inactivate enzymes and destroy protein structure. There is a complex metal trafficking network to appropriately regulate copper homeostasis in plants. This review gave a brief overview of copper toxicity and recent progresses about copper transporters and their roles in the regulation of copper ion homeostasis in plants.

**Key words:** transporters; copper ion homeostasis; copper pollution; copper toxicity

随着工农业的飞速发展,重金属污染成为全球面临的一个重要问题。含铜矿产的开采和冶炼、工厂三废的排放、含铜杀菌剂的长期大量使用等,使土壤含铜量达到原始土壤的几倍甚至几十倍(Brun等,2001),远远超出了土壤环境的承载力,对植物、动物和土壤微生物产生了危害,严重威胁到生态系统的稳定和人类的安全(刘军等,2008)。

铜(Cu)是植物必需的微量营养元素之一,Cu缺乏时,植物会表现出多种伤害效应。如Cu缺乏会影响氮代谢过程,抑制蛋白质合成,降低蛋白质含量;Cu缺乏还可抑制光合作用的活性,使叶片畸形

和失绿;在木质素合成过程中,缺Cu会抑制木质化,使叶、茎弯曲或出现畸形,木质部导管干缩萎蔫;缺Cu还能影响花粉、胚珠的发育,降低花粉活力。同时,缺Cu的植物,抗病性差,容易发生白粉病等。然而,高浓度的Cu同样会影响植物的生长发育,抑制植物萌发和生长(赵艳,2010);过量的Cu与蛋白质结合,使蛋白质结构紊乱并失活;还会导致核仁解体、核仁区缩小,染色质浓缩、核DNA合成受到抑制,从而使细胞不能顺利地由G<sub>0</sub>期向S期转变,最终导致植物根和茎的生长受到抑制(田生科等,2006)。因此,植物组织和细胞中的Cu含量必须维

① 收稿日期: 2011-10-28 修回日期: 2012-01-27

基金项目: 国家自然科学基金(30770123); 国家“863”计划项目(2008AA10Z130)[Supported by the National Natural Science Foundation of China (30770123); the National Program“863” (2008AA10Z130)]

作者简介: 赵雪芹(1985-),女,山西大同市人,硕士,研究方向为植物组织培养与细胞信号转导等。(E-mail)zhaoyuanli123@yahoo.com.cn。

\*通讯作者: 刘维仲,博士,主要研究方向为植物生理学,(E-mail)lwzcxm@yahoo.com.cn。

持在一个正常的生理范围内,才能使植物免受伤害。

Cu 作为一个具有氧化还原活性的过渡金属,在许多氧化还原反应蛋白质的活性位点上,常作为有效的电子供体与受体(房茜,2007),因此,Cu 是多种氧化酶活性的核心,参与电子的接收与传递。Cu 与叶绿素的形成及碳水化合物、蛋白质的合成有密切联系,在植物的生理生化代谢过程中发挥着重要功能(李红敬,2003)。Cu<sup>+</sup>可结合 O<sub>2</sub> 等小分子,因此 Cu 是大部分氧化酶的辅因子。Cu<sup>+</sup>也可以结合乙烯,定位于内质网上的乙烯受体 ETR1 就依赖于 Cu<sup>+</sup>(Rodriguez 等,1999)。最近又发现了 Cu 在铁钼辅因子(Fe-MoCo)合成中起作用(Kuper 等,2004)。这都说明 Cu 在调控蛋白质的结构并在信号传递过程中扮演了重要角色。另一方面,已从超富集植物中克隆出了多个家族的金属转运蛋白基因,由这些基因表达出的金属阳离子跨膜转运蛋白在细胞中重金属的运输、分布和富集方面发挥着重要作用,其中包括存在于细胞质膜、高尔基体膜、叶绿体和类囊体腔上与 Cu 转运相关的蛋白。植物细胞内 Cu 稳态的维持是一个多基因参与的复杂过程,而特殊的转运蛋白对 Cu 稳态的维持无疑发挥着非常重要的作用,因此,对 Cu 转运蛋白的研究,可进一步了解 Cu 在植物体内的吸收、运输和积累机制,发掘重金属耐性或敏感性基因,最终通过基因工程的方法改良植物的耐重金属能力。

## 1 COPT (Copper Transporter Protein)转运蛋白

在对 Cu 吸收缺陷的突变体的功能进行互补的实验中发现了 COPT(Copper Transporter Protein; COPT)家族(Sancenón 等,2003;房茜等,2007),它属于 CTR 铜转运家族(Copper transport; Ctr),在哺乳动物和酵母中也有它的成员(Petris,2004)。拟南芥基因组中有 6 个编码 COPT 的基因,命名为 COPT1-6。这个家族中的所有成员均具有三个跨膜区,而且大部分成员的 N-末端具有富含甲硫氨酸和组氨酸并可能与重金属结合的结构域。根据这一结构域数量的不同,将拟南芥 COPT 蛋白分为 3 组。COPT1 和 COPT2 为一组,该组蛋白对 Cu 具有高度亲和性,对 Cu 的转运能力强,可能属于膜蛋白。COPT3 和 COPT5 为一组,只有一个富含甲硫氨酸和组氨酸的结构域,分别具有叶绿体和分泌途

径的靶向序列,对 Cu 转运能力较低,可能负责胞内的 Cu 转运过程。COPT4 为第三组的成员,该蛋白在根中高水平表达,缺少富含甲硫氨酸的结构域,暗示该蛋白在 Cu 转运过程中可能仅起间接作用。COPT6 是最近刚刚发现的 COPT 家族成员,其作为转运蛋白的功能特性有待于进一步的深入研究。

COPT1 是研究得最清楚的一个成员,将其 cDNA 转入 Cu 转运缺陷的酵母突变体 *ctr1Δ* 中,能互补 *ctr1* 的功能。该蛋白可将 Cu 转运至细胞内。金属竞争实验表明,即使在很低的 Cu 浓度(微摩尔)条件下,拟南芥 COPT1 及其他成员均对 Cu 表现出特异的高亲和性。COPT1 转运蛋白在细胞膜上起作用,它的表达是受 Cu 的负调控的。COPT1 基因在胚胎、表皮毛、气孔、花粉和根尖中的表达水平均很高,这些细胞的共同特点是细胞间没有胞间连丝,从而限制了细胞通过共质体途径吸收营养物质的能力。此外,COPT1 的反义转基因植株对 Cu 的吸收下降,且对 Cu 螯合剂敏感,同时这些植株根的伸长和花粉发育出现异常,但如果在培养基中补充 Cu,这些表型即可得到缓解甚至消失,因此,推测该蛋白可能参与了花粉萌发以及质外体 Cu 转运过程。

## 2 P1B 型 ATP 酶(P1B-type ATPase)转运蛋白

P 型 ATP 酶(P-type heavy metal ATPases; P-type ATPase)参与很多必需的并具潜在毒性的金属离子(如:Cu<sup>+</sup>、Cu<sup>2+</sup>、Zn<sup>2+</sup>、Cd<sup>2+</sup>、Pb<sup>2+</sup>)的跨膜运输。这些蛋白主要定位于叶绿体膜、高尔基体膜、质膜及内质网上。P 型 ATP 酶被划分为 5 类,其中,P1B 型 ATP 酶又可分为两个亚类,一个亚类负责对 Cu<sup>+</sup>、Ag<sup>+</sup> 等单价阳离子的运输,而另一亚类负责对 Cd<sup>2+</sup>、Pb<sup>2+</sup>、Zn<sup>2+</sup>、Co<sup>2+</sup> 等二价阳离子的运输。P1B 型 ATP 酶有 8 个跨膜区,其胞质区包含多个结构域,如 P-结构域,负责 ATP 酶的磷酸化;N-结构域,可以与核苷酸结合;A-结构域,参与能量转移。此外,由于 P1B 型 ATP 酶具有转运重金属离子的独特功能,因此它们具有与之相适应的一些重要特点,如:(1)在跨膜区有与金属结合的位点,起到对金属离子进行识别并进行跨膜转运的重要作用;(2)N-末端和 C-末端的金属结合结构域具有高度保守的 C<sub>xx</sub>C 基序,该结构既不影响重金属与跨膜转运位点结合,又能够调控酶的周转率(Argüello 等,

2007)。

不同植物具有不同的 P1B 型 ATP 酶。拟南芥基因组中有 8 个编码 P1B 型 ATP 酶亚家族成员的基因,即所谓的 HMA 转运体 (AtHMA1-8) 的基因。这些转运体的结构、功能以及对金属离子转运的调控机制各不相同,但他们都能特异性地与某种金属离子结合并将其转运至细胞特定部位的靶蛋白上 (Baxter 等, 2003; Williams & Mills, 2005)。水稻基因组中有 9 个 P1B-type ATPases 基因,而大麦中有 10 个。

AtHMA1-4 能够特异性转运二价阳离子,而 AtHMA5-8 则负责转运单价  $\text{Cu}^+$ 。根据氨基酸序列和拓扑学分析结果,P1B 型 ATP 酶可分为 6 个亚类。从拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (Tabata 等, 1997) 中克隆到的第一个成员为 PPA1 (AtHMA6) (P1B-type ATPase of *Arabidopsis* 1), 与蓝藻的 CtaA 蛋白同源。PAA1 定位在叶绿体外,Shikanai 等 (2003) 证明 PAA1 负责向叶绿体转运 Cu, 并为基质 Cu/Zn 超氧化物歧化酶 (Super Oxide Dimutase; SOD) 和类囊体腔一侧的蛋白质体蓝素提供辅助因子。paal 突变体叶绿素荧光值很高,可能是因为质体蓝素的功能缺陷导致光电子传递过程受损,在培养基中添加过量的 Cu, 这种表型会得以恢复。PAA2 (AtHMA8), 与 PAA1 (AtHMA6) 相似度最高,与蓝藻中 PacS 转运蛋白同源,位于类囊体膜,它可以叶绿体基质的  $\text{Cu}^+$  转运至类囊体腔并供应给质体蓝素。paal 和 paa2 两种突变体的表型可以通过分别在培养基中添加过量 Cu 而恢复,但在双突变体 paal/paa2 添加 Cu 后的表型仍不能恢复,因此,paal/paa2 双突变体对幼苗表现出致死效应 (Abdel-Ghany 等, 2005)。

拟南芥 AtHMA1 定位于叶绿体被膜,不含 MxCxxM N-端  $\text{Cu}^+$  结合框但其 N 端具有组氨酸富集区,表明它主要是转移  $\text{Cu}^{2+}$  而非  $\text{Cu}^+$ 。hma1 突变体的叶绿体 Cu 含量下降、叶绿体 Cu/Zn SOD 活性降低,但是质体蓝素含量正常,说明 AtHMA1 可以将二价的  $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Zn}^{2+}$  转移至质体的 Cu/Zn SOD 中。此外,在不利的日照条件下,植物中的 AtHMA1 也可能发挥特殊功能。

AtHMA7/RAN1 (Responsive to Antagonist; RAN1) 是在对乙烯拮抗剂反式环辛烯的反应异常的植物进行筛选时发现的,Cu 在乙烯信号转导通路中的重要作用可以用乙烯的受体属于 Cu 依赖蛋白

质来解释。在拟南芥中 RAN1 (AtHMA7) 是第一个被发现的重金属 ATP 酶。在非生物胁迫下植物激素乙烯是一个重要的信号分子,可以通过内质网上 Cu 的供应来参与乙烯信号转导。

AtHMA5 与 RNA1 (AtHMA7) 的同源性最高,受到 Cu 胁迫的特异性诱导。T-DNA 插入突变体 hma5 对 Cu 高度敏感,其根中积累的 Cu 含量远高于野生型植株,说明 AtHMA5 在 Cu 的跨膜转运及 Cu 解毒过程中起重要作用。这个表型恰恰与 COPT1 反义转基因植株的表型相反,说明 COPT1 和 AtHMA5 分别负责 Cu 的吸收和排出过程。同时 AtHMA5 的过表达植株能够增强 Cu 胁迫下植株对 Cu 的解毒功能。

### 3 铜分子伴侣 (Copper chaperones)

铜分子伴侣是一类新的低分子量金属受体蛋白。常存在于细胞质中并具可溶性,能够将 Cu 转运至特殊的受体及 Cu 依赖酶 (Huffman & O' Halloran, 2001)。在大多数真核生物中 Cu 伴侣是保守的。在酵母中,P 型 ATP 酶转运蛋白 Ccc2p 能够与 Cu 伴侣 Antioxidant1p (Atx1) 互作,将 Cu 转运至 Ccc2p 上。拟南芥中有两个与酵母 ATX1 伴侣同源的蛋白,分别为 CCH (Copper Chaperone) 和 ATX1 (Andrés-Colás 等, 2005)。CCH 具有 ATX1-型金属伴侣家族的结构特征,如典型的赖氨酸残基、 $\beta\alpha\beta\beta\alpha\beta$  折叠结构以及 N-末端的 MxCxxC  $\text{Cu}^+$  结合框。此外,CCH 的 C 末端还具有一个使之区别于非植物来源的 ATX1-型伴侣蛋白的特殊结构,暗示这一区域可能具有特殊的调控作用。CCH 和 ATX1 都能够互补酵母 atx1 突变体的功能并可与 AtHMA5 氨基端反应。在氧化胁迫、衰老或 Cu 缺乏时 CCH 的表达会上升,同时在感染了灰葡萄孢菌的番茄中也发现了 CCH 伴侣蛋白的表达,表明 Cu 稳态与植物的防御反应具有一定相关性。

COX17 分子伴侣与酵母中 COX17 的相似性较高,介导 Cu 向线粒体的转运,进而参与细胞色素 C 氧化酶复合体的装配 (Balandin and Castresana, 2002)。COX17 可能通过这种方式增强一些对生物和非生物胁迫条件下细胞器正常功能的保持所必需的特异性酶的活性。

CCS 基因与酵母的 Ccs1p/Lys7p 基因同源,其编码的蛋白可以通过蛋白与蛋白的相互作用将 Cu 转移至 Cu/Zn SOD。在番茄 (LeCCS) (Zhu 等, 2000)、拟

南芥(Wintz & Vulpe, 2002)、马铃薯(*Solanum tuberosum*; StCCS)(Trindade 等, 2003)、玉米(ZmCCS)(Ruzsa & Scandalios, 2003)和大豆(GmCCS)中都发现有 CCS 基因。据推测 AtCCS 有一个叶绿体靶向序列, 在细胞质和质体均有定位, 因此 AtCCS 可以将 Cu 转运至细胞质及叶绿体的 Cu/ZnSOD 酶上。

#### 4 ZIP(ZRT, IRT-like proteins)转运蛋白家族

ZIP(ZRT, IRT-like proteins; ZIP)蛋白属于二价金属离子转运蛋白, 能够将金属离子转运至细胞质进而维持离子平衡(Puig 等, 2007)。这类蛋白包含 8 个跨膜(TM)结构域, 并在 TM3 和 TM4 之间有一个富含组氨酸的可变环。植物中的 IRT1(Iron-Regulated Transporter 1)是 ZIP 家族中最具代表性的成员。AtIRT1 是拟南芥根表主要的 Fe 转运蛋白, 缺 Fe 时主要依靠该蛋白对 Fe 进行吸收。与此类似, 水稻 OsIRT1 在植物缺 Cu 时也有着相似的功能。拟南芥 ZIP 家族有 14 个成员(Maser 等, 2001), AtZIP2 和 AtZIP4 可以互补酵母 Cu 和 Zn 的转运突变体(Wintz 等, 2003)。拟南芥遭受 Cu 和 Zn 缺乏时, AtZIP2 和 AtZIP4 的表达上调, 但在 Fe 缺乏时 AtZIP2 和 AtZIP4 的表达不变。现已有证据表明 AtZIP2 可能参与了 Cu 的吸收和转运过程。

#### 5 麦根酸和烟酰胺(Mugineic acid 和 nicotianamine)

植物中存在大量小分子量有机分子, 它们作为金属离子的配体或螯合剂, 对植物中的金属离子进行吸收和转运, 从而调节金属离子在植物体内的平衡, 提高植物对金属的耐性。麦根酸(MA)和烟酰胺(NA)是两种重要的、参与多种金属如 Cu、Fe、Mn、Ni 或 Zn 的转运过程的有机物。烟酰胺可以与 Mn、Fe、Co、Zn、Ni 和 Cu 形成稳定的复合物。金属-烟酰胺复合物在 pH6.5 时最稳定, 也说明烟酰胺可以作为大多数金属离子的协同螯合剂, 但 Cu-烟酰胺复合物却是在弱酸条件下最稳定, 它的这一特性暗示了在质外体, 如木质部中可能存在 Cu-烟酰胺复合物。最早对烟酰胺合成缺陷的番茄 chloronerva 突变体的研究表明, 该突变体表现出缺 Fe 和缺 Cu 的症状, 如叶脉间失绿。之后用烟酰胺缺陷的烟草(*Nicotiana* sp.)植

株进行研究发现, 烟酰胺对叶脉与脉间组织之间金属离子的转运很重要。因为烟酰胺合成酶(NAS)可以催化 S-腺苷-L-甲硫氨酸合成烟酰胺, 所以当缺乏 Cu、Fe 或 Zn 时, 根和茎中的烟酰胺合成酶基因(NAS)的表达就会上调。将大麦 NAS 基因在烟草中过表达后可以提高叶和花中的 Cu、Fe 和 Zn 含量以及花粉和种子中的 Fe 和 Zn 含量, 这进一步表明烟酰胺在这些金属的转运过程中起作用(Takahashi 等, 2003)。这些结果也与烟酰胺在韧皮部可以与 Cu、Fe、Zn 结合, 在木质部可以与 Cu、Zn 结合, 并将金属离子从根部转运至地上部的研究相吻合(Von Wiren 等, 1999)。Cu-烟酰胺复合物在木质部汁液 pH5~6 的条件下非常稳定也与此相符。

#### 6 结论

铜(Cu)对维持植物体内正常新陈代谢和植物体的生长发育有非常重要的意义, 因此, 有关 Cu 对植物生理生化特性、形态学和效应方面的研究也积累了大量资料。近年来, 随着相关 Cu 转运蛋白以及分子伴侣的不断发现, 有关 Cu 动态平衡的调控机制的研究也取得了一定进展, 同时, 对 Cu 转运蛋白的功能、表达模式和特异性膜结合位点及相关基因的研究和鉴定将会为植物的耐性机制提供可靠的依据。相信随着分子生物学等现代技术的发展, 在植物、动物和微生物中均能够获得许多金属转运和修复蛋白(张艳等, 2006; 房茜等, 2007), 通过对这些蛋白的功能进行解析, 可进一步完善对 Cu 在植物体内的吸收、运输和积累机制的了解。同时也可以通过基因激活或敲除的手段改良植物对重金属的耐性或富集能力, 将现代分子生物学理论和基因工程技术应用于植物修复, 为 Cu 污染土壤的修复提供理想的植物材料。

总之, 关于 Cu 在植物体内的吸收、转运以及动态平衡的问题还需要做进一步的深入研究。比如, 目前已发现多个参与调节 Cu 动态平衡的基因家族, 但是对这些基因的编码蛋白的结构和功能研究得还很少。这些蛋白大多定位于细胞膜或细胞器膜上, 对这些膜蛋白的研究还存在一定困难。因此对参与 Cu 动态平衡的调节过程的蛋白与蛋白间的识别及互作机制进行研究就显得尤为重要。

#### 参考文献:

Abdel-Ghany SE, Muller-Moule P, Niyogi KK, et al. 2005. Two

- P-type ATPases are required for copper delivery in *Arabidopsis thaliana* chloroplasts[J]. *Plant Cell*, **17**:1—19
- Andrés-Colás N, Sancenón V, Rodríguez-Navarro S, et al. 2005. The *Arabidopsis* heavy metal P-type ATPase HMA5 interacts with metallochaperones and functions in copper detoxification of roots[J]. *Plant J*, **45**:225—236
- Argüello JM, Eren E, Gonzalez-Guerrero M. 2007. The structure and function of heavy metal transport P1B-ATPases[J]. *Bio-metals*, **20**:233—248
- Axelsen KB, Palmgren MG. 2001. Inventory of the superfamily of P-type ion pumps in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, **126**:696—706
- Balandin T, Castresana C. 2002. AtCOX17, an *Arabidopsis* homolog of the yeast copper chaperone COX17[J]. *Plant Physiol*, **129**:1 852—1 857
- Baxter I, Tchieu J, Sussman MR, et al. 2003. Genomic comparison of P-type ATPase ion pumps in *Arabidopsis* and rice[J]. *Plant Physiol*, **132**:618—628
- Brun LA, Mailliet J, Hinsinger P, et al. 2001. Evaluation of copper availability to plants in copper-contaminated vineyard soils[J]. *Environ Pollut*, **111**:293—302
- Fang Q(房茜), Li P(李鹏), Yin LP(印莉萍). 2007. Transporter system and regulation of copper in yeast and plants(酵母和植物中铜的转运系统及其调控)[J]. *Chin Bull Bot(植物学通报)*, **24**:807—815
- Huffman DL, O'Halloran TV. 2001. Function, structure, and mechanism of intracellular copper trafficking proteins[J]. *Annu Rev Biochem*, **70**:677—701
- Kuper J, Llamas A, Hecht HJ, et al. 2004. Structure of the molybdopterin-bound Cnx1G domain links molybdenum and copper metabolism[J]. *Nature*, **430**:803—806
- Li HJ(李红敬), Xie SX(谢素霞), Li TY(李天煜). 2003. Effects of enriched-copper on *Spirodela polyrhiza*(铜对紫背浮萍的影响)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **23**:362—366
- Liu J(刘军), Xie JM(谢吉民), Wang Q(王谦). 2008. Research advances in copper pollution in soil(土壤中铜污染研究进展)[J]. *J Anhui Agric Sci(安徽农业科学)*, **36**:7 423—7 424
- Maser P, Thomine S, Schroeder JI, et al. 2001. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, **126**:1 646—1 667
- O'Halloran TV, Culotta VC. 2000. Metallochaperones, an intracellular shuttle service for metal ions[J]. *J Biol Chem*, **275**:25 057—25 060
- Petris MJ. 2004. The SLC31(Ctr) copper transporter family[J]. *Eur J Appl Physiol*, **447**:752—755
- Puig S, Andrés-Colás N, García-Molina A, et al. 2007. Copper and iron homeostasis in *Arabidopsis*: responses to metal deficiencies, interactions and biotechnological applications[J]. *Plant Cell Environ*, **30**:271—290
- Rodríguez FI, Esch JJ, Hall AE, et al. 1999. A copper cofactor for the ethylene receptor ETR1 from *Arabidopsis*[J]. *Science*, **283**:996—998
- Ruzsa SM, Scandalios JG. 2003. Altered Cu Metabolism and Differential Transcription of Cu/Zn Sod Genes in a Cu/ZnSOD-Deficient Mutant of Maize; Evidence for a Cu-Responsive Transcription Factor[J]. *Biochemistry*, **42**:1 508—1 516
- Sancenón V, Puig S, Mira H, et al. 2003. Identification of a copper transporter family in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Mol Biol*, **51**:577—587
- Shikanai T, Muller-Moule P, Munekage Y, et al. 2003. PAA1, a P-type ATPase of *Arabidopsis*, functions in copper transport in chloroplasts[J]. *Plant Cell*, **15**:1 333—1 346
- Tabata K, Kashiwagi S, Mori H, et al. 1997. Cloning of a cDNA encoding a putative metal-transporting P-type ATPase from *Arabidopsis thaliana*[J]. *Biochim Biophys Acta*, **1326**:1—6
- Takahashi M, Terada Y, Nakai I, et al. 2003. Role of nicotianamine in the intracellular delivery of metals and plant reproductive development[J]. *Plant Cell*, **15**:1 263—1 280
- Tian SK(田生科), Li TX(李廷轩), Peng HY(彭红云). 2006. Mechanisms of copper uptake, transportation and detoxification in plants(植物对铜的吸收运输及毒害机理研究进展)[J]. *Chin J Soil Sci(土壤通报)*, **37**:387—394
- Trindade LM, Horvath BM, Bergervoet MJE, et al. 2003. Isolation of a gene encoding a copper chaperone for the copper/zinc superoxide dismutase and characterization of its promoter in potato[J]. *Plant Physiol*, **133**:618—629
- Von Wirén N, Klair S, Bansal S, et al. 1999. Nicotianamine chelates both FeIII and FeII. Implications for metal transport in plants[J]. *Plant Physiol*, **119**:1 107—1 114
- Williams LE, Mills RF. 2005. P1B-ATPases—an ancient family of transition metal pumps with diverse functions in plants[J]. *Trends Plant Sci*, **10**:491—502
- Wintz H, Fox T, Wu YY, et al. 2003. Expression profiles of *Arabidopsis thaliana* in mineral deficiencies reveal novel transporters involved in metal homeostasis[J]. *J Biol Chem*, **278**:47 644—47 653
- Wintz H, Vulpe C. 2002. Plant copper chaperones[J]. *Biochem Soc Trans*, **30**:732—735
- Yen MR, Tseng YH, Saier Jr MH. 2001. Maize Yellow Stripe1, an iron-phytosiderophore uptake transporter, is a member of the oligopeptide transporter (OPT) family[J]. *Microbiology*, **147**:2 881—2 883
- Zhang Y(张艳), Yang CP(杨传平). 2006. Study advances of metallothionein(金属硫蛋白的研究进展)[J]. *Mol Plant Breed(分子植物育种)*, **4**:73—78
- Zhao Y(赵艳), Xu YC(徐迎春), Chai CC(柴翠翠). 2010. Effect of Cu<sup>2+</sup> stress on the growth and physiological properties of *Typha angustifolia*(铜胁迫对狭叶香蒲生长及生理特性的影响)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **30**:367—372
- Zhu H, Shipp E, Sanchez RJ, et al. 2000. Cobalt(2+) Binding to Human and Tomato Copper Chaperone for Superoxide Dismutase; Implications for the Metal Ion Transfer Mechanism[J]. *Biochemistry*, **39**:5 413—5 421