

文章编号: 1000-5692(2007)02-0225-06

植物磷酸运转器的结构与功能研究进展

郑炳松, 黄有军, 王正加, 褚怀亮, 黄坚钦

(浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 磷酸运转器作为调节植物光合产物运转的关键蛋白之一, 一直是光合作用研究的重要内容, 且多集中在对其运转的生理生化功能的研究。总结了不同类型植物的质体中磷酸运转器的基因结构及其特性, 同时也比较了它们的功能。磷酸运转器由核 DNA 编码, 分子量约为 36 000 D。不同的磷酸运转器起源于同一祖先, 后相续进化而形成。同一植物不同的基因编码不同的磷酸运转器。 C_3 植物的磷酸运转器调节磷酸(P_i)、磷酸二羟丙酮(DHAP)和 3-磷酸甘油酸(3PGA)之间的反向交换运输, 而 2-磷酸甘油酸(2PGA)、磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)、葡萄糖-6-磷酸(G6P)很少或根本不被运输。 C_4 和 CAM 植物叶绿体中的磷酸运转器除了上面提到的代谢物以外还运输 PEP, 植物根质体中磷酸运转器也运输 G6P。植物同一片叶子不同的细胞具有不同的叶绿体磷酸运转器。表 1 参 36

关键词: 植物生理学; 质体; 磷酸运转器; 综述; C_3 植物; C_4 和 CAM 植物

中图分类号: S718.4; Q945 **文献标志码:** A

在光照条件下, 完整叶绿体能够利用光反应产生的三磷酸腺苷(ATP)和还原态烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NADPH), 将水、二氧化碳(CO_2)和磷酸(P_i)合成磷酸丙糖(TP)和氧气(O_2), 磷酸丙糖可以留在叶绿体中转变为淀粉, 参与基质中 P_i 的再循环; 也可以通过与外部 P_i 的交换, 输出到胞质中, 转化为蔗糖。磷酸丙糖的输出需要通过叶绿体内膜中专一的转运系统——磷酸运转器。磷酸运转器在光合作用中对碳源的分配起着重要作用^[1]。植物磷酸运转器由核 DNA 编码, 其前体的分子量大约为 44 000 D, 叶绿体吸收并去除 N-末端形成大约 36 000 D 的成熟蛋白, N-末端前序列, 又叫转运肽, 主要起到将磷酸运转器靶向叶绿体膜的作用^[1-3]。磷酸运转器将叶绿体中同化的碳源用于胞质中蔗糖的合成, 而在蔗糖合成期间产生的 P_i 进入叶绿体并用于光反应中 ATP 的合成。Laisk 和 Walker^[4] 曾证明光合作用和光合 CO_2 固定的速率受胞质中 P_i 浓度的调节。Hausler 等^[5,6] 利用转基因技术同样证明磷酸运转器限制蔗糖的合成速率、光合作用和光合 CO_2 固定的速率。Walters 等^[7] 和 Schneider 等^[8] 利用突变体技术, Lloyd 等^[9] 利用基因芯片技术证明, 磷酸运转器缺乏抑制淀粉的合成。因此磷酸运转器在连接叶绿体和胞质之间的代谢反应中起重要作用^[4]。

1 不同类型植物质体中磷酸运转器的基因结构

Flugge 等^[3] 从菠菜 *Spinacia oleracea*, Willey 等^[1] 从豌豆 *Pisum sativum*, Knight 等^[3] 从烟草 *Nicotiana*

收稿日期: 2006-05-11; 修回日期: 2006-12-15

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目(Y305314); 浙江省留学回国基金资助项目(2261000026)

作者简介: 郑炳松, 副教授, 博士, 从事植物分子生理生化等研究。E-mail: iambenson1999@yahoo.com.cn

©1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

tabacum^[3], Knappe 等^[10,11] 从拟南芥 *Arabidopsis thaliana*, Fischer 等^[12] 从玉米 *Zea mays*, Kikuchi 等^[13] 从日本水稻 *Oryza sativa* ssp. *japonica* ‘Nippombare’ 中分别分离出编码叶绿体内被膜中的磷酸运转器完整前体的 cDNA, 它们和线粒体或细菌转运蛋白的序列完全不同。

在拟南芥中共有 16 个磷酸运转器基因及其许多类似物, 属于代谢物转运亚家族。根据保守的启动子分析, 共有 *Lys-Arg*, *Lys-Ala-Gly*, *Lys-Asp* 和 *Lys-Thr* 4 种。通过底物结合位点分析, 这些蛋白在其跨膜的两侧都包含 Lys 残基^[4]。菠菜、豌豆和烟草磷酸运转器的前体蛋白分子量分别达到 44 234 D, 43 671 D 和 43 701 D, 彼此十分相近(约 44 000 D)。通过对这几种磷酸运转器的氨基酸序列的比较, 发现它们加工位点也十分相近。拟南芥、水稻、菠菜、豌豆和烟草的成熟蛋白(分子量为 36 000 D)也十分相似, 都有少许跨膜 α -螺旋(具有亲脂性), 形成能够允许底物穿过的亲水孔道。氨基酸序列比较分析表明, 马铃薯 *Solanum tuberosum* 的磷酸运转器与小麦 *Triticum aestivum* 的具有 69% 的同源性, 烟草的磷酸运转器和豌豆的具有 89% 的氨基酸同源性, 和菠菜的有 86% 的同源性。测定发现菠菜和豌豆叶绿体中磷酸运转器蛋白质结构具有 87% 的同源序列, 另外有 5% 的氨基酸具有保守性。姜华武等^[15] 从水稻 *Oryza sativa* 种子中克隆到一个磷酸运转器基因, 其分子量约为 42 000 D, 等电点为 9.7, 它与玉米的具有 91% 的氨基酸同源性。马铃薯、菠菜、小麦、玉米、拟南芥、烟草和豌豆氨基酸序列比较分析表明, 它们具有 78% 的同源性。因此, 可以得出这样的假设: 不同的磷酸运转器起源于同一祖先, 后相续进化而成的。

2 C₃ 植物叶绿体的转运

磷酸、磷酸丙糖和 3-磷酸甘油酸(3PGA)运转器, 简称为磷酸运转器, 它在叶绿体的被膜中起主要的转运功能。转运蛋白是叶绿体被膜中最大的蛋白部分, 在 C₃ 植物菠菜中占总被膜蛋白的 15%。磷酸运转器运输的底物彼此竞争。Fliege 等^[16] 的研究表明, 菠菜中磷酸运转器可以和 P_i 或者第 3 位碳原子连有磷酸基的三碳复合物[如 3PGA, 磷酸二羟丙酮(DHAP)]结合; 而与第 2 位碳原子连有磷酸基的三碳复合物[如 2-磷酸甘油酸(2PGA), 磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)]却很少有互作; 己糖磷酸[如葡萄糖-6-磷酸(G6P)]根本不被转运(表 1)。磷酸运转器有许多功能, 它通过改变磷酸在叶绿体膜内外的分配, 使 DHAP(蔗糖合成的前体)、3PGA(提供硝酸盐同化的碳的骨架)等光合产物从叶绿体中输出。它也能使 DHAP 和 3PGA 穿梭, 把胞浆 NADH-甘油醛磷酸脱氢酶和磷酸甘油酸激酶联系起来; ATP 和还原态烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NADH)可以间接地从基质中运输到胞浆, 然而在某种程度上还不能确定这种穿梭所起的作用; NADH 也能够通过苹果酸-草酰乙酸(OAA)穿梭从叶绿体中输出, 线粒体 ATP 合成比光合磷酸化更有利于提供胞浆 ATP 的需要, 或者把非光合磷酸化烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADP)-磷酸甘油醛(GAP)脱氢酶联系起来。光合电子传递可以维持胞浆 NADP 系统处于还原状态, 以满足生物合成的需要^[17], 而胞浆 NADPH 也是一个线粒体氧化磷酸化的底物。离体植物线粒体在外加 NADH 和 NADPH 作用下, 都有很高的呼吸速率^[18]; 然而, 在活体中外加 NADPH, 线粒体氧化比外加 NADH 更高, 因为在叶片中胞浆 NADPH 水平非常高, 而胞浆 NADH 远低于线粒体氧化的米氏常数(K_m 值)。所以, DHAP 和 3PGA 的穿梭有助于氧化还原当量从叶绿体转运到线粒体中。Walters 等^[7] 对拟南芥磷酸丙糖磷酸运转器(TPT)突变体的研究表明, 与野生型相比, TPT 的突变增加了淀粉的合成, 从而降低糖分从叶绿体中输出。然而, 在高光强作用下, 淀粉合成的能力非常有限。因此, 叶绿体磷酸库缺少, 导致电子传递受限制, 光合速率下降, 植物生长延缓。Sun 等^[19] 在小麦中的研究表明, 磷酸运转器是通过己糖激酶依赖途径受到葡萄糖调控的。5 mmol·L⁻¹ 葡萄糖强烈抑制磷酸运转器的表达。当己糖激酶活性被抑制时, 葡萄糖对磷酸运转器的表达很少有抑制作用。水稻叶绿体中磷酸运转器在源组织中表达, 表明磷酸运转器在调节糖类代谢中起到关键的作用^[20]。

3 C₄ 植物叶绿体中的转运

C₄ 植物有 2 种不同的固定 CO₂ 的细胞类型: 叶肉细胞和维管束鞘细胞。在 C₄ 植物玉米中, CO₂ 通过 PEP 羧化酶的作用在叶肉细胞中固定, 结果 OAA 降解为苹果酸而进入维管束鞘细胞, 脱羧产生

CO₂，进入 Calvin 循环^[21]。在叶绿体中，丙酮酸通过专一磷酸运转器——二羧酸运转器进入叶肉细胞中，在丙酮酸-磷酸双激酶的作用下转变为 PEP^[21]。C₄ 途径的功能表明 PEP 从叶肉细胞叶绿体中输出和 Pi 从叶肉细胞叶绿体中输入。因为玉米维管束鞘细胞缺少 PS II 活性，所以 CO₂ 固定所需的还原当量必须通过专一磷酸运转器调节，从叶肉细胞叶绿体中释放。

Gross 等^[23]研究了玉米叶肉细胞叶绿体中磷酸运转器的动力学特性。与菠菜叶绿体相比，C₄ 植物叶肉细胞叶绿体也运输 PEP。通过测定 Pi 转运的 *K_m* 值发现叶绿体中 PEP，TP，3PGA 的抑制常数(*K_i* 值)较一致，说明 PEP，TP，3PGA 和 Pi 都通过同一种运转器运输(表 1)。

Gross 等^[23]还比较了菠菜和玉米叶肉细胞叶绿体 Pi 吸收的竞争性抑制特性，发现玉米叶肉细胞中磷酸运转器蛋白对代谢的亲性和高于菠菜一个数量级。菠菜磷酸运转器只接受 Pi 和 3PGA，第 2 个碳原子上连有磷酸基的三碳复合物只能少量被运输。相反，这些复合物被 C₄ 植物玉米叶肉细胞磷酸运转器所转运，2PGA 和 PEP 的 *K_i* 值分别为 0.073 和 0.086 mmol·L⁻¹。很明显，2 种磷酸运转器的底物结合位点完全不同(表 1)。

通过光照与预先装载 Pi 处理研究玉米叶肉细胞叶绿体中磷酸运转器的动力学特性，可以看出，叶肉细胞预先装载 Pi 处理无论在光照下或在黑暗下都能增大最大酶促反应速度 *V_{max}*。另外，光照下 *V_{max}* 比黑暗下大，而 *K_m* 值不变，表明玉米叶肉细胞和 C₃ 植物相比倾向于更快地释放内部的代谢物，主要原因可能是预先装载 Pi 补充内源底物库，从而增加磷酸运转器的转运活性。光照对 *V_{max}* 的同步影响可能是通过光照推动质子进入类囊体腔建立起来的一种离子梯度，便于 Pi 进入叶绿体，确切的功能还有待于进一步研究^[24]。

表 1 不同质体中磷酸运转器的特性

Table 1 The characteristics of the phosphate translocator in various plastids

质体	Pi 的 <i>K_m</i> 值/ (mmol·L ⁻¹)	<i>K_i</i> 值/ (mmol·L ⁻¹)				
		DHAP	3PGA	PEP	2PGA	G6P
菠菜叶片叶绿体	0.200	0.130	0.150	4.700	3.900	40.000
玉米叶片叶绿体	0.045	0.084	0.053	0.086	0.073	
豌豆根质体	0.180	0.110	0.310	0.200		0.330

具有明显特性的磷酸运转器也已在龙须海棠属 *Mesembryanthemum* 植物冰花 *M. crystallinum* 的叶绿体中发现^[25]。PEP 在黑暗中以明显较大的速度进入景天科型有机酸代谢(CAM)植物的叶绿体中。外加 PEP 可增大 Pi 吸收的起始速度，表明 PEP 吸收不是一个简单的扩散过程，其 PEP 和磷酸运转器的亲和性比 C₃ 植物菠菜大一个数量级，与 C₄ 植物的相近，而其 *V_{max}* 没有大的区别^[25]。与 C₄ 植物叶绿体一样，PEP 通过磷酸运转器运转与 Pi 和 3PGA 的运转相互竞争，这与菠菜和玉米的一致。而苹果酸和丙酮酸在叶绿体中对 PEP 吸收起始速度无影响，说明载体系统对 PEP，Pi，3PGA 和 TP 的吸收具有相对专一性^[25]。在 CAM 植物中，磷酸运转器呈现日变化，在光照下表达最高。CAM 经光照诱导后，PEP 磷酸运转器和 G6P 磷酸运转器转录水平明显增加，而磷酸丙糖磷酸运转器没有变化。葡萄糖的运转在光照结束黑暗开始时增加。PEP 磷酸运转器的主要功能是转运 PEP，通过磷酸丙酮酸双激酶作用从气孔中输出。G6P 磷酸运转器在光照下增加，表明植物需要更多的用于淀粉合成所需的 G6P(白天合成淀粉的主要底物)。在黑暗中，淀粉进行磷酸化，产物通过磷酸运转器输出。因此，在 CAM 植物中，磷酸运转器在合成淀粉中起到非常重要的作用^[26]。

Ohnishi 等^[27]从 C₄ 植物稷 *Panicum miliaceum* 中分离出叶肉细胞和维管束鞘细胞叶绿体，其转运研究表明，磷酸运转器在 2 种类型叶绿体中的动力学特性是不同的。光照在叶肉细胞中影响 *V_{max}* 和 *K_i*，而在维管束鞘细胞中无影响。3PGA 和 DHAP 在黑暗中对 Pi 吸收的竞争性抑制和它们对 PEP 吸收的竞争性抑制相差很大而在光照下很接近，说明 3PGA 和 DHAP 抑制 Pi 吸收在光照下比在黑暗下小，因此

K_i 更大, 光照能提高 $V_{\max}$ 1.2~2.8 倍。因为 K_m 和 K_i 在不同条件下都在变化, 因此用 K_i/K_m 来代替 K_i , 代表竞争性抑制剂结合磷酸运转器结合位点的相对亲和性。 K_i/K_m 增加, 亲和性下降。研究发现, 只有叶肉细胞中 3PGA 和 DHAP 的 $V_{\max}$ 和 K_i/K_m 在光照下增加, 表明它们在光照条件下与叶肉细胞磷酸运转器的亲和性下降。这些说明在植物一片叶子中不同细胞具有不同的叶绿体磷酸运转器。

4 非绿色植物组织质体中的转运

非绿色植物组织质体不同于依赖于碳水复合物的叶绿体, 因为很难为非绿色植物组织质体找到适合的运转方法。直到最近, 磷酸运转器是否在这些质体中起作用才被确定下来。Emes 和 England^[28] 成功地在发芽的豌豆根系中建立了一套适合质体转运的方法, 在豌豆中用³²P 全方位标记的磷酸被吸收进质体中, 这种吸收在磷酸丙糖存在的情况下会下降, 表明了类同于叶绿体中的磷酸运转器也在根系质体中起作用。

通过测定荧光标记复合物及其被其他复合物竞争性抑制的吸收浓度和反馈改变来研究 Pi 和磷酸复合物运输的特性^[29]。研究表明, 豌豆根系质体中包含磷酸运转器, 这些磷酸运转器类同于叶绿体磷酸运转器转运 Pi, DHAP 和 3PGA, 但不同的是它还能转运 G6P。水稻根质体中的磷酸运转器也运输 G6P^[15]。根质体和叶绿体之间磷酸运转器特性的不同引起它们在功能上的不同。根质体中磷酸运转器主要功能是还原硝酸盐, 它所需的氧化还原当量由氧化戊糖磷酸途径提供。在完整的根系质体中发现, 硝酸盐在 G6P 存在下显著下降^[30]。豌豆根质体^[28] 与小麦内胚乳质体^[24] 一样, 没有果糖-1, 6-二磷酸酶活性, 因此, 氧化戊糖磷酸途径的运行要求吸收 G6P, 释放 DHAP^[31]。

除了根质体磷酸运转器外, 其他非光合质体磷酸运转器的运转特性因为实验方法问题而很少了解。大豆 *Glycine max* 悬浮培养淀粉体的研究发现, 质体中 TP 是作为淀粉合成的凝胶体而吸收的^[32]。Jumet 等^[33] 对花椰菜 *Brassica oleracea* 芽质体的研究证明, 除了 TP 外, PEP 和 2PGA 也可能穿过质体被膜运输。Echeverria 等^[34] 认为, 尽管玉米种子中 DHAP 作为底物吸收进入淀粉体中, 但也包括淀粉、G6P 和果糖-1, 6-二磷酸 (F1, 6P)。通过¹⁴C 标记葡萄糖^[35] 来研究己糖磷酸被吸收进非绿色植物质体, 发现在小麦胚乳淀粉体中只有葡萄糖-1-磷酸 (G1P) 被大量标记^[36]。这些都表明磷酸运转器存在于所有的非绿色植物质体中。在某种程度上, 这些磷酸运输器彼此又相互不同, 是否存在只运转 G1P 的磷酸运转器, 有待于进一步的研究。

5 结论

综上所述, 磷酸运转器由核 DNA 编码, 分子量约为 36 000 D, 其前体分子量约为 44 000 D。不同的磷酸运转器可能起源于同一祖先, 后相继进化而形成。烟草、菠菜、豌豆、水稻和玉米等的叶绿体中磷酸运转器的前体蛋白质分子量、加工裂解位点和氨基酸序列都十分相近。根据磷酸运转器的运转特性, 不同质体内被膜上的磷酸运转器是不同的, 即使同一植物不同的基因编码不同的磷酸运转器。 C_3 植物叶绿体中的磷酸运转器主要运输 Pi, 3PGA 和 DHAP, 而 2PGA, PEP 和 G6P 很少或根本不被运输。 C_4 植物叶肉细胞和 CAM 植物叶绿体中的磷酸运转器具有很大的不同, 除了具有 C_3 植物叶绿体中磷酸运转器的功能外, 还能运输 PEP 和 2PGA。非绿色植物质体与绿色植物叶绿体内膜上的磷酸运转器运转特性也不同, 豌豆根质体中的磷酸运转器除了运转 Pi, DHAP 和 3PGA 外, 还能运输 G6P。植物同一片叶子不同的细胞具有不同的叶绿体磷酸运转器。光照能影响叶肉细胞中磷酸吸收的 $V_{\max}$ 和 K_i , 但不影响维管束鞘细胞中磷酸的吸收。

参考文献:

- [1] WILLEY D L, FISCHER K, WACHTER E, *et al.* Molecular cloning and structural analysis of the phosphate translocator from pea chloroplasts and its comparison to the spinach phosphate translocator[J]. *Planta*, 1991, **183**: 451—461.
- [2] FLUGGE U I, FISCHER K, GROSS A, *et al.* The triose phosphate-3-phosphoglycerate-phosphate translocator from spinach chloroplasts: nucleotide sequence of a full-length cDNA clone and import of the in vitro synthesized precursor protein into

- chloroplasts [J]. *EMBO J*, 1989, **8** (1): 39—46.
- [3] KNIGHT J S, GRAY J C. The N-terminal hydrophobic region of the mature phosphate translocator is sufficient for targeting to the chloroplast inner envelope membrane [J]. *Plant Cell*, 1995, **7** (9): 1421—32.
- [4] LAISK A, WALKER D A. Control of phosphate turnover as a rate-limiting factor and possible cause of oscillations in photosynthesis: a mathematical model [J]. *Proc R Soc Lond: B*, 1986, **227**: 281—302.
- [5] HAUSLER R E, SCHLIEBEN N H, NICOLAY P, *et al*. Control of carbon partitioning and photosynthesis by the triose phosphate/phosphate translocator in transgenic tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). I. Comparative physiological analysis of tobacco plants with antisense repression and overexpression of the triose phosphate/phosphate translocator [J]. *Planta*, 2000, **210** (3): 371—382.
- [6] HAUSLER R E, SCHLIEBEN N H, FLUGGE U I. Control of carbon partitioning and photosynthesis by the triose phosphate/phosphate translocator in transgenic tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). II. Assessment of control coefficients of the triose phosphate/phosphate translocator [J]. *Planta*, 2000, **210** (3): 383—390.
- [7] WALTERS R G, IBRAHIM D G, HORTON P, *et al*. A mutant of *Arabidopsis* lacking the triose-phosphate/phosphate translocator reveals metabolic regulation of starch breakdown in the light [J]. *Plant Physiol*, 2004, **135** (2): 891—906.
- [8] SCHNEIDER A, HAUSLER R E, KOLUKISAOGLU U, *et al*. An *Arabidopsis thaliana* knock-out mutant of the chloroplast triose phosphate/phosphate translocator is severely compromised only when starch synthesis but not starch mobilisation is abolished [J]. *Plant J*, 2002, **32**: 685—699.
- [9] LLOYD J C, ZAKHLENIUK O V. Responses of primary and secondary metabolism to sugar accumulation revealed by microarray expression analysis of the *Arabidopsis* mutant *pho3* [J]. *J Exp Botany*, 2004, **55**: 1 211—1 230.
- [10] KNAPPE S, FLUGGE U I, FISCHER K. Analysis of the plastidic phosphate translocator gene family in arabidopsis and identification of new phosphate translocator-homologous transporters, classified by their putative substrate-binding site [J]. *Plant Physiol*, 2003, **131**: 1 178—1 190.
- [11] KNAPPE S, LOTTGERT T, SCHNEIDER A, *et al*. Characterization of two functional phosphoenolpyruvate/phosphate translocator (PPT) genes in *Arabidopsis*-AtPPT1 may be involved in the provision of signals for correct mesophyll development [J]. *Plant J*, 2003, **36**: 411—420.
- [12] FISCHER K, ARBINGER B, KAMMERER B, *et al*. Cloning and in vivo expression of functional triose phosphate/phosphate translocators from C₃- and C₄-plants: evidence for the putative participation of specific amino acid residues in the recognition of phosphoenolpyruvate [J]. *Plant J*, 1994, **5** (2): 215—226.
- [13] KIKUCHI S, SATOH K, NAGATA T, *et al*. Collection, mapping and annotation of over 28 000 cDNA clones from Japonica rice [J]. *Science*, 2003, **301**: 376—379.
- [14] KNAPPE S, FLUGGE U I, FISCHER K. Analysis of the plastidic phosphate translocator gene family in *Arabidopsis* and identification of new phosphate translocator-homologous transporters, classified by their putative substrate-binding site [J]. *Plant Physiol*, 2003, **131**: 1 178—1 190.
- [15] JIANG H W, DIAN W M, LIU F Y, *et al*. Cloning and characterization of a glucose 6-phosphate/phosphate translocator from *Oryza sativa* [J]. *J Zhejiang Univ Sci*, 2003, **4** (3): 331—335.
- [16] FLIEGE R, FLUGGE U I, WERDAN K, *et al*. Specific transport of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate and triose phosphates across the inner membrane of the envelope in spinach chloroplasts [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1978, **502** (2): 232—247.
- [17] KEELING P L, WOOD J R, TYSON R H, *et al*. Starch biosynthesis in developing wheat grain [J]. *Plant Physiol*, 1988, **87**: 311—319.
- [18] MOILLER I M. NADH dehydrogenases in plant mitochondria [J]. *Physiol Plant*, 1986, **67**: 517—520.
- [19] SUN J Y, CHEN Y M, WANG Q M, *et al*. Glucose inhibits the expression of triose phosphate/phosphate translocator gene in wheat via hexokinase-dependent mechanism [J]. *Int J Biochem Cell Biol*, 2006, **38** (7): 1 102—1 113.
- [20] TOYOTA K, TAMURA M, OH DAN T, *et al*. Expression profiling of starch metabolism-related plastidic translocator genes in rice [J]. *Planta*, 2006, **223** (2): 248—257.
- [21] 沈同, 王镜岩. 生物化学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1992: 483—485.
- [22] 曾广文, 蒋德安. 植物生理学 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 89—90.
- [23] GROSS A, BRUCKNER G, HELDT H W, *et al*. Comparison of the kinetic properties, inhibition and labelling of the phosphate

- translocators from maize and spinach mesophyll chloroplasts [J]. *Planta*, 1990, **180** (2): 262—271.
- [24] RUMPHO M E, EDWARDS G E. Characterization of DIDS inhibition of 3-PGA-Dependent O_2 evolution in isolated chloroplasts [J]. *Plant Physiol*, 1995, **78**: 537—544.
- [25] NEUHAUS H E, HOLTUM J A M, LATZKO E. Transport of phosphoenolpyruvate by chloroplasts from *Mesembryanthemum crystallinum* L. exhibiting crassulacean acid metabolism [J]. *Plant Physiol*, 1988, **87**: 64—68.
- [26] HAUSLER R E, BAUR B, SCHARTE J, *et al.* Plastidic metabolite transporters and their physiological functions in the inducible crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum* [J]. *Plant J*, 2000, **24** (3): 285—96.
- [27] OHNISHI J, FLUGGE U I, HELDT H W. Phosphate translocator of mesophyll and bundle sheath chloroplasts of a C_4 plant *Panicum miliaceum* L. identification and kinetic characterization [J]. *Plant Physiol*, 1990, **91**: 1 507—1 511.
- [28] EMES M J, ENGLAND S. Purification of plastids from higher plant roots [J]. *Planta*, 1996, **168**: 161—166.
- [29] BORCHERT S, GROSSE H, HELDT H W. Specific transport of phosphate, glucose 6-phosphate, dihydroxyacetone phosphate and 3-phosphoglycerate into amyloplasts from pea roots [J]. *FEBS Lett*, 1989, **253**: 183—186.
- [30] BOWSHER C G, HUCKLESBY D B, EMES M J. Nitrite reduction and carbohydrate metabolism in plastids purified from roots of *Pisum sativum* L. [J]. *Planta*, 1989, **177** (3): 359—366.
- [31] NIEWIADOMSKI P, KNAPPE S, GEIMER S, *et al.* The *Arabidopsis* plastidic glucose 6-phosphate/phosphate translocator GPT1 is essential for pollen maturation and embryo sac development [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (3): 760—775.
- [32] MACDONALD F D, APREES T. Enzymic properties of amyloplasts from suspension cultures of soybean [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1983, **755**: 81—89.
- [33] JOURNET E P, DOUCE R. Enzymic capacities of purified cauliflower bud plastids for lipid synthesis and carbohydrate metabolism [J]. *Plant Physiol*, 1985, **79**: 458—467.
- [34] ECHEVERRIA E, BOYER C D, THOMAS P A, *et al.* Enzyme activities associated with maize kernel amyloplasts [J]. *Plant Physiol*, 1988, **86**: 786—792.
- [35] HATZFELD W D, STITT M. A study of the rate of recycling of triose phosphates in heterotrophic *Chenopodium rubrum* cells potato tubers and maize endosperm [J]. *Planta*, 1990, **180**: 198—204.
- [36] TYSON R H, APREES T. Starch synthesis by isolated amyloplasts from wheat endosperm [J]. *Planta*, 1988, **175**: 33—38.

Function and structure of phosphate translocator in plant

ZHENG Bing-song, HUANG You-jun, WANG Zheng-jia, CHU Huai-liang, HUANG Jian-qin

(School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: As one of the key protein regulating translocation of photosynthetic products, the phosphate translocator (PT) is an important part in the photosynthesis research, especially focused on its physiological and biochemical function. This report gives an introduction of the gene structure and characteristics of the phosphate translocators, and also gives a comparison of the specificity of the phosphate translocators in various plastids. The phosphate translocator (molecular weight 36 kD) is encoded by nuclear DNA. The different translocators are derived from a common ancestor and are subsequently diversified. In a single plant, different genes encode different phosphate translocators. Whereas the phosphate translocator of the C_3 plant mediates a counter exchange between inorganic phosphate (P_i), dihydroxyacetone phosphate (DHAP), and 3-phosphoglycerate (3PGA), but seldom or not between 2-phosphoglycerate (2PGA), phosphoenolpyruvate (PEP), and glucose 6-phosphate (G6P), the phosphate translocators in chloroplasts from C_4 and CAM plants transport PEP in addition to the above mentioned three metabolites. In plastids from plant roots, the phosphate translocator also transports. There are different chloroplast phosphate translocators in different cells of one leaf. [Ch, 1 tab. 36 ref.]

Key words: plant physiology; plastid; phosphate translocator; review; C_3 plant; C_4 and CAM plants