

植物脂质转移蛋白

田爱梅^{1,2} 曹家树^{1*}¹浙江大学蔬菜研究所, 杭州 310029; ²三峡大学化学与生命科学学院, 宜昌 443003

摘要 脂质转移蛋白(lipid transfer proteins, LTPs)是植物生命活动中一类重要的活性蛋白质,在体外能够可逆地结合和转运多种脂质分子。目前已从多种植物中分离到LTPs基因。随着研究的深入,其不同水平的转录本在不同植物的不同发育阶段和生理条件下的不同组织中被发现,但LTPs体内确切的生理、生化功能和作用机制尚不明确。现介绍目前这一领域细胞与分子生物学方面的研究进展,并结合本课题组的研究结果进行了相关探讨,为进一步研究LTPs在植物生殖发育、抗性和防御反应及信号转导中的作用机制提供了新的线索。

关键词 脂质转移蛋白; 结构; 基因表达; 生物学功能

脂质转移蛋白(lipid transfer proteins, LTPs)广泛分布于植物、动物和微生物中,是植物生命活动中一类重要的活性蛋白质,占细胞可溶性蛋白的4%。其显著的结构特征是分子内有一个疏水孔穴。LTPs在体外能够可逆地结合和转运多种类型的疏水分子如脂肪酸、磷脂、糖脂、乙酰辅酶A/类固醇、芳香衍生物及角质单体等脂类复合物^[1]。目前已经从多种植物中分离到LTPs基因,这些植物包括玉米、小麦、大麦、高粱、水稻、花椰菜、青花菜、辣椒、豇豆、萝卜、百合、桃、蓖麻和拟南芥等,如在辣椒中已分离到6个LTPs基因,在拟南芥中已分离到15个LTPs基因,而近来对水稻全基因组序列的分析发现在水稻中存在53个非特异性脂质转移蛋白(non-specific lipid transfer proteins, nsLTPs)基因^[2,3]。尽管大多LTPs结合脂质是非特异的,但植物LTPs和哺乳动物LTPs间没有氨基酸序列相似性^[4]。LTPs基因属于一个小的多基因家族,由细胞壁分泌。不同的LTPs基因编码相似的蛋白质,同一家族不同的成员具有不同的表达模式,同时每个基因的表达模式受植物的生长发育阶段、解剖结构、生物或非生物胁迫的影响^[5]。因此,尽管LTPs的研究已将近30年,但有关LTPs在植物体内的具体的生理功能以及其结构与功能的关系仍不清楚。基于近年来不断增加的关于它们的结构、功能、基因表达及调控、体外功能的研究,LTPs很可能在植物的生命活动中行使着重要的生理、生化功能。全面深入地分析其结构、特性和时空表达模式可以进一步了解其抗性机制以及在授粉、受精和植物整个发育过程中的功能,也同时有利于对这种功能蛋白进行有效的调

控,为LTPs基因应用于农作物转基因工程、增强作物抗性、品质奠定基础。

本文主要介绍了LTPs的结构和分类、生化特性、定位及表达研究和它们主要的生物学功能。同时我们从白菜雄配子减数分裂的胞质分裂突变体(male meiotic cytokinesis, *mmc*)与其野生型植株花蕾差异表达的基因中,分离到一个LTPs基因*BcMF15*,这一研究结果将为研究LTPs在花粉发育中的功能提供新的思路。

1 植物LTPs的结构和分类

在高等植物中,LTPs具有低分子量、高的位置保守性的特点。典型的LTPs是由4个二硫键连接而成的 α 螺旋A-D(A, Cys3-Gly19; B, Gly25-Ala38; C, Arg44-Gly57; D, Leu63-Cys73)形成的肽链折叠结构,内部的疏水穴贯穿于整个分子,疏水穴的存在有利于它结合疏水配体(如酰基链、磷脂),并为配体的结合与释放提供信息。疏水穴结构上的可塑性使它们可容纳从C10-C18不同大小的配体^[4]。LTPs的等电点接近9,具有8个保守的半胱氨酸(Cys)位点,在N端具有典型的信号肽结构。植物LTPs一级结构在不同物种间的同源性相差较大,氨基酸序列同源性在30%~70%之间,如水稻LTPs与其他单子叶作物的LTPs相比较,同源性高的可达71%(玉米),低的仅43%(大麦)。尽管存在这种多态性,但它们都具有

收稿日期: 2008-01-21 接受日期: 2008-04-11

国家自然科学基金资助项目(No.30671426)

* 通讯作者。Tel/Fax: 0571-86971188, E-mail: jshao@zju.edu.cn

LTPs 的结构特点和特性^[6]。

LTPs 是一类小分子的碱性蛋白质,相对热、化学变性、酶的消化很稳定。在 4 °C 下存放数月后仍具有生物活性,95 °C 加热 5 min 后仍保持有转运脂质的活性,这与其具有 4 个二硫键有关^[7]。基于以上生化特征,其蛋白质的分离与纯化需要通过凝胶分子筛、离子交换层析、反向高压液相色谱等技术进行分离纯化^[8]。

根据它们的一级结构,LTPs 一般被划分为两大类:LTPI 和 LTPII。两类 LTPs 在 N 末端都具有信号肽,便于 LTPs 的定位。LTPI 定位于细胞壁,分子量约 10 kDa,有 90~95 个氨基酸,其二级结构由 4 个 α 螺旋和 1 个羧基尾巴构成。LTPII 分子量约 7 kDa,具有约 70 个氨基酸,LTPII 与 LTPI 具有基本相同的二级结构,用 X 光晶体学和核磁共振等技术发现 LTPI 和 LTPII 的三级结构是一个紧实的近球形结构。尽管这些不同植物来源的 LTPs 肽链一级结构的同源性有较大的差异,但它们所含的半胱氨酸的数目及位置却完全相同,而且碱性氨基酸如精氨酸和赖氨酸的位置也是相对保守的,但单、双子叶植物间 LTP 的精细结构又各有其特点^[9]。不像 LTPI 的隧道状疏水穴,LTPII 的疏水结构是一个三角形的盒,这个盒状结构具有比隧道状疏水穴更大的可塑性,这种可塑性赋予他们非特异性结合脂质的能力。疏水结构在布局上的变化控制了它们的脂质结合特性,如只有 LTPII 可以结合固醇。目前少数 LTPII 已从不同植物中分离并鉴定^[10]。在小麦中 LTPII 转运活性是 LTPI 的 5 倍,LTPII 与 LTPI 相比脂质转运活性效率的提高可能是由于疏水穴可塑性的增强,它们能够促进脂质分子的结合和释放^[11]。Han 等^[12]对玉米 LTPs 的晶体结构分析发现 LTPs 疏水通道的大小也受所结合配体大小的影响。

2 植物 LTPs 基因的定位和基因表达

LTPs 基因家族不同的成员表现出不同的表达模式。转录本和蛋白质主要位于表皮细胞层如叶和胚的表皮细胞层或果皮,还有维管系统^[13]或花药的绒毡层细胞^[14],在亚细胞水平 LTPs 主要位于质外体空间^[15]; LTPs 基因的表达有较强的发育和组织特异性,不同物种的 LTPs 基因的表达特点不尽相同。幼嫩组织比老化组织中表达要强。LTPs 的细胞内定位也较复杂,免疫定位研究表明 LTPs 存在于细胞壁上,并发现 LTPs 可能是一种分泌型蛋白,LTPs 在内质网中形成后全部进入内质网腔,并经高尔基体分泌到细胞

外,从而推论 LTPs 是一种胞外蛋白^[15~19]。Sterk 等^[20]对胡萝卜胚细胞培养过程中分泌的胞外蛋白 EP2 研究发现:EP2 属于 LTPs,且定位于细胞壁。EP2 基因在胚细胞、茎尖、发育的花,以及成熟种子的种皮和果皮中表达。基于蛋白质的定位和其表达模式,推测 EP2 可能涉及从胞外基质到角质合成位点运输角质单体的功能,这对形成胚的脂质层是非常必要的。Thoma 等^[21]在拟南芥中分离到 15 个 LTPs 基因并进行染色体定位,对其中 6 个 LTPs 基因的表达分析表明,这些基因分布于 1~3 个基因亚家族中,它们表达在花、角果和叶片中,在根中没有表达,而且发现在拟南芥正在发育的幼嫩组织中高表达,而在成熟组织中及花瓣和萼片的脱落区表达水平下降,认为这可能与 LTPs 具有沉积表皮物质的功能有关。Thoma 等^[19]研究还发现,LTPs 在拟南芥营养生长期表达在胚的表皮原细胞、维管组织、子叶尖端、茎尖分生组织和托叶中;在生殖生长期表达在嫩叶和茎的表皮细胞、花及花原基、角果、子房外壁、柱头、成熟花的花瓣、蜜腺的表皮层、萼片、花瓣和成熟角果的脱落区^[21]。在棉花纤维发育过程中,6~8 个 LTPs 相关基因在陆地棉基因组中已被分离鉴定,其中 *FSltp1*、*FSltp2*、*FSltp3* 的表达模式非常相似,它们在棉花的气生组织中均有转录本被发现,而且这 3 个 LTPs 基因属于同源基因^[22]。而在草莓中,LTPs 基因 *fxltp* 仅在草莓的花托和瘦果的表皮层细胞、胚乳周围的细胞层中表达^[23]。在青花菜中 LTPs 被发现参与了叶表皮蜡质的形成。在幼叶中高表达,含量达到了蛋白质含量的 50%,随着叶片老化,表达水平下降到 4%。上述研究结果表明 LTPs 可能参与了转运角质单体以及叶的延伸和蜡质的形成。Botton 等^[24]从桃的外果皮分离到的 *Pp-LTP1* 表达在花瓣、萼片、雄蕊、果实发育中后期的外果皮,在中果皮中没有表达;从子房中分离到 *Pp-LTP2* 表达在早期阶段的外果皮和在未受精的子房中,在受精 4 周后的子房中表达下降,同时发现 *Pp-LTP1* 可受外源病原菌的诱导而使表达信号增强。

此外,LTPs 能够对环境变化作出应答,干旱、寒冷、盐胁迫、细菌和真菌病原物的感染以及一些信号分子如脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、乙烯等^[25]。在番茄的 LTPs 基因被发现对盐胁迫有响应之后,好几个来自不同植物胁迫诱导下的 LTPs 基因已被分离鉴定^[26]。小麦 *TaLTP1* 的转录本在水胁迫条件下上调,通过不同浓度的聚乙二醇(polyethylene glycol,

PEG)、NaCl、生长调节剂(如 SA、乙烯利)、过氧化氢、受伤处理, 小麦 *TaLTP1* 和 *TaLTP2* 高度表达在维管束和花冠层之间^[27]。Buhot 等^[28]发现茉莉酸(JA)与烟草 *LTP1* 结合能显著提高 LTPs 与质膜受体的特异性和亲和力, 从而提高其抗菌活性。通过农杆菌介导的瞬时表达试验分析发现辣椒 *LTPIII* 的表达强烈受烟草假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. *Tabaci*)和乙烯、水杨酸、过氧化氢的诱导。大麦 *LTP4* 基因的转录本在接种真菌病原物 12 h 后上调 9 倍, 而且这些 LTPs 以高浓度分布于植物的表面和维管组织中, 能够抑制敏感病原菌的生长。在烟草和拟南芥中过量表达 *LTP2* 增强了对烟草假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. *Tabaci*)和番茄细菌性叶斑病菌(*Pseudomonas syringae* pv. *Tomato*)的抗性。此外 Jang 等^[29]发现 LTPs 对小麦瘿蚊具有抗性, 并通过原位杂交分析表明小麦 *TaLTP3* 在韧皮部和维管组织的表皮层表达并受 SA、乙烯利、过氧化氢、伤害所诱导, 但不能被茉莉酸甲酯诱导。

综上所述, 不同植物不同发育阶段和生理条件下的不同组织中, LTPs 基因的转录本和表达水平各不相同。这进一步说明了 LTPs 在植物的生长发育中可能具有重要的生物学功能。

3 植物 LTPs 基因启动子的分离和表达分析

在利用基因工程发展抗病植物、进行作物改良时, 由于组成型启动子驱动的基因会在植物各组织中有不同程度表达, 这样就会在植物体内产生大量异源蛋白质或代谢产物, 影响了植物正常的代谢活动, 因而不利于植物的生长发育。而内源的物种特异启动子可以在植物特定的组织和发育阶段表达感兴趣的基因^[30]。因而近年来人们高度重视从植物本身克隆内源性组织、器官特异启动子, 以更好地调控植物基因表达。

目前, 多个 LTPs 的启动子被分离, 其活性已经被分析。研究发现^[31-33], 水稻 *LTP1* 的启动子在真菌病害的诱导下, 在其营养器官和生殖器官中都有表达。油菜 *BnLTP* 启动子能够通过病毒侵染调节在叶表皮中的表达水平。小麦 *TaLTP1* 启动子在干旱和盐胁迫下能够特异表达^[34]。Jung 等^[26]发现辣椒 *CaLTPIII* 的启动子区存在许多抗性响应元件: 如低温响应元件(LTRE-1)、干旱响应元件(DPBF)、病原物响应元件(W-box)、乙烯响应元件(ERE box)、水

胁迫元件(MYB), 这些研究结果表明 LTPs 对病原物的侵染和低温、干旱的胁迫具有防御功能。Canevascini 等^[32]对烟草 *LTP1* 启动子活性分析表明烟草 *LTP1* 主要表达在成熟气生组织的表皮层, 但在幼嫩组织中表达在茎尖和花分生组织, 启动子在幼嫩的根表皮中也有表达。这些结果表明 LTPs 高度表达在植物易受病原物攻击的部位, 这与它的植物防御功能相一致。

棉花 *LTP3* 的启动子特异表达在腺毛中^[35]。小麦 6 个 *TaLTP* 的启动子在水稻营养器官中表达在叶和根的维管组织中, 而花期只有 *TaLtp9.4α* 的启动子在花粉囊的表皮细胞中有活性, *TaLtp7.1a*、*TaLtp9.2d*、和 *TaLtp9.4a* 的启动子在胚的角质鳞片和籽粒的外果皮表达, *TaLtp7.2a*、*TaLtp9.1a*、*TaLtp9.3e* 的启动子表达在胚角质鳞片的维管束中。这 6 个启动子活性的多样性表明了这些 LTPs 基因具有不同的功能^[36]。马铃薯 LTPs 基因的启动子表达在苗期节间周围的韧皮部和块茎相关组织中, 而且马铃薯 LTPs 基因在块茎化过程中表达量达到了最高^[37]。Linnestad 等^[38]发现大麦 *LTP1* 的启动子特异表达在种子成熟和萌发过程中的糊粉层; 拟南芥 *LTP12* 启动子在花药发育的单核和二核花粉阶段特异表达, 并已进一步定位在绒毡层^[40]。这些不同植物 LTPs 启动子的分离和鉴定对进一步研究 LTPs 基因的表达调控方式、机制具有重要意义, 也为 LTPs 基因的特异表达奠定了基础。

4 植物 LTPs 的生物学功能

LTPs 是一类重要的生物活性蛋白质, 这类蛋白质在不同植物发育的不同时期在抗性和发育方面行使着重要的生理功能, 最初人们认为它的主要功能是在膜的合成过程中参与胞内脂质流的传递, 具有结合并转运脂质的特性, 然而 N 端信号肽的发现和胞外定位的研究证实了它们并非脂质流的传递所必需, 越来越多的研究表明, LTPs 可能在植物的生长和发育过程中具有极其重要的生物学功能。

4.1 抗性和防御功能

LTPs 是在高等植物中广泛存在的一类小分子碱性蛋白, 属于阳离子抗菌肽。在植物抵抗和适应胁迫环境中有着重要的作用, 如水胁迫、重金属处理、寒冷、干旱或病原物侵染和盐胁迫等都会诱导 LTPs 基因的表达, 而且个体的表达水平与植株的生长阶段、组织类型及作用因素有着密切关系^[2], Oda 等^[40]发现小麦 LTPs 可作为 α 淀粉酶的抑制剂而具有抗虫活

性;在植物防御反应方面,通过把大麦 LTPs 基因转入拟南芥和烟草中发现,转基因拟南芥和烟草对病原物的抵抗能力增强。在番茄中转 LTPs 基因的植株与对照相比,对烟草假单胞菌造成的坏死损害下降到 61%~81%,在拟南芥中下降了 22%~38%,同时这些转基因植株也表现出对干旱和盐胁迫较强抗性。这些研究结果充分表明了 LTPs 有对生物和非生物胁迫的防御功能。由于体外的抗菌活性和能被多种生物和非生物胁迫诱导, LTPs 对植物的防御机制被认为可能是由于能够与生物膜相互作用——直接作用可能是它们本身固有的抗生素特性和表皮细胞层的定位,同时通过形成角质机械障碍而形成间接的防御体系。目前越来越多的研究表明, LTPs 与植物的抗逆和防御功能有关^[41-43]。因而我们可以通过植物体内过量表达外源基因,使植物体内的 LTPs 增加,以增强其对生物与环境胁迫的抗性,从而对增加作物的产量提供最直接的帮助。作为一种能使植物适应生物与非生物胁迫环境的基因,应用前途十分广泛,有必要深入研究。

4.2 生殖发育方面的功能

Foster 等^[44]发现 LTPs 与另一个大分子蛋白质一起能够促进百合离体条件下花粉管和柱头基质的黏附、花粉的水合、引导花粉管的伸长。随后 Crossley 等^[45]对百合绒毡层特异的 cDNA 文库的差异筛选中分离出 16 个花药发育特异的 cDNA 片段,原位杂交和定位分析表明在绒毡层特异表达蛋白中存在非特异性 LTP 基因。Park 等^[46]也认为 LTPs 是百合花粉在体外黏附到柱头基质的必需物质之一。在油菜中绒毡层和小孢子特异表达的 LTPs 可能参与了雄性生殖器官中沉积花粉壁发育所需物质的功能^[44]。Ariizumi 等^[39]发现拟南芥 *LTP12* 表达在花粉发育的单核和二核花粉阶段,并进一步定位在绒毡层,它的功能被认为在花粉发育过程中从绒毡层到花粉外壁传递脂质。此外在水稻和桃的生殖器官中也存在 LTP 基因的特异表达^[24,36]。有关这方面的机制的探讨将会对 LTPs 这一重要生物活性蛋白质的分子机制的研究产生积极影响。

我们从白菜核雄性不育 *mmc* 突变体与其野生型植株花蕾差异表达分析中,发现了一个推定的 LTPs 基因 *BcMF15*,并进一步分离了其启动子序列。该基因与拟南芥的 LTPs 基因有 88% 的序列相似性,且具有 LTPs 典型的结构特征。该基因在白菜野生型植株 1~5 级花蕾和嫩角果中特异表达,而在 *mmc* 突变

体没有任何表达^[47],这表明它与白菜花粉发育密切相关。花粉的萌发涉及花粉黏附到柱头表面、花粉的水合作用以及花粉管的伸长,已经有较多研究表明 LTPs 与花粉的萌发有关^[39,44-46]。但目前国内外关于 LTPs 在花粉发育过程中的确切功能尚无定论。有关白菜雄性不育相关基因 *BcMF15* 在花粉发育中的具体功能的深入研究正在进行。

4.3 LTPs 与信号转导

植物系统性获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)是植物抵御病原物攻击、实现自我保护的重要信号转导系统。近来拟南芥的 LTPs 已经被建议可以作为一种运动信号进入植物维管系统响应系统获得抗性^[48]。Neumann 等^[49]发现拟南芥 LTP1 能以钙独立的方式束缚于钙调素上,钙调素的结合区位于 LTPs 的第 69~80 个氨基酸处,这个区域在植物 LTPs 中是高度保守的,表明 LTPs 是一个新的钙调素结合蛋白家族,它的功能可能由钙调素通过信号转导所介导。Maldonado 等^[50]通过筛选根癌农杆菌 T-DNA 标签系列在 SAR 中特异应答的拟南芥突变体中得到了一个对假单胞菌具有局部抗性的诱导抗性缺陷型 *dir1-1*,其中 *dir1-1* 编码 LTPs,因此推定 DIR1 与获得性 LTPs 相互作用促进了长距离的信号转导,进而表现为对病原体的抗性。可见 LTPs 可作为 SAR 基因编码的抗菌肽,也具有钙调素的结合特性^[51]。越来越多的研究表明转脂蛋白抗性机制可能是多途径、多层次的,可能存在一个复杂的信号转导网络,这样,植物在抵抗病原物进攻时可及时做出有效应答,其机制还有待进一步研究。

4.4 其他功能

尽管 LTPs 在植物体内具体的生理生化功能尚不清楚,但广泛报道的表皮层的定位和这些蛋白质由细胞壁所分泌支持了它们涉及沉积角质单体的假说;此外 nsLTPs 也涉及细胞程序性死亡,它们可以保护活细胞免受蛋白酶的水解^[52]; LTPs 作为一种食物过敏原,对热、化学变性、蛋白酶等处理表现相对稳定,这种理化特性能使它们能以免疫的形式进入哺乳动物的肠道内引起过敏。目前已发现油菜 LTPs 可作为一种潜在的花粉过敏原^[53,54]。

综上所述,不同的 LTPs 具有不同的生物学功能。目前认为它们主要涉及角质合成,用以调节脂质储藏的分解代谢的 β 氧化,体细胞胚胎形成,植物信号转导、参与植物有性生殖、花粉发育、对病原物的防御以及对生物和非生物胁迫的应答,但体内

确切的生理功能尚不明确。

5 展望

近年来关于LTPs的研究进展迅速,但仍存在许多问题需要深入。例如,有关LTPs结构和功能的关系的报道相对较少;在功能方面,主要集中于抗性研究;LTPs的抑菌活性的分子机制以及抑菌活性与转脂功能之间的关系尚不清楚;LTPs基因的信号转导模式及植物发育方面的相关功能尤其是这类蛋白质在植物授粉、受精过程中的作用及功能分析有待于深入研究。

介于LTPs能够刺激不同脂质分子在体外膜间的转移,它们能够抑制细菌和真菌病原物,在暴露的表皮和维管系统高浓度的分布以及可以对病原物的侵染作出响应,并可能在SAR的信号转导网络中行使重要的功能,因而被认为是植物重要的防御蛋白。在植物生殖发育方面,随着研究的深入,人们发现LTPs与花粉的发育密切相关,有关花粉发育机制的研究一直是国内外发育生物学领域的一个热点,因此LTPs在花粉发育中的功能研究也必将成为一个新的亮点。尽管有关LTP分子机制的研究信息目前还有限,但这些重要的实验结果仍为阐明其作用机制提供了新的依据。近来反义RNA技术已成为研究基因功能及调控的主流,所以我们可以利用反义RNA技术从反向遗传学的角度分析LTPs基因的调控现象,这将对进一步揭示其分子机制,促进LTPs基因相关生物学功能的研究具有重要意义。

参考文献(References)

- [1] Carvalho Ade O *et al.* *Peptides*, 2007, **28**: 1144
- [2] Liu K *et al.* *Planta*, 2006, **223**: 672
- [3] Arondel V *et al.* *Plant Sci*, 2000, **157**: 1
- [4] Rueckert DG *et al.* *Chem Phys Lipids*, 1990, **56**: 1
- [5] Li AL *et al.* *Agric Sci China*, 2006, **5**: 241
- [6] Takishima K *et al.* *Eur J Biochem*, 1988, **177**: 241
- [7] 张明永等. *生物化学与生物物理进展*, 2000, **27**: 244
- [8] 李诚斌等. *生物技术通报*, 2006, **6**: 19
- [9] 刘晓斐等. *植物学报*, 1999, **41**: 736
- [10] Marion D *et al.* *Biotechnol Adv*, 2007, **25**: 195
- [11] Castro MS *et al.* *J Chromatogr B Analyt Technol Biomed Life Sci*, 2003, **794**: 109
- [12] Han GW *et al.* *J Mol Biol*, 2001, **308**: 263
- [13] Buhtz A *et al.* *Planta*, 2004, **219**: 610
- [14] Vrinten PL *et al.* *Plant Mol Biol*, 1999, **41**: 455
- [15] Kader JC. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, **47**: 627
- [16] Kader JC. *Trends Plant Sci*, 1997, **2**: 66
- [17] Sossountzov L *et al.* *Plant Cell*, 1991, **3**: 923
- [18] Bernhard WR *et al.* *Plant Physiol*, 1991, **95**: 164
- [19] Thoma S *et al.* *Plant J*, 1993, **3**: 427
- [20] Sterk P *et al.* *Plant Cell*, 1991, **3**: 907
- [21] Thoma S *et al.* *Plant Physiol*, 1994, **105**: 35
- [22] Orford SJ *et al.* *Biochim Biophys Acta*, 2000, **1483**: 275
- [23] Yubero-Serrano EM *et al.* *J Exp Bot*, 2003, **54**: 1865
- [24] Botton A *et al.* *Plant Sci*, 2002, **163**: 993
- [25] Jung HW *et al.* *Plant Cell Environ*, 2003, **26**: 915
- [26] Jung HW *et al.* *Plant Sci*, 2006, **170**: 258
- [27] Jang CS *et al.* *Plant Sci*, 2004, **167**: 995
- [28] Buhot N *et al.* *Mol Biol Cell*, 2004, **15**: 5047
- [29] Jang CS *et al.* *Plant Sci*, 2005, **168**: 1319
- [30] 路静等. *自然科学进展*, 2004, **14**: 856
- [31] Guiderdoni E *et al.* *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 683
- [32] Canevascini S *et al.* *Plant Physiol*, 1996, **112**: 513
- [33] Sohal AK *et al.* *Plant Mol Biol*, 1999, **41**: 75
- [34] Jang CS *et al.* *Plant Sci*, 2004, **167**: 995
- [35] Liu HC *et al.* *Biochim Biophys Acta*, 2000, **1487**: 106
- [36] Boutrot F *et al.* *Planta*, 2007, **225**: 843
- [37] Horvath BM *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **129**: 1494
- [38] Linnestad C *et al.* *Plant Physiol*, 1991, **97**: 841
- [39] Ariizumi T *et al.* *Plant Cell Rep*, 2002, **21**: 90
- [40] Oda Y *et al.* *Biochemistry*, 1997, **36**: 13503
- [41] Thoma S *et al.* *Plant Physiol*, 1994, **105**: 35
- [42] Jung HW *et al.* *Plant Cell Environ*, 2003, **26**: 915
- [43] 葛晓春等. *生物工程学报*, 2002, **18**: 167
- [44] Foster GD *et al.* *Plant Sci*, 1992, **84**: 187
- [45] Crossley SJ *et al.* *Planta*, 1995, **196**: 523
- [46] Park SY *et al.* *Plant Cell*, 2000, **12**: 151
- [47] Tian A *et al.* *Mol Biol Rep*, 2007, Epub ahead of print
- [48] Park SY *et al.* *Plant Mol Biol*, 2003, **51**: 183
- [49] Neumann GM *et al.* *Plant Sci*, 1995, **107**: 129
- [50] Maldonado AM *et al.* *Nature*, 2002, **419**: 399
- [51] 谢万钦等. *自然科学研究进展*, 2006, **16**: 928
- [52] Eklund DM *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **132**: 1249
- [53] Toriyama K *et al.* *FEBS Lett*, 1998, **424**: 234
- [54] Kader JC *et al.* *Eur J Biochem*, 1984, **139**: 411

Lipid Transfer Proteins in Plants

Ai-Mei Tian^{1,2}, Jia-Shu Cao^{1*}

(¹*Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China;* ²*College of Chemistry and Life Science, Three Gorges University, Yichang 443003, China*)

Abstract Lipid transfer proteins (LTPs) were a group of important active proteins in the living plant. According to recent studies, their function has been suggested to have a role in transferring diverse lipophilic compounds. Lipid transfer protein genes have already been isolated from a number of plants. Increasing researches showed different members of LTPs gene families exhibit a wide range of expression profiles throughout the developing plant. However, their precise biological function *in vivo* still remains controversial. In this review we presented recent information on cell and molecular biology integrating our own result of investigation. This study may also facilitate us to fully understand their mechanism on plant reproduction and development, resistance, adaptation to various environmental stresses and signal transduction.

Key words lipid transfer proteins; structure; gene expression; biological function

Received: January 21, 2008 Accepted: April 11, 2008

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No.30671426)

*Corresponding author. Tel/Fax: 86-571-86971188, E-mail: jshcao@zju.edu.cn