



专题与述评

植物 K⁺ 吸收转运的分子机制研究进展

鲁黎明¹, 杨铁钊*

(河南农业大学农学院, 河南 郑州 450002)

摘要: K⁺ 在植物的生命活动中发挥着十分重要的作用。植物对 K⁺ 的吸收, 可分为高亲和吸收与低亲和吸收两个组分。在分子水平上, 高亲和吸收主要由 KUP/HAK/KT 及 HKT 家族的 K⁺ 转运蛋白来承担; 而 Shaker、KCO 等家族的 K⁺ 通道蛋白, 则主要在植物的低亲和吸收中发挥重要作用。在高等植物 K⁺ 吸收转运的分子机制的研究中, KAT1 及 AKT1 是两个最先克隆出来的 K⁺ 通道基因。植物中最先克隆出来的高亲和 K⁺ 转运体基因, 是小麦的 HKT1。在棉花的生长发育过程中, K⁺ 的作用十分关键。棉花的 K⁺ 转运蛋白 GhKT1 在棉纤维的发育中至关重要。综述了高等植物 K⁺ 吸收转运及调节的分子机制研究方面的最新进展, 并对研究的前景进行了展望。

关键词: K⁺ 转运体; K⁺ 通道; Shaker 家族; 分子机制; 进展

中图分类号: S562 **文献标识码:** A

文章编号: 1002-7807(2006)06-0379-07

Advances in Research of Molecular Mechanisms of Potassium Uptaking and Transportation in Plants

LU Li-ming¹, YANG Tie-zhao*

(Agronomy College of Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan Province 450002, China)

Abstract: Potassium plays a key role in the activity and development of plants. Potassium transportation in plants can be divided into two parts, high affinity and low affinity. At the molecular level, genes of KUP/HAK/KT and HKT families are essential for high affinity absorption, while K⁺ channel of Shaker and KCO families are responsible for low affinity activity. KAT1 and AKT1 are the first K⁺ channel genes cloned in plant, while HKT1 is the first K⁺ carrier gene cloned in wheat. K⁺ is also essential for the development of cotton (*Gossypium hirsutum*). The potassium transporter GhKT1 in cotton is critical for the process of cotton fiber elongation. In general, K⁺ channels function in millimol K⁺ concentration. However, AtAKT1, a member of Shaker family, can take its role in a wide range of external K⁺ concentrations, from micro-mole to milli-mole. Several independent experiments related to AtAKT1 knockout supported that AtAKT1 played a key role in Arabidopsis K⁺ nutrition. The cloning and functional analysis of AtAKT1 homologue genes, such as, SKT1, LKT1, MKT1, TaAKT1 and OsAKT1, indicated that AKT1 was essential for potassium uptaking and transportation in plant. In recent studies, the investigation of the changes of transcriptional level in response to the external K⁺ availability was largely used as a method to identify the functions of both K⁺ channels and transporters. AtAKT1 could be activated by K⁺ shortage, however, no transcriptional levels have been detected either using Northern Blot Analysis or Micro-array, providing that the regulations of

收稿日期: 2006-05-24

作者简介: 鲁黎明(1965-), 男, 在读博士; * 通讯作者: yangtiezhao@sina.com

基金项目: 国家烟草专卖局科技攻关项目(19980664)

AtAKT1 occur at post-transcriptional level. *AtKC1*, a member of Shaker family, could not function as a channel protein alone, but could physically interact with *AtAKT1*. In response to K^+ deficiency, *AtKC1* could be temporally activated. Therefore, it was believed that the regulation of *AtAKT1* was largely through the modulation of *AtKC1*. In Arabidopsis, genes from KUP/HAK/KT family did not likely answer low potassium stress at transcriptional level except *AtHAK5*, which was strongly induced by K^+ deficiency. During this process, NH_4^+ might play some roles in the signaling of plant K^+ status. Members from HKT family facilitated Na^+/Na^+ or K^+/Na^+ symport. Therefore, these transporters might take some roles in Na^+ uptake and recirculation. The complicated molecular mechanisms of K^+ uptake and transportation enabled plant to survive in the changing environment.

Key words: K^+ carrier; K^+ channel; Shaker family; molecular mechanism; advance

K^+ 是植物细胞中含量最丰富的阳离子, 在植物中含量很高, 可占到植物总干重的 10% 左右。在细胞的生命活动中, K^+ 发挥着许多重要的作用, 例如, K^+ 是 60 多种酶的活化剂; 参与植物的氮代谢及脂肪的代谢, 并在蛋白质合成中发挥重要功能; 参与渗透调节、中和阴离子的负电荷、控制细胞膜的极化; 促进光合作用及同化产物的运输, 以及增强植物抗逆性、提高作物产量、改善作物品质等。正是由于 K^+ 的重要的生理作用以及细胞膜对它的高度的通透性, 人们对其在植物中的吸收与运输机制进行了广泛而深入的研究。20 世纪 90 年代早期在拟南芥中所发现的两个 K^+ 通道, 是在植物中首先发现的矿物质离子运输系统, 也开创了植物 K^+ 运输分子机制研究的先河。自此, 一大批 K^+ 通道及转运体基因得到克隆, 植物 K^+ 运输分子机制的研究取得了很大进展。

1 K^+ 转运体基因的克隆概况

最先从植物中克隆出来的 K^+ 转运体基因, 是 1992 年在拟南芥中发现的 *AKT1* 和 *KAT1* 两个 K^+ 通道基因。这两个基因都是利用酵母钾营养缺陷体的功能互补法而克隆得到的。它们的发现, 使得人们对 K^+ 跨膜运转的分子机理的研究取得了突破性的进展。这两个基因与动物细胞 Shaker 家族的 K^+ 通道基因具有很高的同源性。随后, 一大批与 *AKT1*、*KAT1* 相关的 K^+ 通道基因被克隆出来。由于这些基因都与动物的 Shaker 家族具有相当高的同源性, 故而统称为植物的 Shaker 家族基因。20 世纪 90 年代末, 运用芯片技术, 在植物中发现了与动物的 K^+ 通道相似的 KCO 通道基因。在基因功能水平上, 利用不同的异源表达系统证实, 这些基因的确参与了植物对钾的吸收。

植物中克隆出的第一个高亲和 K^+ 吸收转运体基因, 是于 1994 年应用酵母钾营养缺陷体的功能互补法从小麦中克隆出来的 *HKT1*。随后, 运用不同的克隆策略, 同时发现了另外一个钾转运体基因家族, 即 KUP/HAK/KT 家族。

到目前为止, 已克隆得到的植物 K^+ 转运体基因主要可以分为两大类, 一类是 K^+ 通道基因, 另一类是高亲和 K^+ 吸收转运体基因。 K^+ 通道基因主要包含两个家族, 一个是 Shaker 家族; 另一个是 KCO 家族。高亲和 K^+ 吸收转运体基因也可分为两个家族, 其一是 KUP/HAK/KT 家族; 另一个是 HKT 家族。

2 K^+ 通道

2.1 Shaker 家族

与动物的 Shaker 通道相似, 植物的 Shaker 离子通道在结构上由四个亚基环绕着一个中心域排列而成。每个亚基的疏水区, 由六个跨膜区 (transmembrane segments, TMS) 组成, 其中, 第四个是基础残基的重复序列, 在功能上是电压的感应区。处于第五和第六 TMS 之间的高度保守的膜 loop (membranar loop) 部分, 称为 P (pore) 域 (domain), 构成了离子介导中心的部分选择性过滤区域。这个 loop 部分, 包含了 TxxTxGYGD 的序列, 而这个序列正是 K^+ 选择离子通道的标志性序列。在植物的 Shaker 家族里, 深入到胞质的 C 端的区域, 蕴藏着规律性的域, 形成了一个可能的环核苷酸结合区, 并且在 C 端的最远端, 形成了所谓的 K_{HA} 区 (该区富含疏水区及氨基酸残基)。在大多数通道里, 在推测的环核苷酸结合区和 K_{HA} 区之间, 有一个锚蛋白 (ankyrin) 域, 据推测, 它可能是一个与调节蛋白结合的区域^[1]。

拟南芥的 Shaker 家族基因, 是到目前为止在

植物中了解得最透彻的植物 K⁺ 吸收基因。KAT1 及 AKT1 是第一批从植物中克隆出来的 K⁺ 转运蛋白。两者都被更负的膜电位所激活,并且都对 K⁺ 具有高度的选择性。KAT1 是一个在保卫细胞特异表达的通道,并很可能介导了膨胀依赖调节的气孔开放的 K⁺ 的流动,而且其功能很可能是冗余的^[2]。AKT1 在根中表达,所发挥作用的外界 K⁺ 浓度 [K⁺]_o 的范围十分广泛,甚至包括了微摩尔级。AKT1 敲除突变体的生理特性表明,在拟南芥根中,AKT1 介导了一个对 NH₄⁺ 不敏感的 K⁺ 吸收系统的组分。当外界 K⁺ 浓度 [K⁺]_o 低时,只有在生长介质中含有 NH₄⁺ 时,AKT1 的敲除才会影响到植物对 K⁺ 的吸收。对经 K⁺ 饥饿的 AKT1-1 突变体及野生型植株进行的 Rb⁺ 的吸收试验,已证明了 AKT1 对 K⁺ 运输的作用。因而,Hirsch 等认为,AKT1 是植物 K⁺ 吸收的主要途径。在拟南芥中,AKT1 受外界低 K⁺ 的激活,可能是一种转录后的调节,因为无论是 Northern blot,还是芯片试验,都没有发现 AKT1 转录水平的变化^[3-4]。同样,在油菜中,也没有发现 AKT1 的同源基因受低 K⁺ 诱导时,其转录水平发生变化。以前的试验证明,AKT1 能与 AtKCl 形成异聚集体^[3,5]。最近的研究表明,在拟南芥中,AtKCl 受低 K⁺ 诱导时,有短暂的激活现象^[6]。因此,可以推断,AKT1 很有可能是通过与 AtKCl 的互作而被激活的。研究还发现,K⁺ 饥饿能增强小麦根质膜的内向整流电流。与拟南芥相比,这种受诱导增加的电流,与 Ta-AKT1 转录的增加相伴随^[7]。

在其它植物中,也有几个与 AKT1 同源的基因被克隆出来,如马铃薯的 SKT1,西红柿中的 LKT1,普通冰草中的 MKT1,小麦中的 Ta-AKT1^[7] 以及水稻中的 OsAKT1。

在花粉中表达的 Shaker 通道基因有 SPIK 及 AKT6。其中,SPIK 在花粉管的发育及花粉的竞争力方面发挥着重要作用^[8]。

在拟南芥中同属 Shaker 家族的 GORK,能被去极化所激活,并很可能与气孔关闭过程中 K⁺ 的外流有关^[9]。SKOR 也是拟南芥中 Shaker 家族的成员,在根皮层及薄壁细胞中表达,因而,SKOR 很可能参与了 K⁺ 在木质部的装载。试验的结果还证明,SKOR 与 GORK 能进行物理互作,并形成有一个有功能的异聚外向整流通道^[10]。

2.2 KCO(TPK)通道

根据疏水区组成的不同,KCO 通道蛋白可分为两个亚家族,即 KCO-1P 及 KCO-2P。KCO-2P 亚家族的成员,由 4 个 TMS 和 2 个 P 域组成。而 KCO-1P 的成员,则由 2 个 TMS 和 1 个 P 域组成。它们的 TMS 并非用来充当电压感应区。它们的核心区都有一个高度 K⁺ 渗透性的特征序列,并且在胞质的 C 末端,大多数都有可能的 Ca²⁺ 结合位点(1 到 2 个 EF 手形)^[11]。

在拟南芥中,KCO-2P 家族有 5 个成员,KCO-1P 家族仅有 1 个成员。1997 年,KCO1 最先从拟南芥中克隆出来,它属于 KCO-2P 家族,也是在植物中第一个被克隆的该家族基因。除了对 Ca²⁺ 敏感外,通过快速地、非 S 形动态的电流激活以及高的单通道电导,KCO1 能够在功能上与外向整流型的 Shaker 通道家族区别开来。KCO1 在植物的所有部分都有表达^[12],同时,GUS 染色的结果表明,AtKCO1 在有丝分裂旺盛的组织中也有表达。在亚细胞水平上,它被定位在液胞膜上^[12-13]。

最近的研究证实,该家族的有些成员,如 At-KCO4,并不具备外向整流 K⁺ 通道的功能,所以,该家族又被命名为 TPK (Tandem-Pore K⁺) 通道^[14]。在拟南芥 KCO/TPK 家族中,AtKCO1 及 AtKCO6 在根及叶中有强烈的表达^[13]。At-TPK4 在质膜上发挥功能,它可能在花粉管生长过程中参与 K⁺ 平衡及膜电位的调节^[14]。最近克隆出的该类通道基因有:雨树的 SPOCK1,马铃薯的 StKCO1 α 和 StKCO1 β ^[11]。

3 高亲和转运体

3.1 KUP/HAK/KT 转运体

植物中的 KUP、HAK 或 KT 等 K⁺ 转运体同源基因,形成了一个大的家族,即 KUP/HAK/KT 家族。该家族钾转运体蛋白的共同特征是具有 12 个跨膜区域(TMS),其 N-末端和 C-末端均位于胞内侧^[1]。该家族的基因所编码的多肽,与首次在大肠杆菌中发现的 K⁺ 转运体基因(KUP)及土壤酵母菌(*Schwanniomyces occidentalis*)中的 K⁺ 转运体基因(HAK1)具有同源性。大肠杆菌 KUP 转运体的 K_m 约为 0.37 mmol · L⁻¹,并且对 Rb⁺ 及 Cs⁺ 表现出相同的亲和性。分析表明,在细菌中,它所介导的 K⁺ 的运输同时伴随着 H⁺ 的转运^[15]。植物的 KUP 转运体首先从拟南芥及

大麦中克隆出来。

对拟南芥 KT/KUP/HAK 家族的 13 个基因在低钾条件下的反应进行的系统研究表明,对开花期的拟南芥植株而言,其 KT/KUP/HAK 家族基因的表达对生长介质中钾的状态变化不甚敏感^[16]。在正常供钾时, *AtHAK5* 在所有器官中的表达水平均比其它基因低 (*AtKT/KUP11* 除外)。但在缺钾处理 1 d 及 6 d 后, *AtHAK5* 的表达明显上调。当恢复供钾 6 h, 其表达迅速下调, 30 h 后 *AtHAK5* 的表达水平基本恢复正常。而在钾供应充足的生长介质中, *AtHAK5* 的表达水平则无改变。其后进行的一些相互独立的试验也表明, 在拟南芥对外界 K^+ 缺失的应答反应中, *AtHAK5* 的转录的确受到了激活^[6,17-18]。然而 Rubio 等人得出了与此截然相反的结果^[19]。这种不同主要是由于生长介质中 NH_4^+ 含量的高低所造成的^[16-18]。

对 K^+ 饥饿的拟南芥野生型植株及 *AtHAK5* 敲除突变体对 Rb^+ 吸收的分析表明, *AtHAK5* 在高亲和的浓度范围发挥作用, 其 K_m 为 $14 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[18]。与其功能相对应, *AtHAK5* 主要定位于根皮层及初生根的中柱中^[18]。作为对低 K 环境的一个应答, *AtHAK5* 的表达增高有可能是植物物种间的一种普遍的现象。到目前为止, 经试验证明受低 K^+ 环境诱导表达的 *AtHAK5* 的同源基因有: 大麦的 *HvHAK1*, 西红柿的 *LeHAK5*^[20] 及水稻的 *OsHAK1*^[21]。

大麦 *HvHAK1* 的 K_m 为 $27 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, 它可能是 Epstein 所提出的高亲和 K^+ 转运系统的一个组分。因此, 可将 *HvHAK1* 与和其同源性最高的拟南芥的 *AtHAK5* 及 *AtHAK7*、*AtKUP12* 与水稻的 *OsHAK1* 划分为第一个亚族^[19,21]。大麦的 *HvHAK2* 属于第二个亚族, 它介导了低亲和的 K^+ 转运, 其 K_m 可达 $5 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[19,22]。它在拟南芥中的同源基因包括 *AtKT1/KUP1*, *AtKT2/KUP2*, *AtKT3/KUP4*, *AtKT4/KUP3*, *AtHAK6* 及 *AtHAK8*。

3.2 HKT 转运体

HKT 转运体可能在所有的植物物种中都存在, 但它却不是—个大的家族, 在拟南芥中只有 1 个成员。HKT 类转运体的表达部位也有其特点, 迄今已认定的所有的 HKT 转运体, 在根中均有表达。根据序列分析的结果, 人们推测, 这类转运体可能是由细菌的 2TMS K^+ 通道进化而来

的。在大肠杆菌中利用抗原决定簇、糖基化位点及碱性磷酸酯酶报告基因相结合的方法, 对 *AtHKT1* 的拓扑学研究的结果证实, 在结构上, HKT 有由 8 个 TMS 和 4 个 P 组成型域 (指 4 个 1TMS-1P-1TMS 的重复结构) 组成的核心区, 同时, 有 4 个 P-loop 与一个中心 P 域相连^[11]。

植物的 HKT 转运体在酵母及爪蟾卵母细胞的不同表达说明, 这些转运系统可以同时介导离子的内流和外流。它们对 Na^+ 都表现出很高的通透性, 而对 K^+ 的通透性则根据转运体的种类及离子的条件而有所不同。例如, 在低的外界 K^+ 、 Na^+ 浓度下, *TaHKT1* 似乎是作为高亲和的 Na^+ / K^+ 同向转运体发挥作用。但在外界溶液的 Na^+ / K^+ 浓度比较高时, 它却是一个低亲和的 Na^+ / Na^+ 共运体。另一方面, 即使在较低的 Na^+ 浓度下, *AtHKT1* 对 K^+ 的通透性也不是非常强^[1]。

对 HKT 类转运体对 Na^+ 及 K^+ 通透性不同的研究发现, 在通透 K^+ 的 HKT/Trk/KtrB 转运体中, 所有的 P 域都有一个非常保守的甘氨酸残基。但在 *AtHKT1* 及 *OsHKT1* 中, 第一个 P 域的甘氨酸被丝氨酸所取代, 而这两个转运体对 K^+ 的通透性则非常弱。在 *AtHKT1* 及 *OsHKT1* 中, 相应的 S 到 G 的突变以及在 *TaHKT1* 中的相反的突变, 都证明了甘氨酸对 K^+ 通透性的作用^[23]。在 *TaHKT1* 中, P 域的其他部位的突变, 都表现出对 Na^+ 通透性降低。胞质第二与第三 TMS 连接处高电位区的剪切, 同样强烈地降低了对 Na^+ 的通透性^[24]。

首个从植物中克隆出来的该家族成员是小麦的 *HKT1*。它是一个 Na^+ / K^+ 共运体。由于表达反义 *HKT1* cDNA 的植株表现出较野生型更耐盐胁迫, 因而认为 *HKT1* 与 Na^+ 的运输有关^[25]。此后, 从其它植物中也克隆出来一批与 *HKT1* 同源的基因^[26]。水稻中有 9 个 *HKT1* 的同源基因^[27]。与此相比, 在拟南芥中只发现了 1 个与 *HKT1* 相关的基因^[12]。然而, 在拟南芥中 *HKT1* 的突变, 却抑制了 *sos1-1*, *sos2-1*, *sos3-1* 对 NaCl 的高度敏感性^[28-29]; *AtHKT1* 在 *sos3-1* 突变体的过表达则增强了突变体植株在低 K^+ 环境下对 Na^+ 的敏感性及植株的缺 K^+ 症状^[29]。尽管认为 *AtHKT1* 与 Na^+ 的吸收有关^[28], 然而对其表达模式及 *ATHKT1* 突变体的耐盐性及 Na^+ 的积累的分析却表明, *HKT1* 参与了 Na^+ 由韧皮

部从茎尖到根部的再循环^[30-31]。

此外,在植物中还发现了与 K⁺ 吸收运输有关的其它一些转运体,如,植物的环核苷酸门控通道 (CNGC) 家族、与动物的促离子型谷氨酸盐受体相关的一个多肽家族^[32] (在拟南芥中有 20 个该家族的成员)、CPA 家族、CHX 家族^[33]、KEA 家族及 LCT1 等。然而,目前对它们在植物 K⁺ 吸收转运中所发挥的作用还不清楚。

4 结语与讨论

近年来,高等植物 K⁺ 吸收及转运的分子机制研究取得了巨大进展。与 K⁺ 吸收及转运相关的新基因不断发现,对 K⁺ 的吸收及转运有了初步的了解。虽然在分子水平上,植物对 K⁺ 的吸收源于 K⁺ 转运体及通道的活动。然而,应当认识到植物对 K⁺ 的吸收、转运及调节是一个极其复杂的过程。

研究发现,有很多 K⁺ 的转运系统参与了根部 K⁺ 的吸收。在拟南芥中,K⁺ 选择性通道(由 AKT1 和 AtKC1 编码)及非选择性阳离子通道,可能还有高亲和 K⁺ 转运体,都存在于根部外围细胞质膜上并共同发挥作用。此外,4 个另外的根 KUP/HAK/KT 转运体也可能参与了根部的 K⁺ 吸收。在异源表达系统中,K⁺ 转运体所表现出的特性表明,在相同的外界 K⁺ 浓度范围内,K⁺ 转运体并不都发挥相同的作用,有些 KUP/HAK/KT 转运体介导高亲和吸收,而有些则介导低亲和 K⁺ 吸收(如大麦根中的 HAK2 转运体)^[34]。

由于植物许多重要的生理活动都需要 K⁺ 的参与,因而,在植物细胞中,[K⁺] 基本保持恒定,维持在 100 mmol · L⁻¹ 左右。然而,植物却生存在一个不断变化的环境之中。由于天气及农作活动的影响,土壤中的 K⁺ 含量,尤其是速效 K⁺ 的含量,则处于动态的变化之中。为适应这种变化,长期的进化使植物形成了一种能在变化的环境中摄取足量的 K⁺,以维持自身正常生命活动的复杂机制。在这种机制作用下,众多的 K⁺ 吸收与转运蛋白参与了植物对 K⁺ 吸收与转运过程。在某种情况下,可能某一类或几类基因起主导作用;而在另外的情况下,则可能由另外的几类基因发挥功能。同时,植物的 K⁺ 吸收转运体基因的功能是冗余的,甚至可能是重叠的或部分重叠的。这样就保证了植物在受到某种伤害,导致某一个

或几个 K⁺ 吸收转运体基因失活时,能够保证 K⁺ 的吸收与转运的正常进行,从而保证自身正常的生长与发育。

对棉花而言,K⁺ 也是极其重要的,在棉花的物质代谢及生长发育过程中发挥着十分关键的作用。缺 K⁺ 可导致棉花的叶面积系数下降、光合速率降低,干物质积累受到严重影响,导致棉花的早熟、产量降低、品质下降^[35]。GhKT1 是从棉花中克隆出来的一个 K⁺ 转运体基因。它与拟南芥的高亲和 K⁺ 转运蛋白的氨基酸序列有 67% 左右的同源性。研究发现,GhKT1 在棉纤维的发育中起着十分关键的作用。在棉花开花后 10 d,GhKT1 及蔗糖转运基因 GhSUT1 的表达量达到最大。其后,在这两个转运体所转运的 K⁺ 及蔗糖等渗透物质的作用下,棉纤维细胞迅速伸长,在开花后 16 d,其长度即达到 2.5~3.0 cm^[36]。

棉花同时还是一个较抗盐碱的作物,在对盐碱地进行农业开发的过程中,发挥着先锋作用。从已经克隆的 K⁺ 转运体基因的功能分析可以看出,KUP/HAK/KT 家族及 HKT 家族的基因对 K⁺、Na⁺ 都表现出一定的通透性。在 HKT 家族的 K⁺ 转运蛋白中,AtHKT1 只通透 Na⁺,而 EcHKT1、EcHKT2、OsHKT2 及 TaHKT1 则是 K⁺、Na⁺ 的共运体。因此,可以推测,在棉花中,一定存在一个与 HKT 家族基因通源性较高的 GhHKT 类基因。

随着棉花单产的提高、转基因抗虫棉在生产上的大面积推广应用以及 K⁺ 肥投入的不足,土壤中 K⁺ 的供应缺乏,从而导致棉花缺 K⁺ 的现象将会变得越来越普遍^[35]。因此,深入研究棉花对 K⁺ 的吸收与转运机制,对于提高棉花对 K⁺ 的利用效率,实现我国农业的可持续发展,无疑具有十分重要的意义。

参考文献:

- [1] ANNE-ALIÉNOR VÉRY, Hervé Sentenac. Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants [J]. Annu Rev Plant Biol, 2003, 54: 575-603.
- [2] SZYROKI A, Ivashikina N, Dietrich P, et al. KAT1 is not essential for stomatal opening [J]. Proc Natl Acad Sci, USA, 2001, 98: 2917-2921
- [3] PILOT G, Gaymard F, Mouline K, et al. Regulated expression of *Arabidopsis* Shaker K⁺ channel genes

- involved in K^+ uptake and distribution in the plant [J]. *Plant Mol Biol*, 2003, 51: 773-787.
- [4] MAATHUIS F J M, Filatov V, Herzyk P, et al. Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress [J]. *Plant J*, 2003, 35:675-692.
- [5] REINTANZ B, Szyroki A, Ivashikina N, et al. At-KC1, a silent *Arabidopsis* potassium channel α -subunit modulates root hair K^+ influx [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2002, 99:4079-4084.
- [6] SHIN R, Schachtman D P. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2004, 101: 8827-8832.
- [7] BUSCHMANN P H, Vaidyanathan R, Gassmann W, et al. Enhancement of Na^+ uptake currents, time-dependent inward-rectifying K^+ channel currents, and K^+ channel transcripts by K^+ starvation in wheat root cells [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122: 1387-1397.
- [8] MOULIN K, Very A-A, Gaymard F, et al. Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a Shaker K^+ channel in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 2002, 16:339-350.
- [9] IVASHIKINA N, Becker D, Ache P, et al. K^+ channel profile and electrical properties of *Arabidopsis* root hairs [J]. *FEBS Lett*, 2001, 508:463-469.
- [10] DREYER I, Poree F, Schneider A, et al. Assembly of plant Shaker-like Kout channels requires two distinct sites of the channel α -subunit [J]. *Biophys J*, 2004, 87:858-872.
- [11] MOSHELION M, Becker D, Czempinski K, et al. Diurnal and circadian regulation of putative potassium channels in a leaf moving organ [J]. *Plant Physiol*, 2002, 128:634-642.
- [12] CZEMPINSKI K, Frachisse J-M, Maurel C, et al. Vacuolar membrane localization of the *Arabidopsis* 'two-pore' K^+ channel KCO1 [J]. *Plant J*, 2002, 29:809-820.
- [13] SCHONKNECHT G, Spoomaker P, Steinmeyer R, et al. KCO1 is a component of the slow-vacuolar (SV) ion channel [J]. *FEBS Lett*, 2002, 511:28-32.
- [14] BECKER D, Geiger D, Dunkel M, et al. AtTPK4, an *Arabidopsis* tandem-pore K^+ channel, poised to control the pollen membrane voltage in a pH- and Ca^{2+} -dependent manner [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2004, 101:15621-15626.
- [15] ZAKHARYAN E, Trchounian A. K^+ influx by Kup in *Escherichia coli* is accompanied by a decrease in H^+ efflux [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2001, 204:61-64.
- [16] AHN S J, Shin R, Schachtman D P. Expression of KT/KUP genes in *Arabidopsis* and the role of root hairs in K^+ uptake [J]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 1135-1145.
- [17] ARMENGAUD P, Breitling R, Amtmann A. The potassium dependent transcriptome of *Arabidopsis* reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136:2556-2576.
- [18] GIERTH M, Maser P, Schroeder J I. The potassium transporter AtHAK5 functions in K^+ deprivation-induced high-affinity K^+ uptake and AKT1 K^+ channel contribution to K^+ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots [J]. *Plant Physiol*, 2005, 137:1105-1114.
- [19] RUBIO F, Santa-Maria G E, Rodriguez-Navarro A. Cloning of *Arabidopsis* and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells [J]. *Physiol Plant*, 2000, 109:34-43.
- [20] WANG Y H, Garvin D F, Kochian L V. Rapid induction of regulatory and transporter genes in response to phosphorus, potassium, and iron deficiencies in tomato roots [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1361-1370.
- [21] BANUELOS M A, Garcíadeblas B, Cubero B, et al. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130:784-795.
- [22] SENN M E, Rubio F, Banuelos M A, et al. Comparative functional features of plant potassium HvHAK1 and HvHAK2 transporters [J]. *J Biol Chem*, 2001, 276:44563-44569.
- [23] MASER P, Hosoo Y, Goshima S, et al. Glycine residues in potassium channel-like selectivity filters determine potassium selectivity in four-loop-per-subunit HKT transporters from plants [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2002, 99:6428-6433.
- [24] LIU W, Schachtman DP, Zhang W. Partial deletion of a loop region in the high affinity K^+ transporter HKT1 changes ionic permeability leading to increased salt tolerance [J]. *J Biol Chem*, 2000, 275: 27924-27932.
- [25] LAURIE S, Feeney K A, Maathuis F J M, et al. A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots [J]. *Plant J*, 2002, 32:139-149.

- [26] HORIE T, Schroeder J I. Sodium transporters in plants. Diverse genes and physiological functions [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136:2457-2462.
- [27] GARCIADIBLAS B, Senn M E, Banuelos M A, et al. Sodium transport and HKT transporters: the rice model[J]. *Plant J*, 2003, 34:788-801.
- [28] RUS A, Yokoi S, Sharkhuu A, et al. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na⁺ entry into plant roots [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 2001, 98:14150-14155.
- [29] RUS A, Lee Bh, Munoz-Mayor A, et al. AtHKT1 facilitates Na⁺ homeostasis and K⁺ nutrition in planta[J]. *Plant Physiol*, 2004, 136:2500-2511.
- [30] MASER P, Eckelman B, Vaidyanathan R, et al. Altered shoot/root Na⁺ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na⁺ transporter AtHKT1 [J]. *FEBS Lett*, 2002, 531:157-161.
- [31] BERTHOMIEU P, Conejero G, Nublat A, et al. Functional analysis of AtHKT1 in *Arabidopsis* shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance [J]. *EMBO J*, 2003, 22:2004-2014.
- [32] LACOMBE B, Becker D, Hedrich R, et al. The identity of plant glutamate receptors [J]. *Science*, 2001, 292:1486-1487.
- [33] CELLIER F, Conejero G, Ricaud L, et al. Characterization of AtCHX17, a member of the cation/H⁺ exchangers, CHX family, from *Arabidopsis thaliana* suggests a role in K⁺ homeostasis [J]. *Plant J*, 2004, 39:834-846.
- [34] ASHLEY M K, Grant M, Grabov A. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57 (2): 425-436.
- [35] 董合忠,唐 薇,李振怀,等. 棉花缺钾引起的形态和生理异常[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(3): 615-624.
- [36] RUAN Y L, Danny J L, Robert T F. The Control of Single-Celled Cotton Fiber Elongation by Developmentally Reversible Gating of Plasmodesmata and Coordinated Expression of Sucrose and K Transporters and Expansin[J]. *The Plant Cell*, 2001, 13:47-60. ●