

评述与展望

Reviews and Progress

植物 Shaker 家族钾离子通道研究进展

靳义荣^{1,2}, 刘好宝¹, 宋毓峰^{1,2}, 董连红^{1,2}, 白岩^{1,2}, 张良^{1,2}, 王倩¹

1. 中国农业科学院烟草研究所, 青岛, 266101

2. 中国农业科学院研究生院, 北京, 100081

✉ 通讯作者: wangqian2000_zb@163.com ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 49 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0049

收稿日期: 2012 年 07 月 11 日

接受日期: 2012 年 10 月 16 日

发表日期: 2012 年 11 月 10 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

靳义荣等, 2012, 植物 Shaker 家族钾离子通道研究进展, 分子植物育种(online) Vol.10 No.49 pp.1360-1368 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0049)

引用格式(英文):

Jin et al., 2012, Progress of shaker-like potassium channel family in plants, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.49 pp.1360-1368 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0049)

摘要 钾在植物体中发挥着重要的生理功能。钾离子的吸收与转运需要多种膜结合蛋白。其中, 钾离子通道是存在于植物细胞质膜或液泡膜上的跨膜蛋白, 介导着钾离子的跨膜转运。Shaker 家族钾离子通道是人们认识较早且研究较为深入的一类离子通道, 它在维持植物体内钾离子平衡等方面发挥重要作用。本文主要从钾离子通道的基本概况、调控机制及其研究方法等方面介绍植物的 Shaker 家族。

关键词 植物; Shaker 家族; 钾离子通道; 调控机制性

Progress of Shaker-like Potassium Channel Family in Plants

Jin Yirong^{1,2}, Liu Haobao¹, Song Yufeng^{1,2}, Dong Lianhong^{1,2}, Bai Yan^{1,2}, Zhang Liang^{1,2}, Wang Qian¹

1. Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao, 266101;

2. Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081

✉ Corresponding author, wangqian2000_zb@163.com; ✉ Authors

Abstract Potassium plays a major physiological role in plants. The absorption and distribution of K^+ within the plant require the presence of membrane-bound transport proteins. Potassium channel, one kind of transmembrane protein, mediates the membrane transport of K^+ . Shaker family potassium channel has advanced to the best understood transport protein in plants, which plays a crucial role in K^+ homeostasis in plant cells. This review focused on the general situation, regulation mechanism and research methods of potassium channels.

Keywords Plant, Shaker-like, Potassium channel, Regulation mechanism

研究背景

钾是植物生长发育所必需的矿质营养元素之一。钾离子在细胞内可作为 60 多种酶的活化剂, 参与蛋白质及糖类的合成, 同时也是构成细胞渗透势的重要组分。在生产上, 钾与农作物的产量及品质密切相关。因此, 深入研究钾元素的吸收、分配与利用具有重要的意义。

作为植物体中含量最丰富的一价阳离子, 钾离子广泛分布于植物的各组织器官中。早在二十世纪 60 年代, Epstein 等便提出, 植物细胞对钾的跨膜吸收机制主要有两种, 分别是高亲和性 K^+ 吸收系统(机制 I)和低亲和性 K^+ 吸收系统(机制 II)(Epstein et al., 1963)。高亲和性吸收系统是植物在低

钾浓度下的主要吸收途径, 是通过载体(高亲和 K^+ 转运体)介导的逆电化学势梯度的主动运输过程, 需要消耗能量; 低亲和性吸收系统则是植物在高钾浓度下的主要吸收途径, 是由通道蛋白调节的被动运输过程, 依赖细胞膜电势(Schroeder et al., 1984)。近年来, 随着电生理学技术及异源表达系统的应用, 人们对两个吸收系统进行了更为深入细致的研究, 发现植物中的钾吸收过程远复杂于上述简单的区分, 而仅就对 K^+ 亲和性来说, 这两种转运系统之间的差异并非预想中的那么明显, 有些钾离子通道蛋白也具有较高的 K^+ 亲和性(Dreyer and Uozumi, 2011)。

钾离子通道是低亲和性钾吸收系统中负责吸收钾元素的离子通道, 它是允许 K^+ 特异性通透质膜

的跨膜蛋白,也是离子通道中最庞大的家族。钾离子通道对通过的离子具有选择性,且有不连续的门控开关,可受调控。植物中发现的钾离子通道几乎全部是电压门控型通道。根据蛋白的结构与功能,植物钾离子通道可分为 Shaker、KCO 与 CNGC 三个家族,其中,Shaker 家族被认为是介导植物钾营养吸收、转运和细胞钾离子动态平衡过程的最为重要的钾离子通道蛋白(王毅等,2009)。本文主要从钾离子通道的基本概况、调控机制及其研究手段等方面介绍植物 Shaker 家族。

1 植物 Shaker 家族钾离子通道概述

最早的 Shaker 家族钾离子通道首先从果蝇中鉴定到。后来,人们先后从拟南芥、马铃薯、玉米等植物中获得这一类基因。与动物 Shaker 家族类似,植物中完整的 Shaker 钾离子通道含 6 个跨膜结构域(transmembrane segment, TMS),第 4 个 TMS 可感受跨膜的电压变化,从而控制通道的开合。第 5 与第 6 跨膜域之间的环状结构(P-loop)高度保守,是离子传导孔区。除跨膜结构域外,通道 C 端含有一个调节结构域,是调控离子通道活性的重要部位。4 个 Shaker 通道蛋白可形成异源四聚体,构成一个传导离子的中央孔道,允许单个 K^+ 通过。

1.1 植物 Shaker 家族钾离子通道的分类

Shaker 家族成员具有各自独立的表达模式,同时存在着生物物理学功能的差异。根据其电压依赖性、钾离子运输方向等差异,可分为 3 类:内向整流型、外向整流型及弱内向整流型。内向整流型钾离子通道为超极化激活的通道,介导钾离子从胞外向胞内;外向整流型钾离子通道在膜电位去极化时被激活,介导钾离子从胞内流向胞外;弱内向整流型钾离子通道,可介导钾离子的双向流动。

目前已经从十种植物中克隆得到三十多个 Shaker 家族基因。根据蛋白质序列、结构及功能,可将其细分为 Group I、Group II、Group III、Group IV 和 Group V 5 组。同组成员在蛋白表达、定位及生理功能等方面具有较高的相似性(见表 1)(Gambale and Uozumi, 2006)。

1.2 Shaker 家族的组织定位

Shaker 家族数量众多,其在植物中的分布也呈现多样性。有的 Shaker 蛋白仅存在于特定的植物器官,有的则广泛分布在植物的各个组织。其中,Group I 与 Group IV 主要存在于根中,Group II 主要存在

于叶片尤其是保卫细胞中。Group III 分布广泛,在韧皮部中表达尤为丰富。外向整流型 Group V 在根、茎及保卫细胞中均有存在(详见表 1)。

Group I 及 Group IV 中成员多在植物从土壤获取钾的过程中发挥作用。AKT1 是 Group I 的典型成员,也是研究较为深入的钾通道蛋白之一。它对 K^+ 具有双亲和性,是拟南芥根中负责钾吸收和转运的主要通道(Sentenac et al., 1992; Hirsch et al., 1998)。该基因主要分布于根的表皮、皮层、内皮层中,但在根的未分化细胞中还未检测到(Lagarde et al., 1996)。SKT1、AtKC1 在保卫细胞、胚轴及瘤状组织中表达(Zimmermann et al., 1998; Ivashikina et al., 2001; Szyroki et al., 2001; Philippar et al., 2004)。玉米的 ZMK1 和胡萝卜的 DKT1 基因除在根中表达外,也分别在玉米的胚芽鞘及胡萝卜的叶、茎尖、子叶等器官中检测到(Philippar et al., 1999; Fuchs et al., 2003; Formentin et al., 2004)。

Group II 中, KAT1、KAT2 和 KST1 主要在保卫细胞中表达,并与外向整流型通道 GORK 共同参与控制气孔的运动,其中 GORK 也存在于根毛细胞(Nakamura et al., 1995; Kwak et al., 2001; Pilot et al., 2001)。

2 Shaker 家族的调控机制

Shaker 家族在钾的吸收转运、细胞渗透势的维持、pH 的调节等方面发挥重要作用。植物进化出多种表达调控机制,使钾离子通道参与植物生理生化代谢的过程得到精确调控,以满足植物在不同生长发育阶段的需求。随着研究的不断深入,人们对植物 K^+ 通道的调控机制及生理功能有了进一步了解。

2.1 磷酸化/去磷酸化调控

蛋白的磷酸化/去磷酸化过程可调节钾离子通道的活性。徐江等人提出了一个新的作用模型,用以解释低钾胁迫下拟南芥的钾吸收调控过程。该模型认为,低钾条件下,钙作为第二信使与一种或多种钙结合蛋白(calcineurin B-like protein, CBL)结合,激活一种丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶(CBL-interacting protein kinase, CIPK),进而 CIPK 通过磷酸化作用直接或间接地调控高亲和性钾转运系统的运行(Xu et al., 2006)。PKA 可抑制爪蟾卵母细胞中异源表达的 K^+ 通道 KAT1 的电流衰减,加入碱性磷酸酶可使电流衰减的作用提前,这使人们明确了通道蛋白的

表 1 高等植物 Shaker 家族钾离子通道的分类及功能特性(有改动) (Gambale and Uozumi, 2006)

Table1 Classification and functional properties of Shaker-type potassium channels in higher plants (modified) (Gambale and Uozumi, 2006)

蛋白 Names of the proteins	物种 Plant species	蛋白种类 Protein types	表达部位 Expression of organ/tissue	蛋白功能 Protein function	参考文献 References
Shaker 家族, Group I Shaker family, Group I					
AKT1	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	内向整流型 Inward rectifying	根, 叶 Root, leaf	根部钾吸收 K ⁺ uptake into the roots	Lagarde et al., 1996; Hirsch et al., 1998; Xu et al., 2006
AKT5	拟南芥 <i>A. thaliana</i>		花, 发育的角果 Flower, developings siliques		Lacombe et al., 2000
SPIK	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	内向整流型 Inward rectifying	花粉, 花粉管 Pollen, pollen tube	花粉管钾吸收, 影响花粉活力 Contributes to pollen tube growth	Mouline et al., 2002
SKT1	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	内向整流型 Inward rectifying	根, 保卫细胞 Root, guard cells	根部钾吸收 K ⁺ uptake into the roots	Zimmermann et al., 1998
LKT1	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	内向整流型 Inward rectifying	根(根毛) Root (hairs)	根部钾吸收 K ⁺ uptake into the roots	Hartje et al., 2000
TaAKT1	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	内向整流型 Inward rectifying	根 Root	根部钾吸收 K ⁺ uptake into the roots	Buschmann et al., 2000
OsAKT1	水稻 <i>Oryza sativa</i>	内向整流型 Inward rectifying	根, 胚芽鞘, 叶 Root, coleoptile, leaf	根部钾吸收 K ⁺ uptake into the roots	Fuchs et al., 2005
ZMK1	玉米 <i>Zea mays</i>	内向整流型 Inward rectifying	胚芽鞘 Coleoptile	参与胚芽鞘生长 Participates in coleoptile growth	Philippart et al., 1999
Shaker 家族, Group II Shaker family, Group II					
KAT1	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	内向整流型 Inward rectifying	保卫细胞 Guard cells	调控气孔运动 Stomata regulation	Anderson et al., 1992; Hoshi, 1995; Dreyer et al., 1998; Pilot et al., 2001
KAT2	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	内向整流型 Inward rectifying	叶, 花 Leaf, flower	调控气孔运动 Stomata regulation	Ivashikina et al., 2001; Pilot et al., 2001
KST1	马铃薯 <i>S. tuberosum</i>	内向整流型 Inward rectifying	叶, 花 Leaf, flower	调控气孔运动 Stomata regulation	Hoth et al., 1997; Hoth et al., 2001
SIRK	葡萄 <i>V. vinifera</i>	内向整流型 Inward rectifying	叶, 浆果 Leaf, berry	调控浆果中的钾装载及水分 散失 Regulation of K ⁺ loading and/ or water loss in berry	Pratelli et al., 2002
ZmK2.1	玉米 <i>Z. mays</i>	内向整流型 Inward rectifying	叶 Leaf	介导钾向韧皮部流动 Contribution to K ⁺ -dependent inward conductance	Su et al., 2005
Shaker 家族, GroupIII Shaker family, GroupIII					
AKT2	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	弱内向整流型 Weakly rectifying	叶, 根, 茎, 花 Leaf, root, stem, flower	响应干旱胁迫, 介导钾在韧皮 部的装载及卸载 Plant responses to drought. Phloem loading/unloading	Marten et al., 1999; Lacombe et al., 2000; Chérel et al., 2002; Deeken et al., 2003

续表 1

Continuing table1

蛋白 Names of the proteins	物种 Plant species	蛋白种类 Protein types	表达部位 Expression of organ/tissue	蛋白功能 Protein function	参考文献 References
VFK2	蚕豆 <i>Vicia faba</i>	弱内向整流型 Weakly rectifying	茎, 韧皮部 Stem, phloem	钾在韧皮部的装载 K ⁺ loading in the phloem	Ache et al., 2001
ZMK2	玉米 <i>Z. mays</i>	弱内向整流型 Weakly rectifying	胚芽鞘, 初生叶 Coleoptile, primary leaf		Philippar et al., 1999
Shaker 家族, Group IV Shaker family, Group IV					
AtKC1	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控亚基 Regulate subunit	根, 叶 Root, leaf	参与调节根部钾吸收, 响应盐胁迫 Participates in K ⁺ -uptake as a modulatory subunit. Contributes to adaptation to salt stress	Dreyer et al., 1997; Reintanz et al., 2002; Pilot et al., 2003 Downey et al., 2000; Formentin et al., 2004; Picco et al., 2004
KDC	胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	调控亚基, 内向钾通道? Regulate subunit, inward rectifying?	根 Root	调控钾通道 α 亚基, 参与调节根部钾吸收? 平衡膜电势? Modulates alfa-subunits of other K channels. Participates in K ⁺ uptake and modulation of membrane potential?	Dreyer et al., 1997; Reintanz et al., 2002; Pilot et al., 2003 Downey et al., 2000; Formentin et al., 2004; Picco et al., 2004
Shaker 家族, Group V Shaker family, Group V					
SKOR	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	外向整流型 Outward rectifying	根, 花粉粒 Root, pollen grain	介导钾向木质部释放 K ⁺ release into xylem sap towards the shoots	Gaymard et al., 1998; Lacombe et al., 2000; Mouline et al., 2002 Ache et al., 2000; Ivashikina et al., 2001
GORK	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	外向整流型 Ourward rectifying	保卫细胞, 根表皮, 根毛 Guard cells, root epidermal cells, root hairs	介导保卫细胞中钾向外释放 Potassium release from guard cells	Gaymard et al., 1998; Lacombe et al., 2000; Mouline et al., 2002 Ache et al., 2000; Ivashikina et al., 2001

磷酸化/去磷酸化对通道活性的调控作用(Tang and Hoshi, 1999)。在存在激酶和磷酸酶的全细胞记录方式下, 胞内 Ca²⁺升高会抑制保卫细胞内向 K⁺电流, 而这种抑制作用可被依赖钙的蛋白酪氨酸磷酸酶 (protein tyrosine phosphatase, PTP) 的特异抑制剂阻断, 进一步证明了磷酸化作用可调控植物 K⁺通道的活性(Luan, 2002)。

2.2 异聚化调控

钾离子通道在拓扑结构上存在很高的相似性, 但在电压门控、动力学性质等方面存在显著差异。四聚体或杂聚体的形成是钾离子通道功能呈现多样性的重要原因。研究表明, 通道四聚化不仅在动物中调控钾离子通道, 在植物中也存在相同的机制(Dreyer

et al., 1997; Lebaudy et al., 2008)。不同类型的钾离子通道蛋白可组合到一起, 形成异源复合体。酵母双杂表明, 大多数 Shaker 通道家族可产生互作。

拟南芥中 AtKC1 不仅可单独形成钾离子通道, 它还与 AKT1 形成异源四聚体, 并改变 AKT1 的通道活性。研究表明, AtKC1 与 AKT1 通道在烟草叶肉细胞原生质体中共表达时, 可调节后者的活性(Duby et al., 2008)。AtKC1 负调控拟南芥根中钾离子的吸收, 改变了低钾条件下钾由根到茎的转运速率(Wang et al., 2010)。低钾条件下, 野生型停止生长, 而 *atkc1* 突变体维持根部生长。AtKC1 的损伤显著增强了其对低钾胁迫的耐受性, 增强了钾离子的吸收与积累 (Wang et al., 2010)。电生理学研究表明 AtKC1 抑制

了 AKT1 介导的 K^+ 的流动, 使 AKT1 通道负极化。AtKCI 也可以抑制其它钾离子通道的作用, 如 KST1 与 KAT1 (Dreyer et al., 1997; Duby et al., 2008)。此外, 在非洲爪蟾卵母细胞中, AtKCI 在萝卜中的同源基因 KDC1 与 KAT1 共表达时, 也表现出了相似的抑制作用(Naso et al., 2006)。

2.3 调节蛋白

将蚕豆的 14-3-3 蛋白在烟草中过表达后导致烟草叶肉细胞的外向 K^+ 电流增加(Saalbach et al., 1997)。对 14-3-3 蛋白过表达植株进行膜片钳试验, 发现其门控特性和单通道的电导均不受影响, 表明 14-3-3 蛋白影响可激活通道的数量。在细胞质一侧加入纯化的 14-3-3 蛋白使番茄悬浮细胞的全细胞外向 K^+ 电流增加(Booij et al., 1999)。有研究表明, 三聚体 G 蛋白对保卫细胞 K^+ 通道有调控作用, 且这种调控作用与其他细胞质因素无关(Fairley-Grenot and Assmann, 1991; Li and Assmann, 1993; Wu and Assmann, 1994)。与上述结果相类似, 研究发现, 敲除拟南芥中编码 G 蛋白 α 亚基的基因 *GPA1* 后, ABA 对气孔保卫细胞内向 K^+ 电流的抑制作用消失, 气孔对 ABA 不再敏感, 施加 ABA 后气孔保持开放状态(Wang et al., 2001)。

3 Shaker 家族钾离子通道研究的关键技术

近年来, 电生理技术结合药理学、生物化学及分子生物学等方法的广泛应用和模式植物、模式细胞及异源表达体系的建立等极大地促进了植物钾离子通道的鉴定及功能研究。

3.1 反向遗传学技术

相对于从表型变化研究基因功能的正向遗传学, 反向遗传学是从基因变化研究表型变化。采用反向遗传学技术, 已对植物多个钾离子通道成员进行了分析及功能鉴定。

谢亚丽等利用 Floral Dip 法将甜瓜钾离子通道基因 *MIRK* 转入拟南芥, 即发现 *MIRK* 的转入在一定程度上提高了拟南芥的耐盐能力(谢亚丽等, 2009)。利用基因枪技术, 将 *KAT1* 和 *AKT1* 基因分别转入水稻, 转基因株系的钾吸收能力要显著高于对照(施卫明等, 2002)。杨树中的 *PeKCI* 或 *PeKC2* 基因在钾营养缺陷型突变体 *akt1* 中过表达后, 转化植株对低钾敏感性减弱, 表明 *PeKCI* 或 *PeKC2* 可以对 *akt1* 突变体中缺失的 *AKT1* 的功能进行补偿(Zhang

et al., 2010)。

T-DNA 插入突变体库是研究基因功能的强有力工具, 为钾离子通道的研究提供了大量试验材料(Hedrich et al., 2011)。由于钾离子通道大量存在且功能类似, 在拟南芥中敲除单个钾离子通道基因并不能表现出明显的表型。但人们发现, 低钾胁迫下拟南芥缺失突变体 *akt1* 的生长受到抑制, 表明了 AKT1 在钾营养过程中的重要性(Hirsch et al., 1998)。GORK 基因敲除试验结果也证明了 GORK 在拟南芥保卫细胞中的外向整流性(Hosy et al., 2003)。拟南芥中 *LKSI* 基因的敲除及过表达试验证实了 CIPK 激酶在钾离子吸收过程中的调控作用(Xu et al., 2006)。

3.2 电生理学技术

带电离子跨膜转运的过程中会产生相应的生物电信号。利用电生理学技术对生物电信号进行放大、测量、记录和分析, 是研究细胞膜上离子通道转运特性和蛋白生理功能的重要手段。目前, 最常用的两种方法是膜片钳技术和双电极电压钳技术。

膜片钳技术以微弱电流信号测量为基础, 通过玻璃微电极与细胞膜封接测量生物电流信号。在离子通道的研究中, 膜片钳技术主要用于记录细胞膜上由离子通道介导的跨膜离子电流, 进而研究该离子通道的通道特性和生理功能。利用膜片钳技术已鉴定到拟南芥根细胞中的 AKT1 及花粉中的 SPIK 等钾离子通道(Hirsch et al., 1998; Mouline et al., 2002)。

双电极电压钳技术与膜片钳技术原理相同, 区别在于前者适用于大型细胞(如爪蟾卵母细胞), 后者适用于小型细胞(如植物保卫细胞)。爪蟾卵母细胞表达系统是研究离子通道最常用的异源表达体系。将外源离子通道基因在爪蟾卵母细胞中表达, 如果产生有功能的通道蛋白, 便可使用双电极电压钳系统进行电生理记录(Weber, 1999)。目前, 应用该实验体系已对多个钾离子通道基因进行了生理分析与功能鉴定, 如拟南芥中的 *SKOR*、*AKT2* 和葡萄中的 *SIPK* 等(Chérel et al., 2002; Luan, 2002; Pratelli et al., 2002)。该系统也有助于通道基因调控机制方面的研究。缺乏 CIPK 蛋白激酶及磷酸酶, AKT1 在卵母细胞中不能形成功能性的钾离子通道, 表明了磷酸化作用对钾离子通道活性的重要性(Xu et al., 2006)。利用电压钳技术, 发现当马铃薯中的 *SKT1* 基因与拟南芥中的 *AKT1* 共表达时, 才能形成钾通道(Dreyer et al., 1997)。王黎敏等采用基

因定点突变方法结合双向电压钳技术, 发现了甜瓜钾离子通道 MIRC 受 Na⁺ 抑制的氨基酸位点(王黎敏等, 2011)。

3.3 蛋白质研究技术

酵母双杂技术是用于研究蛋白质间互作的常用技术。利用酵母双杂技术, 人们发现, 毛果杨中钾离子通道 PeKC1、PeKC2 均与 PeCIPK17、PeCIPK24 存在互作, 并结合转基因技术, 证明了毛果杨中也存在着 CBL-CIPK 网络调控机制(Zhang et al., 2010)。

基因表达的时空特异性及蛋白的亚细胞定位可为基因功能解释提供重要线索。胡萝卜中存在一个与 *AtKC1* 高同源性的 *KDC1* 基因。采用烟草原生质体定位试验发现, 细胞分别表达 *KDC1* 或 *AtKC1* 时, 两蛋白均定位于细胞内膜系统, 但两者分别与 *AKT1* 共表达后, *KDC1* 和 *AtKC1* 均会随着 *AKT1* 转移到细胞质膜上(Naso et al., 2006)。

4 展望

到目前为止, *Shaker* 家族是研究最多、最深入的植物钾离子通道。在离子通道研究中, 新的技术手段正在不断地应用, 离子通道的特性及其表达调控将越来越被人们了解。尽管离子通道调控网络的研究深化了人们对植物响应逆境胁迫机制的认识, 但是钾离子通道参与细胞信号传导、保卫细胞运动、花粉管萌发等众多生理过程的作用机制尚不清楚。同时, 如何结合分子育种手段与基因工程技术, 将钾离子通道的研究更好地应用于植物营养性状的改良, 是将来要重点解决的课题。

作者贡献

靳义荣负责相关资料的收集、整理, 并完成论文初稿的写作。宋毓峰、董连红、白岩和张良负责论文的修改及校对。王倩和刘好宝负责论文的设计与指导。全体作者均阅读并同意最终的文本。

致谢

本项目由中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(2012ZL058)资助。

参考文献

- Ache P., Becker D., Deeken R., Dreyer I., Weber H., Fromm J., Hedrich R., 2001, VFK1, a *Vicia faba* K⁺ channel involved in phloem unloading, *Plant. J.*, 27(6): 571-580 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.2001.t01-1-01116.x> PMID: 11576440
- Ache P., Becker D., Ivashikina N., Dietrich P., Roelfsema R.G., Hedrich R., 2000, GORK, a delayed outward rectifier

- expressed in guard cells of *Arabidopsis thaliana*, is a K⁺-selective, K⁺-sensing ion channel, *FEBS LETT*, 486(2): 93-98 [http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793\(00\)02248-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793(00)02248-1)
- Anderson J.A., Huprikar S.S., Kochian L.V., Lucas W.J., Gaber R.F., 1992, Functional expression of a probable *Arabidopsis thaliana* potassium channel in *Saccharomyces cerevisiae*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 89(9): 3736-3740 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.89.9.3736> PMID:1570292 PMCid: 525565
- Booij P.P., Roberts M.R., Vogelzang S.A., Kraayenhof R., and De Boer A.H., 1999, 14-3-3 proteins double the number of outward-rectifying K⁺ channels available for activation in tomato cells, *Plant. J.*, 20(6): 673-683 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00643.x> PMID:10652139
- Buschmann P.H., Vaidyanathan R., Gassmann W., Schroeder J.I., 2000, Enhancement of Na⁺ uptake currents, time-dependent inward-rectifying K⁺ channel currents, and K⁺ channel transcripts by K⁺ starvation in wheat root cells, *Plant Physiol*, 122(4): 1387-1397 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.122.4.1387> PMID:10759535 PMCid:58974
- Chérel I., Michard E., Platet N., Mouline K., Alcon C., Sentenac H., and Thibaud J.B., 2002, Physical and functional interaction of the *Arabidopsis* K⁺ channel AKT2 and phosphatase AtPP2CA, *Plant Cell*, 14(5): 1133-1146 <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.000943> PMID:12034902 PMCid: 150612
- Deeken R., Ivashikina N., Czirjak T., Philippar K., Becker D., Ache P., Hedrich R., 2003, Tumour development in *Arabidopsis thaliana* involves the *Shaker*-like K⁺ Channels AKT1 and AKT2/3, *Plant J*, 34(6): 778-78 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01766.x> PMID:12795698
- Dreyer I., Antunes S., Hoshi T., Müller-Röber B., Palme K., Pongs O., Reintanz B., and Hedrich R., 1997, Plant K⁺ channel alpha-subunits assemble indiscriminately, *Biophys. J.*, 72(5): 2143-2150 [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495\(97\)78857-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495(97)78857-X)
- Dreyer I., Becker D., Bregante M., Gambale F., Lehnen M., Palme K., Hedrich R., 1998, Single mutations strongly alter the K⁺-selective pore of the Kin channel KAT1, *FEBS LETT*, 430(3): 370-376 [http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793\(98\)00694-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793(98)00694-2)
- Downey P., Szabo I., Ivashikina N., Negro A., Guzzo Ache P., Hedrich R., Terzi M., Lo Schiavo F., 2000, KDC1 a novel carrot root hair K⁺ channel: cloning, characterisation and expression in mammalian cell, *J. Biol. Chem*, 275(50): 39420-39426 <http://dx.doi.org/10.1074/jbc.M002962200> PMID:10970888
- Dreyer I., and Uozumi N., 2011, Potassium channels in plant cells, *FEBS Journal*, 278(22): 4293-4303 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1742-4658.2011.08371.x> PMID:21955642

- Duby G., Hosy E., Fizames C., Alcon C., Costa A., Sentenac H., and Thibaud J.B., 2008, AtKC1, a conditionally targeted Shaker-type subunit, regulates the activity of plant K⁺ channels, *Plant J*, 53(1): 115-123 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03324.x> PMID:17976154
- Epstein E., Rains D.W., and Elzam O.E., 1963, Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 49(5): 684-692 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.49.5.684> PMID:16591089 PMCid:299954
- Fairley-Grenot K., and Assmann S.M., 1991, Evidence for G-protein regulation of inward K⁺ channel current in guard cells of fava bean, *Plant Cell*, 3(9): 1037-1044 PMID:12324626 PMCid:160069
- Formentin E., Varotto S., Costa A., Downey P., Bregante M., Naso A., Picco C., Gambale F., and Lo Schiavo F., 2004, DKT1, a novel K⁺ channel from carrot, forms functional heteromeric channels with KDC1, *FEBS Lett*, 573(1-3): 61-67 <http://dx.doi.org/10.1016/j.febslet.2004.07.052> PMID:15327976
- Fuchs I., Philippar K., Ljung K., Sandberg G., and Hedrich R., 2003, Blue light regulates an auxin-induced K⁺-channel gene in the maize coleoptile, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 100(20): 11795-11800 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.2032704100> PMID:14500901 PMCid:208837
- Fuchs I., Stolze S., Ivashikina N., Hedrich R., 2005, Rice K⁺ uptake channel OsAKT1 is sensitive to salt stress, *Planta*, 221(2): 212-221 <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-004-1437-9> PMID:15599592
- Gambale F., and Uozumi N., 2006, Properties of shaker-type potassium channels in higher plants, *J. Membr. Biol*, 210(1): 1-19 <http://dx.doi.org/10.1007/s00232-006-0856-x> PMID:16794778
- Gaymard F., Pilot G., Lacombe B., Bouchez D., Bruneau D., Bouchez J., Michaux-Ferriere N., Thibaud J.B., Sentenac H., 1998, Identification and disruption of a plant Shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap, *Cell*, 94(5): 647-655 [http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)81606-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81606-2)
- Hartje S., Zimmermann S., Klonus D., Muller-Rober B., 2000, Functional characterisation of LKT1, a K⁺ uptake channel from tomato root hairs, and comparison with the closely related potato inwardly rectifying K⁺ channel SKT1 after expression in *Xenopus* oocytes, *Planta*, 210(5): 723-731 <http://dx.doi.org/10.1007/s004250050673> PMID:10805443
- Hedrich R., Anschütz U. and Becker D., 2011, Biology of Plant Potassium Channels, *The Plant Plasma Membrane*, 19: 253-274 http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-13431-9_11
- Hirsch R.E., Lewis B.D., Spalding E.P., and Sussman M.R., 1998, A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition, *Science*, 280(5365): 918-921 <http://dx.doi.org/10.1126/science.280.5365.918> PMID:9572739
- Hoshi T., 1995, Regulation of voltage dependence of the KAT1 channel by intracellular factors, *J. Gen. Physiol*, 105(3): 309-328 <http://dx.doi.org/10.1085/jgp.105.3.309> PMID:7769379
- Hosy E., Vavasseur A., Mouline K., Dreyer I., Gaymard F., Porée F., Bouchez J., Lebaudy A., Bouchez D., Véry A.A., Simonneau T., Thibaud J.B., and Sentenac H., 2003, The Arabidopsis outward K⁺ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 100(9): 5549-5554 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0733970100> PMID:12671068 PMCid:154382
- Hoth S., Dreyer I., Dietrich P., Becker D., Muller-Rober B., Hedrich R., 1997, Molecular basis of plant-specific acid activation of K⁺ uptake channels, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 94(9): 4806-4810 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.94.9.4806> PMID:9114073 PMCid:20806
- Ivashikina N., Becker D., Ache P., Meyerhoff O., Felle H.H., and Hedrich R., 2001, K⁺ channel profile and electrical properties of Arabidopsis root hairs, *FEBS Lett*, 508(3): 463-469 [http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793\(01\)03114-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793(01)03114-3)
- Kwak J.M., Murata Y., Baizabal-Aguirre V.M., Merrill J., Wang M., Kemper A., Hawke S.D., Tallman G., and Schroeder J.I., 2001, Dominant negative guard cell K⁺ channel mutants reduce inward-rectifying K⁺ currents and light-induced stomatal opening in Arabidopsis, *Plant Physiol*, 127(2): 473-485 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.010428> PMID:11598222 PMCid:125083
- Lacombe B., Pilot G., Michard E., Gaymard F., Sentenac H., Thibaud J.B. 2000, A Shaker-like K⁺ channel with weak rectification is expressed in both source and sink phloem tissues of Arabidopsis, *Plant Cell*, 12(6): 837-851 PMID:10852932 PMCid:149088
- Lagarde D., Basset M., Lepetit M., Conejero G., Gaymard F., Astruc S., and Grignon C., 1996, Tissue-specific expression of Arabidopsis AKT1 gene is consistent with a role in K⁺ nutrition, *Plant J*, 9(2): 195-203 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.1996.09020195.x> PMID:8820606
- Lebaudy A., Hosy E., Simonneau T., Sentenac H., Thibaud J.B., and Dreyer I., 2008, Heteromeric K⁺ channels in plants, *Plant J*, 54(6): 1076-1082 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03479.x> PMID:18346194
- Li W., and Assmann S.M., 1993, Characterization of a G-protein-regulated outward K⁺ current in mesophyll cells of *Vicia faba* L, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 90(1): 262-266. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.90.1.262> PMID:8419932 PMCid:45640

- Luan S., 2002, Tyrosine phosphorylation in plant cell signaling, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 99(18): 11567-11569 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.182417599> PMID:12195018 PMCID:129308
- Marten I., Hoth S., Deeken R., Ache P., Ketchum K.A., Hoshi T., Hedrich, R., 1999, AKT3, a Phloem-localized K⁺ channel, is blocked by protons, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 96(13): 7581-7586 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.96.13.7581> PMID:10377458 PMCID:22129
- Mouline K., Véry A.A., Gaymard F., Boucherez J., Pilot G., Devic M., Bouchez D., Thibaud J.B., and Sentenac H., 2002, Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a Shaker K⁺ channel in Arabidopsis, Genes. Dev, 16(3): 339-350 <http://dx.doi.org/10.1101/gad.213902> PMID:11825875 PMCID:155331
- Nakamura R.L., McKendree Jr W.L., Hirsch R.E., Sedbrook J.C., Gaber R.F., and Sussman M.R., 1995, Expression of an Arabidopsis potassium channel gene in guard cells, Plant. Physiol, 109(2): 371-374 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.109.2.371> PMID:7480337 PMCID:157599
- Naso A., Montisci R., Gambale F., and Picco C., 2006, Stoichiometry studies reveal functional properties of KDC1 in plant shaker potassium channels, Biophys. J, 91(10): 3673-3683 <http://dx.doi.org/10.1529/biophysj.106.091777> PMID:16920836 PMCID:1630452
- Philipp K., Fuchs I., Lüthen H., Hoth S., Bauer C.S., Haga K., Thiel G., Ljung K., Sandberg G., Becker D., Hedrich R., and Böttger M., 1999, Auxin-induced K⁺ channel expression represents an essential step in coleoptile growth and gravi-tropism, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 96(21): 12186-12191 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.96.21.12186> PMID:10518597 PMCID:18433
- Philipp K., Ivashikina N., Ache P., Christian M., Lüthen H., Palme K., and Hedrich R., 2004, Auxin activates KAT1 and KAT2, two K⁺ channel genes expressed in seedlings of Arabidopsis thaliana, Plant. J, 37(6): 815-827 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2003.02006.x> PMID:14996216
- Picco C., Bregante M., Naso A., Gavazzo P., Costa A., Formentin E., Downey P., F., L.S., Gambale F., 2004, Histidines are responsible for zinc potentiation of the current in KDC1 carrot channels, Biophys. J, 86(1): 224-234 [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495\(04\)740989](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495(04)740989)
- Pilot G., Gaymard F., Mouline K., Cherel I., Sentenac H., 2003, Regulated expression of Arabidopsis shaker K⁺ channel genes involved in K⁺ uptake and distribution in the plant, Plant Mol. Biol, 51(5): 773-787 <http://dx.doi.org/10.1023/A:1022597102282> PMID:12678562
- Pilot G., Lacombe B., Gaymard F., Chérel I., Boucherez J., Thibaud J.B., and Sentenac H., 2001, Guard Cell Inward K⁺ Channel Activity in Arabidopsis Involves Expression of the Twin Channel Subunits KAT1 and KAT2, J. Biol. Chem, 276(5): 3215-3221 <http://dx.doi.org/10.1074/jbc.M007303200> PMID:11042178
- Pratelli R., Lacombe B., Torregrosa L., Gaymard F., Romieu C., Thibaud J.B., and Sentenac H., 2002, A grapevine gene encoding a guard cell K⁺ channel displays developmental regulation in the grapevine berry, Plant Physiol, 128(2): 564-577 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.010529> PMID:11842160 PMCID:148919
- Reintanz B., Szyroki A., Ivashikina N., Ache P., Godde M., Becker D., Palme K., Hedrich R., 2002, AtKC1, a silent Arabidopsis thaliana potassium channel α -subunit modulates root hair K⁺ influx. Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 99(6): 4079-4084
- Saalbach G., Schwerdel M., Natura G., Buschmann P., Christov V., and Dahse I., 1997, Over-expression of plant 14-3-3 proteins in tobacco: enhancement of the plasmalemma K⁺ conductance of mesophyll cells, FEBS Lett, 413(2): 294-298 [http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793\(97\)00865-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0014-5793(97)00865-X)
- Schroeder J.I., Hedrich R., and Fernandez J.M., 1984, Potassium-selective single channels in guard cell protoplasts of Vicia faba, Nature, 312(5992): 361-362 <http://dx.doi.org/10.1038/312361a0>
- Sentenac H., Bonneaud N., Minet M., Lacroute F., Salmon J.M., Gaymard F., and Grignon C., 1992, Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system, Science, 256(5057): 663-665 <http://dx.doi.org/10.1126/science.1585180> PMID:1585180
- Shi W.M., Wang X.C., Yan W.D., Tang L., An Z.Z., He S.J., Tian W.Z., and Cao Z.H., 2002, Over-expression of potassium channel genes in rice plants and its effects on K uptake and accumulation, Zuowu Xuebao (Molecular Plant Breeding), 28(3):374-378 (施卫明, 王校常, 严蔚东, 汤利, 安志装, 何锬洁, 田文忠, 曹志洪, 2002, 外源钾通道基因在水稻中的表达及其钾吸收特征研究, 作物学报, 28(3): 374-378)
- Su H., Gollmack D., Katsuhara M., Zhao C., Bohnert H.J., 2001, Expression and stress-dependent induction of potassium channel transcripts in the common ice plant, Plant Physiol, 125(2): 604-614 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.125.2.604> PMID:11161018 PMCID:64862
- Szyroki A., Ivashikina N., Dietrich P., Roelfsema M.R.G., Ache P., Reintanz B., Deeken R., Godde M., Felle H., and Steinmeyer R., 2001, KAT1 is not essential for stomatal opening, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 98(5): 2917-2921 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.051616698> PMID:11226341 PMCID:30240
- Tang X.D. and Hoshi T., 1999, Rundown of the hyperpolarization-activated KAT1 channel involves slowing of the opening transitions regulated by phosphorylation, Biophys.

- J, 76(6): 3089-3098 [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495\(99\)77461-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495(99)77461-8)
- Wang L.M., Anne-Aliénor V., Zhang Q.D., Deng Y.W., and Huang D.F., 2011, Molecular mechanism of melon potassium channel MIRC inhibited by Na⁺, Zhiwu Shengli Xuebao (Plant physiology), 47(2): 193-198 (王黎敏, Anne-Aliénor V., 张屹东, 邓扬悟, 黄丹枫, 2011, 甜瓜钾离子通道MIRC受Na⁺抑制的分子机理, 植物生理学报, 47(2): 193-198)
- Wang X.Q., Ullah H., Jones A.M., and Assmann S.M., 2001, G protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in Arabidopsis guard cells, Science, 292(5524): 2070-2072 <http://dx.doi.org/10.1126/science.1059046> PMID:11408655
- Wang Y., He L., Li H.D., Xu J., and Wu W.H., 2010, Potassium channel α -subunit AtKC1 negatively regulates AKT1-mediated K⁺ uptake in Arabidopsis roots under low-K⁺ stress, Cell. Res., 20(7): 826-837 <http://dx.doi.org/10.1038/cr.2010.74> PMID:20514083
- Wang Y., and Wu W.H., 2009, Molecular genetic mechanism of high efficient potassium uptake in plants, Zhiwu Xuebao (Chinese Bulletin of botany), 44(1): 27-36 (王毅, 武维华, 2009, 植物钾营养高效分子遗传机制, 植物学报, 44(1): 27-36)
- Weber W., 1999, Ion currents of Xenopus laevis oocytes: state of the art, Biochim. Biophys. Acta., 1421(2): 213-233 [http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2736\(99\)00135-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0005-2736(99)00135-2)
- Wu W.H., and Assmann S.M., 1994, A membrane-delimited pathway of G-protein regulation of the guard-cell inward K⁺ channel, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 91(14): 6310-6314 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.91.14.6310> PMID:8022777
- Xie Y.L., Zhang Q.D., Ji K.L., and Huang D.F., 2009 Salt-tolerance analysis of the Arabidopsis transformed with melon potassium channel gene MIRC, Shanghai Jiaotong Daxue Xuebao Nongye Kexueban (Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)), 27(5): 441-447 (谢亚丽, 张屹东, 季凯莉, 黄丹枫, 2009, 转甜瓜钾离子通道基因MIRC拟南芥植株的耐盐性分析, 上海交通大学学报: 农业科学版, 27(5): 441-447)
- Xu J., Li H.D., Chen L.Q., Wang Y., Liu L.L., He L., and Wu W.H., 2006, A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K⁺ transporter AKT1 in Arabidopsis, Cell, 125(7): 1347-1360 <http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2006.06.011> PMID:16814720
- Zhang H., Yin W., and Xia X., 2010, Shaker-like potassium channels in Populus, regulated by the CBL-CIPK signal transduction pathway, increase tolerance to low-K⁺ stress, Plant. Cell. Rep., 29(9): 1007-1012 <http://dx.doi.org/10.1007/s00299-010-0886-9> PMID:20582419
- Zimmermann S., Talke I., Ehrhardt T., Nast G., and Müller-Röber B., 1998, Characterization of SKT1, an inwardly rectifying potassium channel from potato, by heterologous expression in insect cells, Plant. Physiol., 116(3): 879-8901 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.116.3.879> PMID:9501121