

·特邀综述·

植物钾营养高效分子遗传机制

王毅*, 武维华

中国农业大学生物学院, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100094

摘要 钾是植物生长发育所必需的矿质营养元素之一。不同种类植物的钾营养效率存在差异, 已有证据表明这种差异是受遗传基因控制的。植物细胞依靠细胞膜上的各种钾转运体和通道蛋白吸收和转运钾离子, 这些膜蛋白的活性调控是植物钾营养效率调控的关键和基础。本文对植物钾营养高效性状分子遗传机制以及相关基因的分子功能和调控机制的研究进展进行了简要评述, 并讨论了改善作物钾营养高效性状的可能途径。

关键词 植物钾营养, 钾通道, 钾转运体, 钾吸收

王毅, 武维华 (2009). 植物钾营养高效分子遗传机制. 植物学报 44, 27–36.

钾是植物生长发育所必需的矿质营养元素之一。钾离子广泛分布于植物各组织和器官, 是植物体内含量最丰富的一价阳离子, 约占植物干重的2% - 10%(Leigh and Wyn Jones, 1984)。钾元素在植物生长过程中起着非常重要的作用, 它参与植物生长发育中许多重要的生理生化过程, 如调节细胞膨压、维持细胞电荷平衡、调节各种酶的活性以及参与蛋白质合成等(Leigh and Wyn Jones, 1984)。当植物在生长发育过程中钾营养供给不足时, 就会出现明显的缺钾症状, 表现为茎秆柔弱, 易倒伏; 叶片易失水, 耐旱、耐寒性降低; 蛋白质和叶绿素被分解, 叶色发黄, 进而导致组织坏死(Munson, 1985)。耕地土壤中缺钾会直接导致农作物产量和品质的大幅下降。因此, 维持农作物栽培过程中适量的钾肥供应是保证农作物高产优质的基本条件之一。

耕地土壤中缺钾是长期困扰我国农业生产的严重问题之一。我国农作物栽培中缺钾的问题主要表现在两个方面: 一方面, 我国约1/3左右的耕地土壤缺钾或严重缺钾, 南方地区土壤缺钾最为严重(鲁如坤, 1989); 另一方面, 我国的钾肥资源极端匮乏(严小龙和张福锁, 1997), 90% 以上的钾肥依赖进口(鲁如坤, 1989)。因此, 农作物生产中的缺钾问题已经成为限制我国农业生产发展的重要影响因素之一。特别是进口钾肥不断大

幅涨价, 已经对农作物生产成本造成了明显影响并加重了农民负担。

以往多年的研究表明, 不同植物种类或同种植物(作物)的不同品种对于土壤缺钾的生理反应以及对钾元素的吸收利用效率存在明显差异, 而且植物自身这种钾营养效率的差异是可以遗传的, 说明植物的钾营养效率性状是由遗传基因控制的。自20世纪90年代以来, 许多负责植物钾吸收及转运的膜转运体和通道蛋白基因相继被克隆和鉴定, 其中一些重要膜蛋白的调控机理也开始被逐步认识, 而这些蛋白的功能与植物的钾营养效率性状密切相关。因此有理由相信, 通过对植物细胞钾吸收转运蛋白功能及调控机理的进一步深入和系统研究, 将有可能逐步阐明调控植物钾营养效率性状的生理及分子遗传机制, 从而为改良作物的钾营养性状提供重要的理论基础。

1 植物钾营养效率的差异性

许多研究结果表明, 自然界中不同种类或不同基因型植物在对钾元素的吸收、利用、转运和积累等方面存在差异。Wild等(1974)对多种植物的钾吸收效率进行了研究, 发现不同植物保持最大生长速率所需的最低钾浓

收稿日期: 2008-05-06; 接受日期: 2008-05-08

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30370124)

* 通讯作者。E-mail: w angyihappy panda@126.com

度相差1.5倍,对钾的吸收速率相差近1倍;同时还发现,禾本科的黄花茅属植物 *Anthoxanthum chloratum* 具有较强的钾吸收能力,这种植物将钾元素从地下部向地上部转运的能力也优于其它测试植物。Pettersson 和 Jensén(1983)曾报道,向日葵、黄瓜、桦树、松树、大麦和小麦等供试植物的根最大钾吸收速率(V_{\max})范围在3-15 $\mu\text{mol K}^+(\text{}^{86}\text{Rb}^+)\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}\cdot\text{h}^{-1}$,其最大差异达5倍之多。彭克勤和胡笃敬(1986)报道,空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*)具有极强的钾吸收能力,其钾吸收的 K_m 值约为10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,可吸收的最低钾浓度仅为0.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。同时,空心莲子草还能在体内聚集大量的钾元素,其植株的钾含量可高达干重的10%以上。谢少平和倪晋山(1987)还发现空心莲子草不但具有较高的钾吸收和转运速率,而且钾元素进入植物根组织后再向外流失的几率极低。

植物钾营养效率差异还存在于同种植物(作物)的不同生态型或不同品种及品系之间。不同基因型黑麦草的钾转运速率差异可达200%-250%(Dunlop and Tomkins, 1976)。Glass 和 Perley (1980)对10个大麦品种的研究发现,这些不同品种大麦的钾吸收 K_m 值变化范围为10.9-24.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,最大吸收速率 V_{\max} 的变化范围为9.76-12.85 $\mu\text{mol K}^+(\text{}^{86}\text{Rb}^+)\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}\cdot\text{h}^{-1}$ 。在缺钾条件下,24种小麦基因型间的钾吸收速率和利用效率存在明显的差异(Woodend et al., 1987)。在对野生燕麦的研究中也得到了类似的结果(Siddiqi et al., 1987)。水稻的不同品种在低钾条件下生长时表现出明显差异,耐低钾品种植株的钾吸收速率以及体内钾利用效率也明显高于不耐低钾品种(刘亨官等, 1987)。刘国栋和刘更另(1994)对来自25个国家和地区的200多份不同基因型水稻进行了研究,结果表明不同基因型水稻的钾吸收速率可相差1倍以上,钾利用效率相差30%-50%,生物量相差1.0-3.6倍。

2 植物钾营养效率性状的可遗传性

不同种类植物之间或同种植物的不同基因型之间的钾营养效率差异是可以向子代稳定遗传的。早在20世纪60

年代人们就发现植物钾营养效率是可遗传的性状,而且有些研究还表明,一些植物钾营养效率性状是由单基因或主效基因控制的。如Shea等(1968)的研究发现,菜豆钾营养效率是由一对等位基因(*KeKe*)所控制的,纯合隐性植株表现出较高的钾营养效率。Epstein(1978)通过化学诱变获得了番茄钾低效突变体。这种突变体只有在外界钾浓度较高(20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)的培养介质中才不会出现缺钾症状。尽管如此,另外一些实验也显示植物钾营养效率的遗传控制较为复杂。Figdore等(1989)报道番茄钾营养效率性状是由多基因控制的,并且这些基因之间还存在着加性效应。对水稻的钾营养效率遗传分析也显示,水稻钾营养效率同样具有数量遗传性状的特征(李共福, 1985)。

3 植物吸收钾离子的分子基础

Epstein等(1963)通过对大麦及其它植物钾吸收速率和吸收动力学的研究,提出植物体内可能存在两种不同类型的钾吸收系统,即在低钾浓度(0.001-0.200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)条件下起作用的“高亲和性钾吸收系统”和高钾浓度(1-10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)条件下起作用的“低亲和性钾吸收系统”,被分别称为“机制I”和“机制II”。目前普遍认为,“高亲和性钾吸收系统”主要是质膜上的钾转运体。而“低亲和性钾吸收系统”主要是质膜上的钾离子通道。植物可能利用这两种不同的钾吸收系统来适应外界不同的钾浓度环境。随着分子生物学的发展和电生理技术在植物细胞上的应用,从20世纪90年代起人们对植物钾营养性状的分子遗传机制进行了较为深入的研究。植物中的许多钾转运体、钾离子通道及其相关调控蛋白基因被相继克隆。正向遗传学和反向遗传学的研究也都证明它们是控制植物钾营养性状(吸收和转运)的重要分子基础。

3.1 钾离子通道

钾离子通道是存在于植物细胞质膜或内膜(如液泡膜、其它细胞器膜等)上的跨膜蛋白。在跨膜电势梯度的作用下,钾离子通道可以介导钾离子的跨膜流动,该过

程不直接与ATP水解相偶联, 一般被认为属于被动运输或次级运输(secondary transport)过程。自 Anderson 等(1992)和 Sentenac 等(1992)运用异源表达的方法克隆了拟南芥钾离子通道基因 *AKT1* 和 *KAT1* 以来, 迄今已经从多种植物中克隆并鉴定出几十种钾离子通道(Véry and Sentenac, 2003; Gambale and Uozumi, 2006; Lebaudy et al., 2007)。根据这些钾离子通道蛋白的序列和结构特征, 将它们分为 3 个钾离子通道家族: Shaker 家族、TPK 家族和 Kir-like 家族。其中, Shaker 家族的成员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最为重要的功能蛋白。目前在拟南芥中已经克隆并鉴定了 9 个 Shaker 家族成员。一个完整的 Shaker 钾通道由 4 个蛋白亚基围绕在一起形成, 通道中央是一个可供钾离子通过的疏水孔道结构。每个蛋白亚基自身具有 6 个跨膜区(TMS)和 C- 末端胞内区。第 4 个跨膜区由带电氨基酸构成, 可以感受跨膜的电压变化, 进而控制通道的开闭。第 5 和第 6 跨膜区之间的环状结构(P-loop)是构成中央孔道的基础, 它高度保守和特异的序列特征使得 Shaker 通道具有较高的钾离子选择性(蛋白拓扑结构见图 1)。根据电压依赖性和钾离子跨膜运动方向, Shaker 钾离子通道可被分为 3 大类。第一类是内向钾离子通道。这类通道在超极化的膜电位下被激活, 介导钾离子自胞外向胞内流动, 在植物钾营养吸收和转运中起重要作用。第二类是外向钾离子通道。此类通道在膜电位去极化时被激活, 介导钾离子自胞内向胞外流动。第三类是弱整流钾离子通道, 被超极化的膜电位激活; 此类通道既可以介导钾离子内流, 也可以介导钾离子外流, 取决于当时的跨膜电化学势梯度及胞内外钾离子浓度。

拟南芥内向钾离子通道 *AKT1* 是植物中最早报道的 Shaker 通道。它主要在拟南芥根部表皮细胞和皮层细胞中表达, 具有双亲和性钾吸收的特性, 是介导拟南芥根细胞从土壤中吸收钾营养的重要钾离子通道。*AKT1* 的缺失使得 *akt1* 突变体的钾吸收能力明显降低, 并且在低钾条件下表现出明显的失绿黄化等缺钾症状(Lagarde et al., 1996; Hirsch et al., 1998; Spalding et al., 1999; Xu et al., 2006)。随后, 与拟南芥 *AKT1* 功能类似的内

向钾离子通道在马铃薯(*SKT1*)、番茄(*LKT1*)、小麦(*TaAKT1*)和水稻(*OsAKT1*)等其它高等植物中也被陆续克隆出来(表 1)。它们的主要功能可能都是介导植物根细胞从土壤中吸收钾离子。拟南芥中另一个 Shaker 钾离子通道 *AtKC1*, 它自身不具有离子通道的功能, 但参与拟南芥根吸收钾离子的调节(Reintanz et al., 2002)。最新的研究结果显示, *AtKC1* 可以和 *AKT1* 形成异源复合钾离子通道, 并调控 *AKT1* 的通道活性, 进而影响拟南芥在低钾条件下根部的钾吸收和积累, 同时它还可能参与钾营养在根冠中的分配(本研究组未发表结果)。外向钾离子通道 *SKOR* 主要在拟南芥根的中柱组织中表达, 它可以将根细胞中吸收的钾离子向木质部转运, 钾离子再通过集流的方式向地上部运输(Gaymard et al., 1998)。*AKT2* 是主要在拟南芥韧皮部中表达的弱整流内向钾离子通道, 它主要介导钾离子在韧皮部中的装载或卸载, 使得钾离子可以在植株体内进行长距离的转运(Marten et al., 1999; Lacombe et al., 2000)。需要说

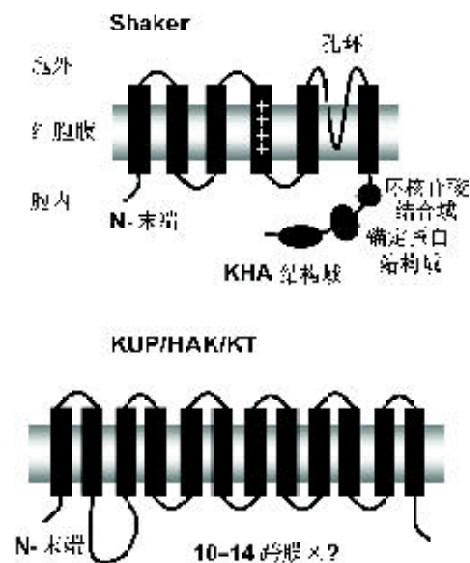


图 1 植物 Shaker 钾离子通道与 KUP/HAK/KT 钾转运体的蛋白结构 (Véry and Sentenac, 2003)

+: 带正电荷的电压感受器

Figure 1 The structural models of plant Shaker K^+ channels and KUP/HAK/KT K^+ transporters (Véry and Sentenac, 2003)

+: Positively charged amino acid in the voltage sensor

表 1 高等植物中控制钾营养性状的钾离子通道、钾转运体和调节蛋白

| Table 1 Potassium nutrition related K ⁺ channels, K ⁺ transporters and regulatory proteins in higher plants | | | | | | |
|---|-----|---------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|--|
| 蛋白 | 物种 | 蛋白种类 | 表达部位 | 蛋白功能 | 调控特性 | 文献 |
| AKT1 | 拟南芥 | 内向钾通道 | 根(表皮/皮层/根毛), 叶(叶肉细胞/保卫细胞) | 根部钾吸收 | BA/2,4-D 处理后 根中表达量降低 | Lagarde et al., 1996; Hirsch et al., 1998; Spalding et al., 1999; Xu et al., 2006 |
| SKT1 | 马铃薯 | 内向钾通道 | 根, 保卫细胞 | 根部钾吸收? | 胞外酸化激活 | Zimmermann et al., 1998 |
| LKT1 | 番茄 | 内向钾通道 | 根(根毛) | 根部钾吸收 | 胞外酸化激活 | Hartje et al., 2000 |
| TaAKT1 | 小麦 | 内向钾通道 | 根 | 根部钾吸收? | 低钾诱导表达 | Buschmann et al., 2000 |
| OsAKT1 | 水稻 | 内向钾通道 | 根(表皮/内皮层), 胚芽鞘, 叶(维管组织/叶肉细胞) | 根部钾吸收 | 胞外酸化激活 | Fuchs et al., 2005 |
| AtKC1 | 拟南芥 | 钾通道调控亚基 | 根(根毛/表皮/皮层), 叶 (表皮毛/排水器/保卫细胞) | 参与调节根部钾吸收 | 盐处理后表达量降低 ABA/BA/2,4-D 处理后表达量降低 | Reintanz et al., 2002 |
| AKT2 | 拟南芥 | 弱整流钾通道 | 叶(韧皮部/保卫细胞/叶肉 细胞), 根(韧皮部), 茎, 花 | 钾在韧皮部的装载与 卸载 | ABA 诱导表达 | Marten et al., 1999; Lacombe et al., 2000; Chérel et al., 2002 |
| SKOR | 拟南芥 | 外向钾通道 | 根(中柱) | 钾向木质部释放 | 胞外酸化抑制 | Gaynard et al., 1998 |
| AtKUP1 | 拟南芥 | 双亲和钾转运体 | 根, 花, 叶, 茎 | 根部钾吸收? | 低钾诱导在根部表达 | Kim et al., 1998; Fu and Luan, 1998 |
| AtKUP3 | 拟南芥 | 高亲和钾转运体 | 根, 花, 叶, 茎 | 根部钾吸收? | 低钾诱导在根部表达 | Kim et al., 1998 |
| AtHAK5 | 拟南芥 | 高亲和钾转运体 | 根, 冠 | 根部钾吸收? | 低钾诱导在冠部表达 | Gierth et al., 2005 |
| HvHAK1 | 大麦 | 高亲和钾转运体 | 根 | 根部钾吸收? | 低钾诱导表达 | Santa-Maria et al., 1997; Rubio et al., 2000 |
| OsHAK1 | 水稻 | 高亲和钾转运体 | 根 | 根部钾吸收? | 低钾诱导在根部表达 | Bañuelos et al., 2002 |
| CaHAK1 | 胡椒 | 高亲和钾转运体 | 根 | 根部钾吸收 | 低钾诱导在根部表达 | Martínez-Cordero et al., 2004 |
| AtClPK23 | 拟南芥 | 蛋白激酶 | 根(皮层/内皮层), 叶(维管组织) | 激活 AKT1/ 根部钾吸收 钾向上部转运? | 低钾诱导在根部表达 | Xu et al., 2006 |
| AtCBL1 | 拟南芥 | 钙感受器 | 根, 叶 | 根部钾吸收/ 钾向上部转运? | | Xu et al., 2006 |
| AtCBL9 | 拟南芥 | 钙感受器 | 根, 叶 | 根部钾吸收/ 钾向上部转运? | | Xu et al., 2006 |
| AtPP2CA | 拟南芥 | 磷酸酶 | 根(韧皮部), 叶(韧皮部/ 保卫细胞), 花粉 | 抑制 AKT2 | ABA 诱导表达 | Chérel et al., 2002 |

明的是, 在以往的文献中AKT2有时也被称为AKT2/3或AKT2/AKT3, 这是由于AKT2和AKT3可能是同一基因编码的不同转译产物(AKT3较AKT2在N末端少15个氨基酸残基)。

3.2 钾转运体

植物中存在许多高亲和性钾转运体, 其中大多为与氢离子或钠离子相偶联的同向转运体(K^+/H^+ 同向转运体和 Na^+/K^+ 同向转运体)或反向转运体(K^+/H^+ 反向转运体), 也都属于次级运输(secondary transport)过程。这些转运体对植物钾营养吸收有重要作用, 其中KUP/HAK/KT转运体家族的作用尤为重要。植物中的KUP/HAK/KT家族是与大肠杆菌钾转运体KUP及酵母钾转运体HAK1具有较高同源性的一类钾转运体, 在拟南芥基因组中至少有13个成员(Mäser et al., 2001), 预测在水稻中有25个成员(Bañuelos et al., 2002; Schwacke et al., 2003)。该家族成员的蛋白拓扑结构尚不清楚, 但根据蛋白质结构预测的结果显示, 该家族成员可能具有10-14个跨膜区, 并在第2和第3跨膜区之间拥有一个较长的环状结构(图1)。最早被克隆和鉴定的KUP/HAK/KT成员是拟南芥中的AtKUP1和大麦中的HvHAK1。它们可以互补酵母钾吸收缺陷型突变体菌株, 说明它们都具有钾转运体活性。随后, 又有多个KUP/HAK/KT成员被克隆和鉴定, 例如拟南芥中的AtKUP3和AtHAK5、水稻中的OsHAK1以及胡椒中的CaHAK1等(表1), 它们也都被证明是高亲和性的钾转运体。但对基因敲除突变体的表型观测结果表明, 一些KUP/HAK/KT基因(如AtHAK5)的敲除突变体(Gierth et al., 2005)并不表现出预期的相关表型性状。而另一些突变体即使具有明显的表型性状, 但却似乎和钾营养不直接相关, 如AtKUP2突变体shy和AtKUP4突变体trh1(Rigas et al., 2001; Elumalai et al., 2002)。最近我们的研究表明, AtKUP1的拟南芥过表达株系在MS培养基上直接萌发后, 其冠部较野生型弱小; 然而在低钾培养基上萌发时, 过表达材料却表现出根部生长的优势(本研究组未发表结果)。这种在胞外不同钾浓

度条件下的表型性状可能与AtKUP1的双亲和钾吸收特性相关。

3.3 钾离子通道调控蛋白

研究表明, 植物Shaker钾通道蛋白的C-末端胞内区是调控通道活性的重要部位。C-末端胞内区通常由环核苷酸结合域(CNBD)、锚定蛋白结构域(Anky)和富含疏水性、酸性氨基酸的KHA结构域3部分构成(图1)。Anky结构域被认为是与多种调节蛋白相结合并调节通道活性的重要区域(Sentenac et al., 1992)。已有的研究表明, 植物中钾离子通道的活性受到多种蛋白的调节, 如蛋白激酶(Xu et al., 2006)、磷酸酶(Chérel et al., 2002)、14-3-3蛋白(Sottocornola et al., 2006)和G蛋白(Wang et al., 2001)等。

我们认为, 蛋白的磷酸化与去磷酸化作用是调节钾离子通道活性的重要调控方式之一(Xu et al., 2006)。例如, 在拟南芥根细胞中存在响应低钾胁迫的分子调控通路(Xu et al., 2006)(图2), 此通路中至少包括3个成员, 即钙感受器CBL1/CBL9、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶CIPK23和钾离子通道AKT1。当拟南芥根部感受外界的低钾胁迫后, CIPK23被诱导表达; CIPK23通过其蛋白结构上的FISL结构域与锚定在细胞质膜上的CBL1/CBL9结合, 使得原本存在于胞质的CIPK23被带到细胞质膜附近并与质膜定位的钾离子通道AKT1结合; 随之AKT1被CIPK23磷酸化, 导致AKT1作为钾离子通道的活性被激活, 从而介导胞外钾离子向细胞内流动(Xu et al., 2006)。这是在植物中首次报道蛋白磷酸化可以激活钾离子通道的活性, 并且能够调控植物在低钾条件下的钾高效吸收。

4 改善作物钾营养高效性状的可能途径

通过对植物钾营养高效性状分子遗传及生理生化调控机制的研究, 有可能为培育具有钾营养高效性状的作物品种提供有效途径, 也可能为采取更为合理的作物栽培(如施肥)措施提供技术指导。

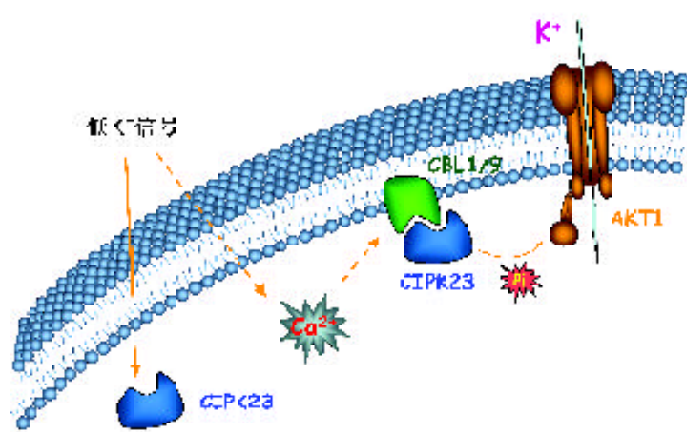


图2 拟南芥根细胞钾离子通道 AKT1 的分子调控机制模型

实线代表正调控作用, 虚线表示推测的调控作用; Pi 代表蛋白磷酸化作用。详细描述见正文。

Figure 2 The proposed working model for molecular regulation of AKT1 in Arabidopsis root cells

The arrows in solid lines and broken lines denote the demonstrated positive regulation and hypothetical regulation, respectively. Pi represents the phosphorylation process. The details of this working model are described in the text.

4.1 提高高亲和性钾转运体和钾通道基因在作物中的表达水平

由于大部分耕地土壤中的钾浓度低于作物正常生长发育所需的钾浓度, 因此大田农作物经常生长在缺钾条件下。如能在作物中适时、适地(在根组织中)高表达高亲和性钾转运体和钾通道基因, 则可能有助于作物在低钾条件下吸收较多的钾离子。已有的研究发现, 许多植物高亲和性钾转运体基因的表达是受低钾条件诱导的, 例如拟南芥中的 *AtKUP3* (Kim et al., 1998; Ahn et al., 2004) 和 *AtHAK5* (Gierth et al., 2005)、大麦中的 *HvHAK1* (Rubio et al., 2000)、水稻中的 *OsHAK1* (Bañuelos et al., 2002) 等。在拟南芥中过表达高亲和性钾转运体基因 *AtKUP1* 可以促进拟南芥在低钾条件下的根部生长(本研究组未发表结果)。具有两亲性的钾离子通道基因也可以受低钾诱导表达, 如小麦中的 *TaAKT1*。电生理学实验证据表明, 低钾诱导可以增加小麦根细胞质膜上的内向钾通道电流 (Buschmann et al., 2000)。我们认为, 通过基因工程的方法提高这些基因的表达水平是值得尝试的改良作物钾营养性状的途径之一。

4.2 异源植物钾营养高效基因的应用

与大部分钾转运体不同, 大多数植物钾离子通道基因不受诱导表达 (Pilot et al., 2003), 而且即使将这些基因在植株体内过表达, 也很难提高植株的钾吸收效率。例

如, 将 *AtAKT1* 在拟南芥中过表达后, 过表达材料并不表现明显的钾营养吸收优势 (Xu et al., 2006), 这可能是由于其体内 *AtAKT1* 的表达已近饱和, 且调控植株钾营养效率的主要方式是通道活性的调控。但有证据表明, 将一种植物的钾离子通道基因在其它植物中过量表达后, 可以明显提高转基因植株钾营养吸收和积累的效率。施卫明等 (2002) 将拟南芥钾离子通道基因 *AKT1* 和 *KAT1* 转入水稻后, 转基因植株的钾吸收速率和对钾的累积能力都有明显的增强。将拟南芥 *AKT1* 在烟草中过表达后, 同样也显著提高了转基因烟草的钾吸收能力和叶片的钾含量(本研究组未发表结果)。因此, 尝试在作物中表达异源钾离子通道基因也是改良作物钾营养性状的可能途径之一。

4.3 钾营养高效调控因子的应用

以具有两亲性的 *AKT1* 为例, 尽管将 *AtAKT1* 在拟南芥中过表达后并不能增强转基因植株的钾吸收性状, 但过量表达 *CIPK23*、*CBL1* 或 *CBL9* 等拟南芥 *AKT1* 的上游激活因子却能显著增强转基因植株在低钾条件下的钾吸收能力 (Xu et al., 2006)。另外, 基因表达芯片 (Gierth et al., 2005) 和比较蛋白质组学 (Kang et al., 2004) 的研究结果还显示, 低钾胁迫可以诱导多种钾营养相关蛋白的表达, 包括转录因子、蛋白激酶、磷酸酶、信号转导蛋白等。上述拟南芥蛋白激酶基因 *CIPK23* 就是受低钾诱导表达的 (Xu et al., 2006)。推测这些调节因子可能在植物响应低钾胁迫、维持胞内钾营养平衡中起重

要作用。尝试在作物中过量(或抑制)表达这些调节因子也可能是改良作物钾营养性状的又一途径。

4.4 合理栽培措施的应用

作物钾营养高效性状的表达无疑还依赖于合理的栽培,特别是合理的施肥措施。例如,大多数植物的高亲和性钾转运体活性受胞外铵离子的竞争性抑制,这种抑制在低钾条件下表现得更为明显(Spalding et al., 1999),因此在土壤缺钾时尽量减少铵态氮肥的使用量可以有效提高作物对钾的吸收。又如,多数植物钾离子通道的活性受胞外酸碱度(pH)的调节,有的通道在酸性条件下被激活(如马铃薯中的SKT1)(Zimmermann et al., 1998),而另一些通道则在碱性条件下被激活(如拟南芥中的AKT2)(Marten et al., 1999; Lacombe et al., 2000),因此根据植物种类和土壤酸碱度适当调整肥料的酸碱性可以有效改善植物的钾营养吸收利用效率。此外,对于某些种类植物,在施肥时加入适量的钠离子可以部分替代钾离子在维持细胞渗透势、调节细胞膨压等方面的作用(Figdore et al., 1989)。总之,根据植物钾营养吸收的特性,适时地调整肥料施用方法也是提高植物钾营养效率的重要手段之一。

5 小结与展望

随着近十几年植物分子生物学及模式植物基因组学的迅猛发展,人们已经开始对植物钾营养高效的分子遗传及生理生化机制有所认识。已经克隆并完成功能和调控分析的植物钾营养高效性状相关基因有可能被应用于作物的钾营养性状改良。对植物钾营养高效分子遗传调控网络的深入研究和较全面解析将是本领域未来若干年的研究重点。

参考文献

李共福 (1985). 耐低钾水稻品种筛选利用的研究: 水稻不同品种在低钾条件下的产量差异及耐低钾品种对钾的吸收利用特点. 湖南农业科学 3, 15-17.

- 刘国栋, 刘更另 (1994). 水稻基因型与钾素营养关系的研究. 中国土壤学会第五届青年土壤科学工作者学术讨论会论文编委会编. 现代土壤科学研究. 北京: 中国农业科技出版社. pp. 535-538.
- 刘亨官, 刘振兴, 刘放新 (1987). 水稻耐低钾品种(系)鉴定筛选及钾特性的研究. 福建农学院学报 2, 10-17.
- 鲁如坤 (1989). 我国土壤氮磷钾的基本状况. 土壤学报 26, 280-286.
- 彭克勤和胡笃敬 (1986). 空心莲子草 K^+ 吸收的动力学研究. 植物生理与分子生物学学报 2, 81-87.
- 施卫明, 王校常, 严蔚东, 汤利, 安志装, 何镡洁, 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, 374-378.
- 谢少平, 倪晋山 (1987). 空心莲子草、大豆和向日葵根部 K^+ ($^{86}Rb^+$) 的吸收和通量分析. 植物生理学报 13, 410-417.
- 严小龙, 张福锁 (1997). 植物营养遗传学. 北京: 中国农业出版社. pp. 1-17.
- Ahn SJ, Shin R, Schachtman DP (2004). Expression of KT/KUP genes in Arabidopsis and the role of root hairs in K^+ uptake. *Plant Physiol* 134, 1135-1145.
- Anderson JA, Huprikar SS, Kochian LV, Lucas WJ, Gaber RF (1992). Functional expression of a probable *Arabidopsis thaliana* potassium channel in *Saccharomyces cerevisiae*. *Proc Natl Acad Sci USA* 89, 3736-3740.
- Bañuelos MA, Garcíadeblas B, Cubero B, Rodríguez-Navarro A (2002). Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice. *Plant Physiol* 130, 784-795.
- Buschmann PH, Vaidyanathan R, Gassmann W, Schroeder JI (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, 1387-1397.
- Chérel I, Michard E, Platet N, Mouline K, Alcon C, Sentenac H, Thibaud JB (2002). Physical and functional interaction of the Arabidopsis K^+ channel AKT2 and phosphatase AtPP2CA. *Plant Cell* 14, 1133-1146.
- Dunlop J, Tomkins B (1976). Genotypic differences in potassium translocation in rye-grass. In: Wardlaw IF, Passioura JB,

- eds. Transport and Transfer Processes in Plants. New York: Academic Press. pp. 145-156.
- Elumalai RP, Nagpal P, Reed JW** (2002). A mutation in the Arabidopsis KT2/KUP2 potassium transporter gene affects shoot cell expansion. *Plant Cell* **14**, 119-131.
- Epstein E** (1978). An inborn error of potassium metabolism in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiol* **62**, 582-585.
- Epstein E, Rains DW, Ezam OE** (1963). Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc Natl Acad Sci USA* **49**, 684-692.
- Figdore S, Gerloff C, Gabelman WH** (1989). The effect of increasing sodium chloride levels on potassium utilization efficiency of tomato grown under low-potassium stress. *Plant Soil* **119**, 295-304.
- Fu HH, Luan S** (1998). AtKUP1: a dual-affinity K⁺ transporter from Arabidopsis. *Plant Cell* **10**, 63-73.
- Fuchs I, Stolzle S, Ivashikina N, Hedrich R** (2005). Rice K⁺ uptake channel OsAKT1 is sensitive to salt stress. *Planta* **221**, 212-221.
- Gambale F, Uozumi N** (2006). Properties of shaker-type potassium channels in higher plants. *J Membr Biol* **210**, 1-19.
- Gaymard F, Pilot G, Lacombe B, Bouchez D, Bruneau D, Boucherez J, Michaux-Ferrière N, Thibaud JB, Sentenac H** (1998). Identification and disruption of a plant Shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell* **94**, 647-655.
- Gierth M, Maser P, Schroeder JI** (2005). 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. *Plant Physiol* **137**, 1105-1114.
- Glass ADM, Perley JE** (1980). Varietal difference in potassium uptake by barley. *Plant Physiol* **65**, 160-164.
- Hartje S, Zimmermann S, Klonus D, Müller-Röber 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**, 723-731.
- Hirsch RE, Lewis BD, Spalding EP, Sussman MR** (1998). A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition. *Science* **280**, 918-921.
- Kang JG, Pyo YJ, Cho JW** (2004). Comparative proteome analysis of differentially expressed proteins induced by K⁺ deficiency in *Arabidopsis thaliana*. *Proteomics* **4**, 3549-3559.
- Kim EJ, Kwak JM, Uozumi N, Schroeder JI** (1998). AtKUP1: an Arabidopsis gene encoding high-affinity potassium transport activity. *Plant Cell* **10**, 51-62.
- Lacombe B, Pilot G, Michard E, Gaymard F, Sentenac H, Thibaud JB** (2000). A Shaker-like K⁺ channel with weak rectification is expressed in both source and sink phloem tissues of Arabidopsis. *Plant Cell* **12**, 837-851.
- Lagarde D, Basset M, Lepetit M, Conejero G, Gaymard F, Astruc S, Grignon C** (1996). Tissue-specific expression of Arabidopsis AKT1 gene is consistent with a role in K⁺ nutrition. *Plant J* **9**, 195-203.
- Lebaudy A, Véry AA, Sentenac H** (2007). K⁺ channel activity in plants: genes, regulations and functions. *FEBS Lett* **581**, 2357-2366.
- Leigh RA, Wyn Jones RG** (1984). A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and function of this ion in the plant cell. *New Phytol* **97**, 1-13.
- Marten I, Hoth S, Deeken R, Ache P, Ketchum KA, Hoshi T, Hedrich R** (1999). AKT3, a phloem-localized K⁺ channel, is blocked by protons. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 7581-7586.
- Martinez-Cordero MA, Vicente M, Francisco R** (2004). Cloning and functional characterization of the high-affinity K⁺ transporter HAK1 of pepper. *Plant Mol Biol* **56**, 413-421.
- Mäser P, Thomine S, Schroeder JI, Ward JM, Hirschi K, Sze H, Talke IN, Amtmann A, Maathuis FJ, Sanders D, Harper JF, Tchieu J, Gribskov M, Persans MW, Salt DE, Kim SA, Guerinot ML** (2001). Phylogenetic relationships within cation transporter families of Arabidopsis. *Plant Physiol* **126**, 1646-1667.
- Munson RD** (1985). Potassium in Agriculture. Madison: ASA/CSSA/SSSA. pp. 754-794.
- Pettersson S, Jensén P** (1983). Variation among species and

- varieties in uptake and utilization of potassium. *Plant Soil* **72**, 231-237.
- Pilot G, Gaymard F, Mouline K, Chère 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**, 773-787.
- Reintanz B, Szyroki A, Ivashikina N, Ache P, Godde M, Becker D, Palme K, Hedrich R** (2002). AtKC1, a silent Arabidopsis potassium channel-subunit modulates root hair K⁺ influx. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 4079-4084.
- Rigas S, Debrosses G, Haralampidis K, Vicente-Agullo F, Feldmann K, Grabov A, Dolan L, Hatzopoulos P** (2001). *Trh1* encodes a potassium transporter required for tip growth in Arabidopsis root hairs. *Plant Cell* **13**, 139-151.
- Rubio F, Santa-María GE, Rodríguez-Navarro A** (2000). Cloning of Arabidopsis and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. *Physiol Plant* **109**, 34-43.
- Santa-María GE, Rubio F, Dubcovsky J, Rodríguez-Navarro A** (1997). The *HAK1* gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter. *Plant Cell* **9**, 2281-2289.
- Schwacke R, Schneider A, van der Graaff E, Fischer K, Catoni E, Desimone M, Frommer WB, Flüge U, Kunze R** (2003). ARAMEMNON, a novel database for Arabidopsis integral membrane proteins. *Plant Physiol* **131**, 16-26.
- Sentenac H, Bonneaud N, Minet M, Lacroute F, Salmon JM, Gaymard F, Grignon C** (1992). Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system. *Science* **256**, 663-665.
- Shea PF, Gerloff GC, Gabelman WH** (1968). Differing efficiencies of potassium utilization in strains of snap beans *Phaseolus vulgaris*. *Plant Soil* **28**, 337-346.
- Siddiqi M Y, Glass ADM, Hsiao AI, Minjas AN** (1987). Genotypic differences among wild oat lines in potassium uptake and growth in relation to potassium supply. *Plant Soil* **99**, 93-105.
- Sottocornola B, Visconti S, Orsi S, Gazzarrini S, Giacometti S, Olivari C, Camoni L, Aducci P, Marra M, Abenavoli A, Thiel G, Moroni A** (2006). The potassium channel KAT1 is activated by plant and animal 14-3-3 proteins. *J Biol Chem* **281**, 35735-35741.
- Spalding EP, Hirsch RE, Lewis DR, Qi Z, Sussman MR, Lewis BD** (1999). Potassium uptake supporting plant growth in the absence of AKT1 channel activity: inhibition by ammonium and stimulation by sodium. *J Gen Physiol* **113**, 909-918.
- Véry AA, Sentenac H** (2003). Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* **54**, 575-603.
- Wang XQ, Ullah H, Jones AM, Assmann SM** (2001). G protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in Arabidopsis guard cells. *Science* **292**, 2070-2072.
- Wild A, Skarlou V, Clement CR, Snaydon RW** (1974). Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing solution culture. *J Appl Ecol* **11**, 801-812.
- Woodend JJ, Glass ADM, Person CO** (1987). Genetic variation in the uptake and utilization of potassium in wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties grown under potassium stress. In: Gabelman WH, Loughman BC, eds. Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition. Leiden: Martinus Nijhoff Publisher. pp. 323-330.
- Xu J, Li HD, Chen LQ, Wang Y, Liu LL, He L, Wu WH** (2006). A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K⁺ transporter AKT1 in Arabidopsis. *Cell* **125**, 1347-1360.
- Zimmermann S, Talke I, Ehrhardt T, Nast G, Müller-Röber B** (1998). Characterization of SKT1, an inwardly rectifying potassium channel from potato, by heterologous expression in insect cells. *Plant Physiol* **116**, 879-890.

Molecular Genetic Mechanism of High Efficient Potassium Uptake in Plants

Yi Wang*, Weihua Wu

*State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Biological Sciences, China
Agricultural University, Beijing 100094, China*

Abstract Potassium is an essential element for plant growth and development. Different plant species show various K⁺ utilization efficiency controlled by genes. Increasing evidence has confirmed that plant K⁺ transporters, K⁺ channels and related regulatory proteins play crucial roles in controlling plant K⁺ efficiency. In this review, we introduce the advances in investigation of plant K⁺ nutrition and summarize the molecular mechanisms of related genes. Approaches to enhancing plant K⁺ efficiency are also discussed.

Key words plant potassium nutrition, potassium channel, potassium transporter, potassium uptake

Wang Y, Wu WH (2009). Molecular genetic mechanism of high efficient potassium uptake in plants. *Chin Bull Bot* **44**, 27–36.

* Author for correspondence. E-mail: w angyihappy panda@126.com

(责任编辑: 刘慧君)

