

专论与综述 Reviews

拟南芥的钾转运系统

王卿卿 赵云云*

首都师范大学生命科学院, 北京 100037

Potassium Transport System in *Arabidopsis thaliana*

WANG Qing-Qing, ZHAO Yun-Yun*

College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100037, China

提要 从结构、功能和调控方面介绍模式植物拟南芥中钾转运系统的研究进展。

关键词 拟南芥; 钾通道; 钾转运体

钾是植物的主要营养元素, K^+ 是植物体内最丰富的阳离子, 在植物总干重中的比例可达到 3%~5%。钾在植物的生命活动中是必需的, 在细胞及整个机体水平都起作用。它参与根、冠的生长、向性运动、细胞膨胀、酶的动态平衡、盐胁迫、气孔运动、信号转导以及渗透调节等生命活动(Mäser 等 2001; Zimmermann 和 Sentenac 1999)。从钾离子与植物水分代谢关系来说, 它作为最主要的渗透物质, 在作物-水分关系调节中也有作用(魏永胜和梁宗锁 2001)。正是由于 K^+ 有如此众多的生理作用以及细胞膜对它的高度通透性, 人们对其在植物中的吸收与运输进行了广泛而深入的研究。早在上世纪中叶, 就已应用米氏方程对膜系统转运进行分析, 并发现了 2 种机制模型, 即植物细胞中大多数可溶性物质的吸收都有高亲和性和低亲和性 2 种转运系统(Fu 和 Luan 1998)。尔后, 在 70 年代, 人们又在研究 K^+ 根系运输的电生理学特性基础上, 建立了植物可溶性物质跨膜转运的总体机制模型, 并将其与化学渗透模型整合起来(Cheeseman 和 Hanson 1979)。1992 年, Anderson 等和 Sentenac 等分别用缺失吸钾能力的酵母突变体, 采用功能互补方法从拟南芥中克隆出第 1 个植物体内的钾离子通道基因 *KAT1* 和 *AKT1* (Anderson 等 1992; Sentenac 等 1992), 这标志着植物钾转运从分子水平上取得了突破性的进展。从那以后, 在分子水平上的植物 K^+ 运输研究得到了很大的发展, 同时也为植物离子运输生物学的研究提供了一个新的模式。

土壤中缺 K^+ 是农业生产中常见的问题, 因此, 植物体钾转运系统的研究和植物对低钾环境响应的分子机制是近年来的研究热点之一。植物体内负责钾吸收和转运的机制是多重且复杂的。钾转运蛋白的钾转运机制可分为两类: 在低钾浓度范围($250\sim 500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)起作用的是高亲和性吸收机制; 在高钾浓度范围($500 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上)起作用的是低亲和性吸收机制。

拟南芥是植物分子遗传学研究中最常用的模式植物。特别是在 2000 年底已经完成了拟南芥整个基因组的测序工作, 拟南芥基因克隆、结构与功能研究有了飞速发展的基础。因而, 随着拟南芥研究工作的逐渐深入, 人们对拟南芥中钾转运系统也有了更清楚的认识。

1 通道

1.1 Shaker通道 Shaker钾通道最早是从果蝇中克隆的, 植物中的 Shaker 通道与动物中 Shaker 家族的电压门控 K^+ 通道在序列和结构上都具有很高的同源性(Jan和Jan 1997), 是迄今为止研究最清楚的钾转运家族。植物中的 Shaker 多肽拥有一个典型的很短的胞质内 N 端结构域, 其后是一个由 6 个跨膜结构片段(transmembrane segment, TMS)组成的疏水核心。第 4 个跨膜片段(segment 4, S4)含有带正电荷的氨基酸 R 和 K, 起电压感受器的作用。在 S5 和 S6 之间有一个高度保守的孔道区

收稿 2006-03-07 修定 2006-06-14

*通讯作者(E-mail: zyy2327@126.com, Tel: 010-68902327)。

域(pore, P), 包含GYGD/E基本序列, 这是高选择性钾通道的特点。C端位于胞质内, 有一个环核苷酸结合位点(cyclic nucleotide-binding site, CNB) (图1)。在大多数Shaker通道中, 锚蛋白潜在地影响蛋白之间的相互作用(Chérel 2004; Véry和Sentenac 2003)。

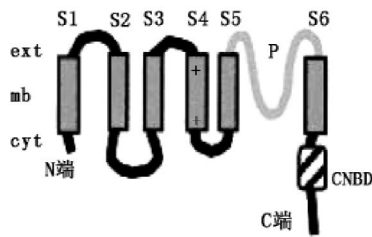


图1 Shaker通道拓扑结构(Chérel 2004)

CNBD: 环核苷酸结合区域; P: pore 区域; S: 跨膜片段; ext: 膜外侧; mb: 胞膜; cyt: 胞内。

Anderson等(1992)和Sentenac等(1992)用吸钾功能缺失的酵母突变体, 采用功能互补方法从拟南芥中分别克隆出第1个植物体内的钾离子通道基因 *KAT1* 和 *AKT1*。这两个钾通道与动物中的钾通道在功能和结构上是相似的(Chérel 2004)。在拟南芥中已鉴定的Shaker家族, 其钾通道蛋白有9个成员, 即 *KAT1*、*KAT2*、*AKT1*、*AKT2*/*AKT3*、*AKT5*、*AKT6*、*AtKC1*、*SKOR*、*GORK*, 在系统进化树上按其初级分支将Shaker家族分为5个亚族(图2)。

Shaker家族蛋白是选择性的 K^+ 通道, 并在很大程度上受电压的调控。按照它们受激活的电压

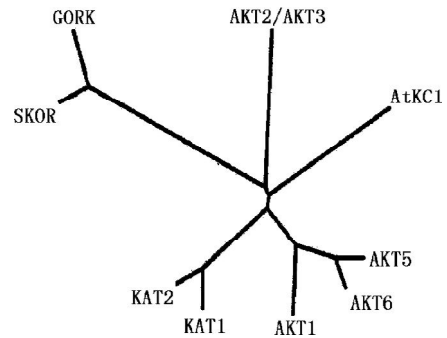


图2 拟南芥Shaker家族初级系统进化树(Reintanz等 2002)

范围和整流特性, 还可以分成3个功能亚族: 内向整流通道(inward rectifier, IR)、弱内向整流通道(weak inward rectifier, WIR)和外向整流通道(outward rectifier, OR) (表1)。内向整流钾通道主要存在于细胞膜上, 具有特殊电势依赖性, 在细胞膜超极化的电压条件下被激活, 即在跨膜电势很低时打开, 引起胞外的 K^+ 流入细胞内; 外向整流钾通道存在于植物各类细胞中, 在细胞膜去极化时被激活, 此时的跨膜电势较高, 因而 K^+ 由胞内排到胞外(Chérel 2004; Chérel等2002)。

人们从反向遗传学分析、表达研究和电生理检测等多方面进一步研究了Shaker通道部分成员的功能。早期认为 *AKT1* 属于低亲和性钾通道, 后认为 *AKT1* 是双亲和内流型钾通道, 主要在根部表达(Gaymard等1996), 在广泛的钾浓度范围内调节钾的吸收。基因表达研究的结果表明, *AKT1* 的启动子在根的表皮和外皮细胞中是活跃的(Lagarde等1996)。缺失 *AKT1* 通道活性的拟南芥

表1 已克隆的Shaker钾通道及其功能和调控(Véry和Sentenac 2003)

名称	类型	调控*	功能
<i>KAT1</i>	IR	—	气孔运动
<i>KAT2</i>	IR	—	气孔运动?
<i>AKT1</i>	IR	低钾、盐胁迫和ABA (不变); 根系6-BA和2,4-D (减少)	根系 K^+ 吸收
<i>SPIK/AKT5</i>	IR	—	花粉管发育
<i>AKT6</i>	IR	—	—
<i>AKT2</i>	WIR	光、光合与ABA (增加); 盐胁迫(减少); 低钾和6-BA (不变)	韧皮部 K^+ 装载/卸出?
<i>KAT3/AtKC1/AKT4</i>	静息	与 <i>AKT1</i> 互作 ABA (减少); 叶片盐胁迫(增加); 根系6-BA和2,4-D (减少); K^+ 亏缺(不变)	根系 K^+ 吸收?
<i>SKOR</i>	OR	根系ABA、6-BA和2,4-D (减少); K^+ 饥饿(减少); 根系盐胁迫(不变)	木质部汁液 K^+ 装载
<i>GORK</i>	OR	—	气孔运动

* 除非提及其它, 均为转录调控。

突变体 *akt1* 在低钾培养基上生长受抑制, 其吸收钾的能力也下降(Hirsch等1998)。此外, 它的 K^+ 通透性、 Rb^+ 向根流量、种子萌发、植株生长速率均受 NH_4^+ 的抑制, 而野生型对 NH_4^+ 有较强的抗性。因此, 在有 NH_4^+ 时, AKT1 介导拟南芥胚和植株生长所必需的 K^+ 吸收。与 NH_4^+ 的作用相反, 在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源 K^+ 下, Na^+ 促进 *akt1* 的生长速率。这些结果表明, 在高亲和范围内, AKT1 通道也是植物钾吸收的重要途径(吴平等2001)。

AtKC1 (也称 KAT3 或 AKT4) 是拟南芥中调控根毛钾吸收的通道 α -亚基, Northern 杂交分析检测结果表明, *AtKC1* 主要在根部有表达(汤利等2001)。同时, Reintanz 等(2002)测定 *AtKC1* 启动子的 GUS 活性, 结果表明, 活性最高的部位是根毛。功能互补实验表明, AtKC1 不能单独行使功能, 它很可能是作为某些通道(如 AKT1)的调节亚基来调节通道对钾吸收的。

KAT1 在保卫细胞中表达, 可能在调节气孔开放和 K^+ 向液泡转运中起作用, 而不是直接吸收土壤中的 K^+ 。用米氏方程式计算其 K_m 值的结果表明, 它不是一种高亲和 K^+ 转运系统(吴平等2001)。

AKT2 是至今在拟南芥中发现的唯一的弱内向整流钾通道, 也是 Shaker 家族中唯一的一个既能介导钾的内流也能调节钾外流的通道(Chérel等2002)。AKT2 在叶肉、叶表皮和保卫细胞韧皮部都有表达, 参与通过韧皮部汁液的长距离 K^+ 运输。AKT2 还与 AKT1 一道在叶肉细胞 K^+ 的通透性中起作用(Véry和Sentenac 2003)。受脱落酸(ABA)诱导, AKT2 在 mRNA 水平上的表达量增加(Chérel等2002)。另有研究表明, AKT2 除介导钾的运输外, 同时还可以通过韧皮部调节蔗糖/ H^+ 的同向运输(Deeken等2002)。

GORK 在保卫细胞中表达, 介导气孔关闭时 K^+ 的释放, 膜去极化时通道被激活。GORK 在保卫细胞中是惟一的外向 K^+ 通道(Ache等2000)。

钾吸入植物体内以后, 就分泌到木质部, 进而运输到冠部, 这就涉及到外流型钾通道 SKOR, 它可以介导木质部中 50% 钾的外流。SKOR 在根中柱鞘、木质部软组织、花粉中表达

(Ashley 2006)。与 GORK 相同, 当膜去极化时, SKOR 被激活。已有证据表明, GORK 和 SKOR 可以物理互作形成功能的、异质的、外向整流通道(Dreyer等2004)。

AKT5/SPIK 在花粉中表达, 参与花粉的 K^+ 吸收, 这对于花粉管的正常发育和增强花粉的竞争能力是必需的(Mouline等2002)。

有关其他几种通道成员的研究还很少, 功能尚不清楚, 综合已有的研究结果来看, KAT2 在保卫细胞、木质部和花中都有表达, 可能在气孔的开张过程中参与 K^+ 向保卫细胞的内流; AKT6 在花中表达(Véry和Sentenac 2003; Ache等2000; Pilot等2001)。

1.2 KCO通道 KCO即钾通道(K^+ channel)、钙激活的(Ca^{2+} activated)和外向整流(outward-rectifying)的缩写, 在拟南芥中, KCO 钾通道家族共有 6 个成员, 分别为 KCO1~6。KCOs 可分为具有 4 个 TMS、2 个孔道区域的 KCO-2P 亚族和 2 个 TMS、1 个孔道区域的 KCO-1P 亚族(图 3)。其中, 只有 KCO3 属于第二类, 由于它与其他成员在序列上有很高的同源性, 所以将其和其他的 KCOs 共同归入 KCO 通道家族。KCOs 不具有电压感受器功能的 TMS, 在孔道区有 K^+ 高通透性的特征基序。推测多数 KCO 在胞质侧的 C 末端有 Ca^{2+} 结合位点——EF 手型结构域(EF hand motif)(Véry和Sentenac 2003)。在功能方面, KCO 钾通道可能均为外向整流钾通道(Mäser等2001)。但最近的研究表明, 该家族中的某些成员并不行使外向整流通道的功能(如 AtKC04), 因此, 这个家族又命名为孔连续的通道(tandem-pore K^+ , TPK)(Ashley等2006)。

在拟南芥中, KCO1 研究得最为清楚。在拟南芥中克隆到的外向整流钾通道 KCO1 是植物中鉴

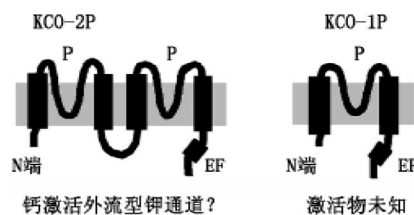


图3 KCO通道的拓扑学结构(Véry和Sentenac 2003)

P: pore 区域。

定到的第1个具有2个孔(pore)结构的钾通道,与动物中其他具有2个孔结构的钾通道一样, *KCO1*有4个TMS (Mäser等2001; Czempinski等1997),属于KCO-2P/4TMS家族。*KCO1*具有一个Ca²⁺结合的EF手型结构域,业已证实,当其在昆虫体内表达时,*KCO1*的活性受细胞内Ca²⁺浓度的影响,胞内Ca²⁺浓度升高时*KCO1*被激活。*KCO1*在植物的各部位均有表达,在亚细胞水平上,它定位于液泡膜(Czempinski等1997)。GUS染色的结果表明,*AtKCO1*在有丝分裂旺盛的组织中也有表达。*AtTPK4*在质膜上发挥功能,它可能在花粉管生长过程中参与K⁺平衡和膜电位的调节(Becker等2004)。

1.3 CNGC 环核苷酸门控通道(cyclic nucleotide-gated channel, CNGC)的结构与Shaker家族基因较为相似。拟南芥的*AtCNGC1*和*AtCNGC4* (HLM1)表现出对Na⁺和K⁺同样的通透性。该家族的另一成员*AtCNGC2*,其所特有的Ala-Asn-Asp选择性过滤装置对K⁺的通透性高于Na⁺。根据其对K⁺较高的通透性及其在根中有较多的表达,Talke等(2003)认为,*AtCNGC2*可能与K⁺的吸收有直接关系。

2 转运体

2.1 KUP/HAK/KT 钾转运体 KUP/HAK/KT转运体是拟南芥钾转运系统中最庞大的一个家族,由13个成员组成(Véry和Sentenac 2003) (图4)。这类钾转运体最早在大肠杆菌(*Escherichia coli*)中得到鉴定,并命名为钾吸收透性酶(K⁺ uptake permease, KUP) (Schroeder等1994)。随后,在许旺氏酵母(*Schwanniomyces occidentalis*)中又鉴定到了KUP的同源基因,它们负责编码高亲和K⁺ (high-affinity K⁺, HAK)转运体(Banuelos等1995)。后来,在植物中也鉴定到同类钾转运体。拟南芥中的这类转运体被命名为K⁺转运体(K⁺ transporter, AtKT)、AtHAK或AtKUP (Mäser等2001)。为了方便研究和查询,GenBank对拟南芥中这一类转运体统一命名为:KUP/HAK/KT,并对家族中的13个转运体重新排号,编为AtKUP/HAK/KT1~12和AtHAK5。

拟南芥的KUP/HAK/KT转运体家族中有13个成员。这13种AtKUP/HAK/KT在拟南芥钾转运体

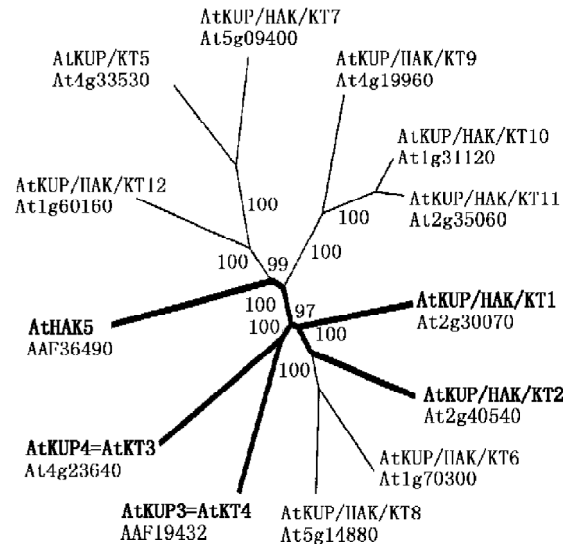


图4 AtKUP/HAK/KT的系统发生树(Mäser等2001)
图中黑粗线表示cDNA序列已被鉴定的蛋白。

系统进化树上形成最紧密和非常特异的分支,反映了这些基因高度的同源性。采用RT-PCR实时监测播种后45 d的拟南芥植株中AtKUP/HAK/KT的转录结果表明,多数成员在所有组织都有表达,如根、老叶、新叶、长果夹、花,从总的表达水平来看,地上部的表达要高些(Sung等2004)。

钾是植物生长所必需的三大元素之一,植物必须对钾供应做出快速调节来保证自身的生长发育。这样,在土壤中有限钾浓度范围内的高亲和性钾吸收对植物生长就变得尤为重要。分析酵母异源表达表明,拟南芥中KUP/HAK/KT转运体中的部分成员负责高亲和性钾吸收(Gierth等2005)。现已查明,有7个AtKUPs (*AtKUP/HAK/KT4*、*AtKUP/HAK/KT5*、*AtKUP/HAK/KT6*、*AtKUP/HAK/KT7*、*AtKUP/HAK/KT10*、*AtKUP/HAK/KT11*和*AtHAK5*)可以在大肠杆菌体内表达,并证明其有钾转运体功能(Sung等2004)。流量和生长恢复实验也表明,其中部分转运体参与高亲和性K⁺转运,而其它则主要在毫摩尔K⁺浓度范围内起作用(Véry和Sentenac 2003)。但其在膜上的定位还不清楚,所以,KUP/HAK/KT如何转运钾以及如何维持钾的动态平衡也不清楚。*AtHAK5*负责高亲和性钾转运(Gierth等2005),主要定位于根皮层和初生根的中柱中,受钾缺失的诱导,并且它也是

AtKUP/HAK/KT 家族中唯一的一个在钾缺失时表达量增加而在恢复钾时表达量又下降的基因(Sung等2004)。AtKUP4的缺失会导致根毛细小(tiny root hair), 因此, AtKUP4又有另一个名称TRH1 (tiny root hair 1)。AtKUP4可以和酵母中高亲和钾吸收的TRK1 通道功能互补。综合已有的研究可以看出, AtKUP4/TRH1 在拟南芥中介导根部的钾转运, 对钾的迁移做出应答, 而这恰恰是根毛延伸所必需的(Rigas等2001)。AtKUP1也是高亲和性钾转运体(Kim等1998)。目前, 人们对其他成员的了解还很少, 尚在探讨之中。

2.2 HKT 转运体 植物中的HKT转运体与真菌的Trk转运体和原核生物的KtrB及TrkH K^+ 转运体的亚基相似。真菌和原核生物中的这一家族的 K^+ 转运体以协同转运方式起作用, 其耦联离子是 H^+ 或 Na^+ , 作用方式取决于转运体自身, 也可能依赖于离子条件。在真菌中, Trk转运体在微摩尔到亚毫摩尔 K^+ 浓度范围内是主要的 K^+ 吸收系统(至少在中性和碱性条件下如此)(Véry和Sentenac 2003)。

HKT转运体在拟南芥中只有1个成员, 即AtHKT1, 而AtHKT1在酵母和爪蟾卵母细胞中, 并不转运 K^+ , 而是转运 Na^+ (Uozumi等2000), 因而认为, 在拟南芥中AtHKT1可能执行钠转运体的功能, 有人还推测, 植物Trk/HKT与植物中钠转运及选择性有关(Mäser等2001), 这对研究高等植物的 Na^+ 运输和盐敏感性来说是有意义的。

2.3 K^+/H^+ 反向转运体 这类转运体是植物中研究较少的一类, 在拟南芥中, K^+/H^+ 反向转运体由6个成员组成, 即KEA1、KEA2、KEA3、KEA4、KEA5、KEA6, 并且都是从与细菌中 K^+/H^+ 反向转运体的同源性分析中得到的。其中, 只有KEA1的cDNA序列已经被测定。KEA的表达不具有特异性, 几乎在所有组织中都有表达。在植物中尚无实验证据可以证明KEA的功能特性, 但从理论上讲, 它可能参与钾的装载, 如在液泡中, KEA可能通过质子泵介导 H^+/K^+ 的交换, 从而完成钾的装载(Mäser等2001)。

拟南芥中的钾转运蛋白可能还远不止这些。除上面介绍的几个钾转运蛋白家族以外, 在拟南芥中还不断地发现新的成员, 如谷氨酸盐受体、CPA家族(Véry和Sentenac 2003), 但对它们的功

能尚不清楚, 仅是推测而已。

3 结语

植物对钾的吸收与转运, 是一个极其复杂的过程。尽管人们对钾转运蛋白的功能机制已有了一定程度的认识, 对其调控机制也有了初步的了解, 但在许多方面仍然需要深入研究:

(1)在拟南芥中, 人们已经鉴定出多个高亲和性钾转运蛋白, 然而有关它们分子水平上的研究进展则很迟缓。这些转运蛋白是如何被激活的, 是这方面研究的最大难题。

(2)人们通常将钾转运机制分为高亲和与低亲和两种机制。而越来越多的研究表明, 钾转运机制远比此复杂得多。在钾吸收和转运的过程中很可能是多个通道和转运体共同工作的。例如, 钾离子选择性通道AKT1、ATKC1和高亲和性钾转运体KUP4都在根的外层细胞执行 K^+ 吸收功能。此外, 有些通道既能够执行高亲和性钾吸收, 也能够执行低亲和性钾吸收(Véry和Sentenac 2003)。而这些蛋白之间如何协调其功能, 其表达又如何调控, 需进一步探讨。

(3)尽管已经确定负责 K^+ 向木质部分泌的外向整流通道定位在木质部质膜上, 但它们如何参与 K^+ 向木质部的运输, 一直是争论的热点。

参考文献

- 汤利, 施卫明, 王校常(2001). 植物钾吸收转运基因的克隆与作物遗传改良. 植物营养与肥料学报, 7 (4): 467~473
- 魏永胜, 梁宗锁(2001). 钾与提高作物抗旱性的关系. 植物生理学通讯, 37 (6): 576~580
- 吴平, 印莉萍, 张立平(2001). 植物营养分子生理学. 北京: 科学出版社, 163~211
- Ache P, Becker D, Ivashikina N, Dietrich P, Roelfsema MR, 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: 93~98
- 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
- Ashley MK, Grant M, Grabov A (2006). Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. J Exp Bot, 57: 425~436
- Banuelos MA, Klein RD, Alexander-Bowman SJ, Rodríguez-Navarro A (1995). A potassium transporter of the yeast *Schwanniomyces occidentalis* homologous to the Kup system of *Escherichia coli* has a high concentrative capacity.

- EMBO J, 14: 3021~3027
- Becker D, Geiger D, Dunkel M (2004). AtTPK4, an *Arabidopsis* tandem-pore K⁺ channel, poised to control the pollen membrane voltage in a pH- and Ca²⁺-dependent manner. Proc Natl Acad Sci USA, 101: 15621~15626
- Cheeseman JM, Hanson JB (1979). Energy-linked potassium influx as related to cell potential in corn roots. Plant Physiol, 64: 842~845
- Chérel I (2004). Regulation of K⁺ channel activities in plants: from physiological to molecular aspects. J Exp Bot, 55: 337~351
- 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
- Czempinski K, Zimmermann S, Ehrhardt T, Muller-Rober B (1997). New structure and function in plant K⁺ channels: KC01, an outward rectifier with a steep Ca²⁺ dependency. EMBO J, 16: 2565~2575
- Deeken R, Geiger D, Fromm J, Koroleva O, Ache P, Langenfeld-Heyser R, Sauer N, May ST, Hedrich R (2002). Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of *Arabidopsis*. Planta, 216: 334~344
- Dreyer I, Porée F, Schneider A, Mittelstädt J, Bertl A, Sentenac H, Thibaud JB, Mueller-Roeber B (2004). Assembly of plant *Shaker*-like K_{out} channels requires two distinct sites of the channel α -subunit. Biophys J, 87: 858~872
- Fu HH, Luan S (1998). AtKUP1: a dual affinity K⁺ transporter from *Arabidopsis*. Plant Cell, 10: 63~73
- Gaynard F, Cerutti M, Horeau C, Lemaillé G, Urbach S, Ravallec M, Devauchelle G, Sentenac H, Thibaud J-B (1996). The baculovirus/insect cell system as an alternative to *Xenopus oocytes*. First characterization of the AKT1 K⁺ channel from *Arabidopsis thaliana*. J Biol Chem, 271: 22863~22870
- Gierth M, Mäser 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
- Hirsch RE, Lewis BD, Spalding EP, Sussman MR (1998). A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition. Science, 280: 918~921
- Jan LY, Jan YN (1997). Cloned potassium channels from eukaryotes and prokaryotes. Annu Rev Neurosci, 20: 91~123
- Kim EJ, Kwak JM, Uozumi N, Schroeder JI (1998). *AtKUP1*: an *Arabidopsis* gene encoding high-affinity potassium transport activity. Plant Cell, 10: 51~62
- Lagarde D, Basset M, Lepetit M, Conejero G, Gaynard 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
- Mäser P, Thomine S, Schroeder JI, Ward JM, Hirschi K, Sze H, Talke IN, Amtmann A, Maathuis FJM, Sanders D et al (2001). Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis*. Plant Physiol, 126: 1646~1667
- Mouline K, Very A, Gaynard F, Boucherez J, Pilot G, Devic M, Bouchez D, Thibaud J-B, Sentenac H (2002). Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a *Shaker* K⁺ channel in *Arabidopsis*. Genes Dev, 16: 339~350
- Pilot G, Lacombe B, Gaynard F, Chérel I, Boucherez J, Thibaud JB, 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: 3215~3221
- Reintanz B, Szyroki A, Ivashikina N, Ache P, Godde M, Becker D, Palme K, Hedrich R (2002). AtKC1, a silent *Arabidopsis* potassium channel α -subunit modulates root hair K⁺ influx. Proc Natl Acad Sci USA, 99: 4079~4084
- Rigas S, Debrosses G, Haralampidis K, Agullo FV, Feldmann KA, Grabov A, Dolan L, Hatzopoulos P (2001). *TRHI* encodes a potassium transporter required for tip growth in *Arabidopsis* root hairs. Plant Cell, 13: 139~151
- Schroeder JI, Ward JM, Gassmann W (1994). Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K⁺ channels in higher plants: biophysical implications for K⁺ uptake. Annu Rev Biophys Biomol Struct, 23: 441~471
- Sentenac H, Bonneaud N, Minet M, Lacroute F, Salmon JM, Gaynard F, Grignon C (1992). Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system. Science, 256: 663~665
- Sung JA, 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
- Talke IN, Blaudez D, Maathuis FJM, Sanders D (2003). CNGCs: prime targets of plant cyclic nucleotide signalling? Trends Plant Sci, 8: 286~293
- Uozumi N, Kim EJ, Rubio F, Yamaguchi T, Muto S, Tsuboi A, Bakker EP, Nakamura T, Schroeder JI (2000). The *Arabidopsis HKT1* gene homolog mediates inward Na⁺ currents in *Xenopus laevis* oocytes and Na⁺ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. Plant Physiol, 122: 1249~1259
- Véry AA, Sentenac H (2003). Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. Annu Rev Plant Biol, 54: 575~603
- Zimmermann S, Sentenac H (1992). Plant ion channels: from molecular structures to physiological functions. Curr Opin Plant Biol, 2: 477~482