

植物 HKT 转运蛋白基因的研究进展

李 平¹, 冯紫洲², 陈永胜¹, 王 云², 张继星¹

(1. 内蒙古民族大学 生命科学院, 内蒙古 通辽 028042;

2. 内蒙古民族大学 农学院, 内蒙古 通辽 028042)

摘 要: HKT 转运蛋白是存在质膜上的一种离子运输体, 是生物界普遍存在的负责 Na^+ 运输和 K^+ - Na^+ 同向运输的一种跨膜蛋白。HKT 转运蛋白受到 HKT 家族基因表达调控。过量表达的 HKT 家族基因能够提高植物 Na^+ 转运或 K^+ - Na^+ 同向转运蛋白活性, 使植物体内 Na^+ 再循环、降低体内 Na^+ 浓度、维持 K^+/Na^+ 比值、保持细胞正常生理功能从而提高植物的耐盐性。该研究主要对 HKT 家族基因的发现、克隆与 SOS、NHX 等基因的相互作用以及其表达蛋白的结构、功能与耐盐之间的关系进行了综述, 旨在了解其功能和作用机理, 为植物耐盐基因工程奠定基础, 获得耐盐的转基因植物。

关键词: HKT 转运蛋白; HKT 基因; 耐盐性

中图分类号: Q 946-33 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2016)10-0188-06

联合国粮食及农业组织 2012 年的统计数字显示, 相比 20 世纪 60 年代, 目前全球的人均耕地面积已经减少 50.6%。除了人口持续增长和城镇化进程加快等因素外, 土壤盐渍化的不断加剧也是造成耕地面积减少的重要原因之一^[1]。 Na^+ 是形成盐渍土地的主要成分, 植物体内大量积累 Na^+ 会破坏细胞膜选择性、影响代谢过程、降低光合作用和呼吸作用等, 形成渗透胁迫和离子毒害, 导致作物减产^[2-3]。在生物治理措施中, 利用基因工程选育耐盐作物品种具有费用少、绿色环保、可持续性等优点, 已成为利用和改良盐碱地的一条经济有效途径^[4]。植物的耐盐性与 HKT 转运有着密切的关系, 其介导的 Na^+ 特定传输或 Na^+ - K^+ 联合运输, 对减轻盐渍的毒害起着重要的作用。利用传统和现代的分子遗传学方法已经将较强的耐盐基因(HKT)分离出来, 通过基因工程手段将其整合到农作物中, 从而提高农作物的耐盐性^[5-6]。在全球范围内存在的农业问题中, HKT 蛋白在解决植物耐盐性方面扮演着重要角色^[7]。

1 HKT 基因及表达蛋白的发现

1994 年, SCHACHTMAN^[8] 首次从高等植物小麦中分离出 *TaHKT1* 基因。随后 UOZUMI 等^[9] 在拟南芥中发现了 HKT 类基因(*AtHKT1*), HORIE 等^[10] 第一次发现了水稻中的 2 个 HKT 基因(*OsHKT1* 和 *OsHKT2*), 目前为止已经在水稻中发现了 9 个 HKT 类基因(*OsHKT1*-*OsHKT9*)。随着研究水平的提高, 更多的 HKT 基因在生物体中发现, 包括大麦、桉树、冰叶日中花、大豆、小花碱茅、互花米草、高粱、盐芥、碱蓬、芦苇等。植物 HKT 类转运体与细菌 Ktr、酵母 Trk1 和 Trk2 等转运体同源, 同属于一类具有相似结构功能的 K^+ 转运体蛋白家族, 共称为 HKT/Trk/Ktr 家族^[11], DURELL 等^[12] 认为原核生物含有 1 个 MPM(Membrane-Pore Membrane), Trk/HKT 家族是由一类原核生物 2TM(transmembrane helices)进化形成的 K^+ 通道。植物 HKT 转运蛋白含有 4 个 MPM 基序, 每个基序有 1 个孔状区域 P 和 2 个跨膜区域(M1 和 M2)组成(图 1)^[13-14]。

2 HKT 转运蛋白功能

REN 等^[15] 在水稻中分离出 HKT 耐盐基因, 证实 *OsHKT* 可以将过多的 Na^+ 从木质部中转运到周围薄壁细胞中, 降低木质部汁液中的 Na^+ 含量, 减少向地上部分运输, 间接增加地上部位 K^+ 的含量, 提高植物体内 K^+/Na^+ 比率^[16-17]。HORIE 等^[18] 发现水稻的一部分 *OsHKT* 蛋白可以吸收根部的 Na^+ , 另一部分具有吸收 K^+ 的功能, 减缓植物缺 K^+ 对植物的伤害。XUE 等^[19]

第一作者简介: 李平(1990-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生物化学与分子生物学。E-mail: lplss1314@163.com.

责任作者: 张继星(1971-), 男, 博士, 教授, 现主要从事植物生物化学与分子生物学等研究工作。E-mail: zjx-711209@163.com.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31260336)。

收稿日期: 2016-02-14

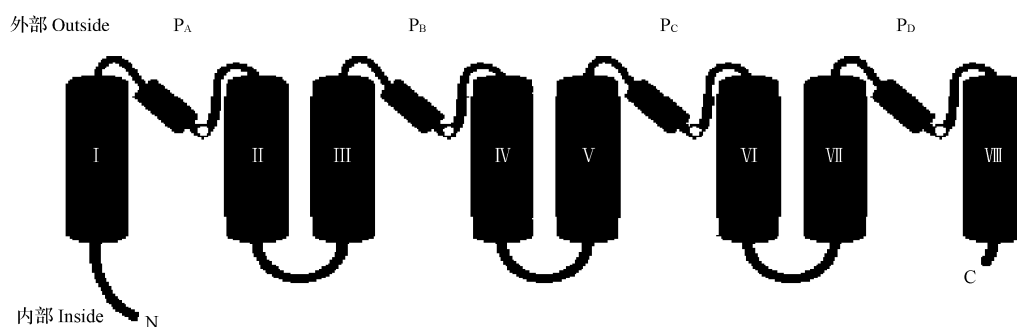


图1 HKT 蛋白拓扑结构示意图

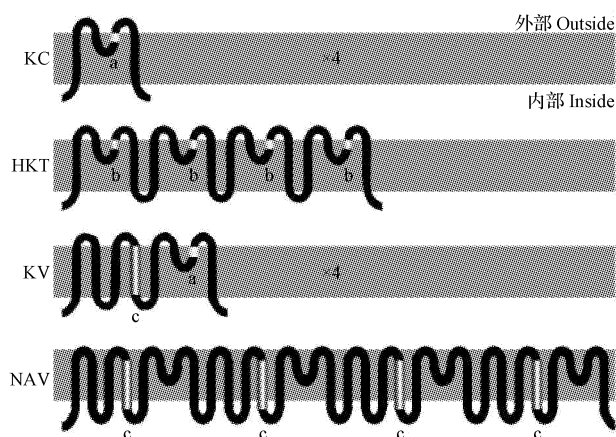
Fig. 1 Diagrammatic representation of HKT protein topological structure

利用膜片钳体技术分析显示拟南芥 HKT1;1 对 Na^+ 和 K^+ 的吸收具有高度的选择性,有助于 Na^+ 在木质部的转出和控制 Na^+ 在芽中的积累。HORIE 等^[10] 和 GARCIADÉBLAS 等^[20] 利用膜片钳体技术对水稻的 HKT 基因研究表明,OsHKT 对 Na^+ 具有选择转换功能,通过控制木质部 Na^+ 移动来调节水稻中 K^+/Na^+ 的比率。KATO 等^[21] 和 MASER 等^[22] 研究发现,根据 HKT 蛋白在结构和功能上的差异,分为 2 个亚家族,第 1 类是运输 K^+ 的通道,该通道有 4 个亚基组的聚合体;第 2 类是运输 Na^+ 的通道,该通道是由 4 个 MPM 基序和多个跨膜区域组成(图 2)^[23]。GASSMANN 等^[24] 提

出了 HKT1 介导 Na^+/K^+ 运输模型。该运输模型指出,在细胞外当 Na^+/K^+ 浓度较低或平衡时,HKT1 发挥 Na^+/K^+ 协同运输功能;当 Na^+ 浓度远高于 K^+ 浓度时, Na^+ 与 K^+ 的耦合位点结合,HKT1 介导 Na^+/Na^+ 运输;当 K^+ 浓度远高于 Na^+ 浓度时, K^+ 降低 HKT1 介导的内向电流。SCHACHTMAN^[8] 采用功能互补法,从小麦幼根 cDNA 文库中筛选到互补酵母 K^+ 吸收缺陷的 HKT2;1,其编码的蛋白对几种单价阳离子的选择顺序为 $\text{K}^+ > \text{Rb}^+ > \text{Na}^+ > \text{NH}_4^+$,HKT 转运蛋白对 Na^+ 具有低亲和性。

3 转运蛋白 HKT 基因克隆

SCHACHTMAN^[8] 首次从高等植物小麦中分离 TaHKT1 基因,其开放阅读框(ORF)编码 534 个氨基酸,分子量 58.9 kDa,具有 10~12 个跨膜区,于第 7 号染色体上,原位杂交显示 TaHKT 主要在根皮层和茎中表达。UOZUMI 等^[25] 在拟南芥中分离出 AtHKT1 基因,该基因长度为 1 521 bp,编码 506 个氨基酸残基,主要在根、茎、叶和花中表达,同时研究表明该基因的表达提高了植物对 Na^+ 的耐受能力。FAIRBAIRN 等^[26] 在赤桉中分离出 EcHKT1 基因,该基因长度为 1 992 bp,编码 550 个氨基酸残基,主要在根、茎中表达。该基因所编码的 HKT 转运蛋白与小麦的转运体具有较高的同源性,赤桉 HKT 基因和小麦 HKT1 基因所编码转运蛋白的功能和结构的保守性表明它们耐盐性方面发挥着重要的作用。ARDIE 等^[27] 在小花碱茅发现了 PutHKT2;1 基因,该基因长度为 1 778 bp,编码 531 个氨基酸残基。PutHKT2;1 具有高亲和 K^+/Na^+ 的特性,将其导入酵母中,PutHKT2;1 表现出 K^+/Na^+ 同向转运功能,将其导入拟南芥中,PutHKT2;1 显著增加敏感性的 Na^+/K^+ 等。李剑等^[28] 以小花碱茅为材料,采用 RT-PCR 和 RACE 方法克隆出 HKT2;1 基因,并命名为 PutHKT2;1。该基因全长 1 919 bp,包含 1 个长 1 638 bp 的开放阅读框(ORF),编码 546 个氨基酸,推测分子量为 60.5 kDa,等电



注:KC,单一化的 KcsA-type 钾离子通道拓扑模型;HKT,高亲和钾离子转运载体;KV,一种混合型的电压门钾离子通道;NAV,电压门钠离子通道;a,甘氨酸钾离子过滤器;b,单过滤器的甘氨酸;c,电压传感器跨膜区。

Note:KC, Simplified topological models of a KcsA-type K^+ channel; HKT, High-affinity K^+ transporter; KV, A shaker-type voltage-gated K^+ channel; NAV, A voltage-gated Na^+ channel; a, GYG K^+ filters; b, Single filter glycines; c, Voltage sensory transmembrane domains.

图2 不同 K^+ 和 Na^+ 通道与 HKT 蛋白结构比较

Fig. 2 Comparison of structures among K^+ , Na^+ channel and HKT protein

点 PI 为 9.07。与其它植物 HKT2;1 氨基酸序列同源性达到 66% 以上,核苷酸序列同源性达到 75% 以上。殷桂香等^[29]利用 in silico 技术在大豆中克隆出 4 个大豆 TRK-HKT 家族成员 *GmHKT1;1*、*GmHKT1;2*、*GmHKT1;3* 和 *GmHKT1;4*,它们的第 1 个外显子和内含子分别占各基因 gDNA 全长的 26.89%/61.37%、24.08%/59.49%、30.33%/43.43% 和 26.06%/51.18%,其中 *GmHKT1;2* 编码 645 个氨基酸,其组成的蛋白最大,4 个编码蛋白的分子量为 56.23~73.11 kDa,等电点(pI)相近,为 9.09~9.23。氨基酸序列两两比对结果表明,*GmHKT1;2* 和 *GmHKT1;4* 同源性达到 85.7%,其次是 *GmHKT1;1* 与 *GmHKT1;3* 同源性达到 83.3%。张琳等^[30]从长穗偃麦草中克隆出 *HKT1;4* 基因片段,该基因片段长度为 614 bp,编码 204 个氨基酸,其编码的氨基酸与小麦的 *TmHKT1;4* 氨基酸同源性对比高达 92%,与其它植物氨基酸序列同源性均在 80% 以上。李孟军^[31]通过对小麦的研究表明,在 *TaHKT1 4* 192 bp 启动子序列中包含 574 bp 启动子片段(-47~-620 bp)包含决定 *HKT* 特异表达的元件,而其上游(-621~-1 874 bp)可能存在一些负调控元件,并发现小麦 *HKT* 基因家族成员 Na^+ 吸收能力由低到高的顺序为 *TaHKT4-2* < *TaHKT3-2*、*TaHKT 1-3* < *TaHKT 1-1* < *TaHKT1-2*、*TaSKCl*。

4 过表达 HKT 基因与耐盐性的关系

大多数耐盐植物经盐胁迫 HKT 转运蛋白的活性相对增加,电化学势梯度发生变化,质子泵的活性随之增加。由 H^+ -ATP 酶催化 ATP 水解释放能量,HKT 转运蛋白将 Na^+ 区隔化于液泡中或排到植物体外,从而提高体内 K^+/Na^+ 值或将过多的 Na^+ 与代谢位点分离,减轻盐胁迫对植物的伤害, Na^+ 区隔到液泡中,有利于植物抵抗盐分造成的渗透胁迫。将高盐环境中生长的植物 *HKT* 基因敲除,试验证实植物对 Na^+ 更敏感^[32-34]。*HKT* 基因家族成员中表达的 Na^+ 转运蛋白和 Na^+/K^+ 转运蛋白在控制 Na 积累方面发挥着重要作用^[35]。

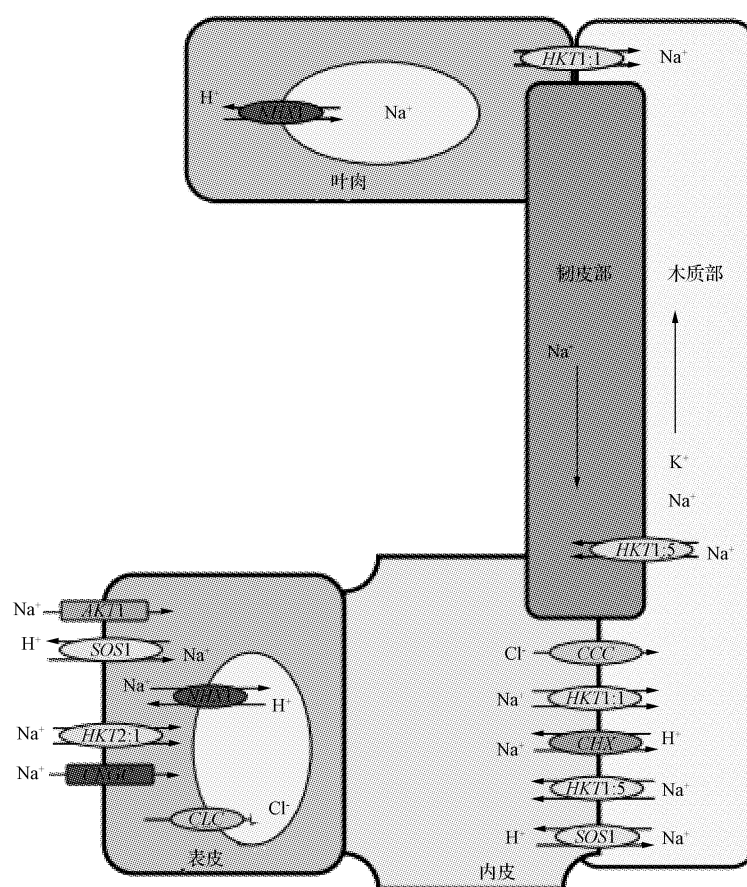
越来越多的研究表明,HKT 转运蛋白的过量表达可以提高植物的抗盐性。LAURIE 等^[36]将 *TaHKT2;1* 转入小麦后,在 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下,与对照组相比,转基因植株根部的 Na^+ 浓度明显降低,转基因株系耐盐性提高。殷桂香等^[29]对大豆进行盐胁迫处理显示,在 NaCl 胁迫处理 8 h 时,*GmHKT1;2* 相对表达量最高,约为处理前的 6.3 倍。KADCR 等^[37]通过对水稻的研究表明,在 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下,*OsHKT2;2* 转录水平上调,主要在叶韧皮部中表达。SU 等^[38]将冰叶日中花 *McHKT1* 导入卵母细胞中,通过

$400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理,*McHKT1* 转录水平很快提高,在 6 h 达到最大,达到最初表达量的 2.5 倍,而后下降到处理前的水平,试验表明,*McHKT1* 参与 Na^+ 吸收, Na^+ 短期积累起到渗透调节作用。

5 HKT 与 NHX、SOS 等编码转运蛋白基因的互作机理

HORIE 等^[18]对水稻的研究表明 *HKT2;1* 介导高亲和性吸收 Na^+ 并且参与木质部 Na^+ 的转入。在水稻的木质部薄壁细胞存在 *HKT1;5*,其能够减少木质部 Na^+ 浓度,进而减少芽中的 Na^+ 。SUNARPI 等^[39]通过试验,将 *AtHKT1* 定位于叶木质部薄壁细胞的质膜上和韧皮部。在 *AtHKT1* 突变体中,木质部 Na^+ 积累而韧皮部中减少, K^+ 的浓度变化与 Na^+ 恰好相反,说明 *AtHKT1* 参与调控 Na^+ 在根与地上部分的分配,在盐及渗透胁迫条件下将 Na^+ 从木质部通过韧皮部汁液从地上部分再循环至根,使地上部分不受盐害,并且间接的对 K^+ 进行调控。盐胁迫下 *SOS1* 的 mRNA 在拟南芥根尖表皮细胞及根、茎、叶木质部薄壁细胞中表达增强。根尖中的 *SOS1* 可把 Na^+ 排到胞外,部分进入到根、茎、叶木质部液流中的 Na^+ 可被木质部薄壁细胞中的 *SOS1* 重新吸收,控制向上运输^[38]。*NHX* 家族基因调控表达 Na^+ (K^+)/ H^+ 逆向转运蛋白,其功能是调节细胞质内 pH、 Na^+ (K^+) 浓度和维持细胞质中较高的 K^+/Na^+ 比值,是植物抗旱耐盐的关键因子^[39]。

Na^+ 的吸收发生在土壤根的边缘,主要通过非选择性阳离子通道,例如环核苷酸门控通道主要介导 Ca^{2+} 和转运蛋白家族的转运。*HKT* 和 *SOS* 基因表达产物普遍存在植物质膜上,*NHX* 基因表达产物普遍存在植物液泡膜上。植物在盐胁迫下,*HKT*、*SOS* 和 *NHX* 转运途径具有进行离子稳态调节和提高耐盐性的生理功能^[13,40-41]。ZHU^[42]利用突变技术,处理拟南芥中的 *HKT1;1* 基因使其突变,结果显示 Na^+/H^+ 逆向转运 *SOS* 基因的表达受到抑制,试验幼苗对钠盐更敏感。*SOS* 家族基因和 *NHX* 家族基因表达产物同为 Na^+ (K^+)/ H^+ 逆向转运蛋白,然而 *SOS* 基因表达蛋白主要存在于质膜上,*NHX* 基因表达蛋白主要存在于液泡膜上。过量表达的 *SOS* 和 *NHX* 家族基因能提高植物中 Na^+ (K^+)/ H^+ 逆向转运蛋白的活性,从而调节 K^+/Na^+ 比率,维持 Na^+ (K^+) 浓度^[43-45]。 Na^+ 流到液泡和质体是通过反向转运系统实现,液泡膜 *NHX* 和质膜 *SOS*,在大部分物种中是守恒的^[46]。很多研究表明,植物在盐胁迫条件下,*HKT*、*SOS*、*NHX* 等家族基因表达产物通过各种组织细胞调节 Na^+ 、 K^+ 浓度,维持较高的 K^+/Na^+ 比值,保持离子均衡等方面起着重要的作用(图 3)^[47-49]。

图3 Na^+ 和 Cl^- 转运蛋白的全面功能和定位Fig. 3 Generalised functions and localisation of Na^+ and Cl^- transporter proteins

6 展望

HKT 转运蛋白在植物中具有很高的研究价值,在改良盐碱土壤和农业生产中具有较强的应用潜力。了解并研究 HKT 蛋白基因和掌握 HKT、SOS、NHX 等基因的相互作用机理,可为其在植物中应用奠定基础,在植物基因组中过表达 HKT 转运蛋白基因,提高了植物的耐盐性,培育出抗盐碱的新品种,对于改良盐碱地,提高植物抗盐能力具有重要的意义。

参考文献

- [1] 马利静. 基于盐碱土改良的土壤和植物效应研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [2] HASEGAWA P M, BRESSAN R A, ZHU J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51: 463-499.
- [3] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. Trends Plant Sci, 2001(6): 66-71.
- [4] 洪平, 徐凯, 刘亚欣, 等. 抗旱耐盐基因与作物的改良及其在荒漠化治理中的前景[J]. 中国农学通报, 2008, 24(4): 398-402.
- [5] SHAVRUKOV Y, GUPTA N K, MIYAZAKI J, et al. HvNax3-a locus controlling shoot sodium exclusion derived from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. spontaneum)[J]. Funct Integr Genomics, 2010(10): 277-291.
- [6] SHAVRUKOV Y, BOVILL J, AFZAL I, et al. HVP10 encoding V-PPase is a prime candidate for the barley *HvNax3* sodium exclusion gene;

evidence from fine mapping and expression analysis[J]. Planta, 2013, 237: 1111-1122.

- [7] FAIRBAIRN D J, LIU W, SCHACHTMAN D P, et al. Characterisation of two distinct HKT1-like potassium transporters from *Eucalyptus camaldulensis* [J]. Plant Molecular Biology, 2000, 43(4): 515-525.
- [8] SCHACHTMAN D P. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants[J]. Nature, 1994, 370: 655-658.
- [9] UOZUMI N, KIM E J, RUBIO F, et al. The *Arabidopsis* HKT1 gene homolog mediates inward Na^+ uptake in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Plant Physiology, 2000, 122(4): 1249-1260.
- [10] HORIE T, YOSHIDA K, NAKAYAMA H, et al. Two types with different properties of HKT transporters of Na^+ and K^+ transport in *Oryza sativa* [J]. Plant Journal, 2001, 27(2): 129-138.
- [11] YAMAGUCHI T, HAMAMOTO S, UOZUMI N. Sodium transport system in plant cells[J]. Front Plant Sci, 2013(4): 1-7.
- [12] DURELL S R, GUY H R. Structural models of the KtrB, TrkH, and Trk1, 2 symporters based on the structure of the KcsA K^+ channel[J]. Biophys J, 1999, 77: 789-807.
- [13] SHIN H, TOMOAKI H, FELIX H, et al. HKT transporters mediate salt stress resistance in plants: from structure and function to the field[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2015, 32: 113-120.
- [14] 赵常玉, 李剑, 张金林, 等. HKT 蛋白与植物耐盐性研究进展[J]. 草业科学, 2012, 10(29): 1604-1612.
- [15] REN Z H, GAO J P, LI L G, et al. A Rice quantitative trait locus for

- salt tolerance encodes a sodium transporter[J]. *Nature Genetics*, 2005, 37(10):1141-1146.
- [16] LIN H X, ZHU M Z, YANO M, et al. QTLs for Na^+ and K^+ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108:253-260.
- [17] COTSALTIS O, PLETT D, JOHNSON A A, et al. Root-specific transcript profiling of contrasting rice genotypes in response to salinity stress[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(1):25-41.
- [18] HORIE T, COSTA A, KIM T H, et al. Rice *OsHKT2;1* transporter mediates large Na^+ influx component into K^+ -starved roots for growth[J]. *EMBO Journal*, 2007, 26:3003-3014.
- [19] XUE S, YAO X, LUO W, et al. *AtHKT1;1* mediates Nernstian sodium channel transport properties in *Arabidopsis* root stelar cells[J]. *PLoS ONE* 2011(6):e24725.
- [20] GARCIADEBLAS B, SENN M E, BANUELOS M A, et al. Sodium transport and HKT transporters; the rice model[J]. *Plant J*, 2003, 34(6):788-801.
- [21] KATO Y, SAKAGUCHI M, MORI Y, et al. Evidence in support of a four transmembrane-pore-transmembrane topology model for the *Arohidopsis thaliana* Na^+/K^+ translocating *AtHKT1* protein, a member of the superfamily of K^+ transporters[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2001, 98(11):6488-6493.
- [22] MASER P, HOSOO Y, UOSHIMA S, et al. Glycine residues in potassium channel-like selectivity filters determine potassium selectivity in four-loop-per-subunit HKT transporters from plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2002, 99(9):6128-6133.
- [23] 林婵娟, 徐海霞, 赵一丹, 等. 植物 HKT 转运蛋白研究进展[J]. *分子植物育种*, 2008, 6(6):1153-1159.
- [24] GASSMANN W, RUBIO F, SCHROEDER J I. Alkali cation selectivity of the wheat root high-affinity potassium transporter *HKT1*[J]. *Plant Journal*, 1996(10):869-882.
- [25] UOZUMI N, KIM E J, RUBIO F, et al. The *Arabidopsis* *HKT1* gene homolog mediates inward Na^+ currents in *Xenopus laevis* oocytes and Na^+ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *Plant Physiol*, 2000, 122(4):1249-1259.
- [26] FAIRBAIRN D J, LIU W, SCHACHTMAN D P, et al. Characterisation of two distinct *HKT1*-like potassium transporters from *Eucalyptus camaldulensis*[J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 43(4):515-525.
- [27] ARDIE S W, XIE L, TAKAHASHI R, et al. Cloning of a high-affinity K^+ transporter gene *PutHKT2;1* from *Puccinellia tenuiflora* and its functional comparison with *OsHKT2;1* from rice in yeast and *Arabidopsis*[J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(12):3491-3502.
- [28] 李剑, 张金林, 王锁民, 等. 小花碱茅 *HKT2;1* 基因全长 cDNA 的克隆与生物信息学分析[J]. *草业学报*, 2013, 22(2):140-149.
- [29] 殷桂香, 张磊, 余茂云. 大豆 TRK-HKT 家族基因结构及逆境胁迫响应机制[J]. *作物学报*, 2015, 41(2):259-275.
- [30] 张琳, 郭强, 毛培春, 等. 长穗偃麦草 *HKT1;4* 基因片段的克隆及序列分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2014, 33(4):869-874.
- [31] 李孟军. 小麦耐盐相关基因 *HKT* 克隆及多样性与功能研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.
- [32] DAVENPORT R J, MUNOZ-MAYOR A, JHA D, et al. The Na^+ transporter *AtHKT1;1* controls retrieval of Na^+ from the xylem in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2007, 30:497-507.
- [33] 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.
- [34] RUS A, BAXTER I, MUTHUKUMAR B, et al. Natural variants of *AtHKT1* enhance Na^+ accumulation in two wild populations of *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2006, 2(12):e210.
- [35] SHANE W, MATTHEW G, MARIA H. Plant high-affinity potassium (HKT) transporters involved in salinity tolerance; Structural insights to probe differences in ion selectivity[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013(14):7660-7680.
- [36] LAURIE S, FEENEY K A, MAATHUIS F J, et al. A role for *HKT1* in sodium uptake by wheat roots[J]. *Plant Journal*, 2002, 32(2):139-149.
- [37] KADIC M A, SEIDEL T, GOLLDACK D, et al. Expression of *OsHKT1*, *OsHKT2*, and *OsVHA* are differentially regulated under NaCl stress in salt-sensitive and salt-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(15):4257-4268.
- [38] SU H, BALDERAS E, ROSARIO E, et al. Expression of the cation transporter *McHKT1* in a halophyte[J]. *Plant Mol Biol*, 2003, 52:967-980.
- [39] SUNARPI, TOMOAKI H, JO MOTODA. Enhanced salt tolerance mediated by *AtHKT1* transporter induced Na^+ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells[J]. *The Plant Journal*, 2005, 44:928-938.
- [40] CUIN T, BOSE J, STEFANO G, et al. Assessing the role of root plasma membrane and tonoplast Na^+/H^+ exchangers in salinity tolerance in wheat: in planta quantification methods[J]. *Plant Cell and Environment*, 2011(34):947-961.
- [41] APSE M P, AHARON G S, SNEDDEN W A. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 1999, 285:1256-1258.
- [42] ZHU J K. Cell signaling under salt, water and cold stress[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(5):401-406.
- [43] WU G Q, XI J J, WANG S M. The *ZmNHX* gene encoding tonoplast Na^+/H^+ antiporter from the xerophyte *Zygophyllum xarrthoxylum* plays important roles in response to salt and drought[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(5):51149-51159.
- [44] RUS A, LEE B H. *AtHKT1* facilitates Na^+ homeostasis and K^+ nutrition in plant[J]. *Plant Physiol*, 2004, 136:2500-2511.
- [45] BASSIL E, OHTO M A, ESUMI T, et al. The *Arabidopsis* intracellular Na^+/H^+ antiporters *NHX5* and *NHX6* are endosome associated and necessary for plant growth and development[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23:224-239.
- [46] BARRAGÁN V, LEIDI E O, ANDRÉS Z, et al. Ion exchangers *NHX1* and *NHX2* mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2012(24):1127-1142.
- [47] OLÍAS R, ELJAKAOUI Z, PARDO J M, et al. The Na^+/H^+ exchanger *SOS1* controls extrusion and distribution of Na^+ in tomato plants undersalinity conditions[J]. *Plant Signaling and Behavior*, 2009(4):973-976.
- [48] MARIA J A, IRENE V, MOHAMED M, et al. Two closely linked tomato HKT coding genes are positional candidates for the major tomato QTL involved in Na^+/K^+ homeostasis[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36:1171-1191.
- [49] AFAQ A M, PRASAD S, FRANS J M M. Improving crop salt tolerance: Anion and cation transporters as genetic engineering targets[J]. *Plant Stress*, 2011, 5(special):64-72.
- [50] APSE M P, BLUMWALD E. Na^+ transport in plants[J]. *FEBS Letters*, 2007, 581:2247-2254.
- [51] RODRÍGUEZ-ROSALES M P, GÁLVEZ F J, HUERTAS R, et al. Plant *NHX* cation/proton antiporters[J]. *Plant Signaling and Behaviour*, 2009(4):1-13.

设施蔬菜连作障碍及调控措施研究进展

陈天祥, 孙 权, 顾 欣, 王 锐

(宁夏大学 农学院, 宁夏 银川 750021)

摘 要:设施蔬菜生产中的连作障碍普遍存在, 主要因素包括土壤的营养平衡被打破、次生盐渍化、生物学特性改变、化感物质的毒害作用等。调控措施包括轮作和间作套种、生物防治、增施有机肥料、选育抗性品种、嫁接栽培、添加吸附剂、合理灌水和施用化肥、土壤消毒处理等。现概述了设施蔬菜连作障碍成因和缓解措施研究成果, 以期对调控设施蔬菜连作障碍提供借鉴, 并对未来亟需研究解决的问题进行展望。

关键词:设施蔬菜; 连作障碍; 调控措施

中图分类号:S 626 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)10-0193-05

设施蔬菜生产需要局部的、相对可控制的环境条件, 由于对水分、养分、光照、温度等环境因素的特殊需求, 使其具有高度集约化、复种指数高和种类单一等特点, 连续种植易造成土壤环境恶化、蔬菜病虫害严重等障碍问题。障碍因素包括: ①土壤物理性状改变, 土壤酸化和次生盐渍化程度加剧, 营养平衡被打破; ②土壤微生物群落结构发生严重变化, 土壤酶活性紊乱, 土传病害加剧; ③化感物质对植株的毒害效应。设施蔬菜连

作障碍问题被重视已久, 有关发生机理和调控措施的研究已有相当进展, 而距根本解决设施蔬菜连作障碍仍有一定距离。

1 设施蔬菜连作障碍的成因

1.1 设施土壤物理性状的变化

土壤物理性状的变化主要表现在土壤结构上。在设施内通常随着连作年限的增加, 微团粒存在向大团粒转化的趋势, 0.5~1.0 mm 和 0.25~0.50 mm 粒径的水稳性团聚体数量增加^[1-2]。但由于设施内温度高、湿度大, 土壤粘化作用明显, 细颗粒组分较高, 加之设施栽培的精细管理下, 频繁的踏踩镇压造成土壤板结, 容重增大; 土壤有效孔隙减少, 通气透水性也随之变差^[3]。由此可见, 设施土壤物理性质恶变主要是人为管理所引起

第一作者简介:陈天祥(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向为干旱区土壤资源管理。E-mail:1282896413@qq.com.

责任作者:孙权(1965-), 男, 博士, 教授, 现主要从事干旱区土壤资源高效利用等研究工作。E-mail:sqnxu@sina.com.

基金项目:2015年宁夏农业科技支撑资助项目(nxnz-08)。

收稿日期:2016-02-14

Research Progress of HKT Transport Protein Gene

LI Ping¹, FENG Zizhou², CHEN Yongsheng¹, WANG Yun², ZHANG Jixing¹

(1. College of Life Science, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028042; 2. Agricultural College, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028042)

Abstract: The HKT transport protein is a kind of ion transporter, which exists on plasmalemma. It is ubiquitous and responsible for Na^+ transport and K^+-Na^+ symport. It belongs to transmembrane protein. HKT is subject to its family gene expression regulation. The over-expressing HKT family gene could improve plants' Na^+ transport and K^+-Na^+ symport, letting Na^+ recycle and reducing its concentration. At the same time it plays an important role in maintaining K^+/Na^+ ratio and keeping the normal physiological function, thus improving salt tolerance. The article summarized the discovery and clone of HKT family gene, moreover, it introduced the interaction between HKT family gene and SOS, NHX. After knowing its function and mechanism of action, laid the foundation for genetic engineering of plants tolerance and getting haloduric transgenic plant.

Keywords: HKT transport protein; HKT gene; salt tolerance