

# 植物根细胞离子通道研究进展

戴松香 陈少良

(北京林业大学生物科学与技术学院)

**摘要:**根细胞膜上存在各种离子通道.电生理学的研究表明,根细胞离子通道对于矿质吸收、转运及植物耐盐具有重要作用.该文概述了根细胞 $K^+$ 通道、阴离子通道和各种非选择性阳离子通道的最新研究进展,并对近期有关离子通道和植物耐盐性关系的研究进行了总结. $K^+$ 通道存在于大多数的植物细胞中,其对 $K^+$ 的选择性远高于其他阳离子, $K^+$ 通道的存在对于营养元素的吸收,尤其是 $K^+$ 的低亲和性吸收具有重要的意义,同时也为其他离子的出入维持了一个较为稳定的膜电势.阴离子通道激活所引起的质膜去极化可以激发非选择性的阳离子流,在盐胁迫下,可通透 $Cl^-$ 的阴离子通道的开放是植物对胞内 $Cl^-$ 的一种重要调控机制.由于非选择性的阳离子通道(Non-selective cation channels, NSCCs)的多样性及其对一价阳离子的低选择性,近年来NSCCs的研究受到广泛关注.NSCCs被认为参与了植物多种生理过程,包括营养元素的吸收、膨压控制、胞间转运、信号转导以及毒害离子的吸收,尤其是 $Na^+$ 的吸收.

**关键词:**阳离子通道,  $K^+$ 通道, 非选择性阳离子通道,  $Na^+$ 通透型的阳离子通道, 阴离子通道, 耐盐性

**中图分类号:** Q942.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1522(2005)03-0098-06

DAI Song-xiang; CHEN Shao-liang. **Research review on root ion channels of plants.** *Journal of Beijing Forestry University* (2005) 27(3) 98-103 [Ch, 43 ref.]. College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

A variety of ion channels have been identified in root cell membranes. Electrophysiological studies have shown that ion channels play an important role in mineral uptake, translocation and salt resistance.  $K^+$  channels, non-selective cation channels,  $Na^+$ -permeable cation channels and anion channels in roots are introduced in this review. Furthermore, the ion channel-regulated salt uptake and the contribution to salinity tolerance are briefly reviewed.  $K^+$ -channels, characterized in a wide variety of plant cells, are highly selective for  $K^+$  over other monovalent cations. They play important roles in nutrient acquisition, especially in low-affinity potassium absorption and membrane voltage control. Activation of anion channels gives rise to the depolarization of plasma membrane, and evokes non-selective currents. It is suggested that the opening of  $Cl^-$  permeable channels contribute to the regulation of net  $Cl^-$  uptake under salinity. In recent years, non-selective cation channels have attracted more attention because of their diversity and low selectivity for monovalent cations, which also implies that they are involved in a wide range of plant processes, including nutrient acquisition, turgor control, intracellular ion transport, signaling and uptake of toxic cations, especially  $Na^+$ .

**Key words** cation channel,  $K^+$ -channel, non-selective cation channel,  $Na^+$ -permeable cation channel, anion channel, salt tolerance

## 1 离子通道简介

离子通道是嵌入膜的蛋白质,它们跨过磷脂双

分子层,形成亲水通道,允许适当大小和适当电荷的离子通过<sup>[1,2]</sup>.离子通道主要分为配体门控或化学门控离子通道(ligand or chemically-gated ion channels),

收稿日期:2004-01-23

<http://journal.bjfu.edu.cn>

**基金项目:**国家自然科学基金项目(30070613)、全国高校优秀博士学位论文作者专项基金(200152)、教育部高等学校优秀青年教师教学科研奖励计划项目.

**第一作者:**戴松香,硕士生.主要研究方向:树木抗逆生理.电话:010-62338129 Email: songzi@bjfu.edu.cn 地址:100083 北京海淀清华东路35号北京林业大学生物科学与技术学院.

**责任作者:**陈少良,博士,教授,博士生导师.主要研究方向:树木抗逆生理.电话:010-62338129 Email: lschen@bjfu.edu.cn 地址:同上.

电压门控离子通道(voltage-gated ion channels), 曲张门控离子通道(stretch-gated ion channels)以及光门控离子通道(light-gated ion channels)等<sup>[3]</sup>. 各种离子通道构成了植物行使各种特有功能的生理基础<sup>[4]</sup>. 一般认为, 植物离子通道行使功能主要有以下3种模式: ①渗透压调节或者净电流模式; ②梯度控制模式; ③信号模式<sup>[5]</sup>. 下面主要对根细胞各种离子通道的研究进展作简要概述.

## 2 阳离子通道

### 2.1 K<sup>+</sup>通道

利用膜片钳全细胞电流记录技术, 发现在植物细胞中最普遍的K<sup>+</sup>通道主要是表现出时间和电压依赖激活的外向整流通道(Outward rectifying channels, KORC)和内向整流通道(Inward rectifying channels, KIRC)<sup>[6]</sup>. 另外, 还有非电压依赖型K<sup>+</sup>通道, 它的开放几率与电压无关, 并且对电压变化的反应也是瞬时的. 相对而言, 通过平面脂双分子层技术的应用, 非电压依赖型K<sup>+</sup>通道在单通道水平研究较为深入<sup>[7]</sup>. 1992年通道基因克隆成功的报道, 对植物离子通道的研究起到了重要的推动作用. 在接下来的10多年里, 对植物K<sup>+</sup>通道分子机制的研究也取得了较大的进展, 建立了内向整流K<sup>+</sup>通道的结构模式, 并根据其结构区域的不同, 将其分为KAT和AKT亚家族<sup>[8,9]</sup>. 从结构上, K<sup>+</sup>通道主要分为Shaker型(通道主要由4个 $\alpha$ 亚基构成, 每个 $\alpha$ 亚基含6个跨膜螺旋)、Kir型(通道主要由4个 $\alpha$ 亚基构成, 每个 $\alpha$ 亚基含2个跨膜螺旋), 二者都含有1个保守的孔道蛋白构成区域P区. 同时, 在植物中也发现了含两个P区的K<sup>+</sup>通道. Pilot<sup>[10]</sup>等认为Shaker型K<sup>+</sup>通道参与了根部K<sup>+</sup>吸收, 以及K<sup>+</sup>进入木质部的过程和在内皮部的转运过程. 对于K<sup>+</sup>通道的结构模型的建立必将对离子通道功能和调控机制的研究产生深远的影响. 对于通道蛋白C端的环式核苷结合位点, 以及和细胞骨架或者调控蛋白结合的重序列的研究, 将有助于我们更好的理解通道调控机制及其介导的信号转导链.

#### 2.1.1 电压依赖型K<sup>+</sup>通道

##### 2.1.1.1 内向整流K<sup>+</sup>通道——KIRC

通常, K<sup>+</sup>的吸收通过两种途径: 高亲和性吸收和低亲和性吸收. 有效的K<sup>+</sup>吸收需要植物采取合适的吸收途径, 并且将K<sup>+</sup>的外漏降到最低<sup>[11]</sup>. 高亲和性的K<sup>+</sup>吸收主要由K<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>同向转运系统介导, 并且需消耗ATP. 低亲和性的K<sup>+</sup>吸收主要由膜电势引起, 相对耗能较低. 目前为止, 发现的KIRC都和低亲和性的K<sup>+</sup>吸收有关<sup>[12]</sup>. 对于高亲和性的K<sup>+</sup>吸

收系统, 在胞外K<sup>+</sup>浓度为 $1\mu\text{mol/L}$ 水平时吸收K<sup>+</sup>, 在胞外K<sup>+</sup>浓度高于 $200\mu\text{mol/L}$ 时达到饱和. KIRC对胞外K<sup>+</sup>浓度的变化不敏感, 因而KIRC在植物K<sup>+</sup>吸收上起重要的作用, 特别是胞外K<sup>+</sup>浓度高于 $200\mu\text{mol/L}$ 时, 它是低亲和性K<sup>+</sup>吸收的核心. 在某些根细胞原生质体中, KIRC的激活电压随着胞外K<sup>+</sup>浓度降低而变得更负<sup>[13]</sup>. 对于KIRC, 人们主要有以下几方面的认识:

1) KIRC的选择性: KIRC的选择性随着植物种类的不同而不同, 具有明显的组织特异性, 而且依据电导和离子透过率分别得到的选择性又有所不同. 可以说, KIRC具有较为复杂的孔道结构. 但是, 基本上所有的KIRC对某些单价阳离子具有普遍的选择性顺序,  $\text{K}^+ > \text{Rb}^+ = \text{NH}_4^+ (= \text{Cs}^+) > \text{Na}^+ = \text{Li}^+$ <sup>[7]</sup>.

2) KIRC的药理学性质: 黑麦(*Secale cereale*)的根表皮细胞的KIRC被胞外 $\text{mmol/L}$ 水平的 $\text{Ba}^{2+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{TEA}^+$ 和 $\text{Cs}^+$ 所抑制, 但是对奎宁不敏感<sup>[14]</sup>. 这也是所有根细胞KIRC的药理学性质.  $\text{Ba}^{2+}$ 和 $\text{TEA}^+$ 对KIRC的抑制作用是非电压依赖性的,  $\text{TEA}^+$ 在KIRC的外口可能有结合位点.  $\text{Ca}^{2+}$ 对KIRC的抑制作用表现出较弱的电压依赖性.  $\text{Cs}^+$ 是KIRC的强抑制剂, 并且其抑制内向电流的作用具有电压依赖性. 3价阳离子(如 $\text{Al}^{3+}$ 和 $\text{La}^{3+}$ )也同样可以有效控制KIRC的活性, 并且也具有电压依赖性.

3) KIRC的单通道电导: 不同植物根细胞的KIRC的单通道电导不同, 而且在同一植物根细胞质膜上也存在不止一种电导的离子通道. 使用“外翻外”(outside-out)的单通道记录方法, 在黑麦根表皮细胞上发现了单通道电导分别为 $56\text{ pS}$ 和 $110\text{ pS}$ 的两种KIRC<sup>[14]</sup>.

4) KIRC的调控及生理功能: 除了受膜电位控制外, KIRC还受到一些与植物生理活动密切相关的离子的调控, 如K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>和H<sup>+</sup>等, 也存在受共价修饰的可能. 在植物根细胞中, KIRC只有在膜电位负于K<sup>+</sup>的逆转电位时被激活, 主要是介导K<sup>+</sup>内流<sup>[15]</sup>, 并且KIRC都是电压门控的, 激活电压通常负于 $-100\text{ mV}$ . 由于KIRC对阳离子选择性不强, 可能导致明显的碱金属毒害, 特别是Na<sup>+</sup>和Cs<sup>+</sup>等. 因此揭示植物根细胞内KIRC的功能和特性, 对于研究植物的耐盐性具有重要作用.

##### 2.1.1.2 外向整流K<sup>+</sup>通道——KORC

通过“外翻外”的膜片钳技术, 已经在黑麦根表皮细胞, 小麦(*Triticum aestivum*)根细胞, 大麦(*Hordeum vulgare*)根木质部薄壁细胞, 番茄(*Solanum lycopersicum*)根细胞和玉米(*Zea mays*)根中柱细胞的原生质体中分别发现了不同电导的KORC<sup>[7]</sup>. KORC

具有以下特点:

1) KORC 的选择性: 对黑麦根表皮细胞 KORC 的单通道记录发现, 通过该通道的主要阳离子是  $K^+$ , 但是同时也有 2 价的阳离子通过该通道, 说明该通道对  $K^+$  的选择并不是很严格<sup>[14]</sup>. 对大麦木质部薄壁细胞 KORC 的尾电流分析也发现了同样的选择性<sup>[16]</sup>. 根细胞 KORC 对  $K^+$  和  $Na^+$  的通透性的比率为  $P_{K^+}/P_{Na^+} = 30$ <sup>[17]</sup>. Boer 和 Wegner<sup>[18]</sup> 认为, 木质部薄壁细胞上 KORC 的电导主要取决于质外体  $K^+$  的浓度.

2) KORC 的药理学性质: 黑麦根皮层细胞的 KORC 能够被胞外的  $Ba^{2+}$ 、 $TEA^+$  所抑制, 但是不被胞外  $Ca^{2+}$ 、 $Cs^+$  或者奎宁所抑制<sup>[10]</sup>. 这是根细胞 KORC 的典型特征<sup>[7]</sup>. 但是, 并非所有的 KORC 都如此, 有些植物根细胞原生质体外向电流也会受到一定浓度的  $Cs^+$  或者奎宁抑制. 因此, White<sup>[7]</sup> 等认为, 在不同植物中, KORC 的不同药理学性质也许可以作为区分不同外向型  $K^+$  通道的依据.

3) KORC 的生理作用: 大多数的根细胞 KORC 在膜电位正于  $E_K^+$  ( $K^+$  的平衡电位) 时介导  $K^+$  的外流, 作为电荷补偿, 细胞使其他的阳离子内流以及阴离子外流. 譬如在 KORC 激活过程中, 发现有  $Ca^{2+}$  的进入和  $Cl^-$  的流出. 在黑麦根表皮细胞中发现了两种不同的外向电流<sup>[16]</sup>, 一种对  $K^+$  具有相对较强的选择性, 被较低的正电压激活, 并且存在于所有具有外向电流的原生质体中, 即 KORC. 另一种是非选择性的阳离子通道, 激活电压在 50~100 mV 左右, 一般正于 KORC. 除了  $K^+$  吸收,  $K^+$  通道可以通过介导  $K^+$  内流和  $K^+$  外流而把膜电位维持在  $K^+$  的逆转电位(根细胞上通常低于 -120 mV), 从而为其他离子的吸收维持合适的跨膜电化学势梯度<sup>[19]</sup>. KORC 的弱选择性在植物中对矿质元素的吸收、细胞信号转导以及碱金属毒害都具有重要的意义, 因为它为这些特定离子的通透提供了相应的电化学势<sup>[20]</sup>. 在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中发现 KORC 开放时有内向电流通过, 说明 KORC 同样可以允许  $Na^+$  和  $K^+$  的流入<sup>[12]</sup>. 中柱细胞中 KORC 还有一个很重要的作用, 就是将  $K^+$  运到木质部. Roberts 和 Tester<sup>[21]</sup> 发现, 在玉米中柱细胞中, KORC 的开放允许  $Ca^{2+}$  通过, 导致胞内  $Ca^{2+}$  浓度的增加, 从而引起其他通道的门控变化.

### 2.1.2 非电压依赖型 $K^+$ 通道

在所有来自黑麦根皮层细胞的原生质体中, 都记录到了非电压依赖性的瞬时电流<sup>[14]</sup>, 除了介导  $K^+$  电流以外, 该通道也可以通过其他 1 价阳离子, 如  $Na^+$  和  $Cs^+$ , 对 1 价阳离子的选择性顺序为  $NH_4^+$

$>Rb^+ >K^+ >Cs^+ >Na^+ >Li^+$ <sup>[22]</sup>. 该通道的单通道电导在 38.5 到 54.4 pS 之间, 被胞外奎宁所抑制, 在低浓度下具有较高的  $K^+/Na^+$  选择性. 可以说, 非电压依赖性的  $K^+$  通道能使膜电位稳定在  $E_K^+$  附近, 这一点类似于动物细胞中相应的通道. 同样, 非电压依赖型  $K^+$  通道对 1 价阳离子的非选择性在矿质元素的吸收过程中也具有重要的作用, 同时也不可避免地造成了碱金属毒害.

### 2.2 $Na^+$ 通透型阳离子通道

目前在植物原生质体膜上发现的阳离子选择性通道主要是 KORC 和 KIRC, 利用平面脂双分子层技术也发现了其他的非选择性的阳离子通道<sup>[23]</sup>, 但是对于完整植物原生质体上的研究还在进一步深入, 并且已经引起了普遍的关注. 在过去的 10 a 间, 已经有越来越多的证据表明植物原生质体膜上存在非选择性阳离子通道 (Non-selective cation channels, NSCCs)<sup>[24]</sup>. NSCCs 具有多样的通道特征, 广泛地存在于质膜、液泡膜以及胞内其他细胞器膜上; 相对于阴离子, NSCCs 对阳离子具有很强的选择性, 但是对一系列的 1 价阳离子却具有相似的选择性,  $P_{Na^+}/P_{K^+}$  在 0.3~3.0 之间. 由于其弱选择性, NSCCs 参与了植物大多数的生理过程, 例如低亲和性营养元素吸收、膨压控制、胞间转运及信号转导. NSCCs 的弱选择性同时也导致了对一些毒害离子, 尤其是  $Na^+$  的吸收. 考虑到  $Na^+$  是造成植物盐毒害的主要离子, 关于  $Na^+$  通透型阳离子通道 ( $Na^+$ -permeable channel) 的研究已经越来越多地被报道.

Schachtman<sup>[17]</sup> 等发现在玉米根皮层细胞里,  $Na^+$  的吸收可能是通过质膜上对  $K^+$  具有选择性吸收的外向型通道. Roberts 和 Tester<sup>[25]</sup> 通过膜片钳技术, 利用玉米根中柱和皮层细胞的原生质体研究了高等植物细胞  $Na^+$  的转运机制. 在玉米根皮层细胞中, 通过时间依赖性的  $K^+$  通道进入细胞的  $Na^+$  基本上是可以忽略的. 相反, 玉米根部的  $Na^+$  流可能是通过瞬时激发的电流进入的. 该电流能部分的被胞外的  $Ca^{2+}$  所抑制, 但是对  $TEA^+$ 、 $Cs^+$  和 TTX (河豚毒素, 动物细胞中  $Na^+$  通道抑制剂) 不敏感. 利用“外翻外”膜片钳技术发现了该离子通道介导的内向的  $Na^+$  电流. 该通道是非电压依赖性的, 不同于同一类型细胞中发现的 KIRC. 当胞外  $Ca^{2+}$  浓度增加时, 通道开放几率和单通道电导都降低. 在胞外  $Na^+$  浓度为 102  $\mu\text{mol/L}$ , 胞内  $K^+$  浓度为 123  $\mu\text{mol/L}$  时,  $P_{Na^+}/P_{K^+} = 2.1$ ; 可以说该通道在玉米根皮层细胞中主要介导的是  $Na^+$  的低亲和性的吸收. 同时, 在玉米中柱细胞中, 发现  $Na^+$  基本上不能通过 KORC, 所以, 可以认为 KORC 基本不参与  $Na^+$  在根部共质体中的转运.

因此,研究者认为,在植物体内  $\text{Na}^+$  的转运可能和某些特定的离子通道有关,这些通道对  $\text{Na}^+$  不具单一选择性.

Davenport<sup>[26]</sup>等利用平面脂双分子层技术,在小麦根细胞原生质体上发现了单通道电导为 44 pS、对 1 价阳离子不具特定选择性、对电压具有较弱的依赖性的非选择性阳离子通道.该通道  $\text{Na}^+$  电流能部分地被  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  和  $\text{Gd}^{3+}$  所抑制,并且已证实对其他阻断剂( $\text{TEA}^+$ 、 $\text{Cs}^+$ 、奎宁、异博定等)不敏感.对于  $\text{Na}^+$  的吸收机制,Maathuis 和 Sanders<sup>[27]</sup>认为,拟南芥根细胞中也许存在一条基于环核苷酸的信号转导途径,并且直接影响了非电压依赖型通道介导的  $\text{Na}^+$  吸收.这些通道对 1 价阳离子不具特定选择性,当细胞质内 cAMP 和 cGMP 浓度升高时,大大减少了通道开放几率. Demidchik<sup>[28]</sup>检验了通过拟南芥根细胞质膜上 NSCCs 的  $\text{Na}^+$  流,利用全细胞和外翻外模式,发现 NSCCs 介导的  $\text{Na}^+$  流对胞外  $\text{TEA}^+$  和异博定不敏感,非时间以及非电压依赖型激活,对 1 价阳离子选择性差异不大,选择性顺序是  $\text{K}^+ > \text{NH}_4^+ > \text{Rb}^+ > \text{Cs}^+ > \text{Na}^+ > \text{Li}^+ > \text{TEA}^+$ . 它能够被一定浓度的  $\text{H}^+$  和  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Ba}^{2+}$ 、 $\text{Zn}^{2+}$ 、 $\text{La}^{3+}$ 、 $\text{Gd}^{3+}$ 、奎宁、焦碳酸二乙酯(diethylpyrocarbonate)所阻断,但是对大多数的有机阻断剂不敏感.

从近年来的研究结果看,NSCCs 作为一个独立的通道群体已经引起了科学家们越来越多的重视,并且由于其多样性以及不确定的通道特性,对整个电生理科学研究领域都是一种挑战.随着研究的不断深入,研究手段的不断改进,NSCCs 在植物各个生理过程中所发挥的作用一定会得到阐明.

### 3 阴离子通道

阴离子通道在高等植物细胞的生命活动中起着重要的作用,如参与渗透调节、气孔运动、信号转导等.阴离子通道在植物胞内 pH 调节<sup>[29]</sup>,以及花粉粒早期萌发过程<sup>[30]</sup>中也起着决定性作用.在一般情况下,大多数阴离子的平衡电位都偏正或者稍微偏负,这主要依赖于细胞质内阴离子的浓度.胞外渗透压的增加或胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的增加<sup>[31]</sup>,胞外  $\text{Al}^{3+}$  浓度的增加<sup>[32]</sup>都可能引起阴离子通道的激活.在保卫细胞中, $\text{Ca}^{2+}$ 、核苷酸和 ABA 以及生长素对阴离子通道都具有很重要的调节作用<sup>[33]</sup>.

阴离子通道中的主要成员  $\text{Cl}^-$  通道  $\text{ClC}$ s 家族在动物和微生物的研究中已取得长足的进展.烟草(*Nicotiana tabacum*)中克隆得到的  $\text{ClC-Nt1}$  基因,将  $\text{ClC}$ s 家族扩展到了高等植物,并且为电压依赖型的植物离子通道的研究提供了探针<sup>[34]</sup>.

1) 阴离子通道的选择性:在保卫细胞中, $\text{S}^-$  type 和  $\text{R}^-$  type 的阴离子通道对阴离子的选择性顺序是不同的.Schmidt<sup>[4]</sup>等报导的阴离子选择性顺序如下:

$$\text{S}^- \text{ type: } \text{NO}_3^- > \text{Br}^- > \text{F}^- > \text{Cl}^- > \text{I}^- > \text{Malate}^-;$$

$$\text{R}^- \text{ type: } \text{NO}_3^- > \text{I}^- > \text{Br}^- > \text{Cl}^- > \text{Malate}^-.$$

2) 阴离子通道的药理学性质:几种阴离子通道的抑制剂在一些文章中已有报道,而且这些抑制剂对  $\text{S}^-$  type 和  $\text{R}^-$  type 的阴离子通道分别具有不同的半抑制浓度(抑制离子通道 50% 电流的抑制剂浓度).这些抑制剂主要是 DIDS (4,4'-diisothiocyanastilbene-2,2'-disulfonic acid)、A<sup>9</sup>C (anthracene<sup>-9-</sup>carboxylic acid)、NPPB (5-nitro-2-(3-phenylpropylpropylamio)benzoic acid)、IAA<sup>-94</sup> [(6,7-dichloro-2-cyclopentyl-2,3-dihydro-2-methyl-1-oxo-1H-inden-5yl)oxy]acetic acid<sup>[33]</sup>.

3) 阴离子通道的生理作用:Tyerman<sup>[23]</sup>等认为在胞外较高的 KCl 和 NaCl 浓度下,阴离子通道,尤其是可以通过  $\text{Cl}^-$  的阴离子通道将是外向电流的主要电荷携带者(而在较低的胞外 KCl 浓度下,KORC 介导了主要的外向电流).目前还没有证据表明胞外较高的  $\text{Cl}^-$  浓度能够增加阴离子通道对  $\text{Cl}^-$  的通透性,但是在适度的 KCl 浓度下有增加  $\text{P}_{\text{Cl}^-} / \text{P}_{\text{K}^+}$  的趋势.阴离子通道激活介导阴离子外流被认为是植物在盐胁迫下对净  $\text{Cl}^-$  吸收的一种重要的调控机制<sup>[5]</sup>.在植物根细胞中,阴离子通道或许还能释放有机离子到土壤中螯合某些有毒离子(如  $\text{Al}^{3+}$ ),或者释放较难溶解的离子(如磷酸盐).通过通道外流的  $\text{Cl}^-$  可以使质膜去极化,从而激活 KORC 驱使  $\text{K}^+$  或其他阳离子外流,可以促进离子向木质部释放<sup>[16]</sup>,也可引起保卫细胞气孔关闭<sup>[5]</sup>.Taylor<sup>[35]</sup>等认为, $\text{Cl}^-$  通道开放导致的质膜去极化可以激发非选择性的阳离子流以及动作电位电流.而且一般可以通透  $\text{Cl}^-$  的阴离子通道也经常可通过  $\text{NO}_3^-$ <sup>[19]</sup>,于是该通道的开放也就不可避免的引起了有价值的  $\text{NO}_3^-$  的外流,尤其是对植物根细胞而言.

### 4 离子通道与植物耐盐性

由于根是植物吸收矿质的主要器官,对于离子通道和植物耐盐关系的研究主要集中在根细胞上.在细胞水平,离子跨质膜或跨液泡膜运输的机制及其调控与植物的耐盐性密切相关<sup>[36]</sup>.由于植物在  $\text{Na}^+$  吸收,运转和最终的毒害过程中,最初开始于根细胞的质膜,而且在液泡中隔离盐分只能短时间的解决盐分过高的问题,因此对于单个细胞,拒  $\text{Na}^+$  于质膜外无疑是植物抗盐的重要的机制之一.

一般认为,植物对盐的吸收是一个电中性的过程.所有的外向整流通道在 $\text{Na}^+$ 内流时都会起到平衡电荷的作用.在较高的胞外 $\text{Na}^+$ 浓度下,KORC会受到抑制,此时可能主要由 $\text{Cl}^-$ 的外向整流通道来维持膜电位以及电荷平衡.Skerrett和Tyeman<sup>[31]</sup>发现,增加胞外 $\text{Cl}^-$ 浓度,同时维持比较恒定的 $\text{K}^+$ 浓度会使得KORC受到抑制;这样一种对胞外 $\text{Cl}^-$ 的响应机制具有重要的生理意义,因为KORC活性降低,会损失较少的 $\text{K}^+$ 去平衡 $\text{Na}^+$ 内流带入的正电荷.Köhler<sup>[37]</sup>在大麦根木质部薄壁细胞质膜记录到了3种对 $\text{Cl}^-$ 和 $\text{NO}_3^-$ 有通透性的阴离子通道电流(X-IRAC, X-QUAC, X-SLAC),其中X-QUAC和KORC被认为在盐吸收进入木质部过程中保持电中性起到了主要作用.但是在植物根部拒盐的过程中,这些阴离子通道对 $\text{Cl}^-$ 的通透性是否会降低还有待进一步研究.

在植物根细胞吸收盐的过程中,KIRC和KORC可能都有一套很精细的机制来感应胞外 $\text{K}^+$ 浓度的变化.在通道内可能有 $\text{K}^+$ 的结合位点来修饰通道门控,在胞外 $\text{K}^+$ 浓度比较低时减少 $\text{K}^+$ 外流<sup>[5]</sup>.不同种甚至是同种不同细胞类型的KIRC的激活电压对一定胞外 $\text{K}^+$ 浓度的敏感程度都不一样;但是当胞外 $\text{K}^+$ 浓度降低时,KIRC的激活都会受到不同程度的抑制,膜电位向着比激活电压更负的方向移动,从而阻止 $\text{K}^+$ 的外流. $\text{K}^+$ 通道对胞外 $\text{K}^+$ 浓度的敏感程度,从某种意义上也就是受胞外 $\text{Na}^+$ 的干扰程度;譬如, $\text{Na}^+$ 会取代 $\text{K}^+$ 结合在通道结合位点,就如同是胞外 $\text{K}^+$ 浓度增加一样,从而改变通道激活活性,于是KIRC会在膜电位负于 $E_{\text{K}^+}$ 时开放,引起 $\text{K}^+$ 外流,而KORC的激活电压会变得更正,影响质膜的去极化,并最终影响其他通道的门控.

为了揭示离子通道和植物耐盐性之间的关系,对耐盐植物和盐敏感植物的离子通道进行比较研究是非常有效的途径.通过比较车前草的耐盐品种*Plantago maritima*和盐敏感品种*Plantago media*的 $\text{Na}^+$ 通透型离子通道,有两个比较重要的发现:①盐敏感的*P. media*在液泡膜上没有 $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 反向转运体,耐盐的*P. maritima*在经过 $\text{Na}^+$ 的前处理后会产生 $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 反向转运体;②二者在液泡膜上都有同一种 $\text{P}_{\text{K}^+}/\text{P}_{\text{Na}^+}=1$ 的非选择性阳离子通道,该通道在盐处理下 $\text{P}_0$ (通道开放几率)会大大减少<sup>[38]</sup>.这对 $\text{Na}^+$ 在*P. maritima*液泡中的累积具有重要的意义.同时,在研究跨质膜的离子转运时发现,耐盐植物和盐敏感植物有以下显著区别:对根部进行同样水平的 $\text{Na}^+$ 处理,却导致了茎部不同的 $\text{Na}^+$ 水平.不同耐盐植物在 $\text{Na}^+$ 根茎转运上的显著区别,除了由根茎

比决定外,也可能和根细胞质膜通道有关,因为其决定了根细胞内 $\text{Na}^+$ 水平以及 $\text{Na}^+$ 向木质部的释放.比较盐适应和没有进行盐适应的悬浮培养细胞发现,盐适应的细胞具有某些耐盐的特性,譬如在胞内积累较少的 $\text{Na}^+$ 、通过KORC的电流减少.植物在盐胁迫下吸收 $\text{Na}^+$ 同时减少 $\text{K}^+$ 外流被认为是盐适应的一种表现<sup>[5]</sup>.

Amtmann<sup>[39]</sup>等认为,植物对高盐环境的适应并不需要新类型的离子通道的表达,或者对现有离子通道进行结构上的修饰,质膜上不同通道的 $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 选择性是调节 $\text{Na}^+$ 通透的关键因素.同时,植物的抗盐也并不是由单个细胞所决定的.Tyeman<sup>[40]</sup>等认为,植物对土壤中高盐的耐受机制可能表现在植物体内所有细胞里,或者是某些特定的细胞里.为了进一步的弄清植物的抗盐机制,我们需要更深入的研究,搞清楚整个植株对盐胁迫的适应,特定细胞类型的转运过程,对转运体进行基因操作的结果以及特定细胞类型的信号转导元素.

## 5 展 望

在植物的耐盐研究中,有关 $\text{Na}^+$ 通透型阳离子通道和 $\text{Cl}^-$ 通透型阴离子通道的研究已经取得了一定的进展.越来越多的研究显示,植物细胞原生质膜上的离子通道在植物抗盐机制中起着非常重要的作用.但是,关于上述这些通道的结构特征、调控机制、结构和功能之间的关系以及生理特性还值得去做进一步的深究,如植物中是否存在专一选择性的 $\text{Na}^+$ 通道, $\text{K}^+$ 通道和 $\text{Cl}^-$ 通透型阴离子通道的调控机制,耐盐植物如何控制离子通道以调控不同种类离子的吸收等.近年来,一些离子通道的蛋白结构模型已经基本建立,为了更好的理解离子通道在什么样的条件下发生作用,许多研究都集中在离子通道的调控机制上,14-3-3蛋白<sup>[41]</sup>对KORC以及其他质膜通道蛋白的调控作用,活性氧<sup>[42,43]</sup>对植物根细胞 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{K}^+$ 离子通道,以及根毛延伸的调控作用都得到了较为深入的研究.依靠不断发展的现代分子生物学手段和膜片钳技术,我们应该能够真正理解植物离子通道,理解离子通道在植物抗盐机制中起到的作用.

## 参 考 文 献

- [1] 康华光.膜片钳技术及其应用[M].北京:科学出版社,2003.  
KANG H G. Patch clamp technique and its application [M]. Beijing: Science Press, 2003.
- [2] 刘安西,陈守同.细胞膜离子通道[M].北京:中央民族学院出版社,1990.  
LIU A X, CHEN S T. Ion channels in cell membrane [M]. Beijing: Central Nationality College Press, 1990.
- [3] KROL E, TREBACZ K. Ways of ion channel gating in plant cells [J]. *Annals of Botany*, 2000, 86: 449-469.
- [4] SCHMIDT C, SCHROEDER J I. Anion selectivity of slow anion channels in the plasma membrane of guard cells [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106: 383-391.

- [5] TYERMAN S D, SKERRETT L M. Root ion channels and salinity [J]. *Scientia Horticulture*, 1999, 78, 175-235.
- [6] TESTER M. Plant ion channels; Whole-cell and single-channels studies [J]. *New Physiologist*, 1990, 114, 305-340.
- [7] WHITE P J. Cation channels in the plasma membrane of rye roots [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 499-514.
- [8] CZEMPINSKI K, GAEDEKE N, ZIMMERMANN S, et al. Molecular mechanisms and regulation of plant ion channels [J]. *J Exp Bot*, 1999, 50, 955-966.
- [9] M SER P, THOMINE S, SCHROEDER J I, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 126, 1 646-1 667.
- [10] 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(5), 773-787.
- [11] MAATHUIS F J M, SANDERS D. Mechanisms of potassium absorption by higher plant roots [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96, 158-168.
- [12] MAATHUIS F J M, SANDERS D. Regulation of  $K^+$  absorption in plant root cells by external  $K^+$ : Interplay of different plasma membrane  $K^+$  transports [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 451-458.
- [13] MAATHUIS F J M, SANDERS D. Contrasting roles in ion transport of two  $K^+$ -channel types in root cells of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 1995, 197(3), 456-464.
- [14] WHITE P J. Separation of  $K^+$  and  $Cl^-$  selective ion channels from rye roots on a continuous sucrose density gradient [J]. *J Exp Bot*, 1995, 46, 361-376.
- [15] ROBERTS S K, TESTER M. Inward and outward  $K^+$  selective currents in the plasma membrane of protoplasts from maize root cortex and stele [J]. *Plant J*, 1995, 8, 811-825.
- [16] WEGNER L H, RASCHKE K. Ion channels in the xylem parenchyma of barley roots [J]. *Plant Physiol*, 1994, 105, 799-813.
- [17] SCHACHTMAN D P, TYERMAN S D, TERRY B R. The  $K^+/Na^+$  selectivity of a cation channel in the plasma membrane of root cells does not differ in salt-tolerant and salt-sensitive wheat species [J]. *Plant Physiol*, 1991, 97, 598-605.
- [18] BOER A H D, WEGNER L H. Regulatory mechanisms of ion channels in xylem parenchyma cells [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 441-449.
- [19] TYERMAN S D. Anion channels in plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43, 351-373.
- [20] MATTHUIS F J M, ICHIDA A M, SANDERS D, et al. Roles of higher plant  $K^+$  channels [J]. *Plant Physiol*, 1997, 114, 1 141-1 149.
- [21] ROBERTS S K, TESTER M. Permeation of  $Ca^{2+}$  and monovalent cations through an outwardly rectifying channel in maize root stellar cells [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 839-846.
- [22] WHITE P J, TESTER M. Potassium channels from the plasma membrane of rye roots characterized following incorporation into planar lipid bilayers [J]. *Planta*, 1992, 186, 188-202.
- [23] TYERMAN S D, SKERRETT M, GARRILL A, et al. Pathways for the permeation of  $Na^+$  and  $Cl^-$  into protoplasts derived from the cortex of wheat roots [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 459-480.
- [24] DEMIDCHIK V, DAVENPORT R J, TESTER M. Nonselective cation channels [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53, 67-107.
- [25] ROBERTS S K, TESTER M. A patch clamp study of  $Na^+$  transport in maize roots [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 431-440.
- [26] DAVENPORT R J, TESTER M. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122, 823-834.
- [27] MAATHUIS F J M, SANDERS D. Sodium uptake in *Arabidopsis thaliana* roots is regulated by cyclic nucleotides [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127, 1 617-1 625.
- [28] DEMIDCHIK V, TESTER M. Sodium fluxes through non-selective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis thaliana* roots [J]. *Plant Physiol*, 2002, 128, 379-387.
- [29] JOHANNES E, CROFTS A, SANDERS D. Control of  $Cl^-$  efflux in *Chara corallina* by cytosolic pH, free  $Ca^{2+}$ , and phosphorylation indicates a role of plasma membrane anion channels in cytosolic pH regulation [J]. *Plant Physiol*, 1998, 118, 173-181.
- [30] MATVEYEVA N P, AMDREYUK D S, YERMAKOV I P. Transport of  $Cl^-$  across the plasma membrane during pollen grain germination tobacco [J]. *Biochemistry*, 2003, 68(11), 1 247-1 251.
- [31] SKERRETT M, TYERMAN S D. A channel that allows inwardly directed fluxes of anions in protoplasts derived from wheat roots [J]. *Planta*, 1994, 192, 295-305.
- [32] RYAN R P, SKERRETT M, FINDLAY G P, et al. Aluminum activates an anion channel in the apical cells of wheat roots [J]. *Plant Biology*, 1997, 94, 6 547-6 552.
- [33] 于川江, 武维华. 拟南芥根皮层细胞质膜内向  $K^+$  通道电生理特性分析 [J]. 中国科学 C 辑, 1999, 29(3), 316-323.
- YU C J, WU W H. Identification and characterization of inward  $K^+$  channels in plasma membranes of *Arabidopsis* root cortex cells [J]. *Science in China, Ser. C*, 1999, 29(3), 316-323.
- [34] LURIN C, GEELEN D, BARBIER-BRYGOO H, et al. Cloning and functional expression of a plant voltage-dependent chloride channel [J]. *Plant Cell*, 1996, 8, 701-711.
- [35] TAYLOR A R, BROWNLEE C. A novel  $Cl^-$ -inward-rectifying current in the plasma membrane of the Calcifying Marine Phytoplankton *Coccolithus pelagicus* [J]. *Plant Physiol*, 2003, 131, 1 391-1 400.
- [36] 于川江. 拟南芥根皮层细胞质膜上  $K^+$  通道的电生理特性及其调控机制 [D]. 北京: 中国农业大学图书馆, 1999.
- YU C J. Characterization and regulation mechanism of  $K^+$  channels in plasma membranes of *Arabidopsis* root cortex cells [D]. Beijing: Library of China Agriculture University, 1999.
- [37] KHLER B, RASCHKE K. The delivery of salts to the xylem. Three types of anion conductance in the plasmalemma of the xylem parenchyma of roots of barley [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122, 243-254.
- [38] MAATHUIS F J M, PRINS H B A. Patch clamp studies on root cell vacuoles of a salt-tolerant and a salt sensitive *Plantago* species [J]. *Plant Physiol*, 1990, 92, 23-28.
- [39] AMTMANN A, LAURIE S, LEIGH R, et al. Multiple inward channels provide flexibility in  $Na^+/K^+$  discrimination at the plasma membrane of barley suspension culture cells [J]. *J Exp Bot*, 1997, 48, 481-497.
- [40] TESTER M, DAVENPORT R.  $Na^+$  tolerance and  $Na^+$  transport in higher plants [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91, 503-527.
- [41] BUNNEY T D, WIJANGAARD P W J, BOER A H.  $14-3-3$  protein regulation of proton pumps and ion channels [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 50, 1 041-1 051.
- [42] DEMIDCHIK V, SHABALA S N, COUTTS K B, et al. Free oxygen radicals regulate plasma membrane  $Ca^{2+}$  and  $K^+$ -permeable channels in plant root cells [J]. *J Cell Sci*, 2003, 116, 81-88.
- [43] FOREMAN J, DEMIDCHIK V, BOTHWELL J H F, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth [J]. *Nature*, 2003, 422(6930), 442-446.