

综 述 Reviews

植物耐盐性相关细胞内pH和离子稳态的调控机制

赵振杰, 张海龙, 王明晶, 张小萌, 李立新*

东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040

摘要: 植物由于自身的特性无法主动逃避不利环境, 为应对各种环境变化, 植物形成了内环境的稳态调节系统, 以保证在不同的非生物或生物胁迫下维持正常的生命活动和生长发育。本文总结了植物细胞内pH、离子稳态的重要性和调控机制, 重点叙述了SOS途径、H⁺-ATPase和CPA家族等对pH和离子稳态的调控机制, 这些调控机制在维持细胞离子稳态和渗透压、调节pH、维持蛋白质活性、输送营养物质、维持膜电位等方面尤为重要。本文拟为以提高植物耐盐性、促进盐胁迫条件下植物生长发育为目的的分子育种提供参考思路。

关键词: pH; 离子稳态; 离子转运蛋白; 盐胁迫; 信号转导

盐碱化土壤是影响生态系统组成、限制植物生长和作物产量的主要环境因子。当根际土壤饱和浸提液电导率大于40 S·m⁻¹ (相当于约40 mmol·L⁻¹ NaCl)、可交换钠大于15%的时候, 土壤被定义为盐碱化。据2015年统计结果, 世界上有9.45亿hm²土壤发生盐碱化(张乐等2019; 李艳迪等2018)。我国盐碱地总面积约3.67亿hm², 主要分布于西部干旱、半干旱地区。土壤盐化经常伴随碱化, 这是由于土壤中含有高浓度的碳酸钠和碳酸氢钠, 而且这个问题正在由于灌溉、洪水和工业排放等原因变得更加严重。高pH值直接影响植物吸收水分和N、P、K、Ca、Mg、Fe、Zn等营养物质(尹丰满等2019)。所以, 开展植物细胞内pH和离子稳态的调控机制的研究, 对于缓解或消除盐碱条件对植物生理和生长的影响而言意义重大。

1 维持细胞内pH和离子稳态的重要性

细胞内各区间的离子和pH稳态是维持植物正常生长所需的基本细胞活动、调节植物生长发育和响应环境胁迫的基础。离子和pH稳态的调节是所有生物体的重要特征, 它的变化严重影响细胞器的功能、形态和活性, 真核细胞细胞器的存在增加了这种调控的复杂性。pH稳态对于所有的真核细胞至关重要, 因为代谢、蛋白质稳定性、离子通道活性、细胞器完整性、囊泡运输等都对pH有严格的要求(Yang等2019b)。例如, 植物液泡内

的环境呈酸性时, 蛋白水解酶才能具有活性; 跨膜H⁺梯度对于蔗糖和各种其他成分的运输必不可少; 叶绿体和线粒体分别在类囊体膜或者内层膜形成H⁺梯度以驱动ATP合成; 分泌途径蛋白的转录后加工是pH依赖的, 而且, 内含体的酸性条件对于胞吞、分泌和液泡蛋白转运至关重要。另外, pH稳态对于高尔基体和反式高尔基体/早期内含体(trans-Golgi network/early endosome, TGN/EE)维持正常的形态和功能起决定性作用。

在正常生长发育的植物细胞内存在着精确的pH调控, DNA复制、细胞的代谢活动、细胞分裂等均随pH变化而被激活或抑制。植物细胞中存在不同的酸碱度分区, 即pH分区。其中细胞质为微碱性, pH值为7.2~7.5; 细胞间质的pH随器官不同略有变化, 但均呈弱酸性, pH值为5~6; 各细胞器的pH也有很大差别, 如液泡pH值在5.5左右, 叶绿体基质的pH值则在8左右, 微体的pH值在7左右, 溶酶体的pH值在5左右。细胞存在不同的pH值分区具有重要的生理意义, 大多数的酶只有在最适的pH值下才能发挥最高的生物活性, 如具有细胞内消化作用的溶酶体中存在的60多种水解酶的最适pH值一般都为3.5~5.5。pH值的变化还会影响氨基酸

收稿 2020-01-15 修定 2020-02-17
资助 国家自然科学基金(31570246)和中央高校基本科研业务费专项资金(2572019CT03)。

* 通讯作者(lixinli0515@163.com)。

的质子化程度,进而改变其化学活性。液泡等器官可以作为质子的暂时储存库。由于 H^+ 的高移动性,胞质任何区域质子浓度的变化都将迅速导致整个胞质pH值的变化,变化后的新梯度影响定位在质膜(plasma membrane, PM)和细胞器膜上的转运蛋白活性。此外,囊泡pH值对于新合成蛋白质的分选、囊泡特性、酶活性、内吞、受体-货物的相互作用以及蛋白的循环和降解等过程同样至关重要,如动物细胞中,分泌途径随细胞器腔内pH值逐渐偏酸性而逐渐增强。动物和酵母细胞中,负责调节细胞内pH值的蛋白发生突变能够引起囊泡运输的异常,如液泡酶发生错配、内吞蛋白和脂类外排受阻的植物细胞中,液泡 H^+ -ATPase (vacuolar H^+ -ATPase, V-ATPase)活性下降,引起生长发育和营养供给能力下降,说明植物细胞中pH对于蛋白质运输也非常重要(Gu等2017)。

2 pH和离子稳态的调控机制

盐胁迫扰乱了细胞内离子的稳态并减少了植物的代谢活动。过量的 Na^+/K^+ 会导致植物细胞缺水、膜功能障碍和离子毒性。因此,植物在盐胁迫下必须维持细胞质中低 Na^+/K^+ 浓度,这是植物正常的细胞功能和生长发育中必不可少的。植物利用3种机制来防止细胞质中过量 Na^+/K^+ 的积累:限制流入、增加外排、增加离子到液泡中的转运。离子稳态和细胞pH的调节与植物生长发育的每个环节息息相关,质子(H^+)和离子泵、协同转运蛋白等共同决定了细胞内离子的分布,这对维持膜电位、pH稳态、渗透压、营养物质输送和蛋白质活性等至关重要。细胞内pH梯度的形成和离子的稳态需要质膜结合的 H^+ 泵,包括PM H^+ -ATPase、V-ATPase、液泡焦磷酸酶(vacuolar-pyrophosphatase, V-PPase),这些蛋白利用ATP的消耗使质子逆着电化学梯度排出,从而产生强大的质子原动力,在此基础上,离子转运蛋白通过胞内 H^+ 与外部 Na^+/K^+ 的转运实现调控pH和单价阳离子动态平衡,从而对各种环境变化进行应答并使植物适应环境的变化(Gu等2017)。

迄今为止已经鉴定出众多的离子转运蛋白,对细胞内pH和离子稳态调节有了一定程度的了

解。这里,我们总结了植物细胞pH和 H^+ 、 Na^+ 、 K^+ 离子稳态的调控机制。

2.1 SOS途径对pH和离子稳态的调控

盐分造成植物的离子胁迫,对此,植物已经进化出通过协调各种离子转运蛋白活性维持细胞质离子稳态的机制。通过减少细胞质中的 Na^+ 和增加细胞质中的 K^+ 使细胞质中形成最佳的 K^+/Na^+ 比值,从而防止细胞损伤和营养缺乏。减少细胞质中 Na^+ 的机制包括限制 Na^+ 吸收、促进 Na^+ 外排和在液泡中隔离 Na^+ (图1)(Yang等2019b, c)。

目前,对限制 Na^+ 吸收的调控机制知之甚少,但已证明在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中介导 Na^+ 外排的机制是盐过敏(salt overly sensitive, SOS)途径,包括SOS3钙结合蛋白、SOS3-类钙结合蛋白8(SOS3-like calcium-binding protein8, SCABP8)、SOS2蛋白激酶和质膜 Na^+/H^+ 逆转运蛋白SOS1,它们在维持离子稳态和调节植物耐盐性方面发挥重要作用(Yang等2019a, b)。盐胁迫诱导内吞作用的发生,加速细胞内吞作用和减少液泡膜融合,诱导胞质中囊泡积累量增加,这是通过增加胞质中SOS1的数量来适应盐胁迫的调控机制(图2)。在盐胁迫下, SOS3钙结合蛋白和SCABP8能够感知并传递高盐浓度诱导的胞质钙信号(Zhu 2016)。然后, SOS3/SCABP8与质膜的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶SOS2相互作用并激活SOS2。被激活的SOS2磷酸化并激活质膜 Na^+/H^+ 转运蛋白SOS1。SOS2磷酸化SOS1的C末端自我抑制结构域中的第1044位丝氨酸,从而解除SOS1的自我抑制并激活SOS1。在正常条件(无盐胁迫)下生长时, PKS5 (protein kinase SOS2-like5)与SOS2在Ser294处相互作用,使SOS2磷酸化,促进SOS2与14-3-3蛋白的相互作用,进而抑制SOS2激酶活性和限制 Na^+/H^+ 转运蛋白的活性。此外, PKS5磷酸化PM H^+ -ATPase,限制其活性,进而产生提供SOS1的 Na^+/H^+ 转运活性的驱动力(Yang等2019c)。

SOS途径对植物 Na^+/K^+ 稳态的调节至关重要。拟南芥突变体*sos1*、*sos2*和*sos3*对 Na^+ 和 Li^+ 敏感,表明SOS蛋白参与了植物耐盐性的调节(Zhu 2016)。与NaCl处理下的野生型植物相比,过度表达SOS1的转基因植物对盐胁迫的耐受性增强, Na^+

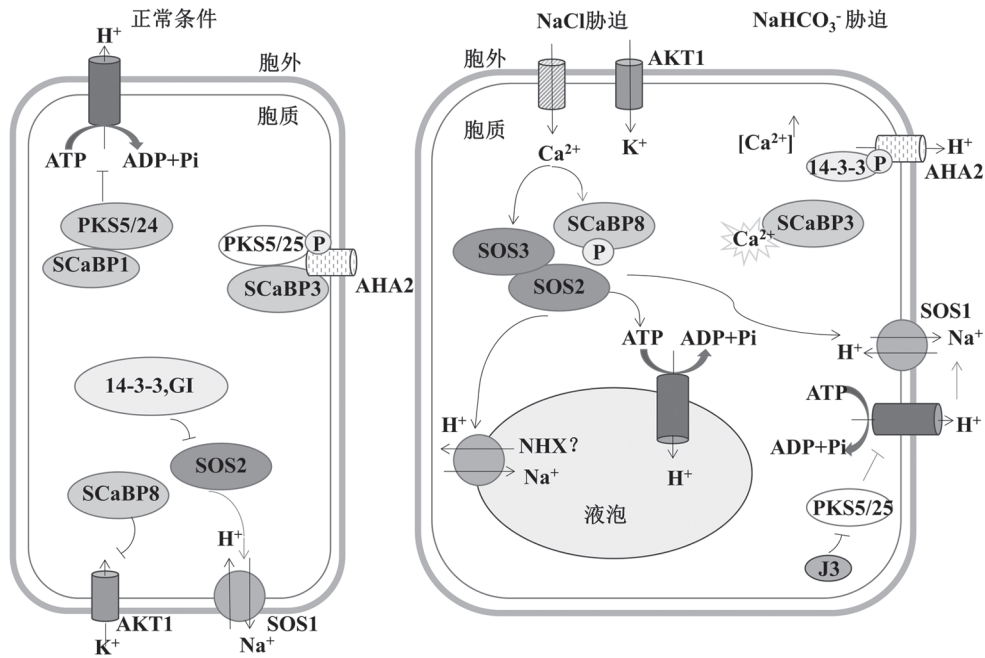


图1 SOS途径维持植物细胞内的离子稳态

Fig.1 SOS pathway maintains ion homeostasis in plant cells

直线箭头表示运输方向, 曲线箭头表示正调控, T形线表示负调控, 弧形箭头表示分解。AHA2: *Arabidopsis thaliana* plasma membrane proton ATPase2, 拟南芥质膜质子ATP酶2; AKT1: *Arabidopsis* K⁺ transporter1, 拟南芥K⁺转运蛋白1; GI: GIGANTEA; J3: DnaJ homolog 3; NHX: Na⁺/H⁺ exchanger, Na⁺/H⁺转运蛋白; PK5: protein kinase SOS2-like5, 蛋白激酶SOS2类5; SCABP: SOS3-like calcium-binding protein, SOS3类钙结合蛋白; SOS: salt overly sensitive, 盐过敏感蛋白。参考Yang等(2019b, c)并有修改。

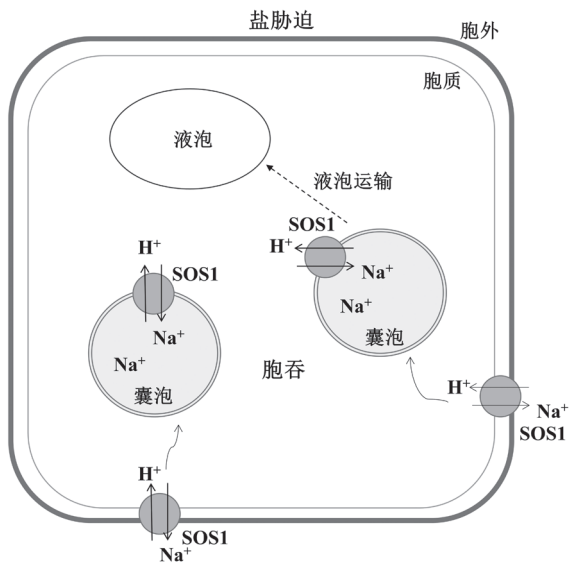


图2 盐胁迫下胞质中胞吞形成的囊泡数量增加

Fig.2 Increase of vesicle accumulation in cytosol by endocytosis under salt stress

直线箭头表示运输方向, 曲线箭头表示增加, 虚线箭头表示减少。SOS1: salt overly sensitive1, 盐过敏感1蛋白。参考Yang和Guo (2017)并有修改。

含量降低(Yang等2019c)。sos3突变体的侧根发育在低盐浓度下表现出更高的敏感性, 说明SOS信号通路能够通过调节器官发育抵抗盐胁迫(Yang等2019c)。HKT1 (high-affinity K⁺ channel)被认为在植物耐受盐胁迫反应中具有非常关键的作用。sos2和sos3突变株的盐敏感表型由于HKT1突变受到抑制, 表明SOS途径与HKT1协同调节植物细胞内的Na⁺/K⁺稳态。

2.2 H⁺-ATPase的调控

2.2.1 PM H⁺-ATPase的调控

植物PM H⁺-ATPase作为一类重要的质子泵, 在植物生长发育过程中发挥着非常重要的作用。PM H⁺-ATPase是大的离子转运蛋白家族, 称为P型ATPase, 包括真菌PM H⁺-ATPase、动物Na⁺/K⁺-ATPase和Ca²⁺-ATPase。在植物和真菌中, PM H⁺-ATPase建立电化学质子梯度, 将H⁺泵送到细胞外, 从而维持细胞内和细胞外的pH平衡, 并驱动众多跨膜转运蛋白(图3)(Wang等2019)。

在拟南芥中, PM H⁺-ATPase家族包括11个成

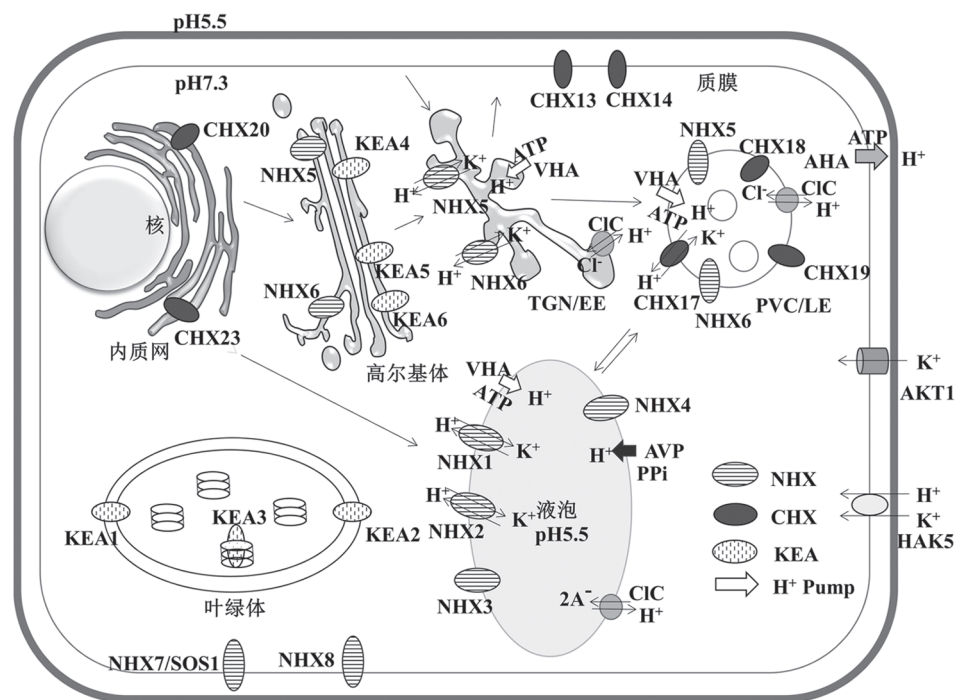


图3 植物 H^+ -ATPase和CPA家族离子转运蛋白的功能

Fig.3 Functions of plant H^+ -ATPase and CPA family ion transporters

直线箭头表示运输方向。AVP: additional H^+ -pumping, 额外的 H^+ 泵; CHX: cation/ H^+ exchanger, 阳离子/ H^+ 交换蛋白; CPA: cation/proton antiporter, 阳离子/质子转运蛋白; EE: early endosome, 早期内含体; HAK5: high affinity K^+ transporter 5, 高亲和力 K^+ 转运蛋白5; KEA: K^+ efflux antiporter, K^+ 外排转运蛋白; LE: later endosome, 晚期内含体; PVC: prevacuolar compartment, 早期液泡区室; TGN: trans-Golgi network, 反式高尔基体; VHA: vacuolar H^+ -ATPase, 液泡 H^+ -ATPase。参考Wang等(2019)、Yang等(2019b)、Sze和Chanroj (2018)并有修改。

员, AHA1 (*Arabidopsis thaliana* plasma membrane proton ATPase1)~AHA11。植物PM H^+ -ATPase包含5个胞质侧结构域, 包括N末端、促动结构域、核苷酸结合结构域、磷酸化结构域和调节(R)结构域。C末端的R结构域包含2个关键的自我抑制区(RI和RII)和几个磷酸化位点, 其状态调节酶的活性。R结构域中氨基酸的磷酸化/去磷酸化调节PM H^+ -ATPase活性及其与其他蛋白质的相互作用。C末端自我抑制结构域的磷酸化促进其与14-3-3蛋白的结合, 导致AHA2的激活。这种激活伴随着由6个 H^+ -ATPase和6个14-3-3蛋白组成的复合物的形成(Yang等2019c)。PKS5激酶使AHA2磷酸化, 阻止AHA2与14-3-3的相互作用。PM H^+ -ATPase的自我抑制通过R结构域与分子内其他结构域之间的相互作用实现(Nguyen等2018)。

植物通过调节PM H^+ -ATPase的活性, 参与多种生物和非生物胁迫的响应过程, 如植物盐碱胁迫、植物干旱胁迫、植物病原菌的入侵等(Yang等2019b)。同时, PM H^+ -ATPase在调控植物的正常生理功能方面具有关键作用, 比如植物PM H^+ -ATPase在细胞内pH的调节、离子转运、维持细胞膨压、细胞伸长、气孔运动、营养物质运输等方面发挥了重要作用(Xue等2018)。因此, 维持植物PM H^+ -ATPase活性的稳定对于植物的生长具有非常重要的意义。

2.2.2 V-ATPase和V-PPase的调控

高等植物液泡主要含有水和溶质, 相当于溶酶体, 消化内吞和自噬物质。所有液泡功能都需要大量的跨膜分子流, 一般由V-ATPase和V-PPase协同作用形成质子梯度和膜电位激发产生。两种质子泵都是高丰度液泡膜蛋白, 说明液泡运输耗能巨大。内吞和分泌途径上细胞器的特定pH与其生化功能相适应, 这些酸性微环境的维持和调节由V-ATPase实现。例如, V-ATPase水解ATP, 将质

子从细胞质泵入各种细胞器, 包括液泡、内含体和高尔基体等。V-ATPase不仅存在于植物细胞中, 而且还存在于其他真核生物细胞中, 包括真菌、昆虫和哺乳动物(Chen等2019a)。一方面, V-ATPase作为重要的酶, 维持胞质离子和细胞代谢的平衡。另一方面, 作为胁迫应答酶, V-ATPase在胁迫条件下, 在亚基表达量和酶的结构方面进行调节以适应环境变化(Shi等2018)。V-ATPase在植物特有的生理过程中起重要作用, 包括营养物质的运输、开花、胁迫耐受性, 以及保卫细胞、维管组织及分生组织各自的特定功能(Chen等2019a)。焦磷酸(pyrophosphoric acid, PPi)是许多生物合成过程的副产物, 因此V-PPase可能是生长中细胞的主要液泡质子泵。然而, V-PPase在ATP匮乏条件下(如缺氧或寒冷胁迫等)也是应对营养不良的备用系统。通常认为, V-ATPase和V-PPase的协同作用使植物即使在胁迫条件下也能维持液泡的运输。

2.3 CPA家族

2.3.1 CPA1家族: NHX-型 Na^+ (K^+)/ H^+ 逆向转运蛋白的调控

离子稳态和细胞pH的调节与细胞生物学的各个方面息息相关。 H^+ 转移酶(H^+ 泵)和阳离子/ H^+ 交换蛋白协同作用对于建立和维持最佳离子和pH梯度至关重要, 这对于细胞功能和植物发育是必需的。位于质膜和液泡膜上的 Na^+ / H^+ 逆转运蛋白

(Na^+/H^+ exchanger, NHX)通过将 Na^+ 从细胞质运输到胞外空间或液泡, 在维持 Na^+ 内环境平衡中发挥着中心作用(图3) (Wang等2019)。它们是由两种不同的质子泵产生的 H^+ 电化学梯度驱动的, 即 H^+ -ATPase和 H^+ -PPase。在拟南芥中, NHX基因家族有8个成员, 根据亚细胞定位将其分为3大类。*AtNHX1~4*位于液泡膜上, 命名为Vac类NHX; *AtNHX5*和*AtNHX6*位于内质体室上, 命名为Endo类NHX; 而*AtNHX7* (也称为*AtSOS1*)和*AtNHX8*位于质膜上, 命名为PM类。

酵母ScNHX1是内含体 Na^+/H^+ 交换蛋白, 将 Na^+ 的转移与液泡 H^+ -ATPase建立的质子梯度耦合, 介导液泡隔离 Na^+ (Sze和Chanroj 2018)。拟南芥*nhx1*突变体有囊泡运输缺陷, 对 Na^+ 和潮霉素敏感, 出现液泡酸化、低pH条件下生长受阻(Sze和Chanroj 2018)以及液泡前室(prevacuolar compartment, PVC)膨大、液泡羧肽酶Y (carboxypeptidase Y, CPY)错误分泌到细胞外。NHX1调控PVC腔内pH, 而GTPase激活因子GYP6能够结合ScNHX1抑制其活性。GTP结合蛋白YPT6介导PVC到高尔基体的逆向运输, GYP6调控此过程(图4) (Chen等2019b)。当ScNHX1活性被GYP6抑制时, 运输囊泡的pH值降得更低从而错误运输到液泡。当YPT6竞争结合GYP6时, ScNHX1解放从而恢复活性, 使运输囊泡pH值恢复正常, 指导正确的PVC到TGN/Golgi的逆

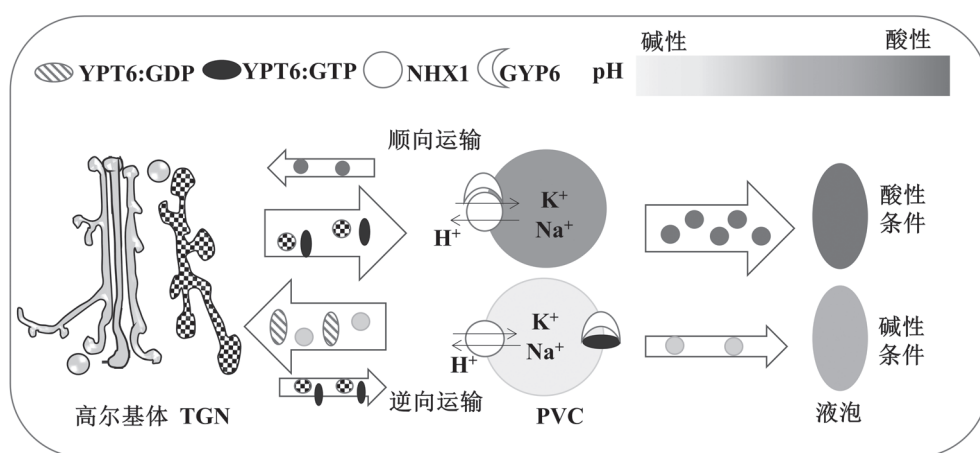


图4 酵母内质体运输调控模型

Fig.4 Yeast endosome transport regulatory model

直线箭头和方框箭头表示运输方向。GYP6: GTPase-activating protein 6, GTPase蛋白激酶6; YPT6: GTP-binding protein 6, GTP结合蛋白6。参考Wang等(2019)和Pardo等(2006)并有修改。

向运输(图4)。拟南芥中, *nhx1*突变体表皮细胞体积变小导致叶片面积变小, 这不仅是由于液泡的形成有缺陷, 而且液泡的离子稳态也受到破坏, 主要是 K^+ 稳态发生改变, 导致液泡无法膨大。*nhx1*突变体的蛋白质加工和液泡运输也出现问题。AtNHX1是液泡 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白, 并介导 K^+ 和 Na^+ 转运到液泡中。AtNHX1和同源蛋白的过表达增强液泡对钠离子的隔离, 增强植物的耐盐性。相反, *nhx1*突变体对盐胁迫更加敏感, 进一步证明了AtNHX1对盐胁迫耐受性的重要性(Sze和Chanroj 2018)。

NHX存在于所有真核生物中, 在调节植物对盐胁迫(Zhang等2015)、耐寒性、耐旱性和抗病性应答方面起关键作用(Chen等2015)。NHX的表达能够提高植物耐盐能力, 如豇豆(*Vigna unguiculata*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、苜蓿(*Medicago sativa*)和绿豆(*Vigna radiata*) (Chen等2015; Zhang等2015)。反向遗传学证据也表明, NHX对拟南芥液泡吸收 Na^+ 是必不可少的, 并证实NHX在调节 K^+ 稳态中起主要作用。尽管关于NHX耐盐性有大量的研究, NHX增强植物耐盐性的机制仍然不清楚。

NHX型 Na^+ (K^+)/ H^+ 逆向转运蛋白对于调控pH和离子的动态平衡尤其重要, 除了通过“ H^+ 泄漏”(H^+ leaks)抵消 H^+ 泵产生的酸度从而对腔内pH进行微调, NHX蛋白还通过将腔内 H^+ 与 Na^+ 或 K^+ 进行交换来调节单价阳离子稳态(Sze和Chanroj 2018)。此外, NHX也通过调节细胞pH和 K^+ 内环境平衡参与细胞代谢、植物生长、开花和繁殖等。

2.3.2 CPA2家族: 阳离子/ H^+ 交换蛋白CHX和 K^+ 外排逆向转运蛋白KEA的调控

CPA2家族涵盖两个较大的亚家族, 包括阳离子/ H^+ 交换蛋白(cation/ H^+ exchanger, CHX)和 K^+ 外排逆向转运蛋白(K^+ efflux antiporter, KEA) (图3)。在拟南芥中, CPA2家族中有28种不同的CHX, 定位于质膜、PVC膜或内质网, 负责将 K^+ 与 H^+ 交换(Sze和Chanroj 2018)。有关AtCHX13、AtCHX17、AtCHX20 AtCHX21等的功能有所报导(Zhao等2015)。CPA2家族的CHX13和CHX14定位于质膜, 在钾吸收过程中发挥作用。AtCHX17属于内膜转运蛋白, 与酵母KHA1密切相关, 在 K^+ 平衡中起重

要作用。它与CHX18、CHX19都定位于PVC, 调控 K^+ 和pH稳态。AtCHX20也是内膜转运蛋白, 在保卫细胞的特异性渗透调节中发挥关键作用。AtCHX17在酵母中异源表达可以抑制酵母在 K^+ 转运中的内质体缺陷, 而AtCHX20异源表达在pH呈碱性时促进低 K^+ 条件下的酵母生长, 说明了CHX17在 K^+ 稳态中的作用以及CHX20在 K^+ 和pH稳态中的作用。*chx20*突变体内膜的流动性和渗透调节受到影响时会影响气孔开放。因此, K^+/H^+ 逆向转运蛋白是细胞器的渗透调节和pH调节的主要蛋白(Zhao等2015)。AtCHX21位于质膜上, 当植物处于盐胁迫时, 调节木质部 Na^+ 浓度和叶片中 Na^+ 积累。CPA2家族成员CHX23是叶绿体 K^+/H^+ 逆向转运蛋白, 定位于内质网。此外, 发现CHX23优先在花粉中表达, 通过调节基质pH值影响叶绿体功能和植物耐盐性(Sze和Chanroj 2018)。然而, 之前的研究都没有直接分析CHX的运输功能。

CPA2家族中的 K^+ 外排逆向转运蛋白KEA包括KEA1~6。KEA1和KEA2定位于质体内膜, KEA3定位于类囊体, 对于叶绿体的发育很重要(Bölter等2019)。KEA2蛋白靶向叶绿体, 调节质体 K^+/H^+ 逆向运输, AtKEA2能够互补酵母NHX1p缺失引起的缺陷, 而且具有 K^+/H^+ 转运能力。KEA3能够通过调节类囊体腔内pH值促进光合能量耗散的过程。KEA1、KEA2和KEA3作为叶绿体 K^+/H^+ 逆向转运蛋白, 在内膜(KEA1和KEA2)和类囊体膜(KEA3)中具有关键功能, 从而在植物叶绿体功能、渗透调节和pH调节中发挥重要作用(Bölter等2019)。

KEA4、KEA5和KEA6定位于高尔基体, 三重突变体*kea4/5/6*的高尔基体功能发生缺陷, 虽正常条件下生长不受影响, 但是高盐条件下, 突变体离子稳态受到破坏, 并加剧了高尔基体缺陷(Zhu等2018)。KEA4/5/6对高尔基体的离子稳态进行微调, 满足植物快速生长时需要高效的酶活促进细胞壁合成等过程的需要。在高 K^+ 和高 Na^+ 浓度条件下, *kea4/5/6*三突变体在整个生长发育过程表现出更为严重的发育缺陷, 说明基本的细胞活动受到了影响。对*kea4/5/6*施加果胶高半乳糖醛酸[pectin homogalacturonan, (GalA)₃]能抑制突变体暗条件下的光形态发生表型, 表明*kea*突变体中类(GalA)₃分

子缺失或者丰度太低影响了细胞壁的合成以及突变体的暗形态发生(Bölter等2019; Zhu等2018; Luo等2015)。KEA4、KEA5和KEA6还在质膜和液泡的运输途径中发挥功能来调控细胞pH稳态。分泌途径中, pH的精确调控对高尔基体和TGN/EE的形态和功能起决定性作用(Luo等2015)。内含体的CPA (cation/proton antiporters)蛋白通过调控腔内外 H^+ 与单价阳离子的交换来实现对最适pH值的微调。*kea4/5/6*三突变体对酸性条件(pH4.8)更加敏感, 这更加说明了高尔基体定位的KEA在pH调节中起作用(Zhu等2018)。

3 展望

盐胁迫的危害主要体现在渗透胁迫和离子毒害两个方面。在盐胁迫下, 植物体内积累大量的 Na^+ 从而使 K^+ 的吸收受到了抑制, 导致 K^+ 含量下降, 离子稳态失衡。植物细胞内膜系统的pH和离子稳态对于植物细胞功能至关重要, 这需要离子转运蛋白来实现。目前, 已经鉴定出来许多的离子转运蛋白, 对细胞内pH和离子稳态调节有了一定程度的了解。由于真核细胞特别是植物细胞复杂的细胞类型, 包括细胞大小、更加复杂的细胞结构, 以及分泌和胞吞途径中复杂的细胞内膜系统, 要揭示这些蛋白维持细胞器离子和pH稳态的功能相关性是个漫长的艰巨任务。SOS途径的研究为 Na^+ 外排调节提供了相对清晰的信息, 但许多决定因素还没有得到深入研究。目前, H^+ -ATPase的不同调节机制(包括分子内和分子间的相互作用和修饰)是如何相互影响和协调的还不清楚, 这对于了解植物生理功能的调控机制具有关键作用; 此外, 尽管关于CPA家族的耐盐性有大量的研究, 但CPA家族增强植物耐盐性的调控机制仍然不清楚。目前, 植物细胞的质膜和内膜系统的离子转运蛋白的数量和功能还不十分清楚, 对这些转运蛋白的研究有助于全面了解植物的耐盐机制, 为耐盐植物种质创制提供理论依据。

参考文献(References)

- Bölter B, Mitterreiter MJ, Schwenkert S, et al (2019). The topology of plastid inner envelope potassium cation efflux antiporter KEA1 provides new insights into its regulatory features. *Photosynth Res*, <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00700-2>
- Chen K, Sun F, Yan L, et al (2019a). Genome-wide identification and characterization of the vacuolar H^+ -ATPase subunit H gene family in crop plants. *Int J Mol Sci*, 20: 5125
- Chen X, Bao H, Guo J, et al (2015). Overexpression of *SeNHX1* improves both salt tolerance and disease resistance in tobacco. *Plant Signal Behav*, 10: e993240
- Chen YT, Wang IH, Wang YH, et al (2019b). Action of Arl1 GTPase and golgin Imh1 in Ypt6-independent retrograde transport from endosomes to the *trans*-Golgi network. *Mol Biol Cell*, 30 (8): 1008–1019
- Gu Y, Zavaliev R, Dong X (2017). Membrane trafficking in plant immunity. *Mol Plant*, 10: 1026–1034
- Li YD, Guo JR, Wang BS (2018). Effects of sodium salt and chloride on vegetative growth of euhalophyte *Suaeda salsa*. *Plant Physiol J*, 55 (3): 421–428 (in Chinese with English abstract) [李艳迪, 郭建荣, 王宝山(2018). 钠盐和氯化物对真盐生植物盐地碱蓬营养生长的影响. *植物生理学报*, 54 (3): 421–428]
- Luo Y, Scholl S, Doering A, et al (2015). V-ATPase-activity in the TGN/EE is required for exocytosis and recycling in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 1: 15094
- Nguyen TT, Sabat G, Sussman MR (2018). *In vivo* cross-linking supports a head-to-tail mechanism for regulation of the plant plasma membrane P-type H^+ -ATPase. *J Biol Chem*, 293: 17095–17106
- Pardo JM, Cubero B, Leidi EO, et al (2006). Alkali cation exchangers: roles in cellular homeostasis and stress tolerance. *J Exp Bot*, 5: 1181–1199
- Shi CY, Hussain SB, Guo LX, et al (2018). Genome-wide identification and transcript analysis of vacuolar-ATPase genes in citrus reveal their possible involvement in citrate accumulation. *Phytochemistry*, 155: 147–154
- Sze H, Chanroj S (2018). Plant endomembrane dynamics: studies of K^+/H^+ antiporters provide insights on the effects of pH and ion homeostasis. *Plant Physiol*, 177 (3): 875–895
- Wang Y, Tang RJ, Yang X, et al (2019). Golgi-localized cation/proton exchangers regulate ionic homeostasis and skotomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 42: 673–687
- Xue Y, Yang Y, Yang Z, et al (2018). VAMP711 is required for abscisic acid-mediated inhibition of plasma membrane H^+ -ATPase activity. *Plant Physiol*, 178: 1332–1343
- Yang Y, Guo Y (2017). Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. *New Phytol*, 217: 523–539
- Yang Y, Wu Y, Ma L, et al (2019b). The Ca^{2+} sensor SCaBP3/

Bölter B, Mitterreiter MJ, Schwenkert S, et al (2019). The topology of plastid inner envelope potassium cation efflux

- CBL7 modulates plasma membrane H^+ -ATPase activity and promotes alkali tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 31: 1367–1384
- Yang Y, Zhang C, Tang RJ, et al (2019a). Calcineurin B-like proteins CBL4 and CBL10 mediate two independent salt tolerance pathways in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 20 (10): 2421
- Yang Z, Wang C, Xue Y, et al (2019c). Calcium-activated 14-3-3 proteins as a molecular switch in salt stress tolerance. *Nat Commun*, 10: 1199
- Yin FM, Cao BL, Xu K (2019). Effects of simulated soil acidification and salt interaction on mineral elements and osmotic substance in ginger. *Plant Physiol J*, 55 (6): 814–820 (in Chinese with English abstract) [尹丰满, 曹逼力, 徐坤(2019). 模拟土壤酸化和盐胁迫对姜矿质元素及渗透物质含量的影响. *植物生理学报*, 55 (6): 814–820]
- Zhang L, Guo H, Bao AK (2019). The unique salt-secreting structures of halophytes: salt bladders. *Plant Physiol J*, 55 (3): 232–240 (in Chinese with English abstract) [张乐, 郭欢, 包爱科(2019). 盐生植物的独特泌盐结构——盐囊泡. *植物生理学报*, 55 (3): 232–240]
- Zhang YM, Zhang HM, Liu ZH, et al (2015). The wheat NHX antiporter gene *TaNHX2* confers salt tolerance in transgenic alfalfa by increasing the retention capacity of intracellular potassium. *Plant Mol Biol*, 87: 317–327
- Zhao J, Li P, Motes CM, et al (2015). CHX14 is a plasma membrane K⁺-efflux transporter that regulates K⁺ redistribution in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 38 (11): 2223–2238
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167: 313–324
- Zhu X, Pan T, Zhang X, et al (2018). K⁺ Efflux Antiporters 4, 5, and 6 Mediate pH and K⁺ homeostasis in endomembrane compartments. *Plant Physiol*, 178 (4): 1657–1678

Salt stress-related regulation mechanism of intracellular pH and ion homeostasis in plants

ZHAO Zhenjie, ZHANG Hailong, WANG Mingjing, ZHANG Xiaomeng, LI Lixin*

Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education; College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Because of the characteristics of the plants, they are unable to actively escape from the adverse environment. In order to adapt various environmental conditions, plants have evolved a regulation system for internal environment homeostasis to ensure plant normal life activities and growth and development under different abiotic or biotic stress. In this paper, we summarize the importance and regulatory mechanisms underlying pH and ion homeostasis in plant cells, and emphasis on the regulatory mechanisms underlying pH and ion homeostasis maintenance, including SOS (salt overly sensitive) pathway, H^+ -ATPase and CPA (cation/proton antiporters) family. These regulatory mechanisms are particularly important on maintaining cell ion homeostasis and osmotic pressure, pH regulation, protein activity, nutrient transport, and maintaining membrane potential, etc. Study on the mechanisms will provide references for molecular breeding which improves plant growth and development under salt stress.

Key words: pH; ion homeostasis; ion transporters; salt tolerance; signal transduction

Received 2020-01-15 Accepted 2020-02-17

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31570246), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572019CT03).

*Corresponding author (lixinli0515@163.com).