

小麦高亲和性钾转运蛋白基因(*HKT1*) 多样性分析与染色体定位

李孟军^{1,2}, 李亚青², 张磊^{1,3}

(1. 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081; 2. 石家庄市农林科学研究院, 河北 石家庄 050041;
3. 中国科学院 成都生物研究所, 四川 成都 610041)

摘要:为了研究 *HKT1* 在普通小麦及其野生近缘种中的自然多样性, 揭示 *HKT1* 结构与功能的关系, 采用克隆测序的方法对 38 份普通小麦和 13 份小麦野生近缘种 *HKT1* 基因组序列进行了分析。在 38 份普通小麦材料中共发现 5 种 *HKT1* 序列, 分别命名为 *HKT1-1* ~ *HKT1-5*, 其中 29 份材料仅含有 1 种类型 *HKT1*。而在 13 份小麦野生近缘种中发现 19 种 *HKT1*, 其中根据 *HKT1* 基因组序列预测 13 种有完整读码框。普通六倍体小麦的核苷酸多样性仅相当于其野生近缘种的 23.8%。这些结果表明, *HKT1* 在小麦基因组中属于多拷贝基因, *HKT1* 在栽培驯化过程中受到了选择, 属于驯化基因。利用中国春小麦缺四体和 W7984 × Opata85 作图群体, 将 *HKT1* 基因定位于 7B 染色体长臂。

关键词: 小麦; *HKT1*; 基因多样性; 基因驯化

中图分类号: S512.03; Q78 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2015)05-0001-06

doi: 10.7668/hbxb.2015.05.001

Nucleotide Diversity and Chromosomal Localization of High-affinity Potassium Uptake Transporter Gene (*HKT1*) in Hexaploid Wheat

LI Meng-jun^{1,2}, LI Ya-qing², ZHANG Lei^{1,3}

(1. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;
2. Shijiazhuang Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050041, China; 3. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: In order to analyze natural diversity of *HKT1* in common wheat and wheat wild relatives and the relationship of structure and function of wheat *HKT1*, *HKT1* genomic sequences of 38 common wheat varieties and 13 wheat wild relatives were surveyed with PCR cloning and sequencing. Five sequence types existed in the 38 common wheat varieties, named as *HKT1-1* ~ *HKT1-5* respectively, and 29 varieties only contained one type. Nineteen types were found in 13 wheat wild relatives, among which 13 types were predicted to have complete coding sequencings. Natural diversity of wheat wild relatives was more abundant than that of the common wheat. The diversity of *HKT1* in common wheat equaled to 23.8% of that in wild relatives. The results showed that *HKT1* was selected during wheat domestication and belonged to a multicopy gene. By using Chinese Spring nullisomic-tetrasomic lines and W7984 × Opata85 mapping population, *HKT1* was mapped on the long arm of chromosome 7B.

Key words: Wheat; *HKT1*; Gene diversity; Gene domestication

作物在漫长的进化过程中经历了 2 次明显的瓶颈效应 (Bottleneck effect), 第 1 次是从野生种到农家种的驯化 (Domestication) 过程, 第 2 次是从农家种到现代育成种的改良 (Improvement) 过程^[1]。经

历 2 次瓶颈效应之后, 作物栽培种通常会丧失其野生种中 30%~40% 的遗传多样性, 对于一些控制重要农艺性状的基因/位点而言, 遗传多样性会降低得更为严重^[2]。因此, 研究不同种质资源中控制重要

收稿日期: 2015-07-17

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2004CB117200); 石家庄市科技支撑计划项目 (12149402A)

作者简介: 李孟军 (1972-), 男, 河北玉田人, 副研究员, 博士, 主要从事作物分子生物学研究。

通讯作者: 张磊 (1978-), 男, 河北乐亭人, 助理研究员, 博士, 主要从事小麦分子育种研究。

农艺性状基因/位点的遗传多样性对于作物遗传改良具有重要的理论价值与实际意义。

HKT1 是从普通小麦分离的第一个高等植物中编码高亲和性钾转运蛋白的基因^[3-5]。目前,利用比较基因组学的方法在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)^[6]、桉树 (*Eucalyptus camaldulensis*)^[7]、冰叶午时花 (*Mesembryanthemum crystallinum*) (Su and Bohnert, GenBank accession No. AF367366)、大麦 (*Hordeum vulgare*)^[8] 和水稻 (*Oryza sativa*)^[9-10] 等植物中均克隆了 *HKT1*。研究表明,*HKT1* 在不同植物(如 *AtHKT1* 和 *TaHKT1*)^[5] 和同一植物基因家族的不同成员之间(如 *OsHKT1* 和 *OsHKT2*)^[9-10] 功能有所不同。点突变和缺失突变研究表明,*HKT1* 多个位点与 Na⁺ 转运功能有关,这些位点突变提高了酵母突变体的耐盐性^[4,11-14]。这些研究结果表明,*HKT1* 基因多样性与其功能相关,其序列改变可能

导致功能不同。

本研究对小麦野生近缘种、二倍体小麦、四倍体小麦和不同来源、不同遗传背景和普通小麦材料的 *HKT1* 多样性进行了研究,探讨了 *HKT1* 在小麦人工驯化过程中的演化进程。同时利用小麦缺四体和国际作图群体 W7984 × Opata85 重组自交系对其进行了染色体定位。对 *HKT1* 的研究不仅有助于了解高等植物对 K⁺ 和 Na⁺ 的吸收机制,揭示 *HKT1* 结构与功能的关系,而且可以筛选对 Na⁺ 耐受性强的 *HKT1*,以便应用于植物的耐盐性改良。

1 材料和方法

1.1 试验材料

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 供试品种(表 1)和小麦近缘种材料(表 2)由中国农业科学院作物科学研究所提供。

表 1 供试普通小麦材料

Tab.1 Common wheat varieties used in the experiment

序号 No.	品名 Variety	来源 Origin	合计 Total
1	苏麦 3 号、莱州 953、京双 16、农大 311、北京 837、碧玛 4 号、晋麦 33、内乡 188、品春 16、温麦 6 号、小偃 6 号、早穗 30、百农 3217、冀麦 26 昌维 18、科遗 26、丰抗 13、繁 6、偃展 1 号	育成品种	19
2	中国春、红袖子、茶淀红、小白麦、燕大 1817	地方品种	5
3	Yuma、Aiglon、AC Tempest、Glenlea、胜利麦、Springfield、丹麦 1 号、碧玉麦、Soissons、赤小麦、阿夫、Kaphi、Opta85、早洋麦	外来品种	14

表 2 供试普通小麦野生近缘种材料

Tab.2 Wheat wild relatives used in the experiment

序号 No.	品名 Variety	染色体组型 Karyotype
1	乌拉尔图	UR1 AA
2	乌拉尔图	UR102 AA
3	乌拉尔图	UR206 AA
4	栽培一粒	M0102 AA
5	粗山羊草	Y125 DD
6	粗山羊草	Y185 DD
7	粗山羊草	Y215 DD
8	拟斯卑尔托山羊草	Y2017 SS
9	拟斯卑尔托山羊草	Y2019 SS
10	拟斯卑尔托山羊草	Y2022 SS
11	硬粒小麦	DR147 AABB
12	波兰小麦	P06 AABB
13	波斯小麦	PS5 AABB

1.2 试验方法

1.2.1 *HKT1* 基因组序列和 cDNA 序列克隆 精选小麦籽粒,培养皿中吸胀、萌发,待根长至 0.5 cm 左右,转入网箱培养。幼苗长到一叶一心,改用 1/2

Hoagland 培养液培养至两叶一心。250 mmol/L NaCl(1/2 Hoagland 培养液配制)处理,分别于 0,3,6,9,12 h 取样,混合后用于总 RNA 提取。

总 RNA 提取使用 RNAiso Plus (TaKaRa)。cDNA 第一链的合成使用 PrimeScript™ 1st Strand cDNA Synthesis Kit (TaKaRa)。总 DNA 提取采用 CTAB 法^[14]。

HKT1 基因组序列和 cDNA 序列克隆引物根据 *HKT1* cDNA 序列(GenBank:U16709)设计,上链 5'-ATGGGCCGGGTGAAAAGAT-3',下链 5'-CTTGGCC ACTTGATCATACTTTC-3'。PCR 扩增程序:94 ℃ 3 min;94 ℃ 30 s,57 ℃ 30 s,72 ℃ 4 min,30 个循环。*Taq* 酶为 *Pyrobest*™ DNA 聚合酶(TaKaRa)。克隆载体为 pMD18-T(TaKaRa)。

1.2.2 *HKT1* 的染色体定位 根据 *HKT1* 5'侧翼序列设计了 3 对特异引物,KT9/KT10、KT11/KT12 和 KT13/KT14。引物序列:KT9 5'-TGGAAGCGGAACG GATGAGGA-3';KT10 5'-CTGCGGGAACGAGGGAGT GT-3';KT11 5'-GTACCCAAGCCAAGCAGCAAAAC C-3';KT12 5'-TTACCGTACCGCGTCCGAATCC-3';

KT13 5'-GAAACGGCGAGAAATTGAAGGAAG-3'; KT14 5'-GAGAACACTGCGGGTAATGATGCT-3'。42 个中国春缺四体 DNA 作为模板,PCR 扩增程序:94 ℃ 3 min;94 ℃ 30 s,57 ℃ 30 s,72 ℃ 2 min,30 个循环。

1.2.3 测序、序列组装、拼接和比对 用 BigDye[®] Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit(ABI) 进行测序 PCR 反应,测序使用 ABI 3730 XL DNA 测序仪。序列组装、拼接和比对分析采用 Lasergene Seq Man II Module (DNASar) (<http://www.DNASar.com>) 进行。

1.2.4 核苷酸多样性分析 核苷酸多样性分析采用 DNA Sequence Polymorphism Version 4. 10. 4 (<http://www.ub.es/dnasp>) 进行。

1.2.5 基因作图 连锁图距离计算利用 Mapmaker/QTL 1. 1 软件,Mapjaw 程序绘制连锁图。

2 结果与分析

2.1 *HKT1* 克隆

以普通小麦中国春 DNA 为模板,通过克隆测序对 *HKT1* 基因组 DNA (gDNA) 序列进行了研究。普通小麦为异源六倍体,含有 A、B 和 D 3 个基因组,本研究总计对 24 个克隆进行了测序,获得 2 种 *HKT1* 序列,分别命名为 *HKT1-1* (23 个克隆) 和 *HKT1-5* (1 个克隆)。*HKT1-1* 基因组序列开放读码框长 1 981 bp,而 *HKT1-5* 为 1 998 bp。通过 RT-PCR 克隆了中国春 *HKT1* cDNA 序列,总计测序 12 个克隆,均为 *HKT1-1* 相应的 cDNA 序列,与 *HKT1* cDNA (GenBank: U16709) 序列一致。通过比较 *HKT1* gDNA 序列和 cDNA 序列,发现 *HKT1* 含有 3 个外显子 (Exon) 和 2 个内含子 (Intron) (图 1),2 个内含子剪切均符合 GT……AG 的内含子剪切规律。通过 BAC 克隆延伸测序,获得了 *TaHKT1-1* 的完整结构,其中启动子、5' UTR 和 3' UTR 分别长 4 161, 324, 351 bp (图 1)。

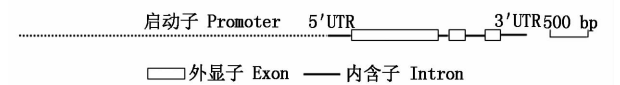


图 1 *TaHKT1* 基因结构

Fig. 1 Gene structure of *TaHKT1*

2.2 *HKT1* 多样性分析

2.2.1 *HKT1* 在普通小麦野生近缘种中的分布 对普通小麦野生近缘种、二倍体小麦和四倍体小麦中 *HKT1* 的研究可以了解其与普通小麦的亲缘关系,同时,它们具有改良小麦有益遗传变异的潜在价值。根据 *HKT1* 基因设计的引物在二倍体种和四倍体种基因组中均有扩增产物,说明该基因在 3 个基

因组上均有拷贝。*HKT1* 在普通小麦野生近缘种中的分布见表 3,在 13 份普通小麦近缘种中共发现 19 种 *HKT1*,其中根据 gDNA 序列预测 13 种有完整读码框。在 A 基因组材料中共发现 6 种 *HKT1* 序列,其中 3 种为假基因,A 基因组材料中 UR206 发现的序列种类最多,共有 4 种序列;在 D 基因组材料中共发现 6 种 *HKT1* 序列,其中 2 种为假基因,Y125 和 Y215 均发现 4 种序列;在 S 基因组材料中共发现 10 种 *HKT1* 序列,未发现假基因,S 基因组材料中 Y2019 发现的序列种类最多,共有 6 种序列;在 AABB 基因组材料中发现 5 种 *HKT1* 序列,其中 1 种为假基因。

在 A、D 基因组野生近缘种中发现的 5 种假基因与 *HKT1-5* 具有很高的同源性,并且在 D 基因组材料中克隆出其相应的 cDNA 序列,但翻译提前终止;在 S 基因组材料中未发现假基因;在 AABB 基因组材料中仅发现 *HKT1-5*。

通过以上分析可以认为,*HKT1* 在小麦基因组中属于多拷贝基因。对于不同材料而言,所发现的 *HKT1* 基因种类并不均一,其原因一方面可能是挑选的克隆数量有限,还有一些类型没有被检测到;另一方面可能是所设计的引物结合位点具有特异性,结果只有一部分序列类型得到优先扩增。

表 3 *HKT1* 在普通小麦近缘种中的分布

Tab. 3 The distribution of *HKT1* in wheat relatives

染色体组型 Karyotype	材料 Accession	<i>HKT1</i> 全长数 Full-length <i>HKT1</i> number	<i>HKT1</i> 类型 <i>HKT1</i> type
AA	UR1	10	1
	UR102	4	2
	UR206	11	4
	M0102	10	1
DD	Y125	9	4
	Y185	9	2
	Y215	9	4
	Y2017	9	4
SS	Y2019	12	6
	Y2022	9	2
	DR147	11	2
AABB	P06	12	3
	PS5	6	1

2.2.2 *HKT1* 在普通小麦中的分布 在 38 份普通小麦材料中共发现 5 种 *HKT1* 序列,分别命名为 *HKT1-1*、*HKT1-2*、*HKT1-3*、*HKT1-4* 和 *HKT1-5*。29 份材料仅含有 1 种类型 *HKT1*,其中 13 份材料仅含 *HKT1-1*。*HKT1-1*、*HKT1-2*、*HKT1-3*、*HKT1-4* 和 *HKT1-5* 在普通小麦材料中的分布如表 4。不同种

类 *HKT1* 分布频率不同,分布频率依次为 *HKT1-1* > *HKT1-4* > *HKT1-2*、*HKT1-3* > *HKT1-5*。*HKT1-5* 仅在中国春和品春 16 中发现,通过 RT-PCR 扩增未发现其相应的 cDNA 序列,推测 *HKT1-5* 为假基因。*HKT1-1*、*HKT1-2*、*HKT1-3* 和 *HKT1-4* cDNA 序列分析表明,在 *HKT1* 编码区仅有 4 个单核苷酸发生突变

表 4 *HKT1* 在普通小麦中的分布

Tab. 4 The distribution of *HKT1* in common wheat

序号 No.	品名 Variety	合计 Total	<i>HKT1</i> 类型 <i>HKT1</i> type
1	北京 837、冀麦 26、晋麦 33、农大 311、胜利麦、小白麦、偃展 1 号、燕大 1817、早穗 30、早洋麦、Soissons、Tempest、温麦 6 号	13	<i>HKT1-1</i>
2	茶淀红、赤小麦、苏麦 3 号	3	<i>HKT1-2</i>
3	红袖子、Kaphi	2	<i>HKT1-3</i>
4	百农 3217、昌维 18、丹麦 1 号、莱州 953、小偃 6 号、Aglon、Glenlea、Springfield、Yuma、Opta85、繁 6	11	<i>HKT1-4</i>
5	阿夫、碧玛 4 号、碧玉麦、丰抗 13、京双 16、科遗 26、内乡 188	7	<i>HKT1-1</i> 、 <i>HKT1-4</i>
6	中国春	1	<i>HKT1-1</i> 、 <i>HKT1-5</i>
7	品春 16	1	<i>HKT1-3</i> 、 <i>HKT1-5</i>

2.2.3 六倍体小麦及其野生近缘种的 *HKT1* 多样性分析 六倍体小麦及其野生近缘种中 *HKT1* 核苷酸多样性 (Pi) 分析表明,六倍体小麦的 Pi 值是 0.006 43,小麦野生近缘种的 Pi 值是 0.027 00,六倍

且均为转换。与 *HKT1-1* 比较 *HKT1-2*、*HKT1-3* 各有 1 个氨基酸残基发生改变。*HKT1-1* 和 *HKT1-4* 编码相同的蛋白质,为同义突变。因此,在已克隆测序的 38 份普通小麦材料中,每份材料仅表达 1 种类型 *HKT1*。

体小麦的 Pi 值只相当于其野生近缘种的 23.8%,单倍型多态性 Hd 值呈现出同样的趋势(表 5),以上分析表明,在栽培驯化过程中,*HKT1* 受到了选择,存在瓶颈效应 (Bottleneck effect),属于驯化基因。

表 5 六倍体小麦及其野生近缘种的 *HKT1* 多样性分析

Tab. 5 Nucleotide diversity of *HKT1* in hexaploid wheat and wheat wild relatives

供试材料 Accession	样本数 N	序列类型 <i>HKT1</i> type	单倍型 (基因) 多态性 Hd Haplotype diversity	核苷酸多样性 Pi Nucleotide diversity
六倍体小麦 Hexaploid wheat	38	5	0.658	0.006 43
小麦野生近缘种 Wheat wild relative	13	19	0.910	0.027 00

2.3 *HKT1* 的染色体定位

2.3.1 利用小麦缺四体定位 *HKT1* 针对 *HKT1* 5'-侧翼序列 (起始密码子 ATG 前 4 192 bp) 设计了 3 对特异引物: KT9/KT10、KT11/KT12 和 KT13/KT14,扩增片断大小分别为 1 453,1 275,1 340 bp。利用中国春缺四体对 *HKT1* 进行染色体定位,结果 3 对引物同时将 *HKT1* 定位于小麦染色体 7B(图 2)。

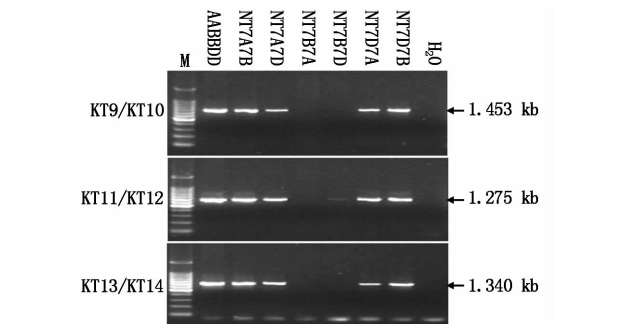


图 2 *HKT1* 的染色体定位

Fig. 2 Chromosomal localization of *HKT1*

2.3.2 *HKT1* 遗传作图 *HKT1* 在 Opata85 中的序列类型为 *HKT1-4*,而在 W7984 中的序列类型为 *HKT1-3*。与 *HKT1-3* 相比,*HKT1-4* 在 1 243~1 245 和 1 247 处分别有 3,1 bp 的碱基插入,在由 W7984 × Opata85 产生的 RILs 群体中,2 种序列类型发生了分离 (图 3),据此对分离群体中的 96 份株系进行了

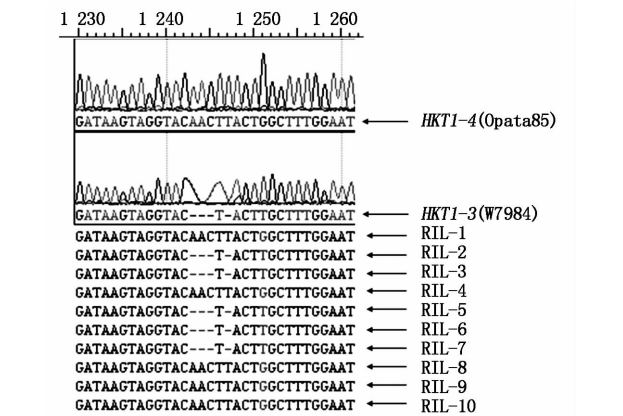


图 3 *HKT1-7B* 在 W7984 × Opata85 RILs 群体中的分离

Fig. 3 Segregation of *HKT1-7B* in W7984 × Opata85 RILs population

直接测序,借助已有的作图信息,将 *HKT1* 定位于 7B 染色体上的 2 个标记 Barc267 和 Barc278 之间,遗传距离分别为 8.9,6.9 cM(图 4),位于 7B 染色体长臂,与缺四体定位结果一致。

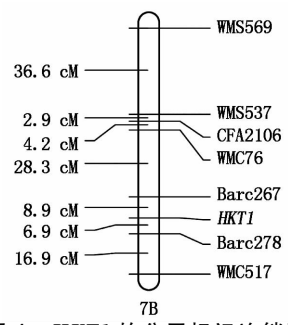


图 4 *HKT1* 的分子标记连锁图

Fig.4 Linkage map of *HKT1* and its molecular markers on 7B

3 讨论

植物基因多样性研究有助于从分子水平认识和阐释植物生理活动多样性,在群体遗传和进化研究、克隆具有重要作用的等位基因以及阐释基因功能方面具有重要作用。基因自然变异主要包括单个核苷酸替换、核苷酸的插入和缺失以及卫星 DNA 重复次数差异 3 种类型。本研究通过克隆和直接测序方法对 *HKT1* 多样性进行了研究,发现 *HKT1* 自然变异包括单个核苷酸替换、核苷酸的插入和缺失等类型。

Buckler 等^[2]对禾本科作物的研究表明,由于驯化过程中的强选择压力,栽培种的遗传多样性是其野生近缘种的 2/3。本研究发现,普通小麦 *HKT1* 的 Pi 值仅为其野生近缘种的 23.8%,*HKT1* 在小麦野生近缘种中的多样性明显高于栽培六倍体小麦,这说明 *HKT1* 在驯化过程中经历了较强的选择压力。在 A、D 和 S 基因组材料中克隆了 19 种 *HKT1*,其中根据 gDNA 序列预测 13 种有完整读码框。在 S 基因组材料中克隆了 10 种 *HKT1* 且均有完整读码框,这种现象可能是由于这些物种生长环境和复杂的遗传背景造成的。在普通小麦近缘种中发现 6 种假基因,其中在 A、D 基因组材料中发现 5 种假基因,这 5 种假基因与 *HKT1*-5 高度同源,而在 S 基因组材料中未发现假基因。在 AABB 基因组材料中仅发现 *HKT1*-1、*HKT1*-3、*HKT1*-4 和 *HKT1*-5 这 4 种类型 *HKT1*,未发现 A、D 和 S 基因组材料中发现的其他类型 *HKT1*;在普通小麦中发现 *HKT1*-1、*HKT1*-2、*HKT1*-3、*HKT1*-4 和 *HKT1*-5 这 5 种类型 *HKT1*,亦未在 A、D 和 S 基因组材料中发现其他类型的 *HKT1*,这些研究结果说明,在驯化过程中 *HKT1* 瓶颈效应明显,属于驯化基因(Domestication gene)^[1]。

Rubio 等^[4]研究发现, *HKT1* Ala²⁴⁰ → Val²⁴⁰ 和

Leu²⁴⁷ → Phe²⁴⁷ 显著提高了酵母突变体的耐盐性。Liu 等^[13]根据多种结构预测结果提出了 *HKT1* 结构模型(10 transmembrane Model)。*HKT1* 在 TMD3 和 TMD4 之间朝向胞外 loop 上的氨基酸改变引起 *HKT1* 功能改变,与其他一些研究结果一致^[15-16],说明 *HKT1* 这个部位与 *HKT1* 功能密切相关。本研究发现,在 38 份普通小麦材料中存在 5 种 *HKT1*,其中 *HKT1*-2 和 *HKT1*-3 存在有义突变,在外显子 1 有 1 个氨基酸的改变。*HKT1*-2 (Leu⁴⁸ → Pro⁴⁸) 和 *HKT1*-3 (His²¹⁵ → Tyr²¹⁵) 氨基酸的改变分别发生在 TMD1 和 TMD4 中^[13]。本研究发现的普通小麦 *HKT1* 变异为首次报道,这 2 个部位氨基酸的改变是否造成 *HKT1* 功能上的改变尚需进一步研究。

HKT1 在小麦基因组中属于多拷贝基因,普通六倍体小麦的核苷酸多样性仅相当于其野生近缘种的 23.8%,*HKT1* 在栽培驯化过程中承受了较高的选择压力,属于驯化基因。利用小麦缺四体和 W7984 × Opata85 作图群体,将 *HKT1* 基因定位于 7B 染色体长臂。

参考文献:

[1] Yamasaki M, Tenaillon M I, Bi I V, et al. A large-scale screen for artificial selection in maize identifies candidate agronomic loci for domestication and crop improvement [J]. The Plant Cell, 2005, 17(11): 2859 – 2872.

[2] Buckler E S, Thornsberry J M, Kresovich S. Molecular diversity, structure and domestication of grasses [J]. Genet Res, 2001, 77: 213 – 218.

[3] Schachtman D P, Schroeder J I. Structure and transport mechanism of a high-affinity Potassium uptake transporter from higher plants [J]. Nature, 1994, 370 (6491): 655 – 658.

[4] Rubio F, Gassmann W, Schroeder J I. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance [J]. Science, 1995, 270(5242): 1660 – 1663.

[5] Gassman W, Rubio F, Schroeder J I. Alkali cation selectivity of the wheat root high-affinity Potassium transporter HKT1 [J]. The Plant Journal, 1996, 10(5): 852 – 869.

[6] 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 Physiology, 2000, 122(4): 1249 – 1259.

[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] Santa-María G E, Rubio F, Dubcovsky J, et al. The *HAK1*

- gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter[J]. The Plant Cell, 1997, 9(12): 2281 – 2289.
- [9] Horie T, Yoshida K, Nakayama H, *et al.* Two types of HKT transporters with different properties of Na^+ and K^+ transport in *Oryza sativa* [J]. The Plant Journal, 2001, 27(2): 129 – 138.
- [10] Garciadeblás B, Senn M E, Bañuelos M A, *et al.* Sodium transport and HKT transporters; the rice model [J]. The Plant Journal, 2003, 34(6): 788 – 801.
- [11] Diatloff E, Kumar R, Schachtman D P. Site directed mutagenesis reduces the Na^+ affinity of HKT1, an Na^+ energized high affinity K^+ transporter [J]. FEBS Letters, 1998, 432(1/2): 31 – 36.
- [12] Rubio F, Schwarz M, Gassmann W, *et al.* Genetic selection of mutations in the high affinity K^+ transporter *HKT1* that define functions of a loop site for reduced Na^+ permeability and increased Na^+ tolerance [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1999, 274(11): 6839 – 6847.
- [13] Liu W, Schachtman D P, Zhang W. Partial deletion of a loop region in the high affinity K^+ transporter HKT1 changes ionic permeability leading to increased salt tolerance [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2000, 275(36): 27924 – 27932.
- [14] Mäser P, Hosoo Y, Goshima 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 of the United States of America, 2002, 99(9): 6428 – 6433.
- [15] Wang T B, Gassmann W, Rubio F, *et al.* Rapid up-regulation of *HKT1*, a high-affinity potassium transporter gene, in roots of barley and wheat following withdrawal of potassium [J]. Plant Physiol, 1998, 118: 651 – 659.
- [16] Golldack D, Su H, Quigley F, *et al.* Characterization of a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter [J]. The Plant Journal, 2002, 31(4): 529 – 542.

《华北农学报》征订启事

《华北农学报》1986 年创刊,由河北、北京、天津、河南、山西、内蒙古六省市农科院、农学会联合主办,为全国首家跨省、市、区多单位联办的农业学术刊物。本刊立足华北,面向全国和全世界。主要刊载农业基础学科学术论文、研究报告及科研简报,报道农业学术动态。主要服务于农业高等院校师生和农业科研机构的研究人员。

《华北农学报》为中国科学引文数据库核心期刊(CSCD 核心库)、中文核心期刊、中国科技核心期刊、RCCSE 中国权威学术期刊(A+)和中国农业核心期刊。在 2011 年版《中文核心期刊要目总览》综合性农业科学类核心期刊中排名第 2 位,为我国有影响力的农业学术刊物。《华北农学报》多次荣获国家级及省级奖励:全国优秀科技期刊评比三等奖、全国优秀农业期刊学术类一等奖、首届华北优秀期刊、首届北方十佳期刊、中国北方优秀期刊、河北省优秀期刊、河北省十佳期刊及河北省荣誉期刊等奖项;2011 年被评选为“中国精品科技期刊”。

《华北农学报》国内外公开发行,国内统一刊号:CN13-1101/S,国际刊号 ISSN 1000-7091。双月刊,双月 28 日出版,国际标准大 16 开本,240 页,每期定价 12 元,全年 72.00 元。邮发代号:18-10,国外发行代号:5918。全国各地邮局均可订阅。可随时汇款到编辑部订阅,请注明刊名、份数、姓名、地址、邮编及电话。

欢迎订阅、欢迎投稿。

地址:石家庄市和平西路 598 号《华北农学报》编辑部

邮编:050051

电话:0311-87652166

E-mail: hbnxb@163.com

网址: <http://www.hbnxb.net/>