

莴苣 Shaker 型钾通道的全基因组分析

刘子祺^{1,2}, 纪洋¹, 张伟伟², 魏天齐², 苏彦华²

(1. 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 南京 210044; 2. 中国科学院南京土壤研究所, 南京 211135)

摘要:采用生物信息学方法对莴苣 Shaker 基因家族成员染色体定位、基因结构、蛋白质理化性质、保守基序及结构域、系统进化关系、蛋白质二、三级结构、启动子顺式作用元件进行研究。结果表明本研究鉴定到 12 个莴苣 Shaker 基因家族成员。它们分布在 6 条染色体上, 其编码氨基酸长度为 631~915aa, 分子量介于 72.64~102.97 kD 之间, 等电点为 6.05~8.32, 均为亲水性蛋白。亚细胞定位预测显示该基因家族定位在细胞质膜上, 其中 LsShaker4、LsShaker7、LsShaker11 定位在叶绿体上。莴苣结构分析结果显示, 各类群基因具有相似的内含子/外显子结构, 且外显子数目均稳定在 9~13 之间。因此, 根据蛋白二、三级结构预测分析发现莴苣中包含内向整流钾离子通道 LsShaker6、LsShaker7、LsShaker10、LsShaker11, 弱整流钾离子通道 LsShaker8, 外向整流钾离子通道 LsShaker1、LsShaker2、LsShaker3、LsShaker5、LsShaker12。根据顺式作用元件分析结果识别出了光响应、激素响应、胁迫响应等相关的顺式作用元件, 推测该基因家族可能参与植物环境变化的适应、激素调控下的生长发育、以及胚乳和种子发育等生理过程。

关键词: 莴苣; Shaker 基因家族; 生物信息学; 结构预测; 顺式作用元件分析

中图分类号: S636 文献标识码: A 文章编号: 0488-5368(2026)02-0001-09

Genome-wide Analysis of Shaker Potassium Channels in *Lactuca sativa* L

LIU Ziqi^{1,2}, JI Yang¹, ZHANG Weiwei², WEI Tianqi², SU Yanhua²

(1. College of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing, Jiangsu 210044, China;

2. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 211135, China)

Abstract: To investigate the gene family structure and functional characteristics of Shaker-type potassium channels in *Lactuca sativa* L. and to provide a basis for investigating their roles in lettuce growth and development, bioinformatics methods were employed to analyze chromosomal distribution, gene structure, protein physicochemical properties, conserved motifs and domains, phylogenetic relationships, predicted protein secondary and tertiary structures, and promoter cis-acting elements of the *Lactuca sativa* Shaker gene family. A total of 12 Shaker genes were identified, which were unevenly distributed across six chromosomes. The encoded proteins ranged from 631 to 915 amino acids in length, with molecular weights of 72.64 - 102.97 kDa and predicted isoelectric points ranging from 6.05 to 8.32, and all were identified as hydrophilic proteins. Subcellular localization prediction indicated that members of this gene family were primarily localized to the plasma membrane, while LsShaker4, LsShaker7, and LsShaker11 were predicted to localize to the chloroplast. Structural analysis revealed that genes from different groups shared similar intron - exon structures, with exon numbers consistently ranging from 9 to 13. Based on predicted protein secondary and tertiary structures, *Lactuca sativa* was found to contain inward-rectifying potassium channels (LsShaker6, LsShaker7, LsShaker10, and LsShaker11), a weakly rectif-

收稿日期: 2025-03-02 修回日期: 2025-04-27

第一作者简介: 刘子祺(1999-), 硕士研究生, 主要研究植物钾离子通道。

通信作者: 苏彦华。

ying potassium channel (LsShaker8), and outward-rectifying potassium channels (LsShaker1, LsShaker2, LsShaker3, LsShaker5, and LsShaker12). Analysis of cis-acting elements identified regulatory elements associated with light responsiveness, hormone responsiveness, and stress responsiveness, suggesting that this gene family may participate in plant adaptation to environmental changes, hormone-regulated growth and development, as well as endosperm and seed development.

Key words: *Lactuca sativa* L.; Shaker gene family; Bioinformatics; Structure prediction; Cis-acting element analysis

莴苣(*Lactuca sativa* L.), 别名生菜, 为菊科莴苣属植物^[1], 有着播种、采收周期较短的特点, 在西方主要作为叶食蔬菜, 在我国也是重要的茎、叶食用蔬菜之一^[2]。由于其低热量、高营养、口感清脆, 富含膳食纤维、维生素 A、维生素 C 等营养物质, 深受消费者喜爱。目前莴苣广泛种植于我国的各大蔬菜生产基地, 被应用于多种烹饪方式和餐饮产品中^[3]。随着消费者对健康饮食的关注, 莴苣促进消化、增强免疫力的特点也受到了减肥人群的青睐, 在日常餐桌上常作为沙拉、凉拌菜或炒菜的配料。

钾(K)是植物中仅次于氮的第二大营养元素, 约占植物干重的 2%~10%^[4]。K⁺参与细胞的渗透调节、细胞扩张、酶活性刺激、蛋白质生物合成以及气孔运动、光合作用、光合产物的装载与运输等生理过程^[5], 并在增强作物的抗病、抗逆性过程中都发挥着巨大作用^[6]。Shaker 型钾离子通道被认为是植物钾离子吸收、转运及维持细胞内动态平衡过程中最为关键的钾离子通道^[7]。目前我国莴苣的市场需求逐渐增大^[8], 了解莴苣中 Shaker 型钾通道的功能机制, 对其品种改良和抗逆性(如抗旱、抗盐)研究具有重大意义。

植物中的 K⁺吸收和转运过程由一系列专一性蛋白来承担, 包括高亲和的钾转运体和低亲和钾通道蛋白^[9]。Shaker 型钾离子通道主要负责植物各组织部位 K⁺的低亲和运输和分配^[10]。关于植物 Shaker 钾通道比较完善的系统认知主要在模式植物拟南芥中建立^[11]。这些通道分别在根系 K⁺吸收^[12]、根至茎 K⁺的长距离运输^[13]、气孔开放^[14]与关闭^[15]以及 K⁺的再分配^[16,17]等方面发挥关键作用。根据其整流方向和电压依赖性特征, Shaker 型钾离子通道的可分为三大功能类型: 第一类内向整流性钾离子通道(Inwardly Rectifying K⁺ Channel), 包括 KAT 型和 AKT1 型, 这类通道在细胞膜电位超极化条件下打开, 介导钾离子从细胞外向细胞内流动。第二类是外向整流型钾离子通道(Outwardly Rectifying K⁺ Channel), 主要是 SKOR 和 GORK

型, 这类通道在去极化的细胞膜电位下开放, 介导钾离子从细胞内向细胞外的释放。第三类是弱整流型钾离子通道(Weakly Rectified K⁺ Channel), 或称为双向整流型通道, 主要是 AKT2 型, 它可以在膜电位超极化时介导钾离子内流, 也可以在去极化时介导钾离子外流^[18]。目前, 随着植物全基因组测序的完成, 已在 360 多个物种中鉴定到 Shaker 型钾离子通道(https://www.plabipd.de/pubplant_cladogram2.html)。除了拟南芥之外, Shaker 型钾通道的功能也已在诸如水稻(*Oryza sativa*)^[19]、玉米(*Zea mays*)^[20]、马铃薯(*Solanum tuberosum*)^[21]和烟草(*Nicotiana tabacum*)^[22]等植物中进行了大量的研究。

有研究表明, 莴苣的产量随着钾肥施用量的增加而显著增加, 茎叶中充足的钾素营养是莴苣高产和优质的关键^[23]。目前虽然已完成了莴苣的全基因组测序工作, 而在分子水平上对莴苣体内钾离子的吸收转运机制还未引起足够的重视, Shaker 钾离子家族的研究也尚未见报道。本研究以莴苣 Shaker 型钾离子通道为研究对象, 旨在鉴定其 Shaker 型钾离子通道并分析其通道类型及可能的生理学功能。本研究借助已公布的莴苣基因组数据库, 以拟南芥为参照, 对莴苣中的 Shaker 钾离子通道家族进行了系统的分析和总结。主要包括莴苣 Shaker 钾离子通道的系统进化、染色体定位、保守基序、基因组内共线性、顺式作用元件分析等。同时也对该基因家族所编码蛋白的理化性质、二级和三级结构等进行了预测和分析。为进一步深入研究莴苣 Shaker 型钾通道的生物学功能提供便利和依据。

1 材料与amp;方法

1.1 基因组数据来源

莴苣、水稻、林烟草的基因组数据集及注释文件从 NCBI 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>)获得, 拟南芥的基因组数据集及注释文件从 Ensembl Plants 数据库(<https://plants.en>

sembl.org/index.html)获得。

1.2 方法

1.2.1 莠苣 Shaker 基因家族的鉴定 莠苣基因组数据集是从 NCBI 数据库获得的最新莠苣蛋白质组版本(GCF_002870075.4),通过 BLASTP 检索(E-value<1e-5)将其与拟南芥(<https://www.arabidopsis.org>)已被充分研究的九个钾通道进行序列比对^[24]。同时使用三种钾通道保守区域蛋白 PFAM 模型^[25],即 PF07885、PF00520 和 PF11834(<http://pfam.xfam.org/>)。对所得 BLASTP 同源片段和整个莠苣蛋白质组进行 HMMsearch^[26],(E-value<1e-5)(<http://hmmer.org/>)。使用 HMMscan 交叉检查得到的钾通道蛋白是否存在目标结构域,(E-value<1e-3)。将两种方法得到的莠苣 Shaker 基因家族候选成员合并,去除重复值后利用 NCBI CDD(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd/>)进一步验证搜索到的蛋白序列结构域,最终筛选出莠苣 Shaker 基因家族的候选成员。基因定位、蛋白质长度和取向信息从 Ensembl Plants 数据库检索。本研究中其他植物的 Shaker 家族成员鉴定方法与莠苣 Shaker 基因家族鉴定方法一致。

1.2.2 莠苣 Shaker 基因家族的染色体定位 依据莠苣全基因组数据以及注释文件,通过 TBtools^[27]软件进行莠苣 Shaker 基因家族染色体定位的分析与可视化。

1.2.3 莠苣 Shaker 基因家族的理化性质分析与亚细胞定位预测 利用 ExPASy(<https://www.expasy.org/>)对莠苣 Shaker 基因家族的氨基酸数目、等电点、分子量、平均疏水性、不稳定指数等参数进行分析。通过 WoLF PSORT(<https://wolfpsort.hgc.jp/>)对莠苣 Shaker 基因家族成员进行亚细胞定位预测。

1.2.4 莠苣 Shaker 基因家族的蛋白保守基序与基因结构分析 从下载的基因注释文件中提取莠苣 Shaker 基因家族成员的蛋白质序列及基因注释信息,将莠苣 Shaker 氨基酸序列提交到在线工具 MEME(<https://meme-suite.org/meme/>)对莠苣 Shaker 基因家族成员进行保守基序分析,参数设置如下:最大基序数为 10,基序宽度为 6~50 个氨基酸。将莠苣 Shaker 氨基酸序列上传到 NCBI 中 Batch CD-Search 模块(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>)进行结构域预测,获得 hitdata 文件后,利用 TBtools 进行可视化。利用莠苣 Shaker 基因家族的基因序列和 CDS 序列在 GSDS 2.0(<https://gsds.gao-lab.org/>)上绘制基

因的外显子和内含子结构。

1.2.5 莠苣 Shaker 基因家族成员的进化关系分析与共线性分析 为探究莠苣 Shaker 家族成员的进化关系,将莠苣 Shaker 基因与来自拟南芥、水稻、林烟草的 Shaker 基因进行系统发育分析。首先,整合所有 Shaker 钾通道序列通过 MEGA X^[28]软件中的 Clustal W 工具进行多序列比对,并对不能对齐的序列进行修剪,选取最佳替代模型并构建最大似然法(ML)系统发育树,Bootstrap 重复值设置为 1 000,最后使用 Chiplot(<https://www.chiplot.online/>)进行进化树的修改与美化。根据各物种的核苷酸序列文件及基因组注释文件,使用 MC-ScanX 软件^[29]对莠苣、拟南芥物种内和物种间 Shaker 基因进行共线性分析,最后通过 TBtools 软件对结果进行可视化。

1.2.6 莠苣 Shaker 基因启动子顺式作用元件的鉴定 通过莠苣全基因组数据获得 LsShaker 的起始密码子 ATG 上游 2 000 bp 的序列作为 Shaker 家族启动子序列,利用 PlantCARE 数据库(<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)对不同成员的启动子顺式作用元件进行预测。

1.2.7 莠苣 Shaker 蛋白二三级结构分析 利用 SPOM(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa%20_sopma.html)分析莠苣 Shaker 钾离子通道蛋白二级结构并根据结果绘制蛋白结构模型图,利用 SWISSMODEL(<https://swissmodel.expasy.org/>)预测其三级结构。

2 结果与分析

2.1 莠苣 Shaker 基因家族的鉴定结果

根据拟南芥 9 个钾通道基因的蛋白质氨基酸序列比对搜索,在莠苣基因组数据库中检索到 33 条同源序列。进一步利用 Pfam 数据库和 BatchCD-Search 结构域对所得序列进行分析,排除了其中的不完整和重叠性序列。最终获得 12 个莠苣的 Shaker 家族蛋白,分别命名为 LsShaker1-LsShaker12。根据其在莠苣染色体上的分布位置,绘制了 12 个 Shaker 家族成员的染色体定位图。分析结果显示,12 个基因家族成员不均等分布在莠苣除 1、4 和 9 号染色体外的其他 6 条染色体上。其中,2、5 号染色体上均存在 3 个 Shaker 基因,3、8 号染色体上存在 2 个 Shaker 基因,6 号和 7 号染色体上存在 1 个 Shaker 基因(图 1)。

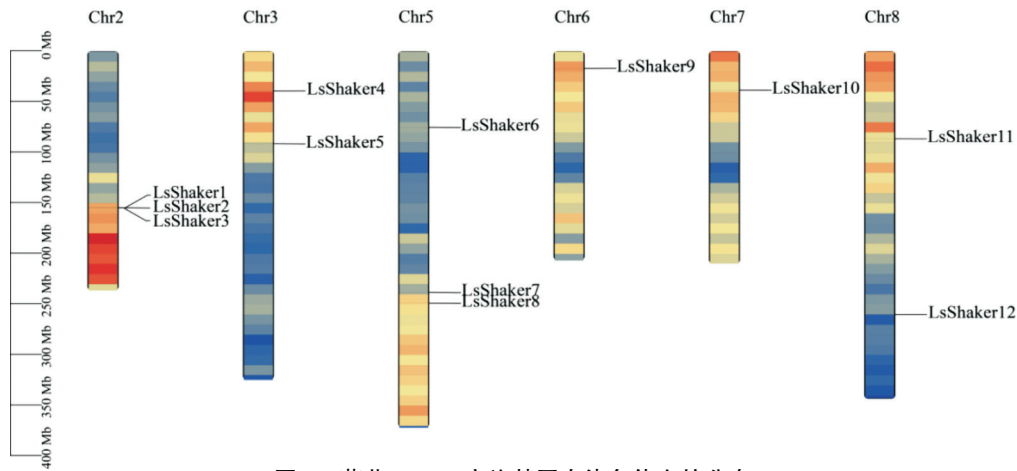


图 1 莴苣 Shaker 家族基因在染色体上的分布

2.2 莴苣 Shaker 家族成员蛋白质理化性质分析

结果显示莴苣 shaker 家族成员的氨基酸序列长度在 631 ~ 915 aa 之间,分子量介于 72.64 ~ 102.97 kD 之间,等电点为 6.05 ~ 8.32,其中 LsShaker4、LsShaker6、LsShaker7、LsShaker12 的不稳定指数大于 40,属于稳定蛋白,其余成员均为不

稳定蛋白,平均亲水系数均为负值,表明莴苣 shaker 家族成员都为亲水性蛋白。根据亚细胞定位预测结果显示, LsShaker4、LsShaker7、LsShaker11 定位在叶绿体(Chloroplast)上,其余基因定位在细胞质膜(Plasma membrane)上(表 1)。

表 1 莴苣 Shaker 家族成员的理化性质及亚细胞定位

基因名称	基因长度 /bp	基因在染色体上的位置	外显子个数	蛋白质					
				长度 /aa	分子量 / 10^3 Da	等电点	不稳定指数	平均亲水系数	亚细胞定位
LsShaker1	5 039	Chr2:c154448427-154443389	11	844	97.52	6.3	34.39	-0.181	Plasma membrane
LsShaker2	6 210	Chr2:c154476480-154470271	13	836	96.11	6.05	38.35	-0.21	Plasma membrane
LsShaker3	8 024	Chr2:154526913-154534936	11	800	92.64	6.39	39.96	-0.137	Plasma membrane
LsShaker4	4 769	Chr3:39146058-39150826	12	632	72.84	6.07	43.6	-0.062	Chloroplast
LsShaker5	7 560	Chr3:91113101-91120660	13	833	95.89	6.16	35.72	-0.146	Plasma membrane
LsShaker6	4 927	Chr5:74998616-75003542	12	880	98.91	8.16	42.07	-0.083	Plasma membrane
LsShaker7	6 345	Chr5:238036336-238042680	11	901	102.08	8.32	41.8	-0.214	Chloroplast
LsShaker8	4 129	Chr5:c248792127-248787999	12	846	96.50	6.68	37.03	-0.096	Plasma membrane
LsShaker9	5 167	Chr6:16828691-16833857	13	631	72.64	7.78	39.06	-0.119	Plasma membrane
LsShaker10	4 435	Chr7:38238214-38242648	11	759	86.79	6.87	38.22	-0.189	Plasma membrane
LsShaker11	4 863	Chr8:c86353936-86349074	9	915	102.97	6.29	38.64	-0.215	Chloroplast
LsShaker12	7 801	Chr8:260079094-260086894	11	636	72.70	6.98	44.9	-0.037	Plasma membrane

2.3 莴苣 Shaker 家族成员的保守基序、保守结构域和基因结构分析

莴苣 Shaker 基因家族中共鉴定了 10 个不同

的保守基序,命名为 Motif1-Motif10,12 个莴苣 Shaker 蛋白均含有保守基序 Motif1、Motif2、Motif3、Motif5、Motif6、Motif7、Motif8、Motif10,他们的组合

分布是 Shaker 家族典型的保守基序。此外,在 LsShaker4、LsShaker9 中没有发现 Motif4,在 LsShaker4、LsShaker9、LsShaker10、LsShaker12 中没有发现 Motif9,这可能是由于莴苣 Shaker 家族成员含有不同钾通道类别导致的。根据基因结构的分析,发现每个 LsShaker 中都含有电压依赖性钾通道保守的蛋白质结构域家族 PLN03192 Superfamily,在 LsShaker4、LsShaker9 中含有真核生物电压依

赖性钾离子通道蛋白的四聚域 KHA 结构域,此外在 LsShaker12 中含有 TRPV Superfamily 离子通道结构域家族。最后利用莴苣 Shaker 家族基因序列及 CDS 序列进行基因结构分析,结果显示他们的基因结构十分相似,虽然每条基因内含子与外显子的长度不尽相同,但其外显子数目均稳定在 9~13 之间(图 2)。

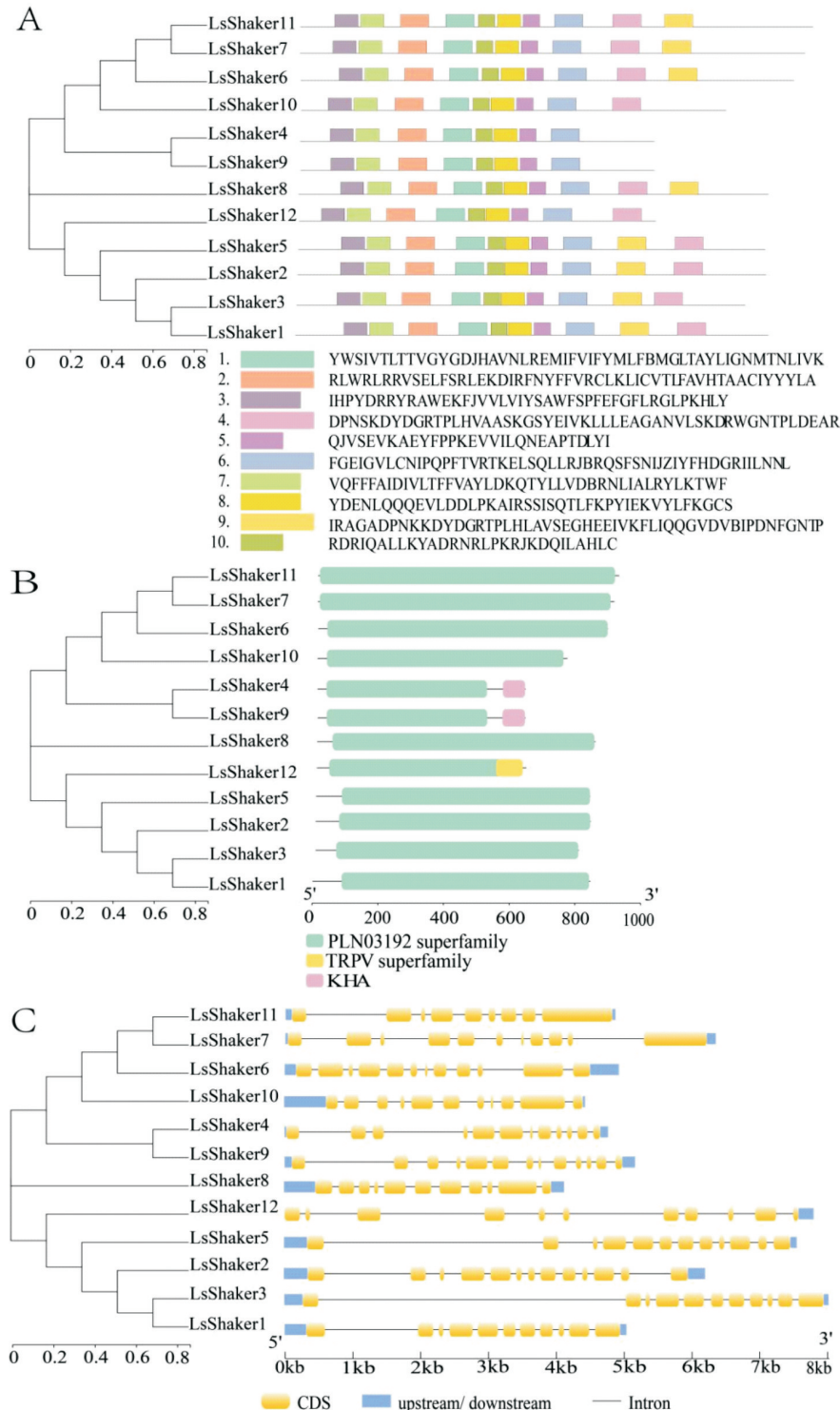


图 2 莴苣 Shaker 家族 Motif 分析 (A)、保守结构域分析 (B) 和基因结构分析 (C)

2.4 莴苣 Shaker 基因家族成员的进化关系分析与共线性分析

为进一步了解莴苣 Shaker 家族的进化模式,本研究对拟南芥、莴苣、水稻、林烟草的 Shaker 蛋白构建了系统发育树。结果表明,38 个 Shaker 基因可分为 4 个类群 (KC、SKOR/GORK、KAT、AKT),这与在拟南芥中的研究结果类似,其中莴苣 Shaker 家族在 SKOR/GORK 与 AKT 分布最多,均为 4 个,在 KC 中包含 2 个,在 KAT 中分布最少仅有 1 个。其次,在 KAT 和 AKT 亚族中均能发现四个物种的 Shaker 基因,在 SKOR/GORK 中没有发现林烟草的 Shaker 基因,KC 中没有发现水稻和林烟草的 Shaker 基因。AKT 中莴苣 LsShaker6、LsShaker7、LsShaker11、LsShaker8 分别与林烟草

Ns104245633、Ns104222515、Ns104242371、Ns104238419 基因的同源性较近,而与其他成员的同源性较远。此外,进化树中存在一个比较突出的亚族,KC 下仅有一个拟南芥的 Shaker 基因,即 At4G32650,与莴苣的 LsShaker4、LsShaker9 基因之间存在较近的同源性关系(图 3)。

为了研究莴苣的 Shaker 基因是否包含串联重复或片段复制,构建了莴苣、拟南芥 Shaker 基因组共线性列表,发现 LsShaker 与拟南芥 Shaker 基因之间存在 12 个共线性基因对,涉及 5 个拟南芥 Shaker 基因与 12 个 LsShaker 基因(图 4 蓝色线条所示),并且拟南芥的一个 Shaker 基因能够对应多个莴苣 Shaker 同源基因,这表明 Shaker 家族在莴苣中明显扩张(图 4)。

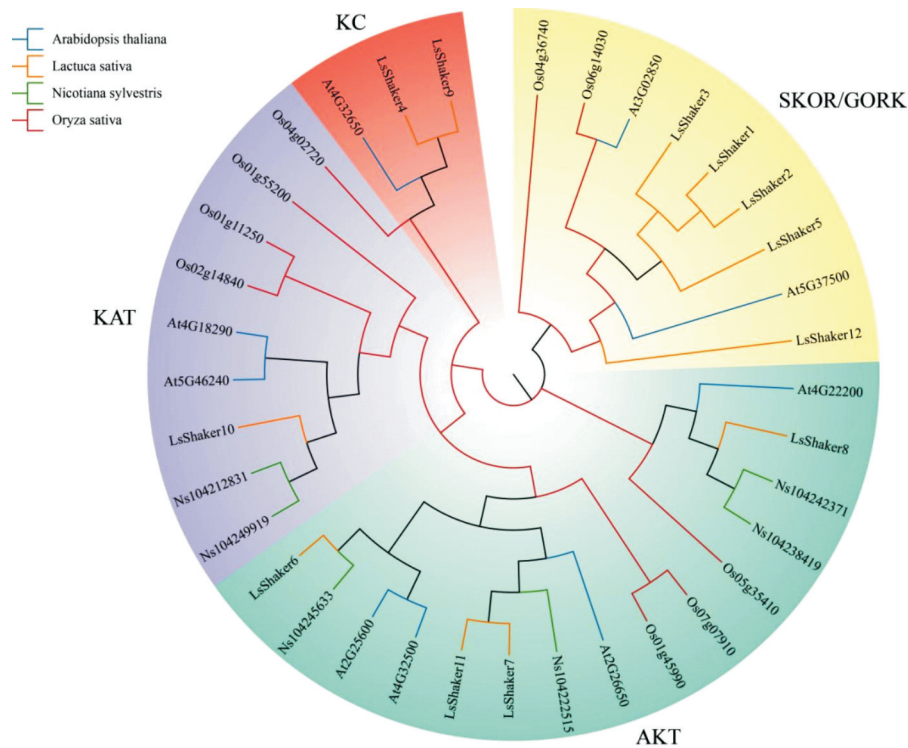


图 3 莴苣 Shaker 家族与拟南芥、水稻、林烟草 Shaker 家族的系统发育进化树

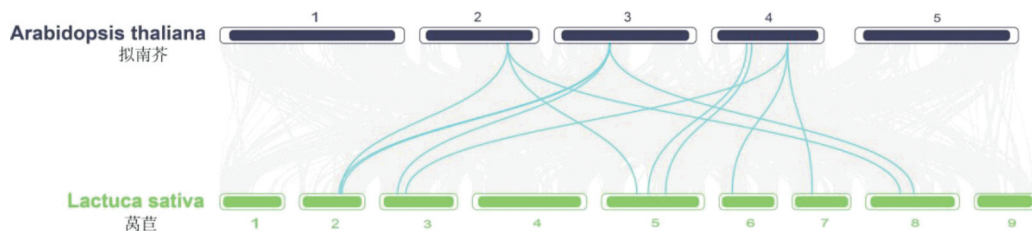


图 4 莴苣与拟南芥 Shaker 基因家族共线性分析

2.5 莴苣 Shaker 基因蛋白二三级结构分析

通过二级结构分析发现莴苣的 LsShaker 家族

成员 (LsShaker1-12) 均包含 6 个跨膜结构域 (S1-S6), 且 S4 结构域携带正电荷, 负责电压感应功

能,这与拟南芥 Shaker 家族高度保守的跨膜核心结构一致,表明电压门控钾通道的基本功能在莠苣中高度保守。对 C 端调控结构域进行分析发现,莠苣 LsShaker 所有成员均包含 C-Linker 和 CNBD (环核苷酸结合结构域),提示其功能可能受环核苷酸(如 cAMP/cGMP)调控。CNBD 的普遍存在

也表明莠苣 Shaker 基因可能通过环核苷酸感知环境变化(如光照、胁迫激素),从而调控钾离子通道的动态开放。其中 LsShaker1-LsShaker3、LsShaker5、LsShaker12 还包含几个用于与其他调节蛋白相互作用的 ankyrin 结构域(ANK)。

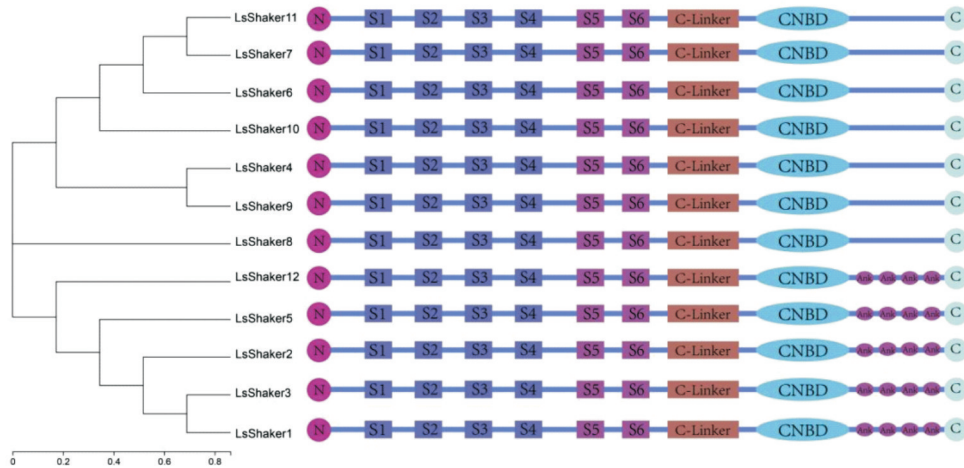


图5 莠苣 Shaker 基因家族蛋白结构模型图

莠苣 Shaker 钾通道的三级结构模型显示, LsShaker 通道都由四个亚基通过跨膜螺旋的相互作用形成四聚体结构。其核心跨膜结构域(S1-S6)高度保守,尤其是 S4 结构域含有带正电荷的氨基酸残基(如精氨酸、赖氨酸),构成电压感应

区,负责响应膜电位变化,调控通道的激活与关闭。S5 和 S6 之间的孔道区(P 区)形成钾离子的选择性过滤结构,其标志性序列(TxxTxGYGD)在三级模型中表现为狭窄的离子通道,确保钾离子的高效选择性转运。

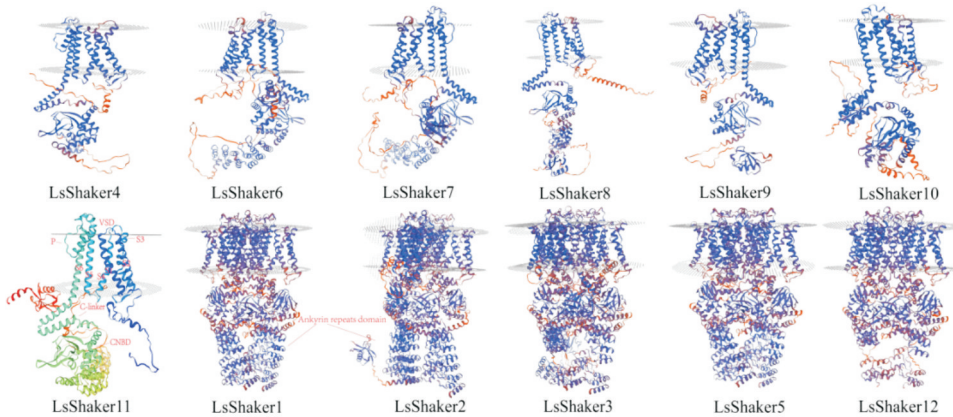


图6 莠苣 Shaker 基因家族蛋白三级结构模型图

2.6 莠苣 Shaker 基因启动子顺式作用元件的分析

为了探讨 LsShaker 基因的外部条件响应机制,对 12 个 LsShaker 基因的起始密码子 ATG 上游的启动子序列(2 000 bp)进行了分析。在 LsShaker 启动子区域中发现了多种不同类型的顺式作用元件,与光响应相关的 MYB 结合位点和其他光响

应顺式作用元件、激素响应(如生长素、脱落酸、茉莉酸甲酯、赤霉素、油菜素甾醇等)、胁迫响应(如低温、脱水、干旱、盐胁迫等)以及胚乳、种子特异性发育等生长发育调控元件等(图 7)。这些顺式作用元件的存在,暗示了 LsShaker 基因参与了环境适应、发育调节和生长调控等多种生物学过程。

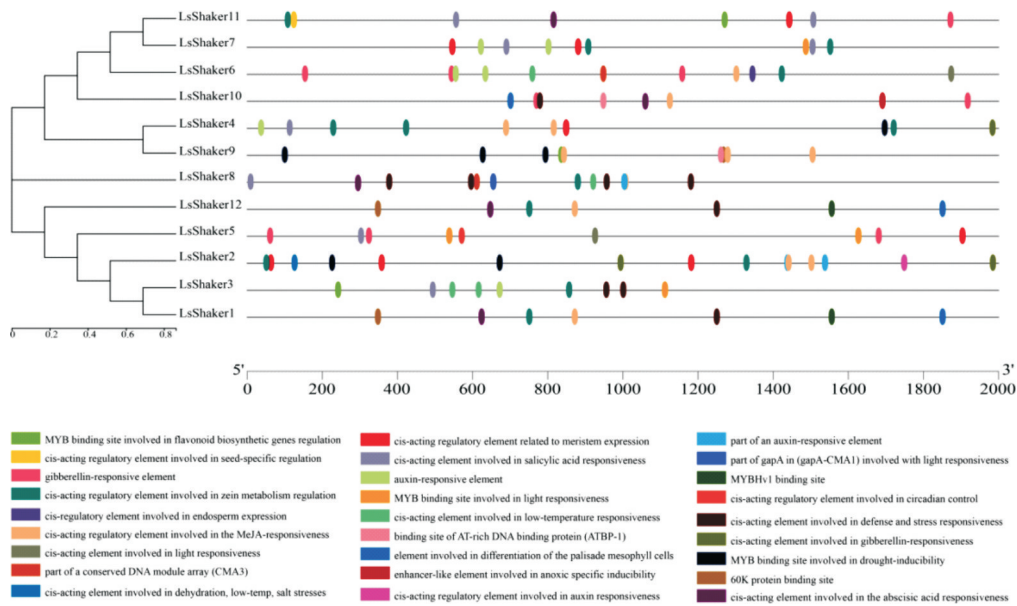


图7 莴苣 Shaker 基因家族启动子顺式作用元件预测分析

3 结论与讨论

钾由于在高浓度下对环境相对无害的特性,成为农业资源管理中的优选元素。植物钾通道广泛参与并调控各类植物的生长发育,对植物的生命活动起到关键性作用。莴苣作为我国重要的蔬菜之一,目前虽然已完成了全基因组测序工作,然而对其 Shaker 钾离子家族的研究尚未见报道。基于此,本研究以莴苣 Shaker 型钾离子通道为研究对象,旨在探讨其通道类型及可能的生理学功能。

本研究通过莴苣全基因组序列,筛选得到 12 个莴苣 Shaker 钾通道基因家族成员。明确了它们在染色体上的定位,并进行了理化性质分析,结果显示莴苣的 12 个 Shaker 家族成员分布在 6 条染色体上,其编码氨基酸长度为 631~915 aa,分子量介于 72.64~102.97 kD 之间,等电点为 6.05~8.32,都为亲水性蛋白,与电压门控钾通道蛋白质性质吻合。莴苣的 Shaker 基因数量上与拟南芥(9 个)相差不大^[11],从保守基序、基因结构分析来看,它们均含有钾通道保守的蛋白质结构域家族 PLN03192 Superfamily, LsShaker4、LsShaker9 中发现 KHA 结构域, LsShaker12 中发现 TRPV Superfamily 离子通道结构域家族,这些结构域的存在说明莴苣中已具备能够高度选择性传输钾离子的通道。对莴苣内的 Shaker 通道进行进化关系分析,发现 12 个莴苣 Shaker 钾通道分布在四个类群,即 KC、SKOR/GORK、KAT、AKT。进一步对莴苣内的 Shaker 通道基因结构及蛋白二三级结构分析,我们发现其中 LsShaker1、LsShaker2、LsShaker3、LsShaker5、

LsShaker12 与外向整流 Kout 钾通道拟南芥 SKOR、水稻 OsSKOR 钾通道高度同源,这些基因可能在外向钾离子流动中起关键作用,尤其是在长距离钾运输及木质部装载过程中具有重要功能^[18]; LsShaker4、LsShaker9 与调控亚基 Ksilent 钾通道中拟南芥 AtKC1 钾通道高度同源,猜测其可能参与调节根部 K⁺ 吸收、响应盐胁迫等生理过程^[7]; LsShaker6、LsShaker7、LsShaker11 与内向整流 Kin 钾通道中拟南芥 AKT1、水稻 OsAKT1 高度同源, LsShaker10 与内向整流 Kin 钾通道中拟南芥 KAT1、KAT2、水稻 OsKAT1 以及本实验室前期在沙东青中研究的 AmKAT1^[31]、玉米 ZmK2.1 钾通道^[32] 高度同源,表明该基因可能在根部钾吸收和保卫细胞钾离子内流中具有重要作用^[33],并在植物对低钾环境的适应中发挥关键作用^[14]; LsShaker8 与弱整流 Kweak 钾通道拟南芥 AKT2、水稻 OsAKT2 钾通道高度同源,提示其可能在钾的双向流动与电生理稳态调节中具有独特功能,尤其是在韧皮部装载及植物对渗透胁迫的响应中发挥作用^[17,18]。根据进化结果及基因结构分析显示,莴苣与拟南芥、林烟草之间的同源 Shaker 基因多于水稻,这与植物之间种子结构及系统发育关系一致。此外,我们发现 LsShaker 基因家族的启动子区域具有高度多样化的顺式作用元件分布特征。这种分布反映了该基因家族在光响应、激素调控及胁迫条件下可能发挥的多种生物学功能,推测该基因家族可能在植物的多种生理过程中扮演重要角色,尤其是在植物对环境变化的适应、激素调控下的生长发育、以及胚乳和种子发育等方面。进一步研究这些元件的具体作用和调

控网络,将有助于揭示 Shaker 钾通道基因在植物生理和适应过程中的关键作用。

参 考 文 献:

- [1] Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F., *et al.* Classification of compositae[M]. Vienna: International Association for Plant Taxonomy, 2009: 41-52.
- [2] Zhang, W., Su, R., Tao, W., *et al.* RNA sequencing provides insights into the evolution of *Lactuca sativa* and the regulation of flavonoid biosynthesis[J]. Nature Communications, 2017(8): 2 264.
- [3] 杨晓,魏仕伟,郭斗斗,等. 上海生菜产销现状与技术关键点分析[J]. 长江蔬菜, 2016(11): 4-8.
- [4] Sardans, J., Peñuelas, J. Potassium control of plant functions: ecological and agricultural implications[J]. Plants, 2021(10): 419.
- [5] Nieves-Cordones, M., Alemán, F., Martínez, V., *et al.* K⁺ uptake in plant roots: the systems involved, their regulation and parallels in other organisms[J]. Journal of Plant Physiology, 2014(171): 688-695.
- [6] Tränkner, M., Tavakol, E., Jákl, B. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection[J]. Physiologia Plantarum, 2018(163): 414-431.
- [7] Pilot, G., Pratelli, R., Gaymard, F., *et al.* Five-group distribution of the Shaker-like K⁺ channel family in higher plants[J]. Journal of Molecular Evolution, 2003(56): 418-434.
- [8] 杨攀,杨诗雯,李磊,等. 生菜研究进展综述[J]. 现代园艺, 2020, 43(15): 34-36.
- [9] Srivastava, A. K., Shankar, A., Nalini, *et al.* Emerging concepts of potassium homeostasis in plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2019(71): 608-619.
- [10] Ragel, P., Raddatz, N., Leidi, E. O., *et al.* Regulation of K⁺ nutrition in plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2019(10): 281.
- [11] Véry, A. A., Sentenac, H. Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2003(54): 575-603.
- [12] Johansson, I., Wulfetange, K., Porée, F., *et al.* External K⁺ modulates the activity of the Arabidopsis potassium channel SKOR via an unusual mechanism[J]. The Plant Journal, 2006(46): 269-281.
- [13] Hirsch, R. E., Lewis, B. D., Spalding, E. P., *et al.* A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition[J]. Science, 1998(280): 918-921.
- [14] Lebaudy, A., Hosity, E., Simonneau, T., *et al.* Heteromeric K⁺ channels in plants[J]. Plant Journal, 2008, 54(6): 1 076-1 082.
- [15] Hosity, E., Vavasseur, A., Mouline, K., *et al.* The Arabidopsis outward K⁺ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(9): 5 549-5 554.
- [16] Michard, E., Lacombe, B., Poree, F., *et al.* A unique voltage sensor sensitizes the potassium channel AKT2 to phosphoregulation[J]. Journal of General Physiology, 2005, 126(6): 605-617.
- [17] Marten, I., Hoth, S., Deeken, R., *et al.* AKT3, a phloem-localized K⁺ channel, is blocked by protons[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1999, 96(13): 7 581-7 586.
- [18] Véry, A. A., Nieves-Cordones, M., *et al.* Molecular biology of K⁺ transport across the plant cell membrane: what do we learn from comparison between plant species[J]. Journal of Plant Physiology, 2014(171): 748 - 769.
- [19] Fuchs, I., Stölzle, S., Ivashikina, N., *et al.* Rice K⁺ uptake channel OsAKT1 is sensitive to salt stress[J]. Planta, 2005(221): 212-221.
- [20] Bauer, C. S., Hoth, S., Haga, K., *et al.* Differential expression and regulation of K⁺ channels in the maize coleoptile: molecular and biophysical analysis of cells isolated from cortex and vasculature[J]. The Plant Journal, 2000(24):139-145.
- [21] Muller-Roeber, B., Ellenberg, J., Provart, N., *et al.* Cloning and electrophysiological analysis of KST1, an inward rectifying K⁺ channel expressed in potato guard cells[J]. The EMBO Journal, 1995(14): 2 409-2 416.
- [22] 郭兆奎,杨谦,颜培强,等. 黄花烟草 K⁺通道基因 NKC1 克隆与序列分析[J]. 中国烟草学报, 2008(5): 63-68.
- [23] 王小晶,王正银,赵欢,等. 钾肥对大白菜和莴苣产量、重金属和硝酸盐含量的影响[J]. 中国蔬菜, 2011(10): 64-68.
- [24] Lavigne, R., Seto, D., Mahadevan, P., *et al.* Unifying classical and molecular taxonomic classification: analysis of the Podoviridae using BLASTP-based tools[J]. Research in Microbiology, 2008(159): 406-414.
- [25] Mistry J, Chuguransky S, Williams L, *et al.* Pfam: The protein families database in 2021[J]. Nucleic Acids Research, 2021(49):412-419.
- [26] S. R. Eddy. HMMER: biosequence analysis using profile hidden Markov models[EB/OL]. <http://hmm-mer.org>.