

УДК 57.023 581.1

СИСТЕМИ ТРАНСПОРТУ КАЛІЮ ТА ЇХ РОЛЬ В ФОРМУВАННІ СТРЕСОВОЇ ВІДПОВІДІ, РОСТУ ТА РОЗВИТКУ РОСЛИН

Є.О. НЕСТЕРЕНКО^{1,2*}, О.Є. КРАСНОПЬОРОВА¹, С.В. ІСАЄНКОВ¹

¹ ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України», вул. Осиповського, 2а, Київ, 04123, Україна

² Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, вул. Академіка Заболотного, 150, Київ, Україна, 03143

E-mail: yevheniya.nesterenko@gmail.com*, krasnopio524@gmail.com, stan.isayenkov@gmail.com

У цій оглядовій статті були відібрані та охарактеризовані головні системи мембранного транспорту калію. Було проведено детальний аналіз літературних джерел та узагальнення даних щодо основних представників транспортних систем K^+ в рослині, їх біологічної ролі та фізіологічних функцій у процесах росту та розвитку рослинного організму та механізмах стійкості до абіотичних стресів. Описано процеси поглинання, транспорту та перерозподілу калію між тканинами та на рівні клітини. Проаналізовано топологію та особливості структури транспортних білків залучених у транспорт калію та їх ролі у виконанні специфічних біологічних функцій. Критично оцінена роль цих мембранних транспортних білків в сигнальних процесах, механізмах посухо- та солестійкості рослин чи дефіциту калію. Запропоновані подальші перспективні напрямки та області досліджень цих важливих транспортних систем.

Ключові слова: транспорт калію, двопорові канали ТРК, Shaker подібні канали, Kir-подібні канали, неселективні катіонні канали NCCS, KUP/НАК/КТ транспортери, Trk/НКТ транспортери, СРА транспортери.

Вступ. Калій (K^+) є одним із найважливіших мінеральних елементів, що необхідний для росту та розвитку рослин. Саме застосування мінеральних добрив, у том числі калійних, у землеробстві зробило першу «зелену революцію» і значно підняло врожайність та продуктивність сільського господарства. Близько 25 мільйонів тон калійних добрив використовує світове сільське господарство щорічно. K^+ є одним із найрозповсюдженіших елементів в рослинних тканин і може складати від 1 до 10 % сухої речовини (Gierth et al., 2007). Поміж важливості цього елемента для росту та розвитку рослин, спо-

живання продуктів харчування із високим вмістом K^+ знижує ризик серце-судинних захворювань та позитивно впливає на кров'яний тиск. Цей елемент бере участь у багатьох важливих процесах життєдіяльності рослин, а саме в осморегуляції, підтримуванні електричного мембранного потенціалу, генерації тургорного тиску і розтягуванні клітин, рухах рослин, розвитку пилку, роботі продигових клітин, сигнальних процесах. Окрім того, K^+ бере участь у активації багатьох ферментів, транспорті нітратів та цукрози на великі відстані, є важливим компонентом фотосинтезу (Amtmann et al., 2008; Ahmad et al., 2013; Sharma et al., 2013). Слід зазначити, що K^+ є основним елементом стійкості до засолення та посухи (Sharma et al., 2013). Коли Na^+ є цитотоксичним іоном і завдяки саме йому реалізується іонний дисбаланс у випадку водного та сольового стресів, то K^+ є осмопротектором (Isayenkov, 2012; Isayenkov et al., 2019; Llopis-Torregrosa et al., 2016). Концентрації цього елемента у ґрунті можуть варіювати в залежності від геологічних особливостей та інших природних факторів, тому в ході еволюційного розвитку рослини набули різних способів поглинання та підтримки внутрішньоклітинної концентрації іонів K^+ (Grabov, 2007). Процес поглинання та транспорту цього елемента потребує проходження K^+ через плазматичну мембрану за допомогою мембранних транспортних білків чи транспорту через апопласт при його поглинанні з ґрунту та вивільнення у просвіт ксилеми проходження через тонопласт при накопиченні або витоку у/з вакуолі, що здійснюється білками активного і пасивного транспорту та характеризуються високою та низькою афінністю до калію (Amtmann et al., 2008; Epstein et al., 1961).

Геном *Arabidopsis thaliana* містить близько 77 генів, що потенційно належать до селективних по калію транспортних систем (Demidchik, 2014). Транспортні

© Є.О. НЕСТЕРЕНКО, О.Є. КРАСНОПЬОРОВА,
С.В. ІСАЄНКОВ, 2021

системи K^+ можна розподілили у сім різних родин, чотири з яких є каналами (двопорові канали ТРК, *Shaker* та K_v -подібні канали, неселективні катіонні канали NCCC) і належать до низько-афінних до калію представників, а інші відносять до транспортерів (KUP/НАК/КТ, Trk/НКТ, CPA), які, в свою чергу, є високо-афінними до калію системами (Sharma et al., 2013; Osakabe et al., 2013). Процес поглинання, транспорту та тканинного перерозподілу цього елемента відбувається завдяки роботі іонних каналів або транспортерів у корневих епідермальних клітинах та подальшого транспортується до пагонів та листків за допомогою ксилемних елементів, що сприяє росту та розвитку рослин (Zhao et al., 2015).

Метою даного огляду є аналіз літературних джерел та узагальнення даних, щодо основних представників транспортних систем K^+ в рослині, їх біологічної ролі та фізіологічних функцій у процесах росту та розвитку рослинного організму та механізмах стійкості до абіотичних стресів.

Системи пасивного K^+ транспорту. Системами пасивного транспорту є мембранні калієві канали, що забезпечують транспорт цього елемента через мембрану завдяки електрохімічному градієнту без залучення енергії (рис. 1). Окрім того, K^+ може поглинатися та транспортуватися рослиною за допомогою апопластного шляху без залучення систем мембранних транспортних білків (Isayenkov, 2012). Зазвичай калієві канали є мультимерними білками, характерною ознакою яких є наявність α -субодиниць (трансмембранна субодиниця), що утворюють один або два порових домени. Калієві канали активуються високими концентраціями іонів K^+ ($>0,5$ мМ), тому їй належить до високо-афінних транспортних систем (Cheng et al., 2018). Високо-селективними до калію ці канали робить наявний у всіх представників родин транспортних каналів мотив, що присутній у порових доменах GYGD (гліцин-тирозин-гліцин) (Lebaudy et al., 2007). Три родини α -субодиниць, які формують селективні до калію канали, були ідентифіковані у рослин. α -субодиниці каналів родини *Shaker*-подібні складаються з шести трансмембранних сегментів та одного порового домену, що розташований між останньою парою трансмембранних сегментів. У родини ТРК α -субодиниці мають гідрофобне ядро, що складається з чотирьох трансмембранних сегментів та двох порових доменів. У представників K_v -подібних каналів наявні два трансмембранні сегменти та один поровий домен (Lebaudy et al., 2007; Very et al., 2003). У всіх представників калієвих каналів наявна порова петля, яка забезпечує зв'язування іонів K^+ та взаємодії із киснем карбонільної групи фільтру GYGD, що розташований у поровому домені (Ward et al., 2009).

Окрім, «класичних» мембранних каналів з GYGD порую, транспорт K^+ може бути опосередкований за допомогою неселективних катіонних каналів родини (NCCC).

***Shaker*-подібні калієві канали.** Вперше канали родини *Shaker*-подібні були ідентифіковані у *Drosophila* (Parazian et al., 1987). Представників цієї родини поділяють на три функціональних типи, а саме, випрямні канали витоку на зовні (outward-rectifying), випрямні канали притоку всередину (inward-rectifying) та слабо випрямні (weakly-rectifying), що відіграють важливу роль у гомеостазі K^+ (рис. 1) (Gambale et al., 2006). Відомо, що *Shaker*-подібні канали відіграють особливо важливу роль у завантаженні та розвантаженні іонами K^+ провідних тканин (Britto et al., 2008). У *Arabidopsis* було виявлено дев'ять генів родини *Shaker*-подібних каналів. Ці канали мають велике значення для багатьох фізіологічних процесів, зокрема вони відповідають за постійне надходження або видалення K^+ з рослинних тканин (Jeanguenin et al., 2011). Випрямні канали притоку K^+ належать: KAT1, KAT2, AKT1, AKT5 і AKT6 (SPIK), що активуються при гіперполяризації мембран та опосередковують надходження іонів K^+ (рис. 2). Потенціал-залежні випрямні канали витоку SKOR (stellar K^+ outward rectifier), що опосередковує надходження K^+ у ксилемний сік, та канали GORK (Guard cell outward-rectifying K^+), що локалізуються в клітинах продохів, активуються при деполяризації мембран та опосередковують відтік K^+ (рис. 2) (Kleeff et al., 2018; Forster et al., 2019).

Цікавим фактом є те, що слабо випрямний канал AKT2 може опосередковувати і надходження, і витік K^+ (Kleeff et al., 2018). Також вважається, що AKT2 відповідає за циркуляцію (або рециркуляцію) іонів K^+ з метою контролю рівня калію у флоемі та регуляції поляризації клітинної мембрани (Gajdanowicz et al., 2011). На додаток, KAT3 (*AtKC1*) сам по собі не є функціональним калієвим каналом, а регулює активність каналів AKT1 і KAT1, утворюючи гетеро-тетрамери (Kleeff et al., 2018). Транспорт K^+ по флоемним елементам здійснюється AKT2/3 каналами, що опосередковують і поглинання, і відтік K^+ (Ahmad et al., 2013). Також випрямні канали притоку *Shaker*-подібні канали KAT1 і KAT2 відповідають за рухи продохів (Jeanguenin et al., 2011; Cuin et al., 2018).

Як відомо, канали GORK також опосередковують вивільнення K^+ з клітин продохів та відіграють важливу роль у відтоці K^+ з клітин коренів *Arabidopsis*, що опосередковується деполяризацією клітини (Kleeff et al., 2018). Активність GORK може посилюватись фосфорилуванням та сприяти відтоку K^+ з про-

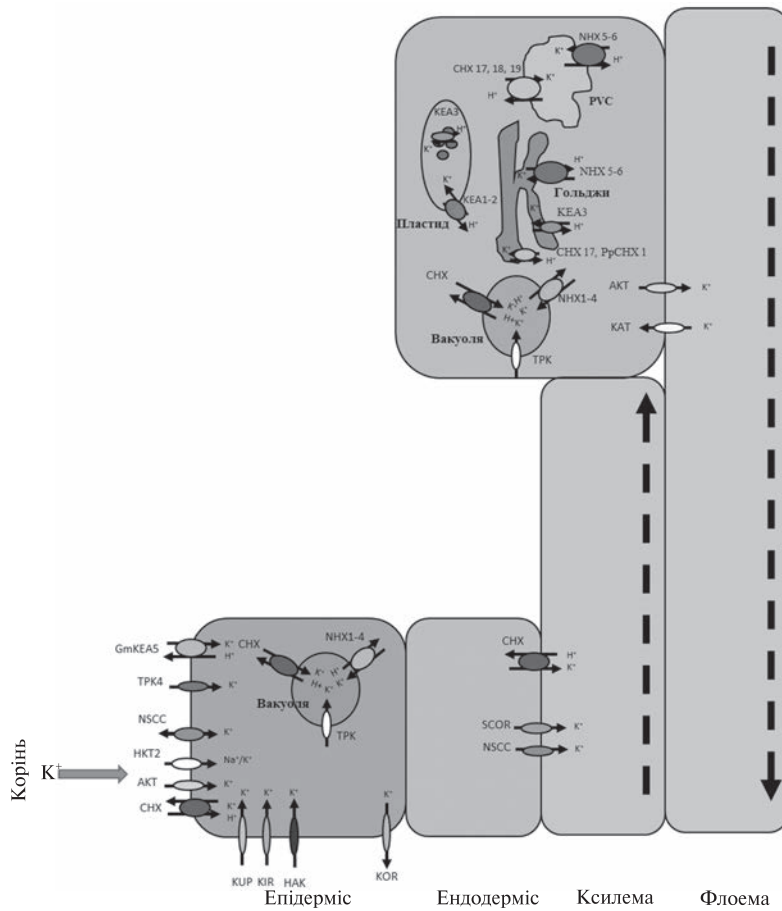


Рис. 1. Схематичний опис головних транспортних шляхів поглинання та перерозподілу K^+ в рослинах. Різноманітні типи каналів та транспортерів (АКТ, НКТ2, NSCC, НАК, СНХ, ТРК4, NSCC, НАК, КІР, КУР, GmKEA5) можуть бути залученні в процес поглинання та транспорту цього елемента через плазматичну мембрану. Процес компартменталізації K^+ у вакуолі опосередкований роботою ТРК каналів, NHX 1–4 обмінниками та деякими представниками антипортерів підродини СНХ. Транспорт та зберігання K^+ у пластидах забезпечують спеціалізовані KEA 1–2 та 3 транспортери. Компартменталізація K^+ в мембранних системах апарату Гольджі, превакуолярних компартментів (PVC) опосередковуються роботою представників транспортерів KEA 4–6, антипортерів СНХ17 чи PpCHX1 з *Physcomitrella patens* та обмінників NHX 5–6. На додаток, деякі антипортерів СНХ, а саме СНХ 16, 20, 23 та OsCHX17 з рису локалізуються на мембранах ендоплазматичного ретикулуму (ЕР) та можуть потенційно брати участь у компартменталізації K^+ до внутрішнього люмену ЕР. Подальший транспорт та тканинний перерозподіл K^+ в рослинах опосередковується роботою представників декількох родин мембранних транспортерів, а саме SCOR, СНХ, NSCC. Вважається, що саме Shaker-подібний канал SCOR є головним постачальником калію до ксилеми. Деякі представники калієвих каналів АКТ можуть відповідати за загрузку флоєми та збагачення флоєми. Натомість, калієві канали КАТ можуть опосередковувати видалення K^+ з флоєми елементів та транспорту клітини тканин з активним фотосинтезом. Втрата K^+ рослиною на рівні кореневої системи опосередковується роботою іншого представника цієї родини каналів, а саме GORK. Також припускається, що виток цього елемента з тканин кореню може бути спричинений роботою деяких не-селективних катіонних каналів (NSCC). Примітка. АКТ, Arabidopsis K^+ transport system (shaker inward potassium channel); КАТ, K^+ AKTlike channel (shaker inward potassium channel); НКТ, High-affinity K^+ transporter Type; NSCC, Nonselective cation channels; СНХ, cation/ H^+ exchanger; NHX, Na^+ / H^+ exchanger; KEA, K^+ efflux antiporter; ТРК, two-pore potassium channel; КУР, K^+ uptake permease; КІР, K^+ inward rectifier; НАК, High-affinity K^+ uptake transporter; SCOR, stellar K^+ outward rectifying channel; GORK, guard cells outward rectifying channel.

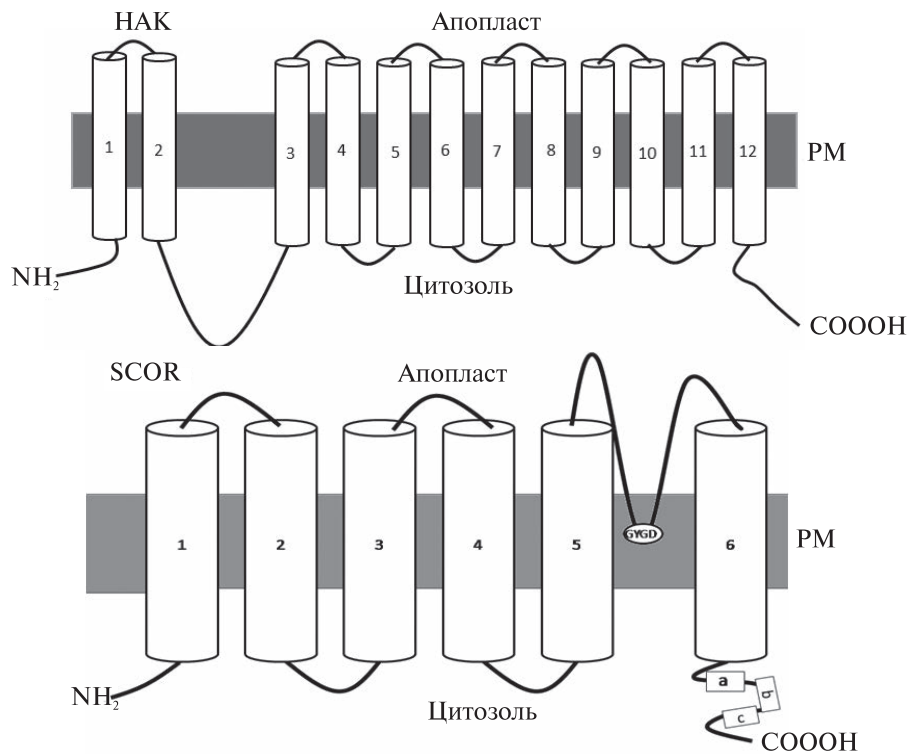


Рис. 2. Топологія каналу НАК та *Shaker*-подібного каналу SKOR. РМ плазматична мембрана; 1–6 та 1–12 – трансмембранні домени; П – поровий домен; YGYD – K^+ селективний мотив в поровому домені; CNBD (a) – домен зв’язування з циклічними нуклеотидами; ANK (b) – анкіриновий домен (припускається, що цей тип доменів відповідає за зв’язування з білками цитоскелету чи регуляторними білками (Sentenac et al., 1992); KHA (c) – кислотний домен (відповідає за взаємодію з K^+)

дихових клітин (Forster et al., 2019). Припускається, що основна фізіологічна функція каналу GORK – контроль відкриття та закриття прорихів шляхом вивільнення K^+ (Cuin et al., 2018; Hony et al., 2003). Останні данні свідчать про те, що втрата K^+ коренями рослин індукована дією різних видів стресів опосередковується роботою саме GORK каналів (Isayenkov 2012; Demidchik et al., 2018). Канал SKOR (рис. 2) має гідрофобне ядро, містить 6 трансмембранних доменів, та характерний для калієвих каналів YGYD мотив у поровій петлі. Окрім того, цей канал має домен, що відповідає за зв’язування із циклічним нуклеотидом, анкіриновий домен та кислотний домен (Demidchik et al., 2014; Gaynard et al., 1998). У *Arabidopsis* SKOR експресується у ендодермальних клітинах коренів та бере участь у завантаженні ксилеми K^+ , що забезпечує транспорт цього елемента від коренів до верхніх органів рослини (рис. 1) (Liu et al., 2008). Відмічено, що канали SKOR здатні регулюватись кількома фізіологічними сигналами, а саме рівень рН із внутрішньої та зовнішньої сторони мембрани та позаклітинний рівень калію. І внутрішньо- і зовнішньо клітинне

закислення пригнічує діяльність SKOR (Johansson et al, 2006). Відомо, що активація каналів SKOR здійснюється у відповідь на коливання концентрації калію у ксилемі та його проникності потенціал-незалежним механізмом (Liu et al., 2008). Було показано, експресія гену, що кодує SKOR у *Arabidopsis* значно підвищується у кореновому перичклі та паренхімних клітинах ксилеми у відповідь на низький позаклітинний рівень K^+ (Zhao et al., 2015). Таким чином, SKOR є важливим компонентом регуляції гомеостазу K^+ та рециркуляції цього елемента та стійкості до абіотичних стресів.

Зазначається, що *Shaker*-подібні канали також можуть регулюватись фосфорилуванням на Ca^{2+} -залежний манер. Показано, що взаємодіючи з кальцинервін-В-подібними білками протеїнкіназа (CBL-interacting protein kinase (CIPK)) активується специфічними кальцинервін-В-подібним білком (Calcineurin B-like protein (CBL)) і регулює поглинання і розподіл K^+ по рослині. Комплекси CBL1/9-CIPK23 і CBL4/CIPK6 активують *Shaker*-подібні канали AKT1 і AKT2 відповідно (Corratgé-Faillie et al., 2017; Held et al., 2011). Однак, при дослідженні впливу

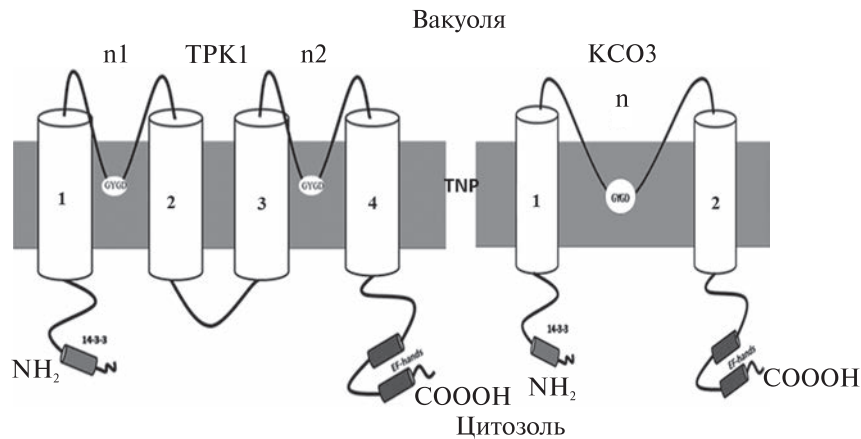


Рис. 3. Топологія каналів ТРК1 та КСО3. ТНР- тонопласт; П – поровий домен; 1–4 – трансмембранні домени; GYGD – K^+ селективний мотив в поровому домені; 14-3-3 – сайт сайту зв'язування на аміно кінці; EF-hands – домен зв'язування з Ca^{2+} на карбоксильному кінці

СРК13 на представників родини *Shaker*-подібних КАТ1 та КАТ2 було виявлено, що інгібуюча дія на останні є Ca^{2+} -незалежною (Corratgé-Faillie et al., 2017). Експресія генів, що кодуєть представників *Shaker*-подібних каналів може регулюватися і на рівні транскрипції і на пост-трансляційному рівні під впливом дефіциту K^+ або довготривалої сольової або гормональної обробки (Kleeff et al., 2018; Maathuis et al., 2003). Таким чином *Shaker*-подібні калієві канали є важливою ланкою транспорту калію та підтримки багатьох фізіологічних функцій та захисних процесів рослини.

Двопорові калієві канали. Канали ТРК складаються з чотирьох трансмембранних доменів, які утворюють дві пори (рис. 3). Кожна пора містить селективний до K^+ домен GYGD, а С кінець один або два домени EF-hands (Isaenkov et al., 2013) (рис. 3). Геном *Arabidopsis thaliana* кодує п'ять різних представників каналів родини ТРК у *Arabidopsis* (ТРК1, ТРК2, ТРК3, ТРК4 та ТРК5) (Isaenkov et al., 2013; Voelker et al., 2006). Одним із найбільш охарактеризованих представників ТРК-каналів є *AtTPK1* з *Arabidopsis*. Відомо, що регуляція *AtTPK1* може відбуватись за допомогою цитозольного Ca^{2+} , фосфорилування білками 14-3-3 у N-кінцевого та величини рН у цитозолі (Gobert et al., 2007; Tang et al., 2020). *AtTPK1* відповідає за K^+ гомеостаз, вивільнення цього елемента при закритті продихів та проростанні насіння. Окрім того, існують експериментальні данні, що вказують на роль цього каналу та його гомологів, а саме саме *NvTPK1* з ячменю та *OsTPK1a* з рису, в осморегуляції. Ці канали можуть бути внутрішньоклітинними осмосенсорами, що швидко збільшують активність каналів протягом гіперосмотичного шоку для вивільнення вакуолярного K^+ (Maathuis et al., 2011;

Isaenkov et al., 2011). Майже всі члени родини ТРК з *Arabidopsis thaliana* локалізовані у тонопласті літичних вакуолів (рис. 1). ТРК3 експресується у пилку та корневих кінчиках, а ТРК5 у судинних тканинах, гідатодах та квіткових органах (Isaenkov et al., 2013; Voelker et al., 2006). На відміну від інших представників родини ТРК4 локалізується у плазматичній мембрані пилку (Becker, et al., 2004; Marcel, et al., 2010). Хоча існує припущення, що *AtTPK3* локалізується у мембрані тилакоїдів хлоропластів, де відповідає за K^+ гомеостаз, останні дані вказують на його тонопластну локалізацію (Cargaretto et al., 2013; Hühner et al., 2019). На додаток, *OsTPK1b* з рису локалізується виключно на мембранах протеїнових вакуолів (Isaenkov et al., 2011; Isaenkov et al., 2011). ТРК можуть також відігравати важливу роль у стійкості рослин до засолення та посухи. Будо показано, ще експресія гена ТРК1а з тютюну збільшується більше ніж у 2 рази за умови дії осмотичного шоку та сольового стресу (Hamamoto et al., 2008). Окрім того, *AtTPK1* зазнає фосфорилування за допомогою Ca^{2+} -залежної протеїнкінази СДРК3 в умовах засолення (Latz et al., 2007) (рис. 3). Рослини рису з надекспресією *OsTPK1b* мають кращі показники стійкості до засолення та осмотичного стресу (Ahmad et al., 2016). Таким чином подальше глибинне вивчення групи цих каналів має важливе значення.

K_v -подібні канали. K_v -подібні канали, що локалізуються у вакуолях, вперше були виявлені у геномі *Arabidopsis* (Lebaudy et al., 2007; Ward et al., 2009; Voelker et al., 2006). K_v -подібні канали складаються з двох трансмембранних доменів поєднаних петлею між ними (MacKinnon, et al., 2003). Вони є рудиментарними калієвими каналами. K_v1 (також КСО3) раніше відносили до родини ТРК (Ward et al., 2009)

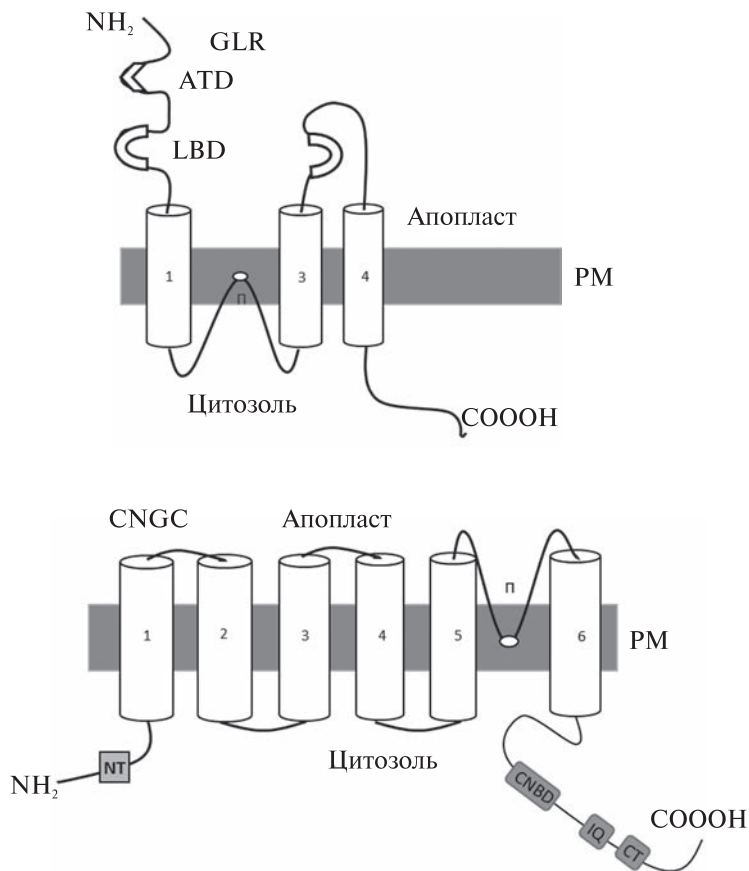


Рис. 4. Топологія родини неселективних катіонних каналів NCCC, а саме глутамат подібних рецепторів (GLR) та каналів залежних від циклічних нуклеотидів (CNGC). РМ – плазматична мембрана; П – поровий домен; NT – сайт зв’язування з кальмодуліном на амінокінці; СТ – сайт зв’язування кальмодуліном на карбоксильному кінці; IQ – ізолейцин-глутаміновий домен з функцією зв’язування з кальмодуліном; CNBD – сайт зв’язування з циклічними нуклеотидами; ATD – домен аміно кінця; LBD – домен зв’язування з лігандами, 1–4 чи 1–6 – трансмембранні домени

(рис. 3). Однак філогенетичні дослідження показали, що вони утворилися внаслідок дуплікації гену каналу ТРК з частковою делецією, що призвело до втрати одного порового домену. Як наслідок рослини K_{ir} -подібні канали мають два трансмембранних домени та один поровий між ними (рис. 3) (Margel et al., 2010). До нині представники K_{ir} -подібних каналів були виявлені лише у представників роду *Arabidopsis*, тому вважається, що ця родина виникла нещодавно в ході еволюційного процесу (Ward et al., 2009). Значна кількість дослідників виділяють K_{ir} -подібні канали як окрему родину. Геном *Arabidopsis* кодує лише одного представника родини K_{ir} -подібних каналів – це КСО3 (Sharma et al., 2013; Ward et al., 2009). Експресію даного гену можна спостерігати у судинній тканині листка, тканинах квітки, коріння та стебла, а також у гідатодах, що також властиве для ТРК5. Вірогідно, що КСО3 приймає участь у осморегуляції, адже рослина з нокауту гену КСО3 показує знижений ріст в умовах осмотичного стресу (Voelker et al., 2006). Однак, ця зміна фенотипу рослини може комплементувати експресією мутантного гену КСО3 з неактивною порою. Ці результати показують, що функції КСО3 в умовах ос-

мотичного стресу не залежить від його здатності переносити іони K^+ (Sharma et al., 2013).

Неселективні катіонні канали (NCCC). Неселективні катіонні канали родини (Nonselective cation channels, NSCCC) включають у себе дві родини генів, а саме подібні до глутаматних рецепторів канали (Glutamate receptor-like channels (GLRs)) та регульовані циклічними нуклеотидами канали (Cyclic nucleotide-gated channels, CNGC). GLR-канали складаються із трьох трансмембранних доменив та одної пори (рис. 4.) На відміну від GLR, CNGC канали мають 6 трансмембранних доменив та одну пору (рис. 4). Припускається, що ці канали є головними воротами для поглинання Na^+ рослинами при дії сольового стресу. Проте, ці родини каналів також демонструють провідність для K^+ та Ca^{2+} (Demidchik et al., 2014; Demidchik et al., 2018). Було продемонстровано, що NSCC беруть участь у формуванні стійкості рослин до абіотичних та біотичних стресів (рис. 1) (Demidchik et al., 2018; Jha et al., 2016). Здебільшого, функціонування NSCC пов’язують з транспортом та поглинанням Na^+ при засоленні та Ca^{2+} для сигнальних функцій. Серед NSCC найбільш детально охарактеризована група

CNGC каналів. Було продемонстровано, що експресія урізаної версії AtCNGC1 без домену зв'язування з кальмодуліном (CaM binding domain) призводить до збільшення внутрішньоклітинної концентрації K^+ в *trk1/trk2* мутантах дріжджів із втраченими системами поглинання K^+ (Ali et al., 2006). Аналіз мутантів рослин, які втратили функції деяких представників CNGC каналів, показав здатність до транспорту K^+ трьох членів цієї родини, а саме AtCNGC1, AtCNGC3 та AtCNGC10. Зокрема було показано, що мутантна лінія *Arabidopsis Atcngc1*, що втратила функцію AtCNGC1 накопичують менше Ca^{2+} в пагонах та показують меншу чутливість до токсичних концентрацій Na^+ (Hampton et al., 2004; Maathuis et al., 2006; Yuen et al., 2010). Рослини мутантної лінії *Arabidopsis Atcngc3*, що втратили функцію AtCNGC3 є менш чутливими до дії високих концентрацій K^+ , що інгібують ріст рослин, та акумулюють цей елемент в своїх тканинах у менших кількостях ніж дикий тип (Gobert et al., 2006). Отже, NSCC можуть відігравати важливу роль у транспорті K^+ , підтримці іонного гомеостазу та стійкості рослин до впливу стресів різної природи. Подальше розкриття транспортних властивостей та біологічних функцій цієї родини каналів надасть можливість краще розуміти питання регуляції транспорту головних катіонів рослин, а саме Na^+ , K^+ та Ca^{2+} .

Системи активного K^+ транспорту. Активні системи транспорту поділяють на уніпортери, симпортери та антипортери (Nieves-Cordones et al., 2010). Особливістю анти- та симпортерів є те, що активність цих транспортних білків цілком залежить від рушійної сили протонів чи катіонів, зокрема Na^+ чи K^+ (Grabov, 2007). Завдяки цим ознакам транспортери здатні транспортувати K^+ проти концентраційного градієнту (Cheng et al., 2018). На відміну від іонних каналів, транспортні властивості яких обумовлені наявністю електрохімічного градієнту (Busch 2002) транспортери, є високо-афінними системами та здатні забезпечувати транспорт K^+ за умов низької зовнішньої концентрації цього елемента ($<0,2$ мМ) (Cheng et al., 2018).

Калієві транспортери родини KUP/НАК/КТ. Родина транспортерів KUP/НАК/КТ (K uptake permease, KUP; High affinity Kпоглинання K^+ / високо-афінний до K^+ / K^+ транспортер) — це найчисельніша родина калієвих транспортерів у рослин. Представників даної родини виявлено у багатьох видів рослин (Cheng et al., 2018; Wang et al., 2018). Транспортери родини KUP/НАК/КТ беруть участь у поглинанні K^+ , розтягування клітин, росту кореневих волосків, розподілі ауксину та у формуванні захисної реакції на дію осмотичного стресу (рис. 1) (Busch 2002). Транспортери KUP/НАК/КТ складаються з 10–14 трансмембранних доменів (рис. 5.) (Wang et al., 2018).

Членів родини KUP/НАК/КТ поділяють на чотири групи (I, II, III, IV) (табл. 1, <http://cytgen.com/articles/5510075s.pdf>). Представники групи I, наприклад *HvHAK1* з ячменю, відповідають за високо-афінне поглинання іонів K^+ у корінні. Члени групи II, такі як: AtHAK2, AtKUP4, AtHAK4, OsHAK5 беруть участь у різноманітних процесах росту та розвитку рослини. Представники групи III (AtHAK2, AtKUP/КТ5, AtHAK6, AtHAK7 та інші) відповідають за підтримку K^+/Na^+ гомеостазу. Відомостей про біологічні функції представників групи IV поки що зовсім мало, однак вважається, що вони відповідають за транспорт Na^+ в рослині (Ou et al., 2018; Li et al., 2018; Zhang et al., 2020).

Загалом представники цієї родини відіграють важливу роль у різноманітних фізіологічних процесах рослин, а саме поглинанні та транспорті іонів K^+ , регуляції росту та розвитку, солестійкості та регуляції осмотичного потенціалу (Li et al., 2018). У *Arabidopsis thaliana* було ідентифіковано 13 представників родини КТ/НАК/КUP (Cheng et al., 2018). Відомо, що за поглинання іонів калію у *Arabidopsis* відповідають AtHAK5 та AtAKT1 (Cheng et al., 2018; Li et al., 2018; Han et al., 2016). Було також виявлено, що AtKUP7 також бере участь в процесах поглинання K^+ і може частково сприяти насиченню ксилеми цим елементом (Han et al., 2016). У рисі гомологами AtHAK1 та AtAKT5 є OsAKT1 і OsHAK1 відповідно, які виконують подібні функції (Cheng et al., 2018). Наприклад, OsHAK1 забезпечує солестійкість регулюючи поглинання калію та підтримуючи оптимальне співвідношення K^+/Na^+ (Ou et al., 2018). Більш того, в умовах посухи рослини з оверекспресією *OsHAK1* давали на 35 % більше врожаю ніж рослини дикого типу (Chen et al., 2017). Ген транспортеру OsHAK5 також частково сприяє високо-афінному поглинанню калію, однак при вищих концентраціях K^+ ніж OsHAK1. Високий рівень експресії *OsHAK5* було відмічено у паренхімі ксилеми та флоєми тканин судин коренів, особливо в умовах дефіциту калію, що свідчить про те, що OsHAK5 може брати участь у розподілі калію між тканин коренів та пагону (Yang et al., 2014). Ще один член родини виявлений у рисі OsHAK21 демонструє активність калієвого транспортеру, але не залучений до прямого поглинання іонів K^+ . Однак було показано, що OsHAK21 бере участь у формуванні відповіді на дію стресів абіотичної природи (Cheng et al., 2018; Ou et al., 2018).

Отже, відповідно до проаналізованих даних калієві транспортери родини KUP/НАК/КТ відіграють важливу роль у поглинанні, транспорті, тканинному розподілі K^+ , відповідають за гомеостаз цього елемента у рослині та формують адаптивні відповіді.

Транспортери родини Trk/НКТ. Транспортери родини Trk/НКТ (High affinity K^+ transporters, НКТ) —

це представники K^+/Na^+ транспортерів (Nawaz et al., 2019). Дана родина забезпечує транспорт іонів Na^+ і K^+ (рис. 1). Наприклад AtHKT1;1, TmHKT1;5 і TmHKT1;4 опосередковують поглинання Na^+ клітинами паренхіми з ксилемного соку, та насичення флоєми на Na^+ (Su et al., 2015). OsHKT1;5 локалізується у клітинах паренхіми, що оточують судини ксилеми, та відповідає за видалення Na^+ з ксилеми (Ren et al., 2005). Вперше представника цієї родини (TaHKT2;1, тоді названий HKT1) було виявлено та ізолювано з коренів пшениці (*Triticum aestivum*) (Schachtman et al., 1994). Після чого представники родини Trk/HKT були виявлені у багатьох інших видах рослин (Su et al., 2015; Zhang et al., 2019).

При філогенетичному аналізі були виявлені відмінності у ключовій амінокислоті першої порової петлі білка родин HKT (рис. 4), що спричинило поділ цієї групи білків на дві підродина (табл. 2, <http://cutgen.com/articles/5510075s.pdf>) (Huang et al., 2008). Представники підродина 1 (HKT1) містять серин у першій поровій петлі, що посилює специфічність до транспорту іонів Na^+ . Тоді як у підродина 2 (HKT2) присутній гліцин, що є ко- або уні-транспортером іонів K^+ та Na^+ (рис. 5) (Zhang et al., 2019; Rodriguez-Navarro et al., 2006). Відомо, що однодольні рослини мають більше представників HKT ніж дводольні. Окрім того, транспортери HKT1 наявні як у однодольних (Su et al., 2015). Цікавим фактом є те, що деякі дослідники виділяють підродина III родини Trk/HKT, до якої вони відносять транспортери, що були виявлені у примітивних вищих рослин, а саме у *Selaginella moellendorffii* та *Physcomitrella patens* (Su et al., 2015). Нині виявлено всього 8 представників підродина III, та припускається, що вони виконують функції K^+-Na^+ -котранспортерів, однак відомостей про це мало (табл. 2) (Su et al., 2015).

Представники підродина HKT1 являють собою Na^+ транспортери, відповідають за гомеостаз Na^+ і солестійкість у багатьох видів рослин (табл. 2) (Horie et al., 2009; Hauser et al., 2010; Mishra et al., 2016). Вони переважно відповідають за видалення Na^+ з ксилемного соку, що перешкоджає потраплянню цього токсичного іону до тканин з активним фотосинтезом (Almeida et al., 2013). Подібні функції демонструють AtHKT1;4 з *Arabidopsis*, OsHKT1;5 з рису та TmHKT1;4 і TmHKT1;5 з пшениці (Zhang et al., 2018). Цікаво, що EsHKT1;2 транспортер з галофіту *Eutrema salsuginea* демонструє селективність до K^+ . Було показано, що EsHKT1;2 підтримує рівень K^+ у корінні в умовах засолення (Nawaz et al., 2019; Su et al., 2015). Існують експериментальні данні, що вказують на можливість зміни селективності по Na^+ для HKT1 у галофітів (Isayenkov, 2012).

Транспортери HKT2 є K^+-Na^+ котранспортерами (табл. 2). HKT2 здатні поглинати Na^+ із зовнішньо-

го середовища, особливо за умов дефіциту K^+ (Mishra et al., 2016; Almeida et al., 2013; Horie et al., 2011). Найбільш виражену селективність і до K^+ і до Na^+ серед білків HKT демонструє OsHKT2;4 з рису. Він забезпечує надходження K^+ через плазматичну мембрану всередину клітини, що вирізняє його поміж інших представників HKT транспортерів типу II (Horie et al., 2011). OsHKT2;4 експресується переважно у клітинах кореневих волосків та паренхімних клітинах судин (Mishra et al., 2016). Оскільки OsHKT2;1 та OsHKT2;4 експресуються у корневих волосках та клітинах зовнішніх покривів коренів, то вважається, що вони забезпечують надходження натрію до коренів з ґрунту (Mishra et al., 2016). Експресія HvHKT2;1 з ячменю переважно відбувається в кореновому кортексі, а рівень його експресії підвищується у відповідь на низькі K^+ та високі Na^+ концентрації у зовнішньому середовищі (Mian et al., 2011). На відміну від TaHKT2;1 з пшениці, HvHKT2;1 здатен підтримувати транспорт K^+ навіть за відсутності Na^+ , хоча в таких умовах рівень поглинання K^+ знижується. Для повноцінного функціонування та транспорту K^+ за допомогою TaHKT2;1 необхідна наявність Na^+ (Almeida et al., 2013; Laurie et al., 2002). У трансгенних рослин ячменю з оверекспресією HvHKT2;1 виявлено підвищену концентрацію Na^+ у ксилемному соці, підвищений рівень транслокації Na^+ до пагонів, та збільшення вмісту цього елемента у листках. Оверекспресія HvHKT2;1 сприяла підвищенню солестійкості внаслідок посилення здатності рослин до накопичення Na^+ та мінімізації негативних наслідків осмотичного шоку (Mian et al., 2011). Припускається, що HvHKT2;1 може поглинати корінням K^+ при його дуже низьких зовнішніх концентраціях (Almeida et al., 2013; Mian et al., 2011). TaHKT2;1 з пшениці та OsHKT2;2 з рису переважно є транспортерами Na^+ , що активуються при низьких концентраціях Na^+ (~0,1 мМ) та за відсутності іонів K^+ . При нокауті гену TaHKT2;1 було виявлено зниження рівня поглинання Na^+ корінням в умовах підвищеної солоності (Cao, et al., 2018). Поглинання Na^+ , що опосередковане OsHKT2;1 здатне сприяти росту рослини в умовах дефіциту K^+ (Horie et al., 2011). ZmHKT2 з кукурудзи переважно калієвий транспортер з Na^+ транспортною активністю, коли концентрація натрію (~10мМ) значно перевищує концентрацію K^+ (Cao et al., 2018).

Таким чином робота HKT транспортерів є надзвичайною важливою при рості в умовах дефіциту калію та осмотичної компенсації натрієм при осмотичному стресі та засоленні.

Група CPA транспортерів. Надродина катіон-протон антипортерів (Cation /Proton antiporter, CPA) об'єднує в собі групи білків, що відповідають за обмін катіонів у всіх живих організмах. Основними функціями цих транспортних протеїнів є контроль

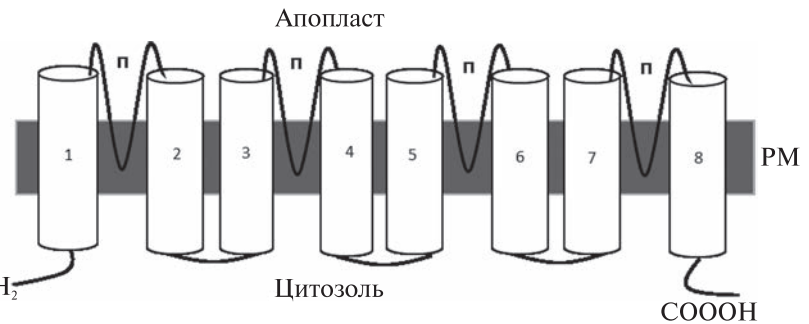


Рис. 5. Топологія транспортерів родини НКТ. РМ – плазматична мембрана; П – порові петлі; 1–8 – трансмембранні домени

рівня рН та катіонного гомеостазу. Наявність консервативного Na^+/H^+ обмінного домену є характерною ознакою надродини CPA (Jia, et al., 2017). Локалізуються ці білки у вакуолях та мембранах органел (Sharma, et al., 2020). Згідно з класифікацією Saier (Saier, 2000) дану надродину розділяють на дві функціональні групи: CPA1, до якої належать NHE – транспортери або NHX – Na^+/H^+ обмінники та NhaP або SOS; та CPA2, що включає родини антипортери KEA та обмінники CHX (Sharma, et al., 2020).

Транспортери NHX/NHE. Транспортери родини NHX/NHE (Na^+/H^+ exchanger) (рис. 6) опосередковують обмін катіонів на протони за рахунок електрхімічних градієнтів (Ayadi et al., 2019). NHX транспортери локалізуються на внутрішніх мембранах клітин та здатні регулювати клітинний рН, ріст та розвиток рослини, підтримувати калієвий гомеостаз та процеси толерантності до осмотичного стресу (рис.1) (Dong et al., 2018). Рослинні NHX являють собою широко розповсюдженні мембранні Na^+/H^+ антипортери, що відповідають за обмін іонів Na^+ чи K^+ на H^+ через вакуолярну або ендосомну мембрану підтримуючи іонний гомеостаз (рис. 6) (Bassil et al., 2012). Загалом серед відомих представників NHX виділяють вакуолярні та ендосомальні (рис. 1) (Bassil et al., 2019).

AtNHX1 – перший рослинний представник, який був ідентифікований у тонопласті *Arabidopsis*, було показано, що він проявляє Na^+/H^+ обмінну активність у вакуолях рослини (Apse et al., 1999). Відмічено, що при оверекспресії AtNHX1 відбувалось підвищення рівня тканинного Na^+ у трансгенних томатів та *Arabidopsis* (Apse et al., 1999). Однак, подальші дослідження свідчать про те, що AtNHX1 опосередковує обмін і Na^+ і K^+ на H^+ в тонопласті трансгенних томатів. При створенні нокауту гену AtNHX1 з *Arabidopsis* було відмічено порушення Na^+/H^+ та K^+/H^+ обміну в вакуолях листків, зміни у розвитку листка та активації високоафінних до K^+ транспортерів (Jegadeeson et al., 2019). Загалом у *Arabidopsis* виявлено 6 представників родини NHE/NHX, 4 з яких локалізуються на вакуолярній мембрані (AtNHX1–4), 2 в ендосомах (AtNHX5 і

AtNHX6) (Dragwidge et al., 2019). У *Arabidopsis* найбільш розповсюдженими є AtNHX1 та AtNHX2, що були виявлені у корінні, пагоні та насінні. Цікавим фактом є те, що AtNHX1 та AtNHX2 активуються у відповідь на сольовий стрес та гіперосмотичний шок у насінні, а активація AtNHX5 відбувається виключно у відповідь на сольовий стрес (Rodríguez-Rosales et al., 2009). Оскільки представники родини NHX також здатні транспортувати K^+ . При оверекспресії AtNHX1 або AtNHX2 спостерігається підвищення вмісту внутрішньоклітинного K^+ та Na^+ за присутності NaCl (Yokoі 2002). Останні дослідження свідчать про те, що швидше за все AtNHX1 і AtNHX2 відповідають за підтримку гомеостазу K^+ та рівню рН у вакуолях. Цікавим фактом є те, що AtNHX3 підтримує іонний гомеостаз за рахунок видалення K^+ з рослини (Ayadi et al., 2019). AtNHX4 також бере участь у реакції на сольовий стрес та підтримує Na^+ гомеостаз у клітині (Ayadi et al., 2019). Проте, конститутивна експресія AtNHX5 та LeNHX2 сприяє підвищенню вмісту внутрішньоклітинного K^+ , але знижує вміст Na^+ (Yokoі 2002; Huerta et al., 2013). AtNHX5 і AtNHX6 локалізовані у мережі транс-Гольджі, та відіграють важливу роль у іонному транспорті у мережі транс-Гольджі, однак механізми роботи такого транспорту залишаються невивченими. Припускається, що активність AtNHX5 і AtNHX6 спрямована на підтримку нормального функціонування апарату Гольджі (Dragwidge et al., 2019). Окрім того, було показано, що солестійкість шовковиці (*Morus notabilis*) обумовлена роботою ендосомального MnNHX6 [93].

Геном пшениці кодує 3 відомих представників NHX (TaNHX1, TaNHX2, і TaNHX3). Було показано, що експресія TaNHX1 і TaNHX3 у трансгенному тютюні сприяла підвищенню солестійкості у рослин, а TaNHX2 сприяла транслокації Na^+ з цитозолу до вакуолі та формуванню стійкості до засолення (Mushke et al., 2019). У рисі ідентифіковано 4 вакуолярних білка (OsNHX1–4) та один ендосомальний (OsNHX5). Було продемонстровано, що всі ці транспортери залучені у процеси формування солестійкості (Isayenkov, 2012; Ayadi et al., 2019; Tester et al.,

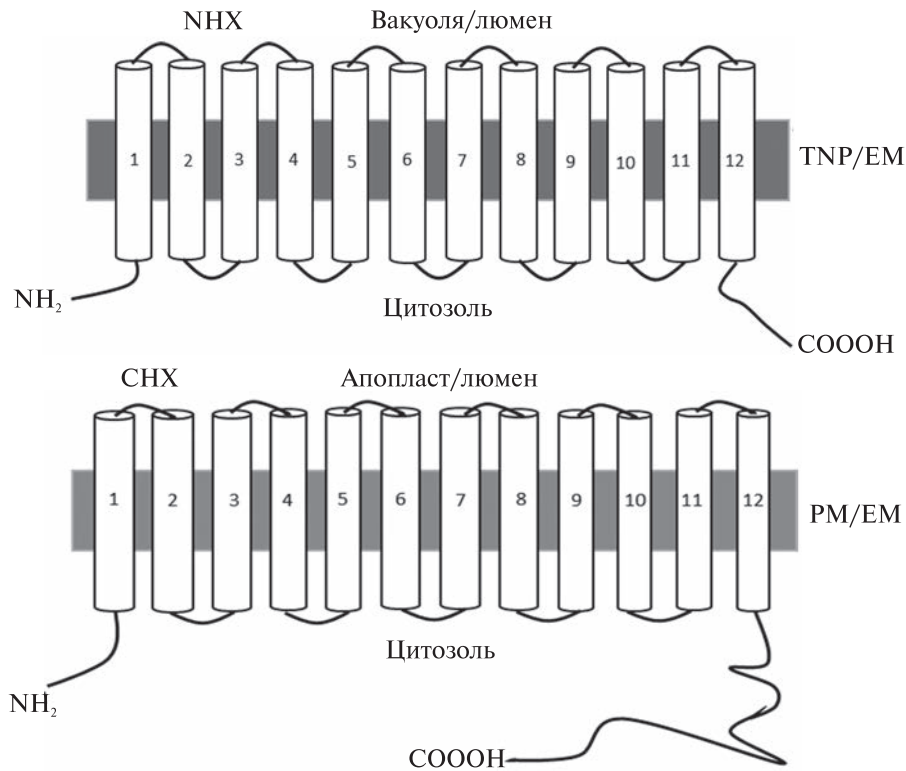


Рис. 6. Топологія транспортерів NHX та CHX. TNP – тонопласт; PM – плазматична мембрана; EM – мембрани ендосом; 1–12 – це трансмембранні домени

2003). Хоча роботу NHX-транспортерів пов'язують з вакуолярною чи ендосомальною утилізацією Na⁺, останні експериментальні данні свідчать про важливу роль цих транспортних білків у транспорті та зберіганні K⁺ у вакуолях чи ендосомах (Yamaguchi et al., 2013).

Антипортери KEA. Антипортери родини KEA філогенетично походять від транспортерів витоку K⁺ *EcKefB* та *EcKefC* у *E. coli* (Zhu et al., 2018; Chanjoj et al., 2012). Представники даної родини являють собою K⁺/H⁺ антипортери (Aranda-Sicilia et al., 2016). За філогенетичним аналізом родину KEA розділяють на дві підгрупи: KEA1–3 (подібні між собою на 21,9–30,0 %) та KEA4–6 (подібні на 75,0–83,4 %) (рис. 7, табл. 3, <http://cytgen.com/articles/5510075s.pdf>) (Zhu et al., 2018). Експресія генів KEA активуються у відповідь на вплив різних стресових факторів навколишнього середовища. Наприклад, експресія *KEA1*, *KEA3* та *KEA4* підвищується у відповідь на стрес при низьких концентраціях K⁺ у *Arabidopsis*. Проте, при дослідженнях *in vitro*, активність KEA2 та KEA5 підвищувалась в присутності сорбітолу (осмотичний стрес) чи абсцизової кислоти. Таким чином припускається, що внутрішньоклітинні транспортери KEA 2–5 відіграють важливу роль у K⁺ гомеос-

тазі та осмотичній регуляції рослин (Zhu et al., 2018; Zheng et al., 2013).

Транспортери KEA1-3 мають хлоропласту спеціалізацію (рис. 1). Було показано, що KEA1 та KEA2 локалізуються на мікродоменах внутрішньої оболонки біля обох верхівок хлоропласту на лінії поділу органели, де вони сприяють поділу пластидів та біогенезу тилакоїдної мембрани (Aranda-Sicilia et al., 2016). Проте KEA3 (рис. 1) локалізується на тилакоїдній мембрані та мінімізує рН-залежну втрату енергії в умовах непостійного світла, що необхідно для фотосинтетичної активності та засвоєнню CO₂ (Zhu et al., 2018; Wang et al., 2017). Також KEA1-3 відіграють важливу роль у розвитку хлоропластів, їх цілісності та фотосинтезі за рахунок механізмів контролю гомеостазу K⁺ та рівня рН (Dana et al., 2016).

Транспортери KEA1-3 мають характерний TrkA-N (KTN) (K⁺ transport, nucleotide binding – транспорт K⁺, зв'язування нуклеотидів) домен на С-кінці. Мінімальна функціональна одиниця TrkA-N (рис. 7) – це димерна молекула, що з'єднана гнучкою шарнірною ділянкою. Рух цих шарнірів об'єднаний з трансмембранними петлями для контролю потоку K⁺, що забезпечує механізм відкриття пори каналу. На відміну від KEA1-3, у KEA 4–6 домен TrkA-N

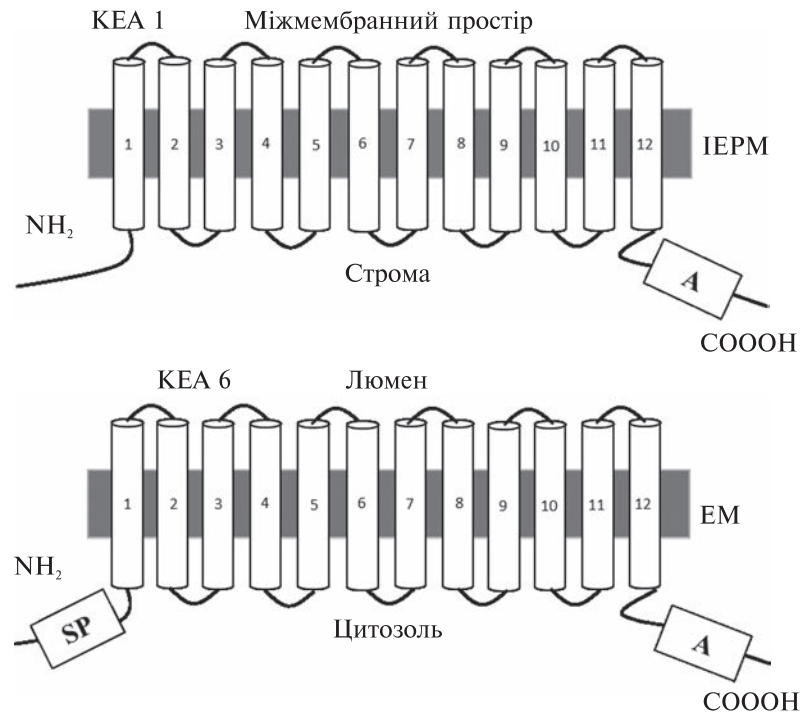


Рис. 7. Топологія транспортерів родини KEA. IERM – внутрішній шар пластидної мембрани (inner envelope of plastid membrane); EM – мембрани ендосом; 1–12 – це трансмембранні домени; А – TrkA-N домен на карбоксильному кільці (домен зв’язування з нуклеотидами та регуляції транспорту K); SP – сигнальний пептид на аміно кінці

відсутній (рис. 7). Припускається, що філогенетично остання група походить від нащадків цианобактерій (Chanroj et al., 2012). При аналізі транскрипційних профілів генів, що кодують KEA-транспортери було виявлено, що найвищий рівень експресії для *KEA1* спостерігається у листках розетки, а для *KEA2* та *KEA3* у листках на середніх рівнях рослини. Було показано, що найвищий рівень експресії для *KEA2* має у старіючих листках. Проте експресія гена *KEA3* спостерігається у тканинах листків будь-якого віку (Dana et al., 2016).

Транспортери AtKEA 4–6 були виявлені у апараті Гольджі, у мережі транс-Гольджі, у превакуолярних компартментах та у мультивезикулярних тільцях. Було показано, що AtKEA 4–6 є чутливими до низького рівня K⁺ та високого рівня Na⁺ та Li⁺ (Zhu et al., 2018). Цікавим є той факт, що AtKEA 4–6 транспортують та накопичують у ендосомах більшу кількість Na⁺ та меншу кількість K⁺ в умовах сольового стресу (Zhu et al., 2018). Таким чином ця група AtKEA 4–6 транспортерів може відігравати важливу роль механізмах тканинної солестійкості та ендомембранної утилізації цитотоксичного Na⁺. Експресію *KEA4* та *KEA5* було виявлено в оточуючих судини клітинах первинних та вторинних коренів, а

експресія *KEA6* була відмічена у всіх типах клітин коренів (Zhu et al., 2018). Припускається, що представники *KEA5* з сої можуть локалізуватися на плазматичній мембрані та відповідати за транспорт калію (рис. 1) (Isayenkov 2020).

Пряких доказів транспортної активності транспортерів родини KEA дуже мало (Dana et al. 2016). KEA1-6 більш селективні до калію ніж до натрію, що може свідчити про те, що ці транспортери залучені до формування трансмембранного потенціалу мітохондрій (Tsujii et al., 2019). Аналіз функціональних властивостей KEA1-6 не виявив антипортерної активності та підтвердив їх належність до саме K⁺ транспортних систем (Tsujii et al., 2019). Відомо, що транспортери KEA4-6 беруть участь у формуванні стійкості до засолення та реагують на порушення калієвого гомеостазу, тому транслокація іонів K⁺ опосередкована KEA4-6 може свідчити про здатність останніх захищати органели від осмотичного шоку (Zhu et al., 2018; Tsujii et al., 2019). Припускається, що транспортери *AtKEA* здатні підтримувати калієвий гомеостаз за рахунок відтоку K⁺ з органел, в яких вони локалізуються (Zheng et al., 2013). Отже білки KEA відіграють важливу роль у формуванні та функціонуванні хлоропластів, підтримці K⁺ та H⁺

гомеостазу в хлоропластах та формуванні стійкості до надмірного засолення (Dana et al. 2016).

Транспортери СНХ. Одна з найчисельніших транспортних родин, що відповідає за транспорт K^+ у рослин – це СНХ (Cation H^+ exchangers). СНХ – антипортери подібні до бактеріальних катіон/ H^+ обмінників та беруть участь у поглинанні K^+ , транспорті Na^+ , K^+ , та H^+ через ендомембрани (Mottaleb et al., 2013) (рис.6) Зазначені функціональні характеристики СНХ є подібними до функцій КЕА, NHX та НАК. Було показано, що у рослин із великою кількістю генів СНХ спостерігається менша кількість генів НАК, наприклад у *Arabidopsis* виявлено 28 та 13 представників відповідно, або навпаки, як наприклад у рисі 17 генів СНХ та 27 НАК (Chanroj et al., 2012). Більшість транспортерів родини СНХ локалізуються у мембранах апарату Гольджі, превакуюлярній ендомембрані або у ендоплазматичному ретикулумі (рис. 1) (Nieves-Cordones et al., 2016). РрСНХ1 з моху *Physcomitrella patens* має локалізацією у апараті Гольджі (Mottaleb et al., 2013). Було показано, що функцію РрСНХ1 можна замінити іншим транспортером, при чому ріст і розвиток рослини при цьому не змінюється (Mottaleb et al., 2013). Наприклад, РрНАК3, що також розташований у апараті Гольджі і відповідає за K^+/H^+ антипорт може функціонувати замість РрСНХ. Хоча більшість СРХ транспортерів має ендомембранну локалізацію, деякі представники, а саме AtСНХ13, AtСНХ21 та РрСНХ2 локалізуються у плазматичній мембрані (Chanroj et al., 2012; Mottaleb et al., 2013). Нещодавні дослідження виявили, що СНХ13 сприяє надходженню K^+ через плазматичну мембрану клітин коренів, а СНХ14 опосередковує видалення та перерозподіл K^+ у кореневих судинах (Zhao et al., 2015). Попри те, що СНХ13 та СНХ14 мають різні функції гени обох транспортерів активно експресуються під час розвитку пилку, однак не впливають на його дозрівання. Окрім того, *СНХ13* експресується у корінні пагонів, а СНХ14 локалізується у кореневих та листових судинних тканинах та у місцях переходу коренів у пагони (Zhao et al., 2015).

Геном *Arabidopsis thaliana* кодує 28 різних представників родини СНХ, що подібні за своїм розміром. N-кінці у 28 представників AtСНХ з *Arabidopsis* та у 16 представників OsСНХ з рису мають від 10 до 12 трансмембранних ділянок (приблизно 430 амінокислотних залишків) та гідрофобний С-кінець (не більше 360 залишків) (Sze, et al., 2004). Останні філогенетичні дослідження СНХ транспортерів вказують на існування 7 різних кладів, представників транспортерів СНХ з *Arabidopsis* належать до п'яти різних груп (Isayenkov 2020; Jia et al., 2017; Jia et al.,

2018). Група IV найбільша і налічує 8 представників: AtСНХ15–21 та AtСНХ23, серед яких AtСНХ16–20 усі належать до ендомембранних транспортерів (Jia et al., 2017; Chanroj et al., 2011). AtСНХ 16–19 розділяють та перекривають функції один одного у процесах розмноження та розвитку насіння. *AtСНХ17* експресується переважно у коренях в умовах стресу (такого як засолення, низький ґрунтовий рН, низькі концентрації K^+ у ґрунті), та сприяє підтримці K^+ гомеостазу та регулює рН під впливом сольового стресу (Chanroj et al., 2011). AtСНХ20 бере участь у процесах осморегуляції та русі продигових клітин за рахунок контролю руху іонів K^+ та рН (Nieves-Cordones et al., 2016). AtСНХ21 ймовірно відповідає за регуляцію балансу Na^+ у ксилемі та його накопиченню у листках. AtСНХ23 регулює рН цитозолу (Sze et al., 2004; Chanroj et al., 2011). Також *AtСНХ21* і *AtСНХ23* експресуються у пилку, де ймовірно залучені у процеси прийому або передачі жіночих сигналів, які націлюють пилкову трубку на сім'язачаток (Nieves-Cordones et al., 2016). У рослин сої (*Glycine max*) було виявлено 34 гени транспортерів СНХ, характерною ознакою у яких є наявність N-кінцевого Na^+/H^+ обмінного домену. GsСНХ19.3 відповідає за поглинання K^+ та формування адаптивної відповіді на дію сольового та лужного стресу у рослини (Jia et al., 2017). При дослідженнях *in vitro* було виявлено високий рівень експресії AtСНХ16–19 (група IV) у листках, квітках та коренях, а GsСНХ19.3 у листках та квітках, що може свідчити про їх роль у розвитку репродуктивних органів (Jia et al., 2017; 2018). Також було показано, що інкубація рослин на високих концентраціях солей сприяла підвищенню експресії GsСНХ19.3, а експресія даного гена в трансгенних рослинах *Arabidopsis* значно підвищувала їх солестійкість (Jia et al., 2017). Існує припущення, що процес зниження Na^+ у трансгенного *Arabidopsis* є наслідком активності GsСНХ19.3 і відбувається за аналогією з роботою SOS1 помпи (Jia et al., 2018; Gierth et al., 2007; Zhou et al., 2015).

Багато білків СНХ існують як пари близьких гомологів, як наприклад AtСНХ13 і AtСНХ14, AtСНХ21 і AtСНХ23, що може свідчити про нещодавні процеси дуплікації генів. *AtСНХ21* та *AtСНХ13* розташовані у другій хромосомі і найближчими їх гомологами є *AtСНХ23* та *AtСНХ14* відповідно, вони в свою чергу розташовані на першій хромосомі. Подібна ситуація у генів *AtСНХ8* і *AtСНХ7*, що розташовані поруч на другій хромосомі, а їх найближчі гомологи *AtСНХ6a* і *AtСНХ5* розташовані так само поруч на першій хромосомі (Evans et al., 2011). Хоча родина СНХ вважається одною з найчисельніших серед катіонних транспортерів, функції її більшості

її представників залишаються досі невідомими і потребують подальшого детального вивчення та характеристики.

Заключення. Транспортні системи калію є важливими елементами життєдіяльності рослин, а саме захисних реакцій, ферментативних процесів та регуляції фізіологічних налаштувань. На додаток, останні роботи свідчать на користь того, що окрім зазначених функцій, K^+ може виступати важливою сигнальною молекулою в процесах відповіді рослин на дію різних типів стресів (Wu et al., 2018). Отже, окрім «класичних» фізіологічних функцій, системи транспорту калію є важливою ланкою сигнальних процесів рослини та формування адаптивних відповідей на дію різних стресів абіотичної природи. Адекватна та скоординована робота мембранних транспортерів та каналів, що відповідають за мембранний транспорт цього елемента, є ключовою умовою підтримки іонного гомеостазу, розвитку запрограмованої загибелі клітин, механізмів стійкості та адаптації до стресових факторів, розмноження, росту та розвитку рослин.

Прогрес у дослідженнях головних транспортних білків K^+ , дозволив з'ясувати головні шляхи потрапляння, розподілу та утилізації цього елемента. Окрім того було з'ясовано головні механізми регуляції обміну для цього елемента та інших супутніх мінералів. Підтримка гомеостазу калію в рослинах відбувається за допомогою роботи калієвих каналів, а саме ТРК, SKOR, АКТ, NSCC і систем активного транспорту CPA, НКТта KUP/НАК/КТ. Зокрема було показано, що рослини із високим вмістом K^+ набагато краще перекосять сольовий стрес та дефіцит води. Окрім загальновідомих фактів, застосування каналів родин SKOR та АКТ для покращення K^+ гомеостазу, соле- та посухостійкості, було б варто звернути увагу на функціональну характеристику каналів родини ТРК. Останні данні свідчать про активну участь представників цих каналів у механізмах стійкості до посухи та засолення (Isayenkov, 2012). Проте детальний механізм участі цих каналів в регуляції цих стресів залишається, ще не відомим. Процес колонізації суходолу рослинами, надбання клітинами центральних вакуолів та потужний еволюційний поштовх для розвитку квіткових рослин призвів до значного збільшення та структурного ускладнення транспортерів суперродини CPA. Зокрема вакуолярна спеціалізація NHX1-4 була нещодавно набута в ході еволюційного розвитку. Значне збільшення числа членів підродини СНХ тісно пов'язане з розвитком квіткових рослин та забезпеченням функціонування квітки та розвитку пилку (Jia et al., 2018). На нашу думку, важливим напрямком для подальших досліджень мембранних систем транспорту калію є інтенсифікація та поглиблення

досліджень систем активного транспорту K^+ , а саме KEA та СНХ транспортерів. На жаль, більшість функціональних характеристик та біологічних функцій цих транспортерів залишається невідомими. З'ясування особливостей транспорту цих транспортерів та біологічної ролі членів цієї підродини надасть можливість не тільки поглибити наші знання відносно регуляції та процесів формування квітки та пилку, життєдіяльності хлоропластів та інших клітинних органел, а і з'ясувати їх роль в механізмах адаптації до дії абіотичних стресів та подальшого застосування їх у різних напрямках біотехнології рослин, молекулярної селекції та впровадження сучасних технік ведення сільського господарства.

Ця стаття була написана за фінансової підтримки цільової комплексної міждисциплінарної програми наукових досліджень НАН України «Геномі, молекулярні та клітинні основи розвитку інноваційних біотехнологій» (Державний реєстраційний номер: 0120U103337)

OTASSIUM TRANSPORT SYSTEMS AND THEIR ROLE IN STRESS RESPONSE, PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT

E.O. Nestrerenko, O.E. Krasnoperova, S.V. Isayenkov

Institute of Food Biotechnology and Genomics,
NAS of Ukraine, Osipovskogo str 2a, 04123,
Kyiv, Ukraine

Institute of Molecular Biology and Genetics
NAS of Ukraine, Zabolotnogo str 150., 03143,
Kyiv, Ukraine

E-mail: stan.isayenkov@gmail.com

In this reviewer the K^+ transport systems were selected and characterized. Detailed literature analysis and data summarising regarding main members of K^+ transport systems, their biological roles in plant growth and developments, mechanisms of abiotic stress tolerance were conducted. The processes of K^+ uptake, transport tissue and cellular distribution were described. Structure characteristic and topology of K^+ transport proteins, their role in function specificity were analysed. The role of these membrane transport proteins in signaling, drought and salt tolerance or K^+ deficiency were critically evaluated. The new perspective directions for further research of K^+ transport proteins were suggested.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Ahmad I, Devonshire J, Mohamed RMME et al. (2016) Overexpression of the Potassium Channel TPKb in Small Vacuoles confers Osmotic and Drought Tolerance to Rice. *New Phytol.* **209**(3):1040–8. doi: 10.1111/nph.13708.
- Ahmad I, Maathuis FJM. (2013) Cellular and tissue

- distribution of potassium: physiological relevance, mechanisms and regulation. *J. Plant Physiol.* **171**(9):708–14. doi: 10.1016/j.jplph.2013.10.016.
- Ali R, Zielinski RE, Berkowitz GA. (2006) Expression of Plant Cyclic Nucleotide-Gated Cation Channels in Yeast. *J. Exp. Bot.* **57**(1):125–38. doi: 10.1093/jxb/erj012.
- Almeida P, Katschnig D, de Boer AH. (2013) HKT Transporters – State of the Art. *Int. J. Mol. Sci.* **14**(10):20359–85. doi: 10.3390/ijms141020359.
- Amtmann A, Troufflard S, Armengaud P. (2008) The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiol. Plant.* **133**:682–91. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01075.
- Apse MP, Aharon GS, Snedden WA et al. (1999) Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. *Science*. **285**(5431):1256–88. doi: 10.1126/science.285.5431.1256.
- Aranda-Sicilia MN, Aboukila A, Armbruster U et al. (2016) Envelope K⁺/H⁺ Antiporters *AtKEA1* and *AtKEA2* Function in Plastid Development. *Plant Physiol.* **172**(1):441–9. doi: 10.1104/pp.16.00995.
- Ayadi M, Ayed RB, Mzid, R et al. (2019) Computational Approach for Structural Feature Determination of Grapevine NHX Antiporters. *Biomed. Res. Int.* **2019**:1–13. doi: 10.1155/2019/1031839.
- Ayadi M, Martins V, Ayed RB et al. (2019) Genome Wide Identification, Molecular Characterization, and Gene Expression Analyses of Grapevine NHX Antiporters Suggest Their Involvement in Growth, Ripening, Seed Dormancy, and Stress Response. *Biochem. Genet.* **58**(1):102–28. doi: 10.1007/s10528-019-09930-4.
- Barragan V, Leidi EO, Andres Z et al. (2012) Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* **24**(3):1127–42. doi: 10.1105/tpc.111.095273.
- Bassil E, Blumwald E, Coku A. (2012) Cellular ion homeostasis: emerging roles of intracellular NHX Na⁺/H⁺ antiporters in plant growth and development. *J. Exp. Botany.* **63**(16):5727–40. doi: 10.1093/jxb/ers250.
- Bassil E, Zhang S, Gong H et al. (2019) Cation Specificity of Vacuolar NHX-Type Cation/H⁺ Antiporters. *Plant Physiol.* **179**(2):616–29. doi: 10.1104/pp.18.01103.
- Becker D, Geiger D, Dunkel M et al. (2004) AtTPK4, an *Arabidopsis* Tandem-Pore K⁺ Channel, Poised to Control the Pollen Membrane Voltage in a pH- And Ca²⁺-dependent Manner. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **101**(44):15621–6. doi: 10.1073/pnas.0401502101.
- Britto DT, Kronzucker HJ. (2008) Cellular mechanisms of potassium transport in plants. *Physiol. Plant.* **133**:637–50. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01067.x.
- Busch W. (2002) The Transporter Classification (TC) System. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* **37**(5):287–37. doi: 10.1080/10409230290771528.
- Campbell MT, Bandillo N, Razzaq F et al. (2017) Allelic variants of OsHKT1;1 underlie the divergence between indica and japonica subspecies of rice (*Oryza sativa*) for root sodium content. *PLOS Genetics.* **13**(6):1–31. doi: 10.1371/journal.pgen.1006823.
- Cao B, Xia Z, Liu C et al. (2020) New Insights into the Structure-Function Relationship of the Endosomal-Type Na⁺, K⁺/H⁺ Antiporter NHX6 from Mulberry (*Morus notabilis*). *Int. J. Mol. Sci.* **28**(2):1–19. doi: 10.3390/ijms21020428.
- Cao Y, Liang X, Yin P et al. (2018) A domestication-associated reduction in K⁺-preferring HKT transporter activity underlies maize shoot K⁺ accumulation and salt tolerance. *New Phytol.* **222**(1):301–17. doi: 10.1111/nph.15605.
- Carraretto L, Formentin E, Teardo E et al. (2013) A thylakoid-located two-pore K⁺ channel controls photosynthetic light utilization in plants. *Science.* **342**(6154):114–8. doi: 10.1126/science.1242113.
- Chanroj S, Wang G, Venema K et al. (2012) Conserved and diversified gene families of monovalent cation/H⁺ antiporters from algae to flowering plants. *Front Plant Sci.* **25**(3):1–18. doi: 10.3389/fpls.2012.00025.
- Chanroj S, Lu Y, Padmanaban S et al. (2011) Plant-Specific Cation/H⁺ Exchanger 17 and Its Homologs Are Endomembrane K⁺ Transporters with Roles in Protein Sorting. *J. Biol. Chem.* **286**(39):33931–41. doi: 10.1074/jbc.M111.252650.
- Cheng X, Liu X, Mao W et al. (2018) Genome-Wide Identification and Analysis of HAK/KUP/KT Potassium Transporters Gene Family in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Sci.* **19**(3969):1–21. doi: 10.3390/ijms19123969.
- Chen G, Liu C, Gao Z et al. (2017) OsHAK1, a High-Affinity Potassium Transporter, Positively Regulates Responses to Drought Stress in Rice. *Fron. Plant Sci.* **8**(1885):1–17. doi: 10.3389/fpls.2017.01885.
- Chen G, Liu C, Gao Z et al. (2017) OsHAK1, a High-Affinity Potassium Transporter, Positively Regulates Responses to Drought Stress in Rice. *Fron Plant Sci.* **8**(2017):1–17. doi: 10.3389/fpls.2017.01885.
- Corratgé-Faillie C, Ronzier E, Sanchez F et al. (2017) The *Arabidopsis* guard cell outward potassium channel GORK is regulated by CPK33. *FEBS Letters.* **591**:1982–92. doi: 10.1002/1873-3468.12687.
- Cuin TA, Dreyer I, Machard E. (2018) The Role of Potassium Channels in *Arabidopsis thaliana* Long Distance Electrical Signalling: AKT2 Modulates Tissue Excitability While GORK Shapes Action Potentials. *Int. J. Mol. Sci.* **19**:1–17. doi: 10.3390/ijms19040926.
- Dana S, Herdean A, Lundin B et al. (2016) Each of

- the chloroplast potassium efflux antiporters affects photosynthesis and growth of fully developed *Arabidopsis* rosettes under short-day photoperiod. *Physiol. Plant.* **158**(4):483–91. doi: 10.1111/ppl.12452.
- Demidchik V, Shabala S, Isayenkov SV et al. (2018) Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytol.* **220**(1):49–69. doi: 10.1111/nph.15266.
- Demidchik V, Straltsova D, Medvedev SS et al. (2014) Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *J. Exp. Bot.* **65**:1259–70. doi: 10.1093/jxb/eru004.
- Dong W, Li D, Qiu N et al. (2018) The functions of plant cation/proton antiporters. *Biol. Plan.* **62**(3):421–7. doi: 10.1007/s10535-018-0790-7.
- Dragwidge JM, Scholl S, Schumacher K et al. (2019) NHX-type Na⁺(K⁺)/H⁺ antiporters are required for TGN/EE trafficking and endosomal ion homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *J. Cell Sci.* **132**:1–10. doi: 10.1242/jcs.226472.
- Epstein E, Rains DV, Elzam OE. (1961) Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **49**:684–92. doi: 10.1073/pnas.49.5.684.
- Evans AR, Hall D, Pritchard J et al. (2011) The roles of the cation transporters CHX21 and CHX23 in the development of *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Botany.* **63**(1):59–67. doi: 10.1093/jxb/err271.
- Forster S, Schmidt LK, Kopic E. (2019) Wounding-Induced Stomatal Closure Requires Jasmonate-Mediated Activation of GORK K⁺ Channels by a Ca²⁺ Sensor-Kinase CBL1-CIPK5 Complex. *Dev. Cell.* **48**:1–13. doi: 10.1016/j.devcel.2018.11.014.
- Gajdanowicz P, Michard E, Sandmann M et al. (2011) Potassium (K⁺) gradients serve as a mobile energy source in plant vascular tissues. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **108**(2):864–9. doi: 10.1073/pnas.1009777108.
- Gambale F, Uozumi N. (2006) Properties of *Shaker*-type Potassium Channels in Higher Plants. *J. Membr. Biol.* **210**(1):1–19. doi: 10.1007/s00232-006-0856-x.
- Gaymard F, Pilot G, Lacombe B et al. (1998) Identification and Disruption of a Plant *Shaker*-like Outward Channel Involved in K⁺ Release into the Xylem Sap. *Cell.* **94**:647–55. doi: 10.1016/s0092-8674(00)81606-2.
- Gierth M, Maser P. (2007) Potassium transporters in plants – Involvement in K⁺ acquisition, redistribution and homeostasis. *FEBS Letters.* **581**:2348–56. doi: 10.1016/j.febslet.2007.03.035.
- Gobert A, Isayenkov S, Voelker C et al. (2007) The Two-Pore Channel TPK1 Gene Encodes the Vacuolar K⁺ Conductance and Plays a Role in K⁺ Homeostasis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **104**(25):10726–31. doi: 10.1073/pnas.0702595104.
- Gobert A, Park G, Amtmann A et al. (2006) *Arabidopsis Thaliana* Cyclic Nucleotide Gated Channel 3 Forms a Non-Selective Ion Transporter Involved in Germination and Cation Transport. *J. Exp. Bot.* **57**(4):791–800. doi: 10.1093/jxb/erj064.
- Grabov A. (2007) Plant KT/KUP/HAK Potassium Transporters: Single Family – Multiple Functions. *Ann. Bot.* **99**:1035–41. doi: 10.1093/aob/mcm066.
- Hamamoto S, Marui J, Matsuoka K et al. (2008) Characterization of a Tobacco TPK-type K⁺ Channel as a Novel Tonoplast K⁺ Channel Using Yeast Tonoplasts. *J. Biol. Chem.* **283**(4):1911–20. doi: 10.1074/jbc.M708213200.
- Hampton CR, Bowen HC, Broadley MR et al. (2004) Cesium Toxicity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **136**(3):3824–37. doi: 10.1104/pp.104.046672.
- Han M, Wu W, Wu WH et al. (2016) Potassium Transporter KUP7 Is Involved in K⁺ Acquisition and Translocation in *Arabidopsis* Root under K⁺-Limited Conditions. *Mol. Plant.* **9**(3):437–46. doi: 10.1016/j.molp.2016.01.012.
- Hauser F, Horie T. (2010) A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: a mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K⁺/Na⁺ ratio in leaves during salinity stress. *Plant, Cell and Environ.* **33**(4):552–65. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02056.x.
- Held K, Pascaud F, Eckert C et al. (2011) Calcium-dependent modulation and plasma membrane targeting of the AKT2 potassium channel by the CBL4/CIPK6 calcium sensor/protein kinase complex. *Cell Res.* **21**:1116–30. doi: 10.1038/cr.2011.50.
- Hühner R, Galvis VC, Strand DD et al. (2019) Photosynthesis in *Arabidopsis* Is Unaffected by the Function of the Vacuolar K⁺ Channel TPK3. *Plant Physiol.* **180**(3):1322–35. doi: 10.1104/pp.19.00255.
- Horie T, Brodsky DE, Costa A. (2011) K⁺ Transport by the *OsHKT2;4* Transporter from Rice with Atypical Na⁺ Transport Properties and Competition in Permeation of K⁺ over Mg²⁺ and Ca²⁺ Ions. *Plant Physiol.* **156**(3):1493–507. doi: 10.1104/pp.110.168047.
- Horie T, Hauser F, Schroeder JI. (2009) HKT transporter-mediated salinity resistance mechanisms in *Arabidopsis* and monocot crop plants. *Trend Plant Sci.* **14**(12):660–8. doi: 10.1016/j.tplants.2009.08.009.
- Hosy E, Vavasseur A, Mouline K. (2003) The *Arabidopsis* outward K⁺ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **100**(29):5549–54. doi: 10.1073/pnas.0733970100.
- Huang S, Spielmeier W, Lagudah ES et al. (2008) Comparative mapping of HKT genes in wheat, barley, and rice, key determinants of Na⁺ transport, and salt tolerance. *J. Exp. Botany.* **59**(4):927–37. doi: 10.1093/jxb/ern033.
- Huertas R, Rubio L, Cagnac O et al. (2013) The K⁺/H⁺

- antiporter *LeNHX2* increases salt tolerance by improving K⁺ homeostasis in transgenic tomato. *Plant Cell Environ.* **36**:2135–49. doi: 10.1111/pce.12109.
- Isayenkov SV, Dabravolski SA, Pan T et al (2020) Phylogenetic diversity and physiological roles of plant monovalent cation/H⁺ antiporters. *Front. Plant Sci.* **11**:573564. doi: 10.3389/fpls.2020.573564 .
- Isayenkov SV, Maathuis FJM. (2019) Plant Salinity Stress: Many Unanswered Questions Remain. *Front Plant Sci.* **10**:1–11. doi: 10.3389/fpls.2019.00080.
- Isaenkov S, Maathuis FJM. (2013) *Arabidopsis thaliana* vacuolar TPK channels form functional K⁺ uptake pathways in *Escherichia coli*. *Plant Signal Behav.* **8**(7):1–5. doi: 10.4161/psb.24665.
- Isayenkov SV. (2012) Physiological and molecular aspects of salt stress in plants. *Cytol. Genet.* **46**(5):302–18. doi: 10.3103/S0095452712050040.
- Isayenkov SV, Isner JC, Maathuis FJM. (2011) Membrane localisation diversity of TPK channels and their physiological role. *Plant Signal Behav.* **6**(3):1201–4. doi: 10.4161/psb.6.8.15808.
- Isayenkov S, Isner JC, Maathuis FJM. (2011) Rice Two-Pore K⁺ Channels Are Expressed in Different Types of Vacuoles. *Plant Cell.* **23**(2):756–68. doi: 10.1105/tpc.110.081463.
- Jeanguenin L, Alcon C, Duby G et al. (2011) *AtKCI* is a general modulator of *Arabidopsis* inward *Shaker* channel activity. *Plant J.* **67**:570–82. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04617.x.
- Jegadeeson V, Kumari K, Pulipati S et al. (2019) *PcNHX1* promoter (*PcNHX1p*) confers Na⁺-specific hypocotyl elongation and stem-specific Na⁺ accumulation in transgenic tobacco. *Plant Physiol. Biochem.* **139**:161–70. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.03.014.
- Jha SK, Sharma M, Pandey GK. (2016) Role of Cyclic Nucleotide Gated Channels in Stress Management in Plants. *Curr. Genom.* **17**(4):315–29. doi: 10.2174/1389202917666160331202125.
- Jia B, Sun M, DuanMu H et al. (2017) *GsCHX19.3*, a member of cation/H⁺ exchanger superfamily from wild soybean contributes to high salinity and carbonate alkaline tolerance. *Sci. Rep.* **7**(9423):1–12. doi: 10.1038/s41598-017-09772-3.
- Jia Q, Zheng C, Sun S et al. (2018) The role of plant cation/proton antiporter gene family in salt tolerance. *Biol. Plant.* **62**:617–29. doi: 10.1007/s10535-018-0801-8.
- Johansson I, Wulfetange K, Porée F et al. (2006) External K⁺ modulates the activity of the *Arabidopsis* potassium channel SKOR via an unusual mechanism. *Plant J.* **46**(2):269–81. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02690.x.
- Kleeff PJM, Gao J, Mol S et al. (2018) The *Arabidopsis* GORK K⁺-channel is phosphorylated by calcium-dependent protein kinase 21 (CPK21), which in turn is activated by 14 3-3 proteins. *Plant Physiol. Biochem.* **125**:219–31. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.013.
- Latz A, Becker D, Hekman M et al. (2007) TPK1, a Ca(2+)-regulated *Arabidopsis* vacuole two-pore K(+) channel is activated by 14-3-3 proteins. *Plant J.* **52**:449–59. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03255.x.
- Laurie S, Feeney KA, Maathuis FJM et al. (2002) A Role for HKT1 in Sodium Uptake by Wheat Roots. *Plant J.* **32**(2):139–49. doi: 10.1046/j.1365-313x.2002.01410.x.
- Lebaudy A, Very AA, Sentenac H. (2007) K⁺ channel activity in plants: Genes, regulations and functions. *FEBS Letters.* **581**:2357–66. doi: 10.1016/j.febslet.2007.03.058.
- Llopis-Torregrosa V, Hušeková B, Sychrová H. (2016) Potassium Uptake Mediated by Trk1 Is Crucial for *Candida glabrata* Growth and Fitness. *PLoS One.* **11**(4):1–18. doi: 10.1371/journal.pone.0153374.
- Li W, Xu G, Alli A et al. (2018) Plant HAK/KUP/KT K⁺ transporters: Function and regulation. *Sem. Cell Develop. Biol.* **74**:133–41. doi: 10.1016/j.semdb.2017.07.009.
- Liu K, Li L, Luan S. (2006) Intracellular K⁺ sensing of SKOR, a *Shaker*-type K⁺ channel from *Arabidopsis*. *Plant J.* **46**:260–8. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02689.x.
- Maathuis FJM. (2011) Vacuolar Two-Pore K⁺ Channels Act as Vacuolar Osmosensors. *New Phytol.* **191**(1):84–91. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03664.x.
- Maathuis FJM, Filatov V, Herzyk P et al. (2003) Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress. *Plant J.* **35**:675–92. doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01839.x.
- Maathuis FJM. (2006) The Role of Monovalent Cation Transporters in Plant Responses to Salinity. *J. Exp. Bot.* **57**(5):1137–47. doi: 10.1093/jxb/erj001.
- MacKinnon R. (2003) Potassium channels. *FEBS Letters.* **555**:62–5. doi: 10.1016/s0014-5793(03)01104-9.
- Marcel D, Müller T, Hedrich R et al. (2010) K⁺ transport characteristics of the plasma membrane tandem-pore channel TPK4 and pore chimeras with its vacuolar homologs. *FEBS Letters.* **584**:2433–9. doi: 10.1016/j.febslet.2010.04.038.
- Mian A, Oomen RJFJ, Isayenkov S et al. (2011) Overexpression of an Na⁺- and K⁺-permeable HKT transporter in barley improves salt tolerance. *Plant J.* **68**(3):468–79. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04701.x.
- Mishra S, Singh B, Panda K et al. (2016) Association of SNP Haplotypes of *HKT* Family Genes with Salt Tolerance in Indian Wild Rice Germplasm. *Rice (NY).* **9**(1):1–15. doi: 10.1186/s12284-016-0083-8.
- Mushke R, Yarra R, Kirti PB. (2019) Improved salinity

- tolerance and growth performance in transgenic sunflower plants via ectopic expression of a wheat antiporter gene (*TaNHX2*). *Mol. Biol. Rep.* **46**:5941–53. doi: 10.1007/s11033-019-05028-7.
- Mottaleb SA, Rodriguez-Navarro A, Haro R. (2013) Knockouts of *Physcomitrella patens* CHX1 and CHX2 Transporters Reveal High Complexity of Potassium Homeostasis. *Plant Cell Physiol.* **54**(9):1455–68. doi: org/10.1093/pcp/pct096.
- Nawaz I, Iqbal M, Hakvoort HWJ. (2019) Analysis of *Arabidopsis thaliana* HKT1 and *Eutrema salsugineum/botschantzevii* HKT1;2 Promoters in Response to Salt Stress in *Athkt* 1:1 Mutant. *Mol. Biotechnol.* **61**(6):442–50. doi: 10.1007/s12033-019-00175-5.
- Nieves-Cordones M, Al Shiblawi FR, Sentenac H. (2016) Roles and Transport of Sodium and Potassium in Plants. *Met. Ions Life Sci.* **16**:291–324. doi: 10.1007/978-3-319-21756-7_9.
- Nieves-Cordones M, Alemán F, Martínez V et al. (2010) The *Arabidopsis thaliana* HAK5 K⁺ Transporter Is Required for Plant Growth and K⁺ Acquisition from Low K⁺ Solutions under Saline Conditions. *Mol. Plant.* **3**(2):326–33. doi: 10.1093/mp/ssp102.
- Osakabe Y, Arinaga N, Umezawa T et al. (2013) Osmotic Stress Responses and Plant Growth Controlled by Potassium Transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* **25**:609–24. doi: 10.1105/tpc.112.105700.
- Ou W, Mao X, Huang C et al. (2018) Genome-Wide Identification and Expression Analysis of the KUP Family under Abiotic Stress in Cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Fron. Physiol.* **9**(17):1–11. doi: 10.3389/fphys.2018.00017.
- Papazian DM, Schwarz TL, Tempel BL et al. (1987) Cloning of the genomic and complementary DNA from *Shaker*, a putative potassium channel gene from *Drosophila*. *Science.* **237**:749–53. doi: 10.1126/science.2441470.
- Ren ZH, Gao JP, Li LG et al. (2005) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.* **37**(10):1141–6. doi: 10.1038/ng1643.
- Rodríguez-Navarro A, Rubio F. (2006) High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *J. Exp. Bot.* **57**(5):1149–60. doi: 10.1093/jxb/erj068.
- Rodríguez-Rosales MP, Gálvez FJ, Huertas R et al. (2009) Plant NHX cation/proton antiporters. *Plant Signal Behav.* **4**(4):265–76. doi: 10.4161/psb.4.4.7919.
- Ruiz-Lau N, Bojyruquez-Quintal E, Benito B et al. (1980) Molecular Cloning and Functional Analysis of a Na⁺-Insensitive K⁺ Transporter of *Capsicum chinense* Jacq. *Fron Plant Sci.* **7**(1980):1–14. doi: 10.3389/fpls.2016.01980.
- Saier MHJr. (2000) A Functional-Phylogenetic Classification System for Transmembrane Solute Transporters. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **64**(2):354–411. doi: 10.1128/mmbr.64.2.354-411.2000.
- Schachtman DP, Schroeder JI. (1994) Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants. *Nature.* **370**(6491):655–8. doi: 10.1038/370655a0.
- Sentenac H, Bonneaud N, Minet M et al. (1992) Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system. *Science.* **256**:663–5. doi: 10.1126/science.1585180.
- Sharma T, Dreyer I, Riedelsberger J. (2013) The role of K⁺ channels in uptake and redistribution of potassium in the model plant *Arabidopsis thaliana*. *Fron Plant Sci.* **4**:1–16. doi: 10.3389/fpls.2013.00224.
- Sharma H, Taneja M, Upadhyay SK. (2020) Identification, characterization and expression profiling of cation-proton antiporter superfamily in *Triticum aestivum* L. and functional analysis of *TaNHX4-B*. *Genomics.* **112**(1):356–70. doi: 10.1016/j.ygeno.2019.02.015.
- Su Y, Luo W, Lin W et al. (2015) Model of Cation Transportation Mediated by High-Affinity Potassium Transporters (HKTs) in Higher Plants. *Biol. Proc. Online.* **17**(1):1–13. doi: 10.1186/s12575-014-0013-3.
- Sze H, Padmanaban S, Cellier F et al. (2004) Expression Patterns of a Novel *AtCHX* Gene Family Highlight Potential Roles in Osmotic Adjustment and K⁺ Homeostasis in Pollen Development. *Plant Physiol.* **131**(1):2532–47. doi: 10.1104/pp.104.046003.
- Tang RJ, Zhao FG, Yang Y et al. (2020) Calcium Signalling Network Activates Vacuolar K⁺ Remobilization to Enable Plant Adaptation to low-K Environments. *Nat. Plants.* **6**(4):384–93. doi: 10.1038/s41477-020-0621-7.
- Tester M, Devenport R. (2003) Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* **91**(5):503–27. doi: 10.1093/aob/mcg058.
- Tsujii M, Kera K, Hamamoto S et al. (2019) Evidence for potassium transport activity of *Arabidopsis* KEA1-KEA6. *Sci. Rep.* **9**(1):1–13. doi: 10.1038/s41598-019-46463-7.
- Very AA, Sentenac H. (2003) Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* **54**:575–603. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134831.
- Voelker C, Schmidt D, Mueller-Roeber B et al. (2006) Members of the *Arabidopsis* AtTPK/KCO Family Form Homomeric Vacuolar Channels in Planta. *Plant J.* **48**(2):296–306. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02868.x.
- Wang C, Yamamoto H, Narumiya F et al. (2017) Fine-tuned regulation of the K⁺/H⁺ antiporter KEA3 is required to optimize photosynthesis during induction. *Plant J.* **89**(3):540–53. doi: 10.1111/tpj.13405.
- Wang Y, Lü J, Chen D. (2018) Genome-wide Identifi-

- fication, Evolution, and Expression Analysis of the KT/HAK/KUP Family in Pear. *Genome*. **61**(10):1–46. doi: 10.1139/gen-2017-0254.
- Ward JM, Mäser P, Schroeder JI. (2009) Plant Ion Channels: Gene Families, Physiology, and Functional Genomics Analyses. *Ann. Rev. Physiol.* **71**:59–82. doi: 10.1146/annurev.physiol.010908.163204.
- Wu H, Zhang X, Giraldo JP et al. (2018) It is not all about sodium: revealing tissue specificity and signalling roles of potassium in plant responses to salt stress. *Plant Soil*. **431**:1–17. doi: 10.1007/s11104-018-3770-y.
- Yamaguchi T, Hamamoto N, Uozumi N. (2013) Sodium Transport System in Plant Cells. *Front Plant Sci.* **4**(410):1–7. doi: 10.3389/fpls.2013.00410.
- Yang T, Zhang S, Hu Y et al. (2014) The Role of a Potassium Transporter *OsHAK5* in Potassium Acquisition and Transport from Roots to Shoots in Rice at Low Potassium Supply Levels. *Plant Physiol.* **166**:945–59. doi: 10.1104/pp.114.246520.
- Yokoi S, Quintero FJ, Cubero B et al. (2002) Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *Plant J.* **30**(5):529–39. doi: 10.1046/j.1365-313x.2002.01309.x.
- Yuen CYL, Christopher DA. (2010) The role of cyclic nucleotide-gated channels in cation nutrition and abiotic stress. In: Demidchik V, Maathuis F (ed) *Ion channels and plant stress responses*. Springer, Berlin, p 137–57. doi: 10.1007/978-3-642-10494-7_7.
- Zhang M, Liang X, Wang L et al. (2020) HAK family Na⁺ transporter confers natural variation of salt tolerance in maize. *Nat. Plants*. **5**:1297–308. doi: 10.1038/s41477-019-0565-y.
- Zhang S, Tong Y, Li Y. (2019) Genome-wide identification of the HKT genes in five Rosaceae species and expression analysis of HKT genes in response to salt-stress in *Fragaria vesca*. *Genes Genom.* **41**:325–36. doi: 10.1007/s13258-018-0767-0.
- Zhang Y, Fang J, Wu X et al. (2018) Na⁺/K⁺ Balance and Transport Regulatory Mechanisms in Weedy and Cultivated Rice (*Oryza sativa* L.) Under Salt Stress. *BMC Plant Biol.* **18**(375):1–14. doi: 10.1186/s12870-018-1586-9.
- 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**:2223–38. doi: 10.1111/pce.1252.
- Zheng S, Pan T, Fan L et al. (2013) A Novel *AtKEA* Gene Family, Homolog of Bacterial K⁺/H⁺ Antiporters, Plays Potential Roles in K⁺ Homeostasis and Osmotic Adjustment in *Arabidopsis*. *PLoS One*. **8**(11): 1–19. doi: org/10.1371/journal.pone.0081463.
- Zhou Y, Yin X, Duan R et al. (2015) *SpAHA1* and *SpSOS1* Coordinate in Transgenic Yeast to Improve Salt Tolerance. *PLoS One*. **10**(9):1–14. doi: 10.1371/journal.pone.0137447.
- 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): 1657–78. doi: 10.1104/pp.18.01053.

Надійшла в редакцію 03.07.20
Після доопрацювання 20.07.20
Прийнята до друку 18.01.21