

金龙飞,张安妮,滕梦鑫,等.香蕉钾转运体 HAK/KUP/KT 家族鉴定及其在果实发育和低钾胁迫下的表达分析[J].江苏农业科学,2022,50(2):30-36.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.02.005

香蕉钾转运体 HAK/KUP/KT 家族鉴定及其在果实发育和低钾胁迫下的表达分析

金龙飞^{1,2},张安妮^{1,2},滕梦鑫¹,李新国¹

(1.海南省热带园艺作物品质调控重点实验室,海南海口 570228;2.中国热带农业科学院椰子研究所,海南文昌 571339)

摘要:钾是香蕉生长发育中需求量最大的营养元素,对果实产量、品质和贮藏性都有重要的影响。从香蕉基因组中鉴定出 24 个 HAK/KUP/KT (MaKUP) 基因,并对其理化性质、染色体定位、基因结构、保守功能域、进化关系、组织表达和低钾胁迫下的表达特征进行分析。结果表明, MaKUP 编码的肽链平均有 772 个氨基酸,分子量为 63.54 ~ 93.82 ku,等电点为 5.44 ~ 9.30,蛋白不稳定指数为 32.69 ~ 44.29,脂肪族指数为 105.34 ~ 116.90,总平均亲水性为 0.352 ~ 0.549,含有 8 ~ 11 个外显子,可分为 4 个亚族;表达分析发现 15 个 MaKUP 基因家族成员在香蕉不同发育时期的果实中高表达,6 个 MaKUP 基因家族成员在低钾胁迫中上调表达,表明 MaKUP 在香蕉果实发育和钾吸收中具有重要的作用。

关键词:香蕉;钾;HAK/KUP/KT;基因表达;低钾胁迫

中图分类号:S668.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)02-0030-07

钾是植物细胞中最多的阳离子,含量占植物干质量的 2% ~ 10%。钾参与植物跨膜转运、维持细胞电荷平衡、酶的活化、光合作用、渗透调节和气孔运动等众多的生命活动过程^[1]。缺钾会严重影响作物的产量和品种。植物中的钾离子转运蛋白主要包含 Shaker 通道、KCO/TPK 通道、HAK/KUP/KT (后简称为 KUP) 转运体、Trk/HKT 转运体和 K⁺/H⁺ 逆向转运体,其中 KUP 转运体是钾转运系统中最早发现的数量最多、功能最丰富的钾转运体^[2]。KUP 转运体最早在大肠杆菌中被发现^[3],因其具有钾吸收功能,被命名为钾吸收透性酶(K⁺ uptake permease,简称 KUP),该转运体可使酵母在外界 K⁺ 浓度极低的条件下仍能保持较高的细胞内 K⁺ 浓度,因此也被命名为高亲和性 K⁺ 转运体(high-affinity K⁺ transporter,简称 HAK)^[4],在拟南芥中的研究发现其具有钾转运功能,也被命名为 K⁺ 转运

体(K⁺ transporter,简称 KT)^[5]。随着大量植物基因组序列的公布,KUP 基因家族也在水稻^[6]、小麦^[7]、大豆^[8]、棉花^[9]、甘蔗^[10]、大白菜^[11]、茶树^[12] 等作物中被鉴定出来。高钾亲和力的 KUP 的表达通常受低钾胁迫的诱导,在玉米中过表达高亲和性钾转运体基因 *ZmHAK5* 可以提高玉米在低钾条件下对钾的吸收能力,促进根系的生长^[13]。

香蕉是典型的喜钾作物,植株的钾含量高达 7.16%,果实中钾含量高达 13.7 mg/g^[14-15]。氮钾肥(N:K₂O)施用比例为 1:1.12 ~ 1:1.20 时,果实农艺性状最佳、品质最优、产量最高,较对照处理增产高达 16.1%^[16]。然而对于香蕉钾吸收、转运和利用相关的分子机制还少见报道。随着香蕉 AB 基因组测序的完成,基于全基因组信息挖掘和鉴定香蕉钾转运蛋白并分析其与钾素吸收的特性,能够从基础研究的层面解析香蕉钾素吸收的分子机制,为香蕉通过遗传改良提高养分利用效率奠定理论基础。本研究基于香蕉基因组数据,利用生物信息学方法鉴定 MaKUP 基因家族成员,并从基因及蛋白结构、基因在各组织中的表达模式及基因在低钾胁迫下宝岛蕉的表达模式等 3 个方面进行分析,以期初步解析香蕉中 *MaKUP* 基因在果实发育和低钾响应中的作用。

收稿日期:2021-04-15

基金项目:国家自然科学基金(编号:31760549);海南省自然科学基金(编号:320RC485);海南省热带园艺作物品质调控重点实验室科研项目[编号:HNZDSYS(YY)-01]。

作者简介:金龙飞(1988—),男,湖北荆门人,博士,助理研究员,主要从事热带作物栽培研究。E-mail:jlf_0511@163.com。

通信作者:李新国,博士,教授,主要从事果树种质资源与遗传改良研究。E-mail:lixinguo13@163.com。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为宝岛蕉 (*Musa* AAA Cavendish, cv. Baodaojiao), 来自中国热带农业科学院组培中心, 苗高约 20 cm, 长势一致, 5 叶 1 心, 心叶未展开, 无病虫害。将袋装宝岛蕉幼苗取出, 洗净根系转入清水中进行适应性培养, 待新根长出后, 依次换 1/4、1/2 和全营养阿夫多宁营养液, 每 5 d 更换 1 次培养液。培养条件为光照强度 75 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照时间 14 h/d, 昼夜温度 27 $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 85% ~ 90%, 每 3 h 通气 15 min。试验时间为 2020 年 10 月至 2021 年 2 月。

1.2 试验方法

1.2.1 水培和低钾处理 采用水培对供试材料进行低钾胁迫处理, 低钾胁迫处理的钾浓度为 4 mg/L, 以全营养液作为对照 (钾浓度为 40 mg/L), 3 株 1 个处理, 每个处理重复 3 次。低钾处理后 1、3、6、12、24 h 采集 2 cm 的根尖, 液氮速冻后, 保存在 -80°C 冰箱中。

1.2.2 MaKUP 基因家族的生物信息学分析 从香蕉基因组数据库中下载基因的编码序列 (CDS)、基因序列、蛋白序列、启动子序列以及在香蕉各组织中的表达数据 (RPKM 值)。利用 ExPASy (<https://web.expasy.org/protparam/>) 分析蛋白序列的氨基酸数量、等电点、分子量; 利用 CD - Search Tool (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 分析结构域, 利用 MEME (<http://alternate.meme-suite.org/tools/meme>) 分析保守基序, 使用 TBtools 软件绘制热图^[17]; 利用 GSDS 2.0 (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/index.php>) 分析基因结构; 利用 MEGA 6.0 软件绘制进化树。

1.2.3 香蕉根尖总 RNA 的提取、cDNA 的合成和荧光定量 PCR 采用植物总 RNA 提取试剂盒 (DP432) [天根生化科技 (北京) 有限公司] 提取香蕉根尖总 RNA, 具体方法参照说明书。为防止 RNA 降解, 所用试验耗材 (枪头、离心管) 均为 RNase-free, 研钵与研磨棒用锡箔纸包裹后 180 $^{\circ}\text{C}$ 干热灭菌 4 h, 冷却待用。利用琼脂糖凝胶电泳与紫外分光光度法检测 RNA 的浓度、纯度与完整度, 保证 RNA 条带 28S 与 18S 的亮度在 2 : 1, 5S 条带亮度弱, $D_{260\text{ nm}}/D_{280\text{ nm}}$ 在 1.9 ~ 2.1 之间。采用 EasyScript[®] First - Strand cDNA Synthesis SuperMix (北京全式金

生物技术有限公司) 合成 cDNA, 具体方法参照说明书。采用 PowerUP[™] SYBR[™] Green Master Mix (Thermo Scientific 公司) 进行基因表达分析, 具体方法参照试剂盒说明书, 在 Applied Biosystems 7500 上进行荧光定量 PCR 反应, 所用引物序列见表 1。每个样品设置 3 个生物学重复及 3 个机械重复, 以 *actin* 为内参基因, 以未进行低钾胁迫的样品作为参照, 根据 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法进行相对表达量的计算。

1.2.4 数据处理 采用 SPSS 13.0 进行数据分析, 采用 Duncan's 检测法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 MaKUP 基因家族成员的理化性质

通过 Blastp 将拟南芥和水稻的 KUP 基因家族的氨基酸序列与香蕉 A 基因组数据进行比对, 得到的候选基因进行保守结构域分析, 共获得 24 个 MaKUP 基因家族成员, 根据其在染色体上排列顺序, 依次命名为 *MaKUP1* ~ *MaKUP24*。香蕉 MaKUP 多肽链氨基酸数量为 565 ~ 839 个, 平均值为 772 个; 分子量为 63.54 ~ 93.82 ku, 平均值为 86.09 ku; 等电点为 5.44 ~ 9.30, 平均值为 7.89; 外显子数量为 8 ~ 11 个, 都具有钾转运体结构域, 蛋白不稳定指数为 32.69 ~ 44.29, 平均值为 39.24, 10 个为稳定蛋白, 14 个为不稳定蛋白 (蛋白不稳定指数 > 40); 脂肪族指数为 105.34 ~ 116.90, 平均值为 109.74; 总平均亲水性为 0.352 ~ 0.549, 平均值为 0.403, 都为正值, 表明 MaKUP 蛋白均表现为疏水性 (表 2)。

2.2 MaKUP 基因家族成员在染色体上的定位

对 MaKUP 基因家族成员在染色体上的位置进行分析, 发现 24 个 MaKUP 基因家族成员分布在 10 条染色体上。*MaKUP1* 在 chr01 上, *MaKUP2* 在 chr02 上, *MaKUP3* 和 *MaKUP4* 在 chr03 上, *MaKUP5* 在 chr04 上, *MaKUP6*、*MaKUP7* 和 *MaKUP8* 在 chr05 上, *MaKUP9* ~ *MaKUP12* 在 chr07 上, *MaKUP13* ~ *MaKUP17* 在 chr08 上, *MaKUP18* 和 *MaKUP19* 在 chr09 上, *MaKUP20* 和 *MaKUP21* 在 chr10 上, *MaKUP22* ~ *MaKUP24* 在 chr11 上。*MaKUP4* 和 *MaKUP14*, *MaKUP6* 和 *MaKUP22*, *MaKUP15* 和 *MaKUP23*, *MaKUP16* 和 *MaKUP18* 存在基因共线性现象 (图 1)。

2.3 MaKUP 基因家族成员的进化关系和保守基序

进化分析将 MaKUP 基因家族成员分为 4 个大类, *MaKUP1*、*MaKUP3*、*MaKUP10*、*MaKUP12*、*MaKUP13*、

表 1 荧光定量 PCR 分析所用引物序列

引物名称	正向引物 (5'→3')	反向引物 (5'→3')	产物长度 (bp)
<i>MaKUP1</i>	CCCGATACAGCCCACTCATC	ATCCAAGCCGGAATTGGGT	93
<i>MaKUP2</i>	CTGCTATCCACTCCGTCGTC	CCAAGAACCGCTCTTCGAGT	81
<i>MaKUP3</i>	CAGAGCCTTGGCGTTGTCTA	CTCTCCGAGTGCTCGATGTC	92
<i>MaKUP4</i>	GTGTGACACCGAGGACCATT	CGGATTGCAGCTGGTTGATG	102
<i>MaKUP5</i>	CGGATCTGACCGAGCATGAA	TCCCAAGAAAGTGCACGACT	75
<i>MaKUP6</i>	TAGGGACTTGGCACTGCAAC	TGGAGCTCTGCGTGGATTAC	148
<i>MaKUP7</i>	ATCCTGACGGCCAAGGAATG	ACGTCGATGGCGAGTTTCTT	101
<i>MaKUP8</i>	TTCCCACGTGTCAAGGTTGT	GATAAGGGTTGTGTCGCGGA	129
<i>MaKUP9</i>	GGTGCATGTTCGGGTAAGA	AGTGCCGATCTACAGTTGCC	111
<i>MaKUP10</i>	GTCCGAAGGATCAAAGCCCA	GGATCCTCAAACCTGTCCCG	89
<i>MaKUP11</i>	CACTTCCGACGAAGATCCCA	ACATCTCCATGGGCCAACAG	96
<i>MaKUP12</i>	AGGCCATGGGTAAAGCGAAA	GCTCTTCGTCGATGACACCT	81
<i>MaKUP13</i>	CGCGTTTGTGTTGGGACATT	ACGTCGATCGCCAACCTTCTT	75
<i>MaKUP14</i>	AAGAGAGTGCGGTTCCAAGG	AGCTTCTTGATCAACGGCGA	149
<i>MaKUP15</i>	TCATCGTCATCGGGTGCAAA	AGGCAACTCCTGCTTGCTTA	107
<i>MaKUP16</i>	CATCCCTCCCAATCTACGC	CCCTCACGATGGTGTTTCCA	149
<i>MaKUP17</i>	TGGTGTCCCACTTATGGCTG	GAATGAGAGCTCCCGCTCAA	130
<i>MaKUP18</i>	TTGCGGAGTTTATCCGTTCA	ACGGTCATCCTCGCATCATC	82
<i>MaKUP19</i>	AGCCTTGATCGGGAGCTTTC	AGCCCTAATGTCAACCATGCC	84
<i>MaKUP20</i>	TTAAGGGAACCCGGCAAGTC	TGCATGGCCTTCACCATCAT	114
<i>MaKUP21</i>	AAGTACTTGCCGGTGAGCAA	ATGCACCTGTACATCCCGTG	89
<i>MaKUP22</i>	AGCTCACAAGCTTTGCCTGA	CCACGCCACATCGACATACT	116
<i>MaKUP23</i>	GCAGGGTGCGGTACATAAT	CAGGCCCCCTGCAATTCTTA	121
<i>MaKUP24</i>	GCATCACTCGGTGGACATCA	TTATAATCGAGGTGGCGGCG	104
<i>actin</i>	GTCTGACAACCGGTATGCCT	GGCTCACACCATCACCAGAA	119

MaKUP18、和 *MaKUP24* 聚为一类，*MaKUP4*、*MaKUP7*、*MaKUP8*、*MaKUP14*、*MaKUP15*、*MaKUP20* 和 *MaKUP23* 聚为一类，*MaKUP2*、*MaKUP5*、*MaKUP6*、*MaKUP11*、*MaKUP16*、*MaKUP17*、*MaKUP19*、*MaKUP21* 和 *MaKUP22* 聚为一类，*MaKUP9* 单独为一类(图 2)。利用 MEME 在线工具对香蕉 MaKUP 蛋白的保守基序进行分析，得到 10 个保守基序，除了 *MaKUP2* 以外，都含有 10 个保守基序(图 2)。

2.4 MaKUP 基因家族成员在不同组织和果实发育不同时期的表达特征

MaKUP 基因家族成员在香蕉不同组织和果实不同发育时期表达量差异较大，其中 *MaKUP3*、*MaKUP6* 和 *MaKUP7* 在叶中的表达量较高，*MaKUP8*、*MaKUP15* 和 *MaKUP23* 在根中的表达量较高，*MaKUP2*、*MaKUP4*、*MaKUP10*、*MaKUP13*、*MaKUP14*、*MaKUP24* 在花后 0 d 表达量较高，*MaKUP2*、*MaKUP9*、*MaKUP13*、*MaKUP14*、*MaKUP16*、

MaKUP17、*MaKUP18*、*MaKUP21* 在花后 20 d 表达量较高，*MaKUP1* 和 *MaKUP19* 在采后 8 d 的果中表达量较高，*MaKUP5*、*MaKUP11*、*MaKUP12*、*MaKUP20* 和 *MaKUP22* 在采后 14 d 的果中表达量较高(图 3)。

2.5 MaKUP 基因家族成员在低钾胁迫下的表达特征

采用荧光定量 PCR 对低钾胁迫处理 0、1、3、6、12、24 h 后 24 个 MaKUP 基因家族成员在香蕉根尖中的表达特征进行分析，发现 6 个 MaKUP 基因家族成员受到低钾胁迫的诱导，其表达量逐渐升高，达到峰值后逐渐降低。其中 *MaKUP1*、*MaKUP3*、*MaKUP14*、*MaKUP20* 和 *MaKUP22* 在低钾胁迫处理 3 h 后相对表达量达到峰值，分别是对照的 10、12、5、16、4 倍；*MaKUP21* 的相对表达量在低钾胁迫处理 12 h 后达到峰值，是对照的 5 倍，在低钾胁迫处理 24 h 又迅速降低(图 4)。

表 2 MaKUP 基因家族成员的理化性质分析结果

登录号	基因名	氨基酸数量 (个)	分子量 (ku)	等电点	外显子数量 (个)	蛋白 不稳定指数	脂肪族 指数	总平均 亲水性
Ma01_t00350.1	MaKUP1	781	86.42	6.91	9	39.78	108.19	0.352
Ma02_t04540.1	MaKUP2	565	63.54	8.99	8	33.11	116.9	0.549
Ma03_t06090.1	MaKUP3	782	87.28	8.64	9	44.29	108.15	0.355
Ma03_t24780.1	MaKUP4	740	81.88	8.60	9	40.99	110.19	0.45
Ma04_t39690.1	MaKUP5	774	86.36	8.56	9	34.67	114.06	0.396
Ma05_t00190.1	MaKUP6	789	88.16	8.29	9	37.02	109.66	0.375
Ma05_t07130.2	MaKUP7	804	88.92	7.54	9	32.69	105.34	0.406
Ma05_t07770.2	MaKUP8	786	88.22	9.30	9	40.31	110.19	0.389
Ma07_t12190.2	MaKUP9	713	78.85	8.94	8	40.42	109.12	0.365
Ma07_t21520.1	MaKUP10	771	86.31	8.42	9	41.83	110.38	0.406
Ma07_t21540.1	MaKUP11	829	92.70	6.04	9	41.68	107.01	0.396
Ma07_t23610.1	MaKUP12	771	85.62	6.90	9	43.24	109.83	0.383
Ma08_t01620.1	MaKUP13	779	86.39	6.80	9	42.63	110.59	0.452
Ma08_t06810.1	MaKUP14	736	81.47	8.54	8	39.35	112.16	0.472
Ma08_t09830.2	MaKUP15	794	89.35	8.71	9	40.36	109.33	0.388
Ma08_t33820.2	MaKUP16	795	88.51	8.75	9	34.82	107.48	0.373
Ma08_t19550.1	MaKUP17	836	93.82	5.44	10	40.65	108.88	0.38
Ma09_t23160.1	MaKUP18	774	85.90	8.65	9	39.34	107.91	0.387
Ma09_t11150.1	MaKUP19	839	93.66	5.75	11	41.59	108.83	0.36
Ma10_t01080.1	MaKUP20	782	88.14	8.92	9	40.32	109.65	0.42
Ma10_t17110.1	MaKUP21	752	83.28	7.52	8	33.12	108.19	0.412
Ma11_t16690.1	MaKUP22	780	87.64	7.61	9	37.11	110.94	0.376
Ma11_t18830.1	MaKUP23	785	87.66	8.64	9	40.45	108.83	0.398
Ma11_t23250.1	MaKUP24	769	86.12	6.83	9	41.90	112.03	0.433

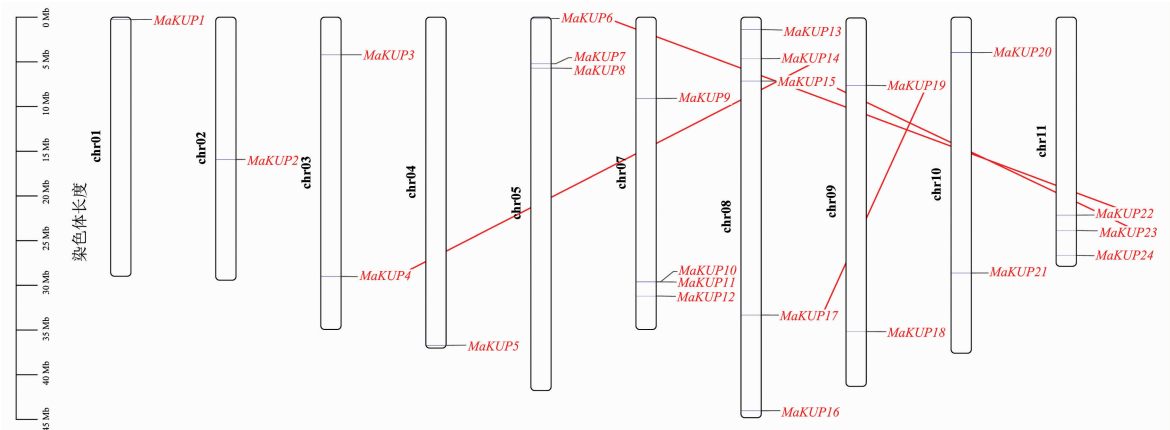


图1 MaKUP 基因家族成员的染色体定位

3 讨论与结论

香蕉是重要的热带果树,其产量和品质与钾元素含量密切相关,KUP 是编码植物钾吸收的重要转运体基因,已在水稻^[6]、小麦^[7]、棉花^[9]等多个作物

中被鉴定出来,而在香蕉中尚未见报道。本研究基于香蕉基因组数据筛选得到 24 个 MaKUP 基因家族成员,经过基因结构、保守结构域和保守基序分析,发现都含有典型的钾转运结构域,鉴定都是钾转运体。染色体定位发现 24 个 MaKUP 基因家族成员均

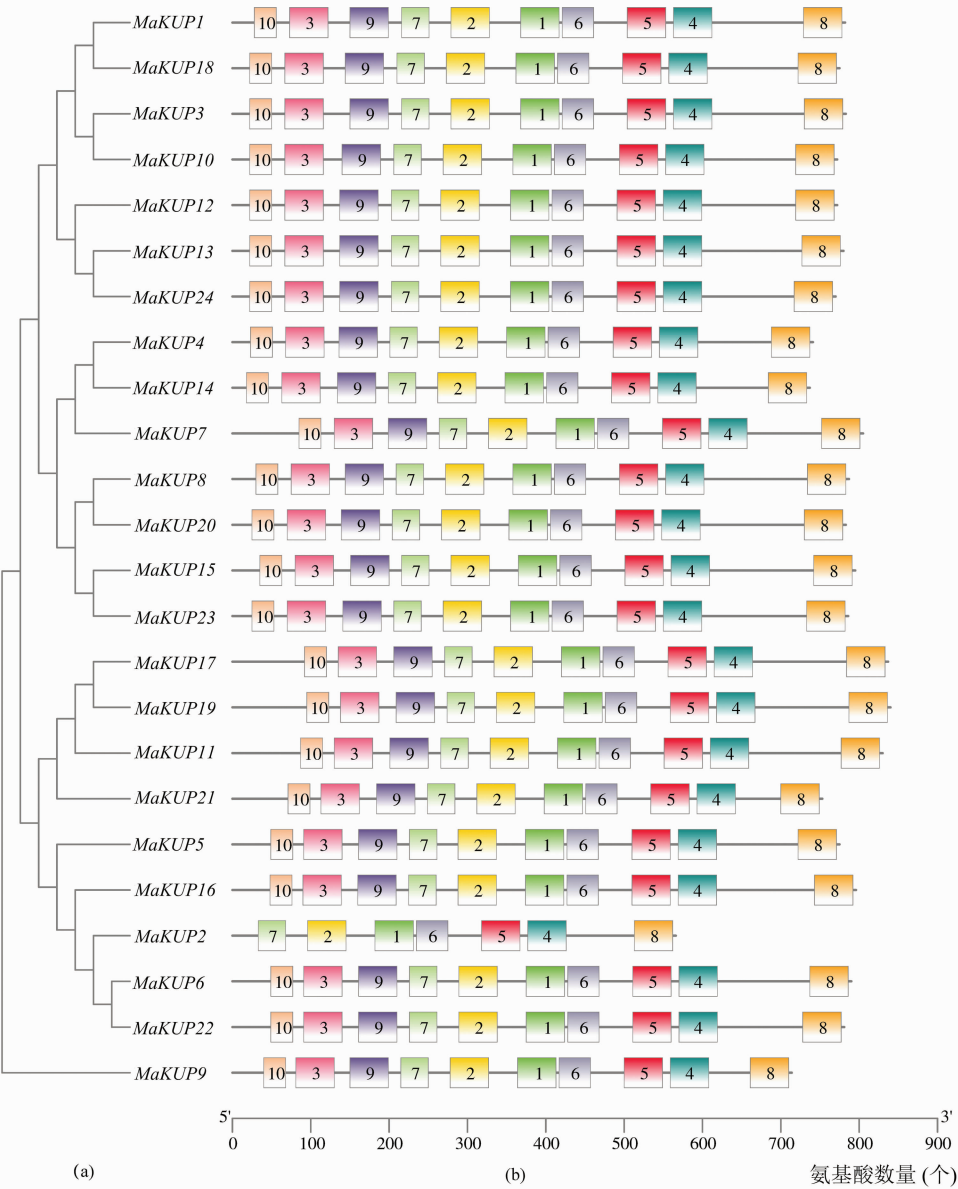


图2 MaKUP 基因家族成员的进化树和保守基序

匀分布在 10 个染色体上,其中 8 个基因存在基因共线性,这可能是由于基因复制产生的。基因复制事件能够导致植物基因组中形成大量的重复基因,而重复基因的存在能够促进基因新功能的进化,增强植物对环境变化的适应性^[18],8 个共线性的基因可能是香蕉适应高钾需求的一种进化机制。进化树和保守基序分析发现 MaKUP 基因家族成员可分为 4 个亚类,除了 *MaKUP2* 以外,都含有 10 个保守基序,这表明 MaKUP 在进化中功能比较保守。

植物的 KUP 基因广泛分布在各个组织和器官中,在钾吸收和转运中起着重要的作用。在水稻中 5 个 KUP 基因 (*OsHAK2*、*OsHAK10*、*OsHAK15*、*OsHAK23* 和 *OsHAK25*) 在 3 个品种的所有组织中都

有表达^[19],在茶树中 *CsHAK3* 在 8 个组织中持续高表达^[12]。本研究中发现 MaKUP 基因家族成员在香蕉的根、叶、不同发育时期和不同采后时期的果实中都有表达,不同成员在不同组织中表达差异较大,其中 8 个 MaKUP 基因家族成员在香蕉果实发育前期高表达,7 个 MaKUP 基因家族成员在采后的香蕉果实中高表达,这表明 MaKUP 基因在果实发育成熟过程中和钾元素的转运中起重要作用,这可能也是香蕉果实钾含量高的主要原因。

在低钾胁迫下植物一方面通过增加根面积提高与土壤的接触面积,另一方面通过激活高亲和钾吸收系统,增加对钾的获取能力^[20]。KUP/HAK/KT 转运体家族成员按照对钾的亲合性可分为高亲

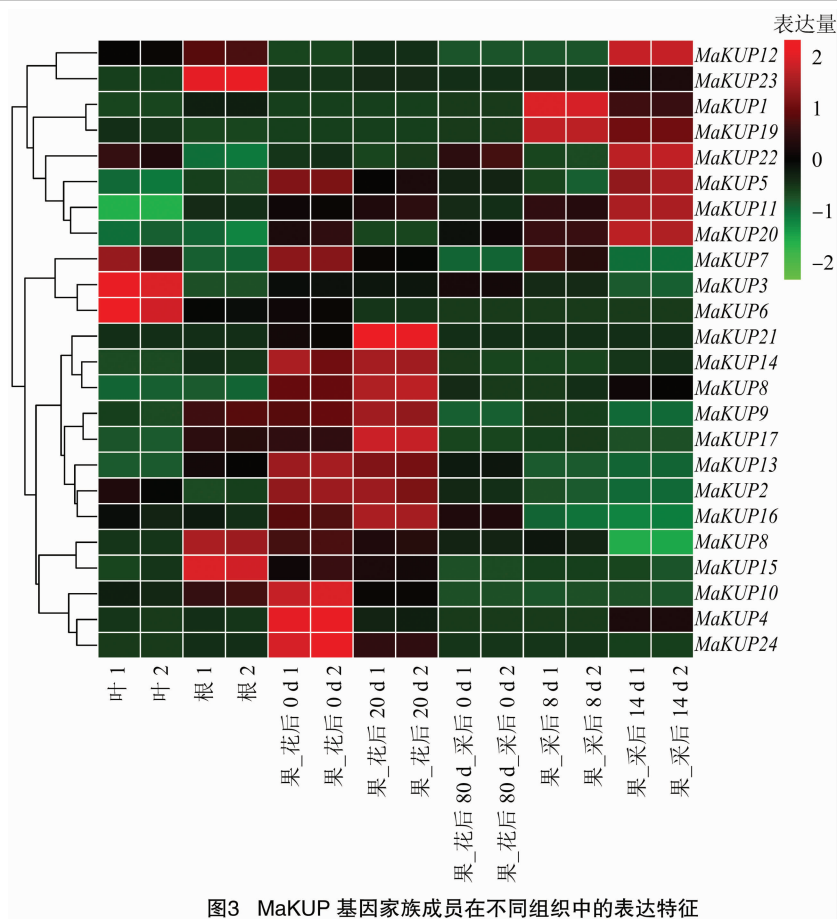


图3 MaKUP 基因家族成员在不同组织中的表达特征

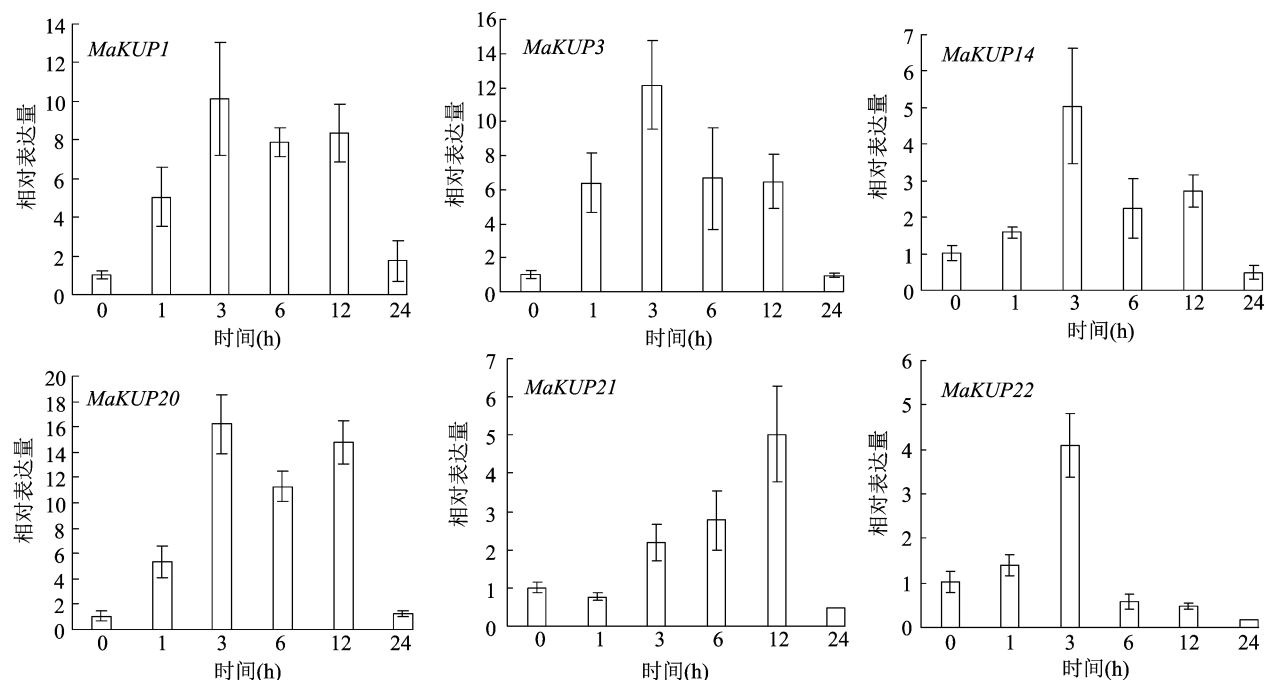


图4 MaKUP 基因家族成员在低钾胁迫下的表达特征

和性钾转运体、低亲和性钾转运体和双亲和性钾转运体 3 类,在植物钾吸收和长距离运输中起着重要

的作用^[2]。AtHAK5 是典型的高亲和性钾转运子,主要定位在拟南芥根部的上皮细胞和中柱中,其表达

受到低钾胁迫的诱导,对根系钾吸收起着重要的作用^[21]。在茶树中的研究发现鉴定的 21 个 KUP 基因家族成员,其中 *CsHAK5*、*CsHAK7*、*CsHAK8*、*CsHAK11*、*CsHAK12*、*CsHAK18*、*CsHAK19*、*CsHAK20* 和 *CsHAK21* 的表达受到低钾胁迫的诱导^[12]。在本研究中 6 个 MaKUP 基因 (*MaKUP1*、*MaKUP3*、*MaKUP14*、*MaKUP20*、*MaKUP21* 和 *MaKUP22*) 受到低钾胁迫的诱导,表明这 6 个 MaKUP 基因可能是高亲和钾转运体,在低钾胁迫下可以通过上调 MaKUP 基因的表达,提高香蕉对钾的吸收能力。KUP 不仅在植物根吸收钾中起着重要的作用,还参与叶片对钾吸收的转运,在桃叶面喷施钾肥后 *PPeKUP1*、*PPeKUP2* 和 *PPeKUP7* 的表达量显著上调^[22],在本研究中 *MaKUP3* 和 *MaKUP6* 在叶片中的表达量明显高于其他组织,表明这 2 个基因可能参与香蕉叶片对钾的吸收。

本研究采用生物信息学方法从香蕉基因组中鉴定出 24 个 MaKUP 基因家族成员,表达分析发现 MaKUP 基因家族成员在香蕉的根、叶和果中均有表达,其中 15 个 MaKUP 基因家族成员在果实发育中高表达,6 个 MaKUP 基因家族成员受到低钾胁迫的诱导,表明 MaKUP 基因在香蕉果实发育和钾吸收中具有重要的作用。

参考文献:

- [1] Wang M, Zheng Q S, Shen Q R, et al. The critical role of potassium in plant stress response [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14 (4): 7370 – 7390.
- [2] Li W H, Xu G H, Alli A, et al. Plant HAK/KUP/KT K⁺ transporters: Function and regulation [J]. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2018, 74: 133 – 141.
- [3] Epstein W, Kim B S. Potassium transport loci in *Escherichia coli* K – 12 [J]. Journal of Bacteriology, 1971, 108 (2): 639 – 644.
- [4] Bañuelos M A, Klein R D, Bowman S J A, et al. A potassium transporter of the yeast *Schwanniomyces occidentalis* homologous to the Kup system of *Escherichia coli* has a high concentrative capacity [J]. The EMBO Journal, 1995, 14 (13): 3021 – 3027.
- [5] Quintero F J, Blatt M R. A new family of K⁺ transporters from *Arabidopsis* that are conserved across phyla [J]. FEBS Letters, 1997, 415 (2): 206 – 211.
- [6] Amrutha R N, Sekhar P N, Varshney R K, et al. Genome – wide analysis and identification of genes related to potassium transporter families in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Science, 2007, 172 (4): 708 – 721.
- [7] Cheng X Y, Liu X D, Mao W W, et al. Genome – wide identification and analysis of HAK/KUP/KT potassium transporters gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19 (12): 3969.
- [8] 晁毛妮, 温青玉, 张晋玉, 等. 大豆 KUP/HAK/KT 钾转运体基因家族的鉴定与表达分析 [J]. 西北植物学报, 2017, 37 (2): 239 – 249.
- [9] Fan K, Mao Z J, Zheng J X, et al. Molecular evolution and expansion of the KUP family in the allopolyploid cotton species *Gossypium hirsutum* and *Gossypium barbadense* [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 545042.
- [10] Feng X M, Wang Y J, Zhang N N, et al. Genome – wide systematic characterization of the HAK/KUP/KT gene family and its expression profile during plant growth and in response to low – K⁺ stress in *Saccharum* [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20 (1): 20.
- [11] Shen C W, Yuan J P. Genome – wide investigation and expression analysis of K⁺ – transport – related gene families in chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) [J]. Biochemical Genetics, 2020, 59 (4): 1 – 27.
- [12] Yang T Y, Lu X, Wang Y, et al. HAK/KUP/KT family potassium transporter genes are involved in potassium deficiency and stress responses in tea plants (*Camellia sinensis* L.): expression and functional analysis [J]. BMC Genomics, 2020, 21 (1): 556.
- [13] Qin Y J, Wu W H, Wang Y. *ZmHAK5* and *ZmHAK1* function in K⁺ uptake and distribution in maize under low K⁺ conditions. [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2019, 61 (6): 691 – 705.
- [14] 饶宝蓉. 香蕉不同基因型间钾素营养效率差异性研究 [D]. 海口: 海南大学, 2010: 20 – 22.
- [15] 陈海强, 杨公明, 梅为云, 等. 不同品种香蕉果实成熟期主要营养与功能成分含量变化 [J]. 广东农业科学, 2014, 41 (22): 24 – 28.
- [16] 杨苞梅, 黄汉森, 黄 强, 等. 钾氮营养对香蕉抽蕾和产量的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2011 (6): 39 – 42.
- [17] Chen C J, Chen H, Zhang Y, et al. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data [J]. Molecular Plant, 2020, 13 (8): 1194 – 1202.
- [18] Panchy N, Lehti – Shiu M, Shiu S. Evolution of gene duplication in plants [J]. Plant Physiology, 2016, 171 (4): 2294 – 2316.
- [19] Gupta M, Qiu X H, Wang L, et al. KT/HAK/KUP potassium transporters gene family and their whole – life cycle expression profile in rice (*Oryza sativa*) [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 280 (5): 437 – 452.
- [20] 陈 光, 高振宇, 徐国华. 植物响应缺钾胁迫的机制及提高钾利用效率的策略 [J]. 植物学报, 2017, 52 (1): 89 – 101.
- [21] Gierth M, Mäser P, Schroeder J I. The potassium transporter *AtHAK5* functions in K⁺ deprivation – induced high – affinity K⁺ uptake and *AKT1* K⁺ channel contribution to K⁺ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots [J]. Plant Physiology, 2005, 137 (3): 1105 – 1114.
- [22] 宋志忠, 许建兰, 张斌斌, 等. 叶面喷施钾肥对霞脆桃果实品质及 KUP 基因表达的影响 [J]. 江苏农业学报, 2018, 34 (5): 1107 – 1112.