

吴胜男,孙 凯,张 海,等. 三裂叶薯 *KUP/HAK/KT* 基因家族的全基因组鉴定和表达模式分析[J]. 江苏农业科学,2023,51(17):52-58.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.17.007

三裂叶薯 *KUP/HAK/KT* 基因家族的全基因组鉴定和表达模式分析

吴胜男,孙 凯,张 海,刘 峰,王 凤

(吉林省农业科学院经济植物研究所,吉林公主岭 136105)

摘要: *KUP/HAK/KT* 是植物中最大的钾转运体家族,在 K^+ 的吸收和运输及生物和非生物胁迫反应中起着关键作用。为了研究三裂叶薯 *lthHAK* 基因家族的功能特征,利用生物信息学方法对三裂叶薯 *lthHAK* 基因家族成员进行全面的生物信息学分析,包括系统进化、基因结构、染色定位、启动子分析、组织特异性和逆境胁迫下的表达模式分析。结果显示,在三裂叶薯中共鉴定出 20 个 *lthHAK* 基因,系统进化关系将其分为 4 个进化簇。染色体定位结果显示,20 个 *lthHAK* 基因不均匀地分布在 12 条染色体上。三裂叶薯基因家族的蛋白质氨基酸数量在 348 ~ 1 862 之间,该家族的蛋白质均被定位到质膜上。基因结构分析结果显示,部分 *lthHAK* 基因存在外显子丢失的情况。启动子分析发现,20 个 *lthHAK* 基因均含有参与生长发育、激素和生物/非生物胁迫的响应原件。三裂叶薯 *lthHAK* 复制分析共发现 5 对大片段复制事件 (*lthHAK1/lthHAK9*、*lthHAK3/lthHAK8*、*lthHAK3/lthHAK19*、*lthHAK4/lthHAK6* 和 *lthHAK8/lthHAK19*) 和 1 对串联复制事件 (*lthHAK16/lthHAK17*)。表达模式分析发现,*lthHAK* 基因在不同组织和逆境胁迫下的表达模式存在差异。研究结果为阐明三裂叶薯 *lthHAK* 基因家族的进化关系及进一步研究三裂叶薯 *lthHAK* 基因的功能特性提供了有价值的信息。

关键词: 三裂叶薯; *KUP/HAK/KT* 基因家族; 系统进化; 逆境胁迫

中图分类号: S531.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2023)17-0052-07

K^+ 是植物细胞中含量最丰富的阳离子,占植物干物质总量的 2% ~ 10%^[1],它参与了植物的许多生理过程,包括跨膜运输、酶激活、阴离子中和、光合作用、渗透调节和气孔运动,从而调节植物的生长发育和胁迫的响应^[2]。植物在长期的进化中形成了高效的 K^+ 运输系统,以确保植物在钾离子水平高度变化的条件下保持最佳生长^[3]。在植物中, K^+ 首先被根部吸收,然后转运到地上部分,并在细胞内被分配到不同的细胞器中^[4], K^+ 跨膜运输主要通过 K^+ 通道和转运体来实现^[5]。因此,对高亲和力钾转运蛋白的功能和表达模式进行研究具有重要意义。

植物中的钾运体可分为 4 个主要的蛋白家族,分别是 *KUP/HAK/KT*、*TRK/HKT*、*KEA* 和 *CHX*^[6],

其中关于 *KUP/HAK/KT* K^+ 转运蛋白家族的相关研究较多,在植物响应高盐胁迫的调控机制中发挥着重要作用^[7]。由于真菌、细菌 *KUP/HAK/KT* 基因序列的相似性,*KUP/HAK/KT* 基因首先在拟南芥中被鉴定出来^[8]。通过系统发育分析可以将 *KUP/HAK/KT* 家族分为 4 类: Cluster I,其中大多数成员参与高亲和力 K^+ 的吸收,如水稻的 *OsHAK1*、谷子的 *SiHAK1*、辣椒的 *CaHAK1* 和葡萄的 *VvKUP1* 均可促进植物器官对 K^+ 的吸收^[9-12]; Cluster II,其成员参与低亲和力的 K^+ 转运,并可以促进植物组织的生长,拟南芥的 *AtKUP4* 可以促进根毛的形成和控制种子大小^[13]; Cluster III,其代表性成员陆地棉的 *GhKT1* 可以促进棉纤维的生长,而 Cluster III 的其他成员可以调节 K^+ 、 Na^+ 和 Rb^+ 的吸收^[14]; Cluster IV,相关研究很少。

甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] 是世界上重要的粮食、饲料和经济作物。我国是世界上最大的甘薯生产国,其总产量约占全球总产量的 60% 左右^[15]。但是,由于甘薯 ($2n = 6x = 90$) 是异源六倍体,因此遗传背景高度复杂^[16]。前人研究结果表明,甘薯近缘二倍体野生种三裂叶薯 (*I. triloba*) 具

收稿日期:2022-10-31

基金项目:吉林省科技发展计划地方科技创新引导项目(编号:20210404013NC)。

作者简介:吴胜男(1993—),男,黑龙江大庆人,硕士,主要从事甘薯遗传育种研究。E-mail:wushengnan666@163.com。

通信作者:王 凤,硕士,研究员,主要从事甘薯遗传育种和栽培技术研究。E-mail:wangfeng3871@163.com。

有抗病虫、抗逆等优良基因,对其进行深入研究可为研究甘薯的遗传改良奠定基础^[17]。但是,目前有关三裂叶薯 *ItbHAK* 基因家族成员的系统发育、基因结构和表达模式的分析尚未见报道。

1 材料与方法

1.1 三裂叶薯 *KUP/HAK/KT* 家族成员的鉴定

三裂叶薯的蛋白质序列、编码序列(CDS)和注释文件通过三裂叶薯基因组网站(<http://sweetpotato.uga.edu/>)获取。通过 *hmmsearch* 应用 *KUP/HAK/KT* 结构域(PF02705)的隐马尔科夫模型为条件对三裂叶薯蛋白质进行搜索,然后用 NCBI - CDD 和 Pfam 数据库验证检索到的蛋白质序列是否含有完整的结构域,去除重复及不完整的序列,得到三裂叶薯 *ItbHAK* 基因家族的蛋白质序列。

1.2 系统发育进化分析

利用水稻(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)、拟南芥(<https://www.arabidopsis.org/>)信息网站下载其 *KUP/HAK/KT* 蛋白序列,用 MEGA 7.0 软件的比邻法(*neighbor-joining method*, NJ)构建系统发育进化树。通过 GSDS 2.0、MEME 分析基因结构和蛋白质保守基序,进一步结合进化树分析结果整合制图。

1.3 启动子顺式作用元件

利用 Perl 提取三裂叶薯 *ItbHAK* 基因上游 1 500 bp 的序列,然后通过 PlantCARE 在线软件,对 *ItbHAK* 基因的顺式作用元件进行分析。

1.4 染色体定位和基因复制事件分析

利用基因组注释信息获取三裂叶薯 *ItbHAK* 基因的位置,通过 MCScanX 比对发现,三裂叶薯基因组具有潜在重复关系的基因对,并用 TbTools 进行可视化。

1.5 表达模式分析

利用三裂叶薯基因组网站数据库获取的转录组数据,分析 *ItbHAK* 基因在不同组织、激素和逆境胁迫下的表达模式,并用 TBtools 进行可视化。

2 结果与分析

2.1 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因家族成员的鉴定

利用 *KUP/HAK/KT* 结构域检索三裂叶薯的蛋白数据,除去冗余及不完整的序列,最终在三裂叶薯基因组中得到 20 条三裂叶薯 *KUP/HAK/KT* 候选蛋白序列。蛋白质的理化特性分析结果显示,最长

的 *ItbHAK9* 含有 1 862 个氨基酸,而最短的 *ItbHAK11* 仅含有 348 个氨基酸,等电点为 6.02 ~ 9.60,平均等电点为 7.98,20 个 *ItbHAK* 蛋白的相对分子量为 39 389.0 ~ 208 828.8 u。亚细胞定位结果显示,三裂叶薯 *ItbHAK* 蛋白都位于细胞质膜上,与 *KUP/HAK/KT* 家族的主要功能(参与 K^+ 转运)一致(表 1)。由图 1 可以看出,*ItbHAK* 蛋白序列均包含 5 ~ 13 个跨膜区。

2.2 *ItbHAK* 家族系统进化树分析和结构域的保守性分析

为了解三裂叶薯 *ItbHAK* 家族成员在进化上的位置及亲缘关系,用 MEGA 7.0 软件中的 NJ 法对三裂叶薯、拟南芥和水稻的 *ItbHAK* 蛋白进行系统进化分析,如图 2 所示,发现三裂叶薯的 *ItbHAK* 家族基因大致分为 4 个进化簇,参照前人对拟南芥、水稻的命名方式,依次命名为 Cluster I、Cluster II、Cluster III、Cluster IV 家族,分别包含 9、7、3、1 个家族成员,其中 Cluster I、Cluster II 的每个家族又可分为 2 个组。三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在各个家族的分布情况与前人在拟南芥、水稻和小麦中的研究结果类似,都表现为 Cluster I、Cluster II 的基因数量远大于 Cluster III、Cluster IV 中的基因数量。

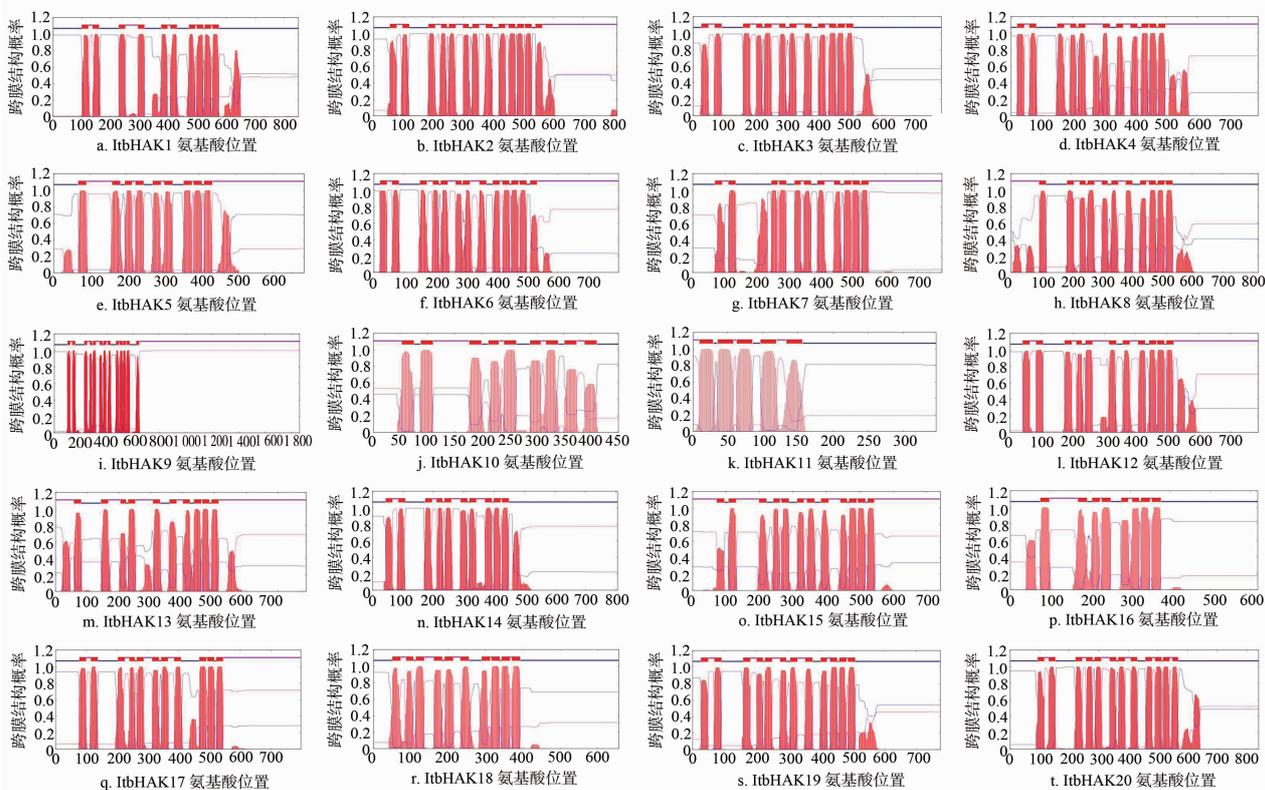
基因的结构决定了基因的表达和功能,图 3 是三裂叶薯 *ItbHAK* 蛋白质保守基序的分析结果,共在三裂叶薯的 *ItbHAK* 基因家族中找到 10 个保守结构域。大部分 *ItbHAK* 家族成员均含有 90% 以上的保守结构域,其中 Cluster III 中的 *ItbHAK10* 仅有 Motif1、Motif2、Motif3、Motif4、Motif5、Motif6 这 6 个保守结构域;*ItbHAK11* 仅有 Motif8、Motif9 和 Motif10 这 3 个保守结构域。三裂叶薯 *ItbHAK* 家族中基因结构的差异较大,其中最长的 *ItbHAK* 基因为 *ItbHAK17*,最短的 *ItbHAK* 基因为 *ItbHAK11*。此外,除 *ItbHAK5*、*ItbHAK9*、*ItbHAK10* 和 *ItbHAK16* 外,所有 *ItbHAK* 基因均含有内含子和外显子。

2.3 启动子顺式作用元件分析

由图 4 可知,11 个调控因子分别参与生长发育、激素和生物/非生物胁迫,其中分布最广的顺式作用元件是光响应元件,其次是核心启动子元件 TATA - box、CAAT - box。对三裂叶薯 *ItbHAK* 启动子的分析发现,所有 *ItbHAK* 基因都含有多个调控植物生长发育的元件(TATA - box 和 CAAT - box)及光响应元件;所有 *ItbHAK* 基因都含有 1 ~ 3 种逆境响应元件,其中包含干旱响应元件、低温响应元件、

表1 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因家族的基因特征

| 基因名称 | 基因序列号 | 染色体 | 物理位置 | | 蛋白质特征 | | | 亚细胞定位 |
|-----------------|-----------------------|-------|------------|------------|---------------|------|--------------|-------|
| | | | 起始位置 | 终止位置 | 蛋白质长度 (aa) | 等电点 | 相对分子量 (u) | |
| <i>ItbHAK1</i> | <i>itb01g02050.t1</i> | Chr01 | 1 318 653 | 1 324 623 | 849 | 6.22 | 94 485.0 | 质膜 |
| <i>ItbHAK2</i> | <i>itb01g28780.t1</i> | Chr01 | 33 141 140 | 33 148 424 | 814 | 8.91 | 90 066.3 | 质膜 |
| <i>ItbHAK3</i> | <i>itb03g00830.t1</i> | Chr03 | 451 527 | 456 965 | 788 | 7.75 | 88 514.7 | 质膜 |
| <i>ItbHAK4</i> | <i>itb03g14800.t1</i> | Chr03 | 14 359 287 | 14 365 087 | 798 | 7.09 | 88 055.9 | 质膜 |
| <i>ItbHAK5</i> | <i>itb04g28090.t1</i> | Chr04 | 31 925 784 | 31 929 918 | 688 | 8.69 | 76 489.6 | 质膜 |
| <i>ItbHAK6</i> | <i>itb05g02160.t1</i> | Chr05 | 1 674 653 | 1 679 763 | 799 | 7.63 | 89 134.2 | 质膜 |
| <i>ItbHAK7</i> | <i>itb07g20850.t1</i> | Chr07 | 25 272 252 | 25 278 617 | 778 | 8.73 | 87 208.9 | 质膜 |
| <i>ItbHAK8</i> | <i>itb08g14860.t1</i> | Chr08 | 16 726 839 | 16 732 508 | 820 | 8.52 | 91 182.8 | 质膜 |
| <i>ItbHAK9</i> | <i>itb09g03840.t1</i> | Chr09 | 2 100 765 | 2 114 641 | 1 862 | 6.02 | 208 828.8 | 质膜 |
| <i>ItbHAK10</i> | <i>itb10g07930.t1</i> | Chr10 | 9 680 242 | 9 686 012 | 452 | 7.61 | 50 659.3 | 质膜 |
| <i>ItbHAK11</i> | <i>itb10g07950.t1</i> | Chr10 | 9 691 291 | 9 692 507 | 348 | 8.15 | 39 389.0 | 质膜 |
| <i>ItbHAK12</i> | <i>itb10g17320.t1</i> | Chr10 | 23 515 394 | 23 521 371 | 789 | 7.68 | 88 321.3 | 质膜 |
| <i>ItbHAK13</i> | <i>itb11g17910.t1</i> | Chr11 | 18 012 765 | 18 018 112 | 789 | 8.28 | 88 037.1 | 质膜 |
| <i>ItbHAK14</i> | <i>itb12g08830.t1</i> | Chr12 | 6 906 804 | 6 920 478 | 806 | 9.60 | 89 718.0 | 质膜 |
| <i>ItbHAK15</i> | <i>itb12g26240.t1</i> | Chr12 | 27 218 447 | 27 222 802 | 741 | 8.76 | 82 147.3 | 质膜 |
| <i>ItbHAK16</i> | <i>itb13g19930.t1</i> | Chr13 | 26 808 381 | 26 811 482 | 619 | 8.41 | 69 932.0 | 质膜 |
| <i>ItbHAK17</i> | <i>itb13g19940.t1</i> | Chr13 | 26 813 709 | 26 821 926 | 797 | 6.64 | 89 402.2 | 质膜 |
| <i>ItbHAK18</i> | <i>itb13g19960.t1</i> | Chr13 | 26 828 646 | 26 831 662 | 657 | 9.27 | 73 754.8 | 质膜 |
| <i>ItbHAK19</i> | <i>itb14g04660.t1</i> | Chr14 | 4 111 452 | 4 115 794 | 775 | 8.44 | 86 760.8 | 质膜 |
| <i>ItbHAK20</i> | <i>itb14g04700.t1</i> | Chr14 | 4 130 659 | 4 135 578 | 841 | 7.13 | 92 097.4 | 质膜 |

图1 三裂叶薯 *ItbHAK* 蛋白的跨膜结构分析

厌氧响应元件、物理伤害响应元件;所有 *ItbHAK* 基因都含有 1~4 种激素响应元件,其中包含茉莉酸甲

酯响应元件、脱落酸响应元件、生长素响应元件、赤霉素响应元件和水杨酸响应元件。

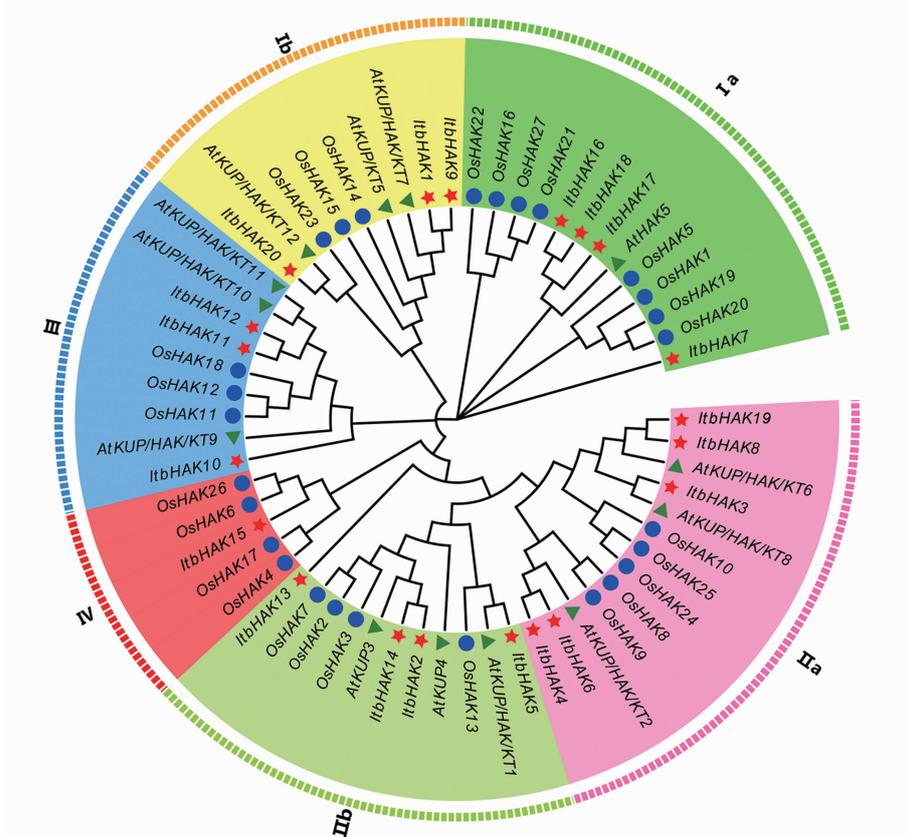


图2 三裂叶薯、水稻和拟南芥 *ItbHAK* 基因家族的系统进化树

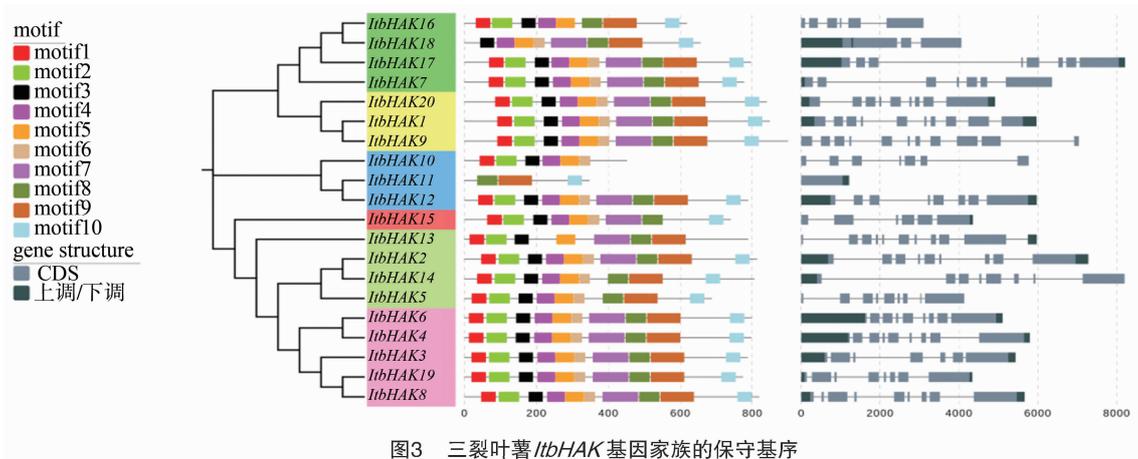


图3 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因家族的保守基序

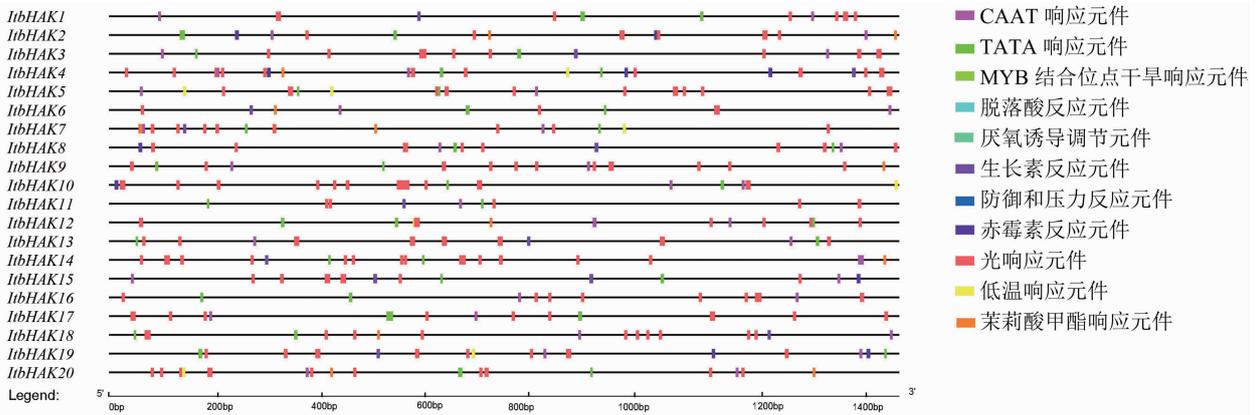
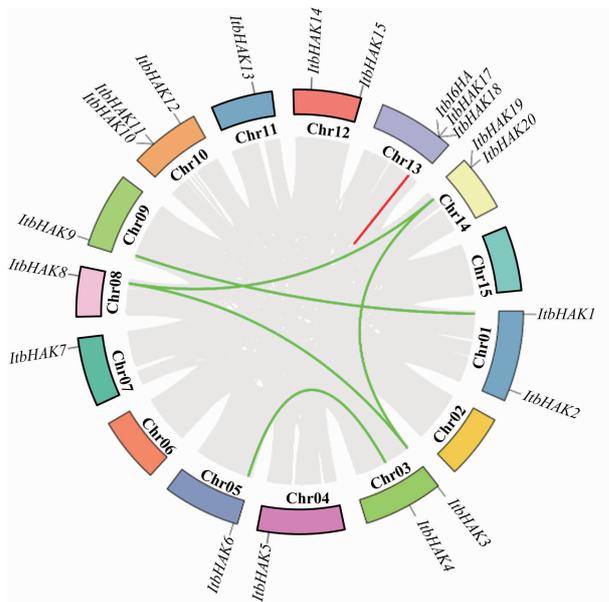
2.4 染色体定位、基因复制分析

为了解析 *ItbHAK* 基因家族在三裂叶薯基因组中的分布情况,用 TBtools 对其进行可视化分析。由图 5 可以看出,20 个 *ItbHAK* 基因不均匀地分布在 12 条染色上。其中,第 10、13 号染色体上各分布了 3 个 *ItbHAK* 基因;第 1、3、12、14 号染色体上各分布了 2 个 *ItbHAK* 基因;第 4 号、5 号、7 号、8 号、9 号和 11 号染色体上各分布了 1 个 *ItbHAK* 基因;第 2 号、6 号和 15 号染色体上没有分布 *ItbHAK* 基因。通过对

三裂叶薯 *ItbHAK* 复制事件的分析,共发现 5 对大片段复制事件 (*ItbHAK1/ItbHAK9*、*ItbHAK3/ItbHAK8*、*ItbHAK3/ItbHAK19*、*ItbHAK4/ItbHAK6* 和 *ItbHAK8/ItbHAK19*) 和 1 对串联复制事件 (*ItbHAK16/ItbHAK17*)。

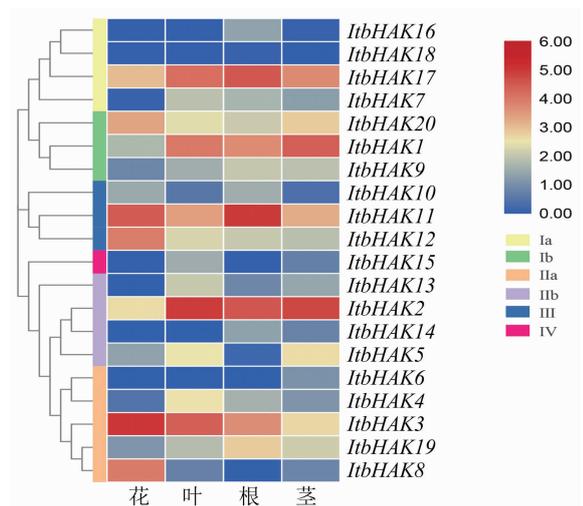
2.5 表达模式分析

为了进一步揭示 *ItbHAK* 基因的潜在作用,利用三裂叶薯 4 个不同组织的转录组数据分析 20 个 *ItbHAK* 基因的组织差异性表达情况。结果如图 6 所

图4 三裂叶薯 *ItbHAK* 启动子的顺式作用元件分析图5 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因的基因定位和基因组内复制基因对

示,其中一部分 *ItbHAKs* 在这 4 个组织中的表达水平相似,而另一部分 *ItbHAKs* 则表现出显著的组织差异性,进一步说明 *ItbHAKs* 在三裂叶薯生长发育中具有功能差异。其中 *ItbHAK17* 在所有组织中都有较高的表达,而 *ItbHAK18* 在所有组织中的表达水平都非常低。此外, *ItbHAK11* 在根中高度表达,表明 *ItbHAK11* 与土壤对 K^+ 的吸收有关。*ItbHAK3* 在花中高度表达,表明 *ItbHAK3* 参与了花的发育。*ItbHAK1* 在三裂叶薯茎中的相对表达量较高,表明该基因可能参与了三裂叶薯体内 K^+ 的长距离运输。值得注意的是, *ItbHAK17*、*ItbHAK1*、*ItbHAK11*、*ItbHAK2* 和 *ItbHAK3* 在所有组织中都保持了相当高的表达量。

为了研究三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在不同激素胁迫下的表达模式,对三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在脱落

图6 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在不同组织中的表达情况

酸、 β -氨基丁酸、6-苄氨基嘌呤、苯并噻二唑、赤霉素、吲哚乙酸和甘露醇胁迫下的转录组数据进行分析,结果见图 7,表明, *ItbHAK2*、*ItbHAK3* 在所有激素胁迫下均有较高的表达量,而 *ItbHAK16*、*ItbHAK18* 在所有激素胁迫下均有较低的表达量。值得注意的是, *ItbHAK7* 在 β -氨基丁酸胁迫下的相对表达量是对照的 56 倍,在苯并噻二唑胁迫下的相对表达量是对照的 5 倍,在甘露醇胁迫下的相对表达量是对照的 3 倍,说明 *ItbHAK7* 对于三裂叶薯应对激素胁迫具有积极作用。*ItbHAK5* 在脱落酸胁迫下的相对表达量是对照的 4 倍,表明 *ItbHAK5* 在三裂叶薯响应脱落酸胁迫的过程中有重要作用。

为了研究三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在逆境胁迫下的表达模式,对三裂叶薯在干旱、冷、热和盐胁迫下的转录组数据进行分析,结果见图 7,在干旱、冷胁迫下,三裂叶薯均有 40% 的 *ItbHAK* 基因相对表达量上调,其中 *ItbHAK4*、*ItbHAK14* 在干旱、冷胁迫下的

- plant roots. The systems involved, their regulation and parallels in other organisms [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171 (9): 688 – 695.
- [4] Gierth M, Mäser P. Potassium transporters in plants – involvement in K^+ acquisition, redistribution and homeostasis [J]. *FEBS Letters*, 2007, 581 (12): 2348 – 2356.
- [5] Song Z Z, Cong Y, Han L, et al. *In silico* analyses of KUP proteins based on grape genomic data [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2011, 30 (6): 728 – 737.
- [6] 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.
- [7] Maathuis F J M. The role of monovalent cation transporters in plant responses to salinity [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (5): 1137 – 1147.
- [8] Santa – María G E, Rubio F, Dubcovsky J, et al. The *HAK1* gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high – affinity potassium transporter [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9 (12): 2281 – 2289.
- [9] Davies C, Shin R, Liu W H, et al. Transporters expressed during grape berry (*Vitis vinifera* L.) development are associated with an increase in berry size and berry potassium accumulation [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (12): 3209 – 3216.
- [10] Horie T, Sugawara M, Okada T, et al. Rice sodium – insensitive potassium transporter, *OsHAK5*, confers increased salt tolerance in tobacco BY2 cells [J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2011, 111 (3): 346 – 356.
- [11] Martínez – Cordero M A, Martínez V, Rubio F. High – affinity K^+ uptake in pepper plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56 (416): 1553 – 1562.
- [12] Zhang H W, Xiao W, Yu W W, et al. Foxtail millet *SiHAK1* excites extreme high – affinity K^+ uptake to maintain K^+ homeostasis under low K^+ or salt stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37 (11): 1533 – 1546.
- [13] Ahn S J, Shin R, Schachtman D P. Expression of *KT/KUP* genes in *Arabidopsis* and the role of root hairs in K^+ uptake [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134 (3): 1135 – 1145.
- [14] Ruan Y L, Llewellyn D J, Furbank R T. The control of single – celled cotton fiber elongation by developmentally reversible gating of plasmodesmata and coordinated expression of sucrose and K^+ transporters and expansin [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13 (1): 47 – 60.
- [15] 王欣, 李强, 曹清河, 等. 中国甘薯产业和种业发展现状与未来展望 [J]. *中国农业科学*, 2021, 54 (3): 483 – 492.
- [16] 马仁罡, 孙健英, 李宗芸. 基于生物信息学的甘薯基因组学等研究进展 [J]. *江苏农业学报*, 2021, 37 (2): 531 – 538.
- [17] 曹清河, 张安, 李鹏, 等. 甘薯近缘野生种的抗病性鉴定与新型种间杂种的获得 [J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10 (2): 224 – 229.
- [18] Grabov A. Plant *KT/KUP/HAK* potassium transporters: single family – multiple functions [J]. *Annals of Botany*, 2007, 99 (6): 1035 – 1041.
- [19] Mäser P, Thomine S, Schroeder J I, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2001, 126 (4): 1646 – 1667.
- [20] 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.
- [21] Zhang Z B, Zhang J W, Chen Y J, et al. Genome – wide analysis and identification of *HAK* potassium transporter gene family in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39 (8): 8465 – 8473.
- [22] Ou W J, Mao X, Huang C, et al. Genome – wide identification and expression analysis of the *KUP* family under abiotic stress in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: 17.
- [23] 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): 1 – 17.
- [24] 李学文, 游西龙, 王艳. 钾离子转运载体 *HAK/KUP/KT* 家族参与植物耐盐性的研究进展 [J]. *植物科学学报*, 2019, 37 (1): 101 – 108.
- [25] 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.
- [26] Yang Z F, Gao Q S, Sun C S, et al. Molecular evolution and functional divergence of *HAK* potassium transporter gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2009, 36 (3): 161 – 172.
- [27] 吴胜男, 杨媛, 李英壮, 等. 小麦 *KUP/HAK/KT* 基因家族的全基因组鉴定、系统进化和表达模式分析 [J]. *西北农业学报*, 2021, 30 (3): 351 – 364.
- [28] 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): 1 – 18.
- [29] Li Y, Peng L R, Xie C Y, et al. Genome – wide identification, characterization, and expression analyses of the *HAK/KUP/KT* potassium transporter gene family reveals their involvement in K^+ deficient and abiotic stress responses in pear rootstock seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, 85 (2): 187 – 198.
- [30] Cai K F, Zeng F R, Wang J M, et al. Identification and characterization of *HAK/KUP/KT* potassium transporter gene family in barley and their expression under abiotic stress [J]. *BMC Genomics*, 2021, 22 (1): 1 – 14.
- [31] Takahashi R, Nishio T, Ichizen N, et al. High – affinity K^+ transporter *PhaHAK5* is expressed only in salt – sensitive reed plants and shows Na^+ permeability under $NaCl$ stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26 (9): 1673 – 1679.
- [32] Ruiz – Lau N, Bojórquez – Quintal E, Benito B, et al. Molecular cloning and functional analysis of a Na^+ – insensitive K^+ transporter of *Capsicum chinense* Jacq [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1980.