

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%<sup>[1]</sup>,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<sup>[2]</sup>。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<sup>[3]</sup>。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<sup>[4]</sup>,  $K^+$  跨膜运输主要通过  $K^+$  通道和转运体来实现<sup>[5]</sup>。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*<sup>[6]</sup>,

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<sup>[7]</sup>。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<sup>[8]</sup>。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<sup>[9–12]</sup>; Cluster II, 其成员参与低亲和力  $K^+$  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<sup>[13]</sup>; 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<sup>[14]</sup>; 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<sup>[15]</sup>。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<sup>[16]</sup>。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<sup>[17]</sup>。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

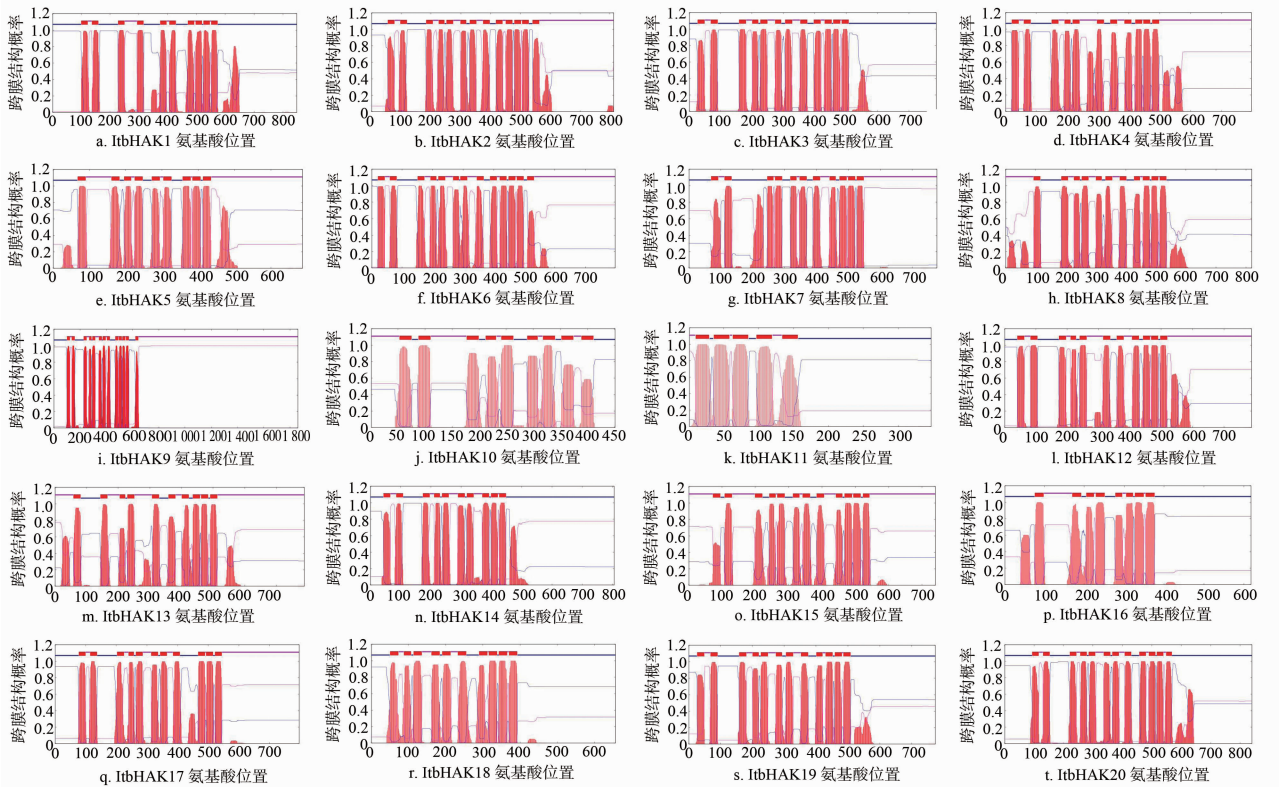
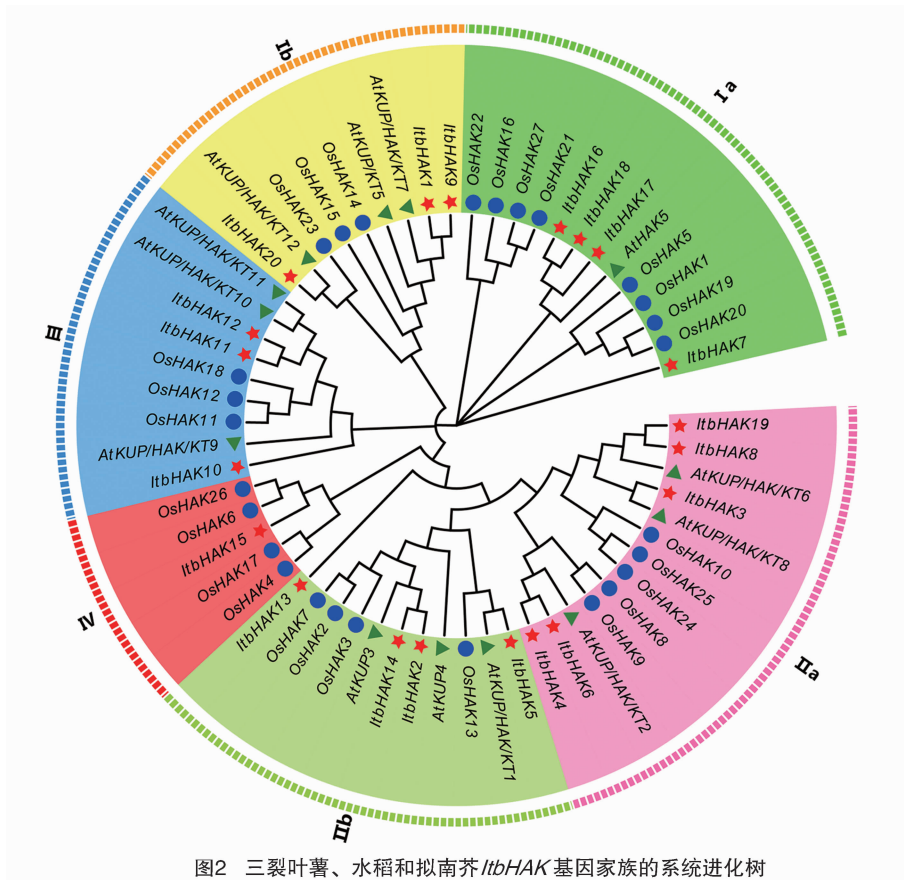
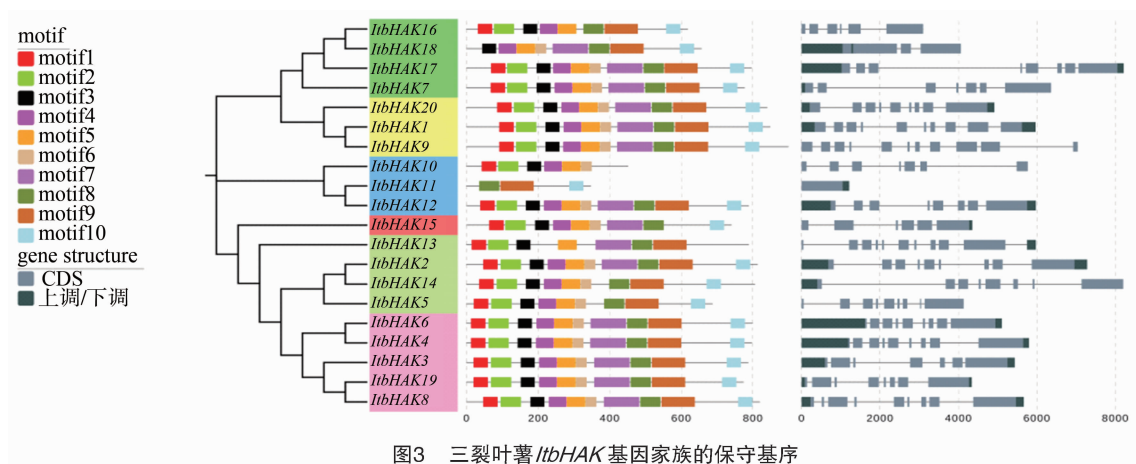


图 1 三裂叶薯 *ItbHAK* 蛋白的跨膜结构分析

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 条染色体上。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



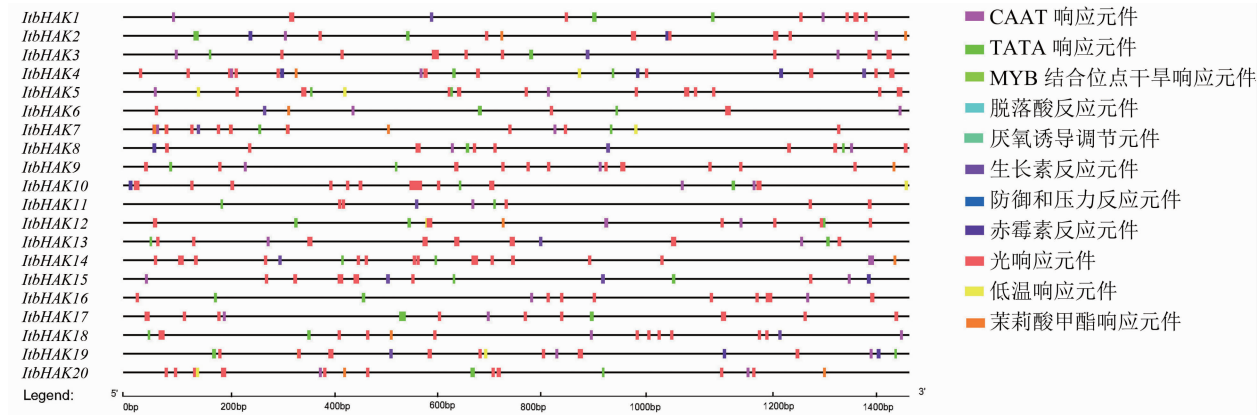


图4 三裂叶薯 *ItbHAK* 启动子的顺式作用元件分析

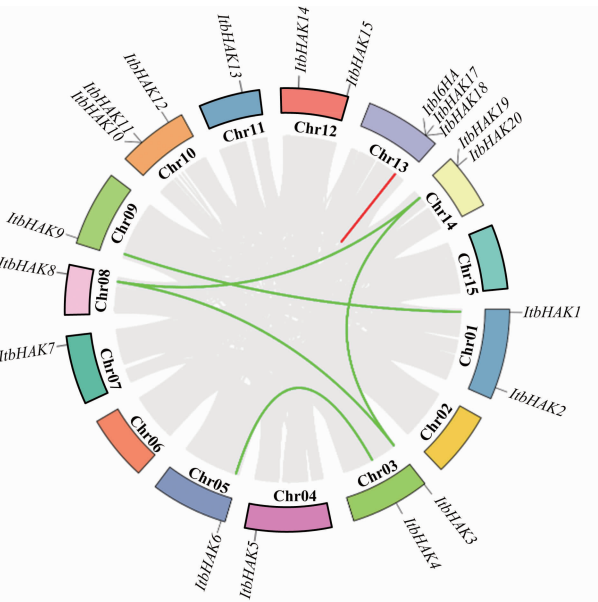


图5 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因的基因定位和基因组内复制基因对

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* 在所有组织中都具有较高的表达,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

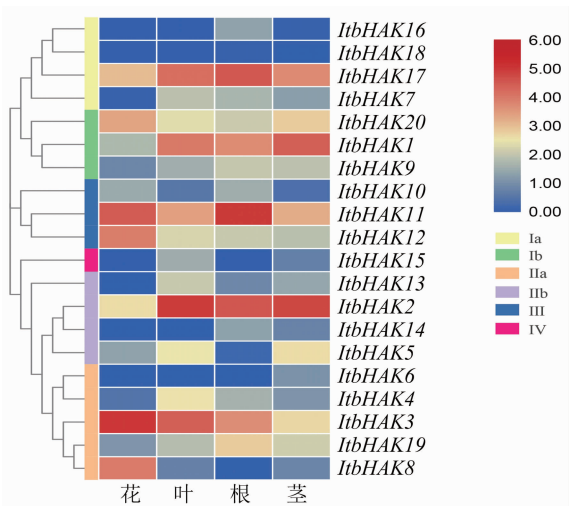
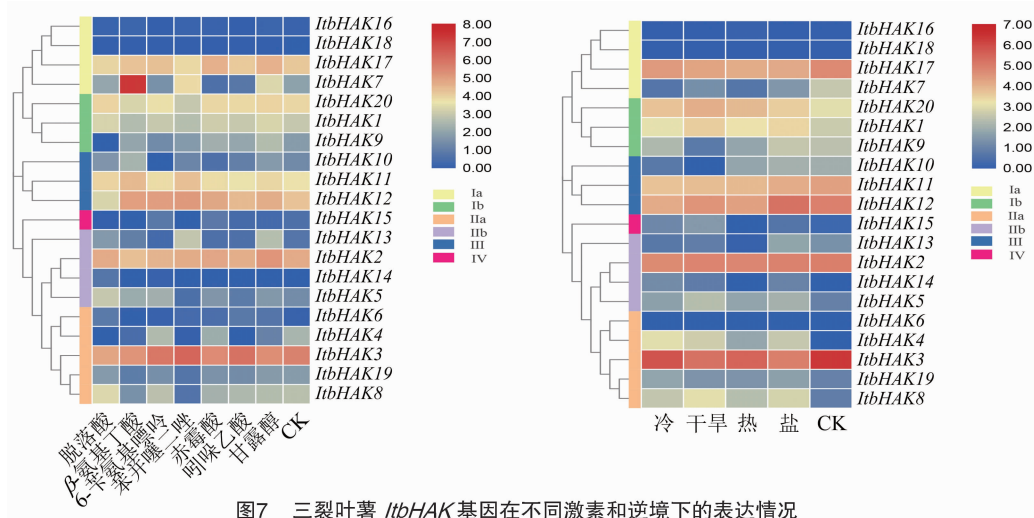


图6 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在不同组织中的表达情况

酸、 $\beta$ -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  $\beta$ -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

图7 三裂叶薯 *ItbHAK* 基因在不同激素和逆境下的表达情况

相对表达量均有显著升高, *ItbHAK5*、*ItbHAK8* 在干旱胁迫下的相对表达量显著提升,而在冷胁迫下的相对表达量升高不明显;在热胁迫下,三裂叶薯有 35% 的 *ItbHAK* 基因相对表达量上调,其中 *ItbHAK4* 相对表达量有明显上调;在盐胁迫下,三裂叶薯有 55% 的 *ItbHAK* 基因相对表达量上调。值得注意的是, *ItbHAK4*、*ItbHAK14* 基因在 4 种逆境胁迫下的相对表达量均表现出显著升高,说明 *ItbHAK4*、*ItbHAK14* 在三裂叶薯响应逆境胁迫的过程中具有积极作用。

### 3 讨论与结论

*KUP/HAK/KT* 基因在植物的生长、发育和对非生物胁迫的响应中发挥着重要作用<sup>[18]</sup>。本研究通过对三裂叶薯全基因组进行筛选,共获得 20 个 *ItbHAK* 基因,其数量与拟南芥(13 个)、大豆(30 个)、玉米(27 个)、木薯(21 个)和甘蔗(30 个)相差不大<sup>[19-23]</sup>。系统进化分析发现,这些 *ItbHAK* 基因与拟南芥、水稻和小麦相似。*ItbHAK* 基因可分为 4 个亚家族,进化分析可以为挖掘基因的潜在功能提供依据。基因结构和基序分布可以为物种和基因之间的进化分析提供一定的依据,同一亚家族的成员具有相似的基序分布模式和相似的基因结构,说明它们可能具有相似的功能。

植物的 *KUP/HAK/KT* 基因广泛分布在各个组织器官中,参与了多种植物的生长发育过程<sup>[24-25]</sup>。本研究利用转录组数据分析 *ItbHAK* 表达模式,发现 *ItbHAK* 基因在大多数组织中都有表达,其中部分基因在特定组织中优先表达。前人研究结果显示,拟南芥、水稻、小麦、木薯中 *KUP/HAK/KT* 基因也呈现组织差异性表达,其在植物发育过程中表现出较强

的调控作用<sup>[26-27]</sup>。例如 *ItbHAK11* 在根中优先表达,这与 *CsHAK4*、*CsHAK5*、*CsHAK19*、*GmHAK30*、*GmHAK04*、*PbHAK2*、*PbHAK3*、*PbHAK4*、*PbHAK12* 的表达情况一致,表明这些基因促进了根系对土壤中  $K^+$  的吸收<sup>[28-29]</sup>。*ItbHAK3* 在花中高度表达,这与 *GmHAK15*<sup>[20]</sup>、*CsHAK16*<sup>[28]</sup> 的表达情况一致,说明这 2 个基因在花的发育中具有积极作用。*ItbHAK1* 在三裂叶薯茎中的表达量较高,这与 *PbHAK5*、*PbHAK10* 的表达情况相似<sup>[29]</sup>,说明这些基因可能参与了植物体内  $K^+$  的长距离运输。

相关研究结果表明,*KUP/HAK/KT* 基因家族成员在植物逆境胁迫下具有积极的调控作用。本研究发现,在盐胁迫下三裂叶薯有 11 个 *ItbHAK* 基因的表达量上调,在其他植物中也发现类似结果,其中大麦中 6 个 *HbHAK* 基因在盐胁迫下表达上调<sup>[30]</sup>,拟南芥中 *AtHAK2*、*AtHAK5*、*AtHAK6*、*AtKUP4*、*AtKUP* 基因可以积极响应盐胁迫<sup>[7]</sup>,芦苇 *PhaHAK2* 在耐盐品系中的转录本显著高于盐敏感品系<sup>[31]</sup>,辣椒 *CcHAK1* 在盐胁迫下可增加对  $K^+$  的吸收能力<sup>[32]</sup>。上述结果说明,*KUP/HAK/KT* 基因家族部分成员在盐胁迫下通过钾转运体促进  $K^+$  的相对积累,从而在抵御盐胁迫中发挥重要作用。

### 参考文献:

- [1] Leigh R A, Wyn J R G. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell[J]. New Phytologist, 1984, 97(1): 1-13.
- [2] 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.
- [3] Nieves - Cordones M, Alemán F, Martínez V, et al.  $K^+$  uptake in

- plant roots. The systems involved, their regulation and parallels in other organisms [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171 (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.