



马铃薯钾素营养研究进展

刘寅笃^{1,2,3,#}, 姚攀锋^{2,#}, 杨志坚^{1,2,3}, 脱军康^{1,2,3}, 毕真真^{1,2,3,*}, 白江平^{1,2,3,*}

¹甘肃农业大学农学院, 兰州730070

²省部共建干旱生境作物学国家重点实验室(甘肃农业大学), 兰州730070

³甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室(甘肃农业大学), 兰州730070

#并列第一作者

*共同通信作者: 毕真真(bizz@gsau.edu.cn)、白江平(baijp@gsau.edu.cn)

摘要: 低钾胁迫对马铃薯的产量及品质影响巨大。本文综述了钾在土壤中的存在形态及生理功能、钾转运机制及相关转运体、马铃薯对钾素的吸收积累与分配、马铃薯耐低钾及钾高效性鉴定时期与方法, 也综述了马铃薯钾素胁迫现状及应对措施、马铃薯的钾转运研究等内容, 以期优化我国马铃薯种植环境及解析马铃薯耐低钾及钾高效性分子机制提供理论依据。

关键词: 马铃薯; 低钾胁迫; 钾素吸收积累及分配; 品种鉴定; 钾转运机制

Research progress of potassium nutrition in potato

LIU Yindu^{1,2,3,#}, YAO Panfeng^{2,#}, YANG Zhijian^{1,2,3}, TUO Junkang^{1,2,3}, BI Zhenzhen^{1,2,3,*},
BAI Jiangping^{1,2,3,*}

¹College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

²State Key Laboratory of Aridland Crop Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

³Gansu Key Laboratory of Crop Improvement & Germplasm Enhancement, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

#Co-first authors

*Co-Corresponding authors: Bi ZZ (bizz@gsau.edu.cn), Bai JP (baijp@gsau.edu.cn)

Abstract: Low potassium stress has a great influence on the yield and quality of potato. This paper reviewed the existing forms and physiological functions of potassium in soil, potassium transport mechanism and related transporters, absorption, accumulation and distribution of potassium by potato, identification period and method of low potassium tolerance and high potassium efficiency in potato, as well as the present situation and countermeasures of potassium stress and the research on potassium transport in potato, in order to provide theoretical basis for optimizing potato planting environment in China and analyzing the molecular mechanism of low potassium tolerance and high potassium efficiency in potato.

Key words: potato (*Solanum tuberosum*); low potassium stress; potassium absorption, accumulation and distribution; variety identification; potassium transport mechanism

收稿 2022-10-20 修定 2023-04-04

资助 国家自然科学基金(31960442)、国家马铃薯产业技术体系(CARS-09-P10)、甘肃省科技计划项目(22JR5RA833、20YF8WA137和22JR5RA835)、甘肃农业大学省级大学生创新创业训练计划项目(S202010733007和S202210733025)和甘肃农业大学公招博士科研启动基金项目(GAU-KYQD-2021-11)。

马铃薯(*Solanum tuberosum*)是世界主粮作物之一,也是重要的食用淀粉、蛋白质和维生素来源,在全球范围内被广泛种植。近年来,随着农业产业结构的调整,马铃薯在粮食作物种植类别层面的影响力逐步扩大,尤其在发展中国家,种植面积逐步上升,其中我国马铃薯播种面积占农作物总播种面积的比例已从2.29% (1995年)逐步上升到2.78% (2020年) (中国统计年鉴2021),且我国马铃薯种植面积及产量在粮食作物中位居第四,同时也可作菜用、加工、饲用等,在保障我国粮食安全及绿色农业可持续发展过程中起到了至关重要的作用(毛培培和赵云云2008)。

马铃薯是典型的喜钾作物(龚成文等2013),尤其在块茎膨大期对钾的需求量较大。而栽培马铃薯品种大多不耐低钾,在钾供应不足的地区低钾胁迫严重影响着马铃薯的产量和品质,但我国耕地总面积的1/5较为缺钾,且加上不合理的种植模式及田间管理措施,土壤中原有的钾素也在逐渐流失(鲁如坤1989),在实际大田生产过程中,则需要施用大量钾肥以获得“高且稳”的产量,我国钾肥施用量从起始34.6万吨(1980年)逐步上升到619.7万吨(2017年),农作物总播种面积却仅上升了12.00% (中国统计年鉴2021),而在单位面积内施用较多钾肥会造成肥料施用不合理的现象,导致钾肥利用效率降低。张福锁等(2008)研究认为我国三大粮食作物的肥料利用率从20世纪80年代起逐渐呈下降趋势,远低于国际水平,同时如此的施肥方式不仅不会增加作物产量,还会破坏土壤与作物系统内的钾循环,使土壤肥力逐渐下降,增加农业生产的成本。

韩新爱等(2007)对28个马铃薯品种(系)耐低钾能力的研究表明,不同马铃薯品种(系)的耐低钾能力不同。其中,‘中农VIII-2’等6个品种(系)在低钾处理下的相对产量(钾素缺乏时产量与正常施钾时产量的百分比)不仅大于95%,被划分为耐低钾能力较强品种(系);其余22个品种(系)的低钾相对产量均小于平均值87%,被划分为耐低钾能力较弱品种(系)。刘芳(2005)对10个马铃薯品种(系)耐低钾能力进行研究发现,耐低钾品种(系)为‘高原七号’,低钾敏感品种(系)为‘大西洋’和‘9201’。鉴

于此,可将耐低钾能力强及钾高效利用马铃薯品种与各个地区的栽培种进行杂交培育新品种,降低低钾环境对于马铃薯产量及品质的不利影响。另外,也可通过基因组学、转录组学及代谢组学等手段快速解析马铃薯耐低钾分子机制及遗传特性,定位耐低钾相关基因,挖掘耐低钾种质资源,这对马铃薯产业发展具有重要的意义。有研究对马铃薯*HAK/KUP/KT*基因家族及*Shaker*基因家族进行了全基因组鉴定与表达模式分析,发现低钾胁迫下绝大多数*StHAKs*基因表达量均明显上调或下调,少量*StShaker*基因在转录水平上有显著变化,该基因可能受转录后水平上调影响马铃薯对钾离子吸收(尹欢等2019;许赛赛等2020)。还有研究表明*St-HAK12*过表达株系能减弱缺钾对植株的不利影响,在植株长势、根长等表型上都显著优于野生型,过表达*StHAK12*可以介导低钾条件下的高亲和转运实现钾离子的吸收从而提高植株对低钾胁迫的耐受性(叶明辉2021),这为转基因技术培育高钾的马铃薯材料提供了理论指导和技术支持。王婉晶(2017)通过研究TOR (target of rapamycin)信号通路与钾离子吸收的关系,发现过表达*StCIPK23*基因可以提高植株对于钾离子的吸收和叶绿素含量,而TOR信号通路可能通过调控*StCIPK23*的功能来调节钾离子吸收,因此可通过对马铃薯中TOR信号通路功能进行研究以提高低钾环境中马铃薯产量。

1 钾的存在形态及生理功能

1.1 钾在土壤中的存在形态

土壤中的钾主要以无机形态存在,按照其对植物的有效程度可分为速效钾(包括水溶性钾、交换性钾)、缓效性钾与相对无效钾。同时,它们之间存在着动态平衡,在一定的条件下可以相互转化,以满足植物对钾的需求。其中速效钾是植物可以快速吸收利用的一类钾,但其含量极少,大约为全钾的1%;缓效钾作为土壤速效钾的主要储备源,是土壤供钾潜力的评价指标,含量占全钾的1%~10%;相对无效钾即矿物态钾,包括钾长石、白云石等原生矿物,其含量占全钾量的90%~98%,但其大多以难溶性状态存在,植物不能直接吸收利用(鲍士旦2000)。此外,也有研究指出有机质与土壤

微生物种群中也含有一定量的钾, 但这类钾很少能被植物利用(Prajapati和Modi 2012)。

由此可见, 含量较少的速效钾与缓效钾决定着土壤钾素肥力水平的高低, 而其中与土壤肥力直接相关的是含量最少的速效钾。有研究表明, 土壤中 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的水溶性钾就可以满足农作物正常的生长发育(Yanai等1996), 但土壤中钾的分布是不均匀的, 农作物根系周围钾的浓度不一定可以满足其正常生长, 因此许多作物易受到低钾胁迫。

1.2 钾在植物中的生理功能

1.2.1 参与酶的活化

在植物体中, 至少有60种酶显示出对钾的依赖性。其中许多酶也同时参与初级代谢物(如糖类和氨基酸)的代谢, 并且植物在缺钾时所表现出症状是受钾调节的多种酶的活性所共同影响的(Evans和Sorger 1966)。细胞中钾的含量决定了可被激活的酶的种类以及酶促反应进行的速率, 且钾对酶活性的直接影响只有在细胞质钾浓度改变时才会发生。因此, 植物为了维持酶促反应的正常进行, 细胞质中的钾会维持在一定浓度。

1.2.2 参与植物光合作用

钾缺乏时会减弱植物的光合作用。一方面, 钾(K^+)是质子穿过类囊体膜的必需抗衡离子, 是建立跨膜质子梯度所必需的。另一方面, K^+ 又通过光合磷酸化驱动ATP合成(Tester和Blatt 1989), 对于叶绿体中的 CO_2 固定和核酮糖二磷酸羧化酶活性(胡文诗等2019)也是必需的。因此, 钾缺乏会降低植物的光合速率。

1.2.3 调节气孔运动

K^+ 通过其在保卫细胞开放和关闭中的功能影响蒸腾速率(Blatt 1988)。据报道, 气孔阻力和叶片 K^+ 浓度之间存在反比关系, 当 K^+ 供应充足时, 气孔阻力变小, K^+ 被泵入气孔周围的保卫室, 细胞内因积聚水而膨胀, 气孔张开并使气体正常出入, 当细胞中的水分缺乏时, K^+ 被泵出气孔周围的保卫室, 气孔精密闭合, 以防止水分流失(Cochrane和Cochrane 2009)。如果 K^+ 供应不足, 则气孔阻力变大, 气孔运动变慢, 气孔关闭用时增加且会闭合不完整, 导致水分流失。因此, 钾缺乏时植物会更容易遭受干旱胁迫。

1.2.4 参与养分运输

在缺钾期间可观察到可溶性糖浓度的增加(Marschner 1995), 这表明光合作用的减弱可能是由于库活性降低或碳未充分结合到蛋白质中而导致的反馈抑制引起的(Kanai等2007)。氮和碳水化合物的组织分配依赖于木质部和韧皮部的长距离运输。此外, 钾会降低木质部导管中的水势, 并为负电荷提供电荷平衡, 从而影响水、有机和无机溶质进入木质部和在木质部中的流动(Ruffy等1981)。钾还参与维持筛管内韧皮部和薄壁细胞之间的pH、电压和渗透梯度, 这对韧皮部的装载和运输是必不可少的(Marschner 1995)。在对番茄(冯璞玉2016)、马铃薯(Haeder等1973)、豆类(Cakmak等1994a)、棉花(Ashley和Goodson 1972)和甘蔗(Hart 1969)在内的多种植物的研究表明, 缺钾的确会抑制糖的转运, 说明植物钾营养状况会对植物体内糖的库源分配有影响。

1.3 缺钾对植物的影响

植物根系能否正常生长受根系周围钾素浓度的制约。在水稻中, 低钾胁迫可以通过抑制根系生长降低植株的根冠比(Cai等2012); 缺钾时也会减弱植物光合作用, 减少光合产物合成及向其他部位运输的效率, 导致植株的生物量降低。在缺钾植物中, 韧皮部的蔗糖装载受到抑制, 导致向根部的转运总量降低, 从而使根部的蔗糖浓度显著降低(Hermans等2006); 在甘蔗中, 钾供应充足时, 20%左右光合产物可在较短时间内从源叶转移到茎秆中, 而钾供应缺乏时, 光合产物的外运速率会显著降低(Hart 1969)。在油菜中, 缺钾会减少角果皮的光合面积, 劣化细胞结构, 增加 CO_2 的传输阻力, 降低光合速率, 从而减少产量(胡文诗等2019)。研究表明, 缺钾时光合产物向生长的根系、嫩芽、发育的叶片及果实中的输送量显著减少, 主要贮存在成熟叶片中(Kanai等2007; Gerardeaux等2009), 从而综合影响整个植物的生长发育(Jung等2009)。另外, 氮与钾之间存在协同调控, 研究表明根系氮和钾吸收关键转运体受同一套蛋白磷酸化机制调控(Liu和Tsai 2003; Ho等2009)。钾缺乏还会影响氮代谢, 缺钾的苜蓿根中, 总氮含量也较低(Li等1998), 这可能是由氮代谢酶对钾的依赖性引起, 也

可能是因为硝酸盐转运受到缺钾的限制, 后来在拟南芥中的研究证明了该原因属于后者: 一些硝酸盐转运蛋白如NRT1.5/NPF7.3同时也会参与钾离子的分配, 这也表明氮与钾之间存在协同调控作用(Drechsler等2015; Li等2017)。

2 钾转运机制及相关转运体

植物需要从根部吸收土壤中的钾素并转运到植物体中, 然后以适合不同细胞的浓度跨膜运输到不同细胞中。钾的跨膜运输可以通过钾离子通道利用膜电位差沿其电化学梯度进行运输, 也可以通过钾离子转运蛋白转运。按钾离子吸收机制的不同, 钾转运系统可被分为两类: (1)高亲和转运系统(high-affinity transport system, HATS), 通过耦合 H^+ 和ATP的水解运动来促进 K^+ 热力学主动运输(Cheeseman等1980), 该转运系统逆电化学梯度进行转运; (2)低亲和转运系统(low-affinity transport system, LATS), 主要在外界 K^+ 浓度较高的环境(通常高于 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)中借助离子通道运输 K^+ (Epstein等1963), 该转运系统特点为 K^+ 的进入耦合 H^+ 的流出以实现电荷平衡。

目前主要有KUP/HAK/KT家族、HKT/TRK家族、CHX家族和KEA家族等转运蛋白参与HATS介导的 K^+ 内流, 这些转运蛋白介导的 K^+ 内流是逆浓度梯度进行的(Rodríguez-Navarro 2000), 其中最早被报道、数目最多且功能丰富的为KUP/HAK/KT家族, 其主要作用是介导植物中 K^+ 的吸收转运与根部生长素的运输、参与生长发育、维持 K^+ 与 Na^+ 平衡及 K^+/H^+ 共转运(Anne-Aliénor等2014; 柴薇薇等2019)。目前, 在拟南芥、水稻、大麦和桃树中, 分别已有13、27、5、17个KUP/HAK/KT钾转运体被预测(Wang和Wu 2013; Song等2015a, b; 韩敏2015)。高等植物中编码 K^+ 通道蛋白的基因主要是Shaker家族、TPK/KCO家族和CNGCs (cyclic-nucleotide gated channels)家族(Lebaudy等2007)。

3 马铃薯钾素胁迫现状

马铃薯为茄科茄属一年生草本作物, 选育新品种等方面通常利用实生子进行有性繁殖, 大田生产常利用块茎进行无性繁殖。

马铃薯正常生长发育需要大量的钾素, 钾素对于马铃薯的新陈代谢功能至关重要(苟久兰等2009), 适当的增加钾素浓度可提高马铃薯幼苗的净光合速率, 增加气孔导度, 提高生育后期叶片的光合效率与叶绿素含量并促进块茎中糖向淀粉的转化, 控制细胞渗透势, 保持水分平衡(谭雪莲2009; 赵阳2019)。研究表明, 钾素缺乏时, 一方面会降低马铃薯植株的生长发育速度, 影响根系获取营养物质, 导致病虫害率提高, 块茎产量显著下降; 另一方面也会造成块茎中的蛋白及纤维素等含量减少, 降低块茎品质(穆俊祥等2009)。在实际生产中, 马铃薯受到低钾胁迫的原因可以分为自然因素和人为因素。自然因素主要有一些地区土壤肥力低, 可直接吸收的钾含量不足、分布不均等。人为因素主要表现在栽培管理技术不到位、施肥不合理科学(包括施用底肥以及在后期块茎膨大期多追钾肥等)、农民缺乏一些基础栽培意识等。另外, 不同马铃薯品种的耐低钾能力相差甚远(邹春琴等2002; 刘芳2005; 韩新爱等2007), 在种植时应该尽量选择耐低钾及钾高效性马铃薯品种。

4 马铃薯对土壤中钾素的吸收积累、分配及转运

4.1 马铃薯对土壤中钾素的吸收积累及分配

一般来说, 钾效率的研究主要集中在钾吸收或利用效率上, 这对于选择钾高效作物是必不可少的(Bilal等2019), 并且钾的积累与再分配能力都是评估作物钾效率的重要参数(Ji等2017)。而钾向不同器官的转运和维持细胞溶质钾浓度在最佳范围内的更大能力是钾利用效率的主要机制(Rengel和Damon 2008)。马铃薯光合作用的主要同化产物蔗糖通过韧皮部从地上部运输到块茎, 然后在块茎中分解成己糖, 提供细胞分裂和贮藏块茎膨胀所需的能量和碳骨架, 同时钾作为韧皮部导管中最丰富的无机阳离子, 在平衡韧皮部中的移动阴离子方面具有额外的功能(Zorb等2014)。Deng等(2021)研究表明, 韧皮部的钾含量高于叶和根。因此, 干物质向块茎的分配会因缺钾而显著减少, 最终降低产量(Jenkins和Mahmood 2003)。

目前关于马铃薯对钾素的吸收及积累, 主要

有以下几种不同的观点: (1)马铃薯全生育期的钾素吸收速率在叶片与块茎中呈单峰趋势变化(先升高后下降), 在茎中呈双峰趋势变化(升高—降低—升高—降低), 且茎中钾素浓度显著低于叶片与块茎(曹先维等2013); (2)马铃薯全生育期的钾素吸收速率在各器官都呈双峰趋势变化, 峰值分别出现在块茎增长初期和淀粉积累期, 且以淀粉积累期吸收速率为最高(刘克礼等2003); (3)马铃薯全生育期各器官的钾素吸收速率均呈单峰趋势变化, 叶片与块茎中的钾素浓度始终低于地上茎, 且块茎和叶片的钾素浓度差异较小(盛晋华等2003)。

关于马铃薯对钾素吸收之后的分配, 主要有以下结论: 钾素从根部被吸收至植株之后, 首先在叶片中进行分配, 分配率达到最高, 为70%, 其次是地上茎, 为30%; 然后随着马铃薯的生长发育, 块茎开始形成, 钾素的分配率也随之向块茎转移; 到最终块茎形成、淀粉积累完成时, 钾素在块茎中的分配率达到最大, 为80% (曹先维等2013; 张吉立等2013)。可见, 在整个生育期中, 钾素在植株茎叶中的分配呈下降趋势, 而块茎中的钾素含量逐渐升高。

综上, 钾分配比例对钾的高效利用至关重要, 为提高钾素利用率, 减少肥料投入, 后期应重点研究如何提高钾素在马铃薯块茎中的分配比例。

4.2 马铃薯的钾转运研究

近年来, 马铃薯钾转运相关基因的研究已取得一定进展, 这些基因主要参与如渗透调节、糖的共转运和光合作用等在内的多种生理过程(Tsay等2011)。不同钾素浓度下马铃薯钾转运体基因表达量的高低, 可间接反映出适宜马铃薯生长的钾浓度, 在该浓度下钾素的利用效率较高。钾素浓度为 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, *KUP6*与*KUP7*基因表达量最高, 且与其他处理(10.00 、 0.10 和 $0.01\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)有显著差异(张子义等2018; 赵阳2019)。钾离子转运体基因*StKUP12*的表达受钾浓度影响, 该基因在马铃薯植株各部位均有表达, 且该转运体可吸收外界 K^{+} (黄凤君等2020)。在拟南芥中, *LKSI*基因编码的蛋白激酶CIPK23正向调控根细胞钾离子通道AKT1, 通过过量表达*LKSI*、*CBL1/9*基因可增强AKT1的活性, 显著提高拟南芥植株对低钾胁迫的

耐受性(Xu等2006)。同时, *AtCIPK23*基因的过量表达可增强马铃薯植株对低钾胁迫的耐受性, 显著缓解低钾胁迫对于马铃薯产量及品质的不利影响; 并且*AtCIPK23*基因还提高了转基因马铃薯植株钾利用效率, 其在低钾胁迫下生物量增加、含钾量增加、钾吸收效率增加(王余明2011; 李佳2010)。此外, 在低钾条件下, 过量表达*AtCIPK23*能提高马铃薯试管薯的结薯能力以及马铃薯植株与块茎中含钾量, 这可能是由于高的钾含量提高了转基因株系蔗糖的转运能力及蔗糖转化为淀粉的能力(张烨2012)。Ahn等(2011)发现TOR蛋白激酶信号可能在调节植物无机养分的同化和代谢中具有潜在作用, 而后期则有研究表明TOR可以抑制马铃薯对 K^{+} 的吸收, 过量表达*StCIPK23*可以增强马铃薯对TOR的抗性, 从而使马铃薯增加对 K^{+} 的吸收(Deng等2020)。

目前, 虽然对马铃薯钾转运体相关基因已有大量报道, 但是其具体功能和分子机制仍不清楚, 仍需进一步研究。

5 马铃薯品种耐低钾及钾高效性评价、鉴定时期与及方法

5.1 马铃薯品种耐低钾及钾高效性评价

截至目前, 对于马铃薯耐低钾及钾高效性评价的报道较少, 且对耐低钾及钾高效型品种的分级也没有统一的规定。Graham (2001)、邹春琴等(2002)认为, 在较低土壤钾素条件下仍能获得较高产量的基因型可被划分为钾营养高效型品种。关于作物耐低钾能力的评价, 吕世华等(1996)认为, 可以以该品种在正常钾处理下产量与低钾处理下产量之差的大小来反映该品种的耐低钾能力。

有研究表明, 块茎产量可作为评价马铃薯钾素利用效率的首选指标(罗兰等2021)。韩新爱等(2007)对28个马铃薯品种(系)进行低钾处理发现, 低钾胁迫可显著降低块茎产量, 并依据不同分类标准将所试马铃薯品种(系)分为4类(表1); 罗兰等(2021)通过对20份西南地区代表性马铃薯材料进行不同钾浓度处理, 根据钾素营养效率可将供试材料分为4类(表1); 同时在低钾处理下有10个品种(系)产量下降, 这与韩新爱等(2007)的结论基本一

表1 马铃薯品种(系)类型分类
Table 1 Classification of potato cultivar(line) types

分类标准	类型	品种(系)名称	参考文献
低钾处理下该品种(系)产量与供试品种(系)产量平均值关系	钾高效品种(系)	N6-22、‘中农VIII-1’、‘J-阿坝’、‘疫红皮’、971-12、‘中农VIII-3’	韩新爱等2007
	钾低效品系	3-4-2、U2、901-1-26、9201-1、97-6	
	耐低钾品种(系)	‘中农VIII-2’、‘高原七号’、‘米拉’、901-1-26、‘疫红皮’、‘川芋5号’	
不同钾处理下块茎相对产量关系	钾敏感品种(系)	‘台湾红’、‘西薯2号’、3-4-2、‘川芋4号’、3-13、‘川芋39’、U2、‘中农VIII-1’、3-17、‘南塔湖’、‘凉薯97’、9201-1、‘中农VIII-3’、‘大西洋’、‘J-阿坝’、‘合作88’、‘J-大白’、97-6、‘川芋早’、U1、971-12、N6-22	刘芳2005
	耐低钾能力较强品种	‘高原七号’	
	耐低钾能力较弱品种(系)	9201、‘大西洋’	
不同钾处理下植株生理指标关系	耐低钾能力较强品种	‘东农310’	史佳文等2019
	耐低钾能力较弱品种	‘中薯5号’、‘延薯4号’	
	双高效型品种(系)	‘黔芋6号’、378711.7	
不同钾处理下块茎产量关系	双低效型品系	08CA0710、09307-830	罗兰等2021
	高钾高效型品种	‘米拉’、‘中薯19号’	
	低钾高效型品种	‘华渝5号’、‘郑薯5号’	
	双高效型品种(系)	‘黔芋6号’、318711.7、‘川芋117’	
	双低效型品种(系)	08CA0710、09307-830、B20-7、‘凉薯2号’	
	高钾高效型品种(系)	‘米拉’、‘中薯19号’、S03-0452、S21、049565、‘恩薯78-11’、2014X3-1、‘安龙5号’、‘早大白’	
	低钾高效型品种(系)	C19、‘丽薯6号’、‘华渝5号’、‘郑薯5号’	

致。Deng等(2021)对20个西南地区马铃薯品种(系)进行不同钾浓度处理, 根据产量对其进行聚类分析将供试品种(系)分为4类(表1); 同时, 根据该研究结果可将低钾产量与相对产量作为筛选钾高效利用基因型的适宜标准。除块茎产量, 也可通过组培苗的生长指标对马铃薯耐低钾能力进行评价, 刘芳(2005)对10个马铃薯品种(系)的表型及生理生化指标进行测定分析, 结果表明, ‘高原七号’可被划分为耐低钾能力较强品种, 9201和‘大西洋’可被划分为耐低钾能力较弱品种(系) (表1)。史佳文等(2019)在低钾条件下对3个马铃薯品种苗期的块茎钾含量及相关生理特性进行研究, 结果表明, ‘中薯5号’与‘延薯4号’的钾素含量远低于‘东农310’, 且在缺钾状态下, 根系活力及相关酶活性逐渐成为了限制块茎钾素含量的因素。综上, 筛选耐低钾或钾高效型基因型品种时, 时期与评价方法不同, 结

果也会有所不同。因此在后期的研究过程中, 首先要解决的问题是能否建立一套科学有效且统一的种质资源筛选标准, 这显得至关重要。

5.2 马铃薯品种耐低钾及钾高效性鉴定时期及方法

前期虽有很多学者对作物的钾利用效率进行了研究, 但均未采用统一的鉴定与评价方法, 因此结论大相径庭(Clark和Duncan 1991)。现阶段对植物耐低钾性评价的时期主要有苗期(权月伟等2011; 徐顺莉等2013; 陈菁和王兴2014; 李晓云等2014; 徐丽娟等2015; 张正社等2017; 罗曦等2019; 唐海浪等2022)、成熟期(韩新爱等2007; 罗兰等2021)、以及苗期与成熟期相结合(刘翠霞2006)、全生育期(万凯旋2020)。选择苗期或生长前期的性状作为研究指标, 一方面是因为大多数植物品种的耐低钾能力在整个生育期比较稳定(徐顺莉等2013), 另一方面是因为苗期相对全生育期试验时间短、

试验规模小, 更为简便可行(张正社等2017), 通过在苗期进行低钾胁迫可初步筛选到一些耐低钾的材料, 缩小了筛选范围, 减少了后期筛选的工作, 但是还需要产量等相关指标的验证(陈菁和王兴2014)。选择成熟期的性状作为研究指标, 是因为产量性状是作物生产最终结果的体现, 结果更加全面直观、具有说服力(罗兰等2021)。而马铃薯在生育后期的块茎膨大期对钾的需求量很大, 且产量是马铃薯最终生产结果的体现, 因此应选择全生育期的多个代表性性状对不同马铃薯品种耐低钾性进行评价, 这对马铃薯的耐低钾性评价具有重要的指导意义。现阶段对植物耐低钾能力进行鉴定的方法多是基于测定的表型指标, 主要有以下三种。

(1)综合指数鉴定法: 利用表型性状(株高、根长、地上部鲜重、地上部干重、苗长等, 多为苗期性状)的综合指数进行鉴定。将所研究的水稻品种分为了4个等级: ①耐低钾品种, 植株正常生长、叶片基本无褐斑; ②较耐低钾品种, 植株生长基本正常, 但基部叶片出现少量褐斑, 叶尖黄枯, 但不影响株高、根长等性状; ③较不耐低钾品种, 植株生长受到限制, 基部叶片褐斑明显增多, 叶尖略呈赤褐色, 株高变矮; ④不耐低钾品种, 植株生长严重受限, 矮小细弱, 叶片出现较多褐斑, 下部叶片枯黄或枯死(罗曦等2019; 唐海浪等2022)。

(2)生理生化指标鉴定法: 通过测定植物缺钾时的一些生理生化指标, 如可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、丙二醛含量、超氧化物歧化酶活性等来直接反应植物的耐低钾能力。该方法操作简单, 已经广泛应用于马铃薯、小麦、大豆、切花菊、谷子、玉米等植物耐低钾能力鉴定(刘芳2005; 权月伟等2011; 徐顺莉等2013; 李晓云等2014; 张婷婷2015; 万凯旋2020)。

(3)主成分及综合 D 值综合鉴定法: 通过对农艺性状、产量、钾浓度、钾积累量、钾利用效率等全生育期性状进行主成分分析及综合 D 值分析, 获得各供试材料耐低钾性的综合评价, 最终鉴定出耐低钾品种, 相对于综合指数鉴定法及生理生化指标鉴定法, 该方法更为全面、可靠(李晓云等2014; 张正社等2017)。

因此, 在之后的植物耐低钾品种筛选过程中, 为了得到更为准确且可靠的结果, 应根据植物种类特性选择全生育期的代表性性状进行主成分分析与综合 D 值分析, 最终依据综合评价对耐低钾品种进行筛选及鉴定。

6 马铃薯钾素缺乏应对措施

在实际生产过程中, 往往都会通过施用钾肥来弥补土壤钾素的不足。研究表明, 在合理的范围内增施钾肥会提高马铃薯的商品薯率、块茎产量、淀粉含量, 并获得优质的马铃薯淀粉。同时, 与不施用钾肥相比, 适量施用钾肥一方面可通过上调表达光合作用相关基因促进光合作用和同化产物的合成, 另一方面通过降低脂质过氧化, 维持细胞内氧化还原稳态, 并抑制ABA信号, 延缓叶片衰老, 从而促进马铃薯植株生长, 提高块茎产量(张炜2019)。也有研究表明, 在施用同等氮肥与磷肥的情况下, 施用较高量钾肥可显著提高中大薯与中薯的比例(Chaudhari等2004)。足量且科学的钾肥施用是保证马铃薯正常生长的先决条件, 且在马铃薯栽培过程中合理增施钾肥可以增强其抗旱能力、抗低温能力、抗倒伏能力、提高块茎产量、极大改善块茎品质(Adhikari和Rana 2018; Zhang等2018; 汤立阳2018; Bishal和Devashish 2019; 杨昕宇等2019)。同时, 还可根据我国不同地区土壤特性选择种植不同耐低钾及钾高效型马铃薯品种以从根本上解决土壤钾素缺乏问题, 在我国西南混作区, 如四川、贵州、云南等省份, 可于缺钾土壤上种植C19、‘梨树6号’、‘华玉5号’、‘郑薯5号’及‘华渝5号’等低钾高效型品种(系)(罗兰等2021; Deng等2021); 在我国西北地区, 如青海省, 可在缺钾土壤上种植耐低钾品种‘高原七号’(韩新爱等2007); 在我国北方一作区, 如黑龙江、吉林等省份, 可在缺钾土壤上种植耐低钾品种‘东农310’(史佳文等2019); 此外, 加强田间栽培管理技术也可间接解决钾素缺乏问题, 以甘肃白银地区为例, 除常规的田间管理措施, 施肥主要以基肥为主, 追肥为辅, 其中基肥在起垄前配合深翻耙耱一次性施入, 追肥讲究少量多次, 较为重要的有, 花期追施钾肥并培土以保证养分有效吸收、块茎膨大期追施钾肥以保证块

茎中营养物质的积累(刘玉荣2022), 最终大幅提高钾肥利用率, 避免养分流失, 以间接解决土壤钾素缺乏问题。

7 马铃薯钾素营养研究展望

低钾胁迫严重影响着我国缺钾地区马铃薯的实际生产, 提高马铃薯耐低钾能力及钾高效性, 将从根本上解决钾素缺乏问题, 进而提高马铃薯产量及品质。目前, 对于马铃薯耐低钾及钾高效性品种(系)鉴定尚没有统一的评价体系, 后续还需进行标准评价体系的建立。钾离子转运体相关基因挖掘与功能验证方面的研究也有一定进展, 但为构建完整的钾离子高效吸收与转运调控网络, 解析马铃薯耐低钾及钾高效利用的分子机制还需进一步的探索与研究。马铃薯基因组测序的完成也为分离鉴定马铃薯耐低钾及钾高效利用关键基因奠定了一定的基础。此外, 随着基因编辑技术的逐渐成熟, 选育耐低钾及钾高效利用四倍体栽培种也成为了可能。通过筛选耐低钾及钾高效利用型马铃薯品种, 并对其响应低钾胁迫的分子机制进行解析, 将传统育种与生物技术育种相结合, 创制钾高效的新品种, 将从根本上改善我国缺钾地区马铃薯大田生产现状。

参考文献(References)

- Adhikari RC, Rana MK (2018). Effect of irrigation and potash levels on growth and yield of potato. *J Agric Environ*, 18: 106–114
- Ahn CS, Han J, Lee H, et al (2011). The PP2A regulatory subunit Tap46, a component of the TOR signaling pathway, modulates growth and metabolism in plants. *Plant Cell*, 23 (1): 185–209
- Ashley DA, Goodson RD (1972). Effect of time and plant K status on ^{14}C -labeled photosynthate movement in cotton. *Crop Sci*, 12: 686–690
- Bao SD (2000). *Soil and Agriculture Chemistry Analysis*. 3rd ed. Beijing: China Agricultural Press, 495 (in Chinese) [鲍士旦(2000). 土壤农化分析. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 495]
- Bilal HM, Aziz T, Maqsood MA, et al (2019). Grain phosphorus and phytate contents of wheat genotypes released during last 6 decades and categorization of selected genotypes for phosphorus use efficiency. *Arch Agron Soil Sci*, 65 (6): 727–740
- Bishal B, Devashish B (2019). Potassium fertilization in potato. *Int J Appl Sci Biotechnol*, 7 (2): 153–160
- Blatt MR (1988). Potassium-dependent, bipolar gating of K^+ channels in guard cells. *J Membrane Biol*, 102 (3): 235–246
- Cai J, Chen L, Qu H, et al (2012). Alteration of nutrient allocation and transporter genes expression in rice under N, P, K, and Mg deficiencies. *Acta Physiol Plant*, 34 (3): 939–946
- Cakmak I, Hengeler S, Marschner H (1994). Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J Exp Bot*, 45 (278): 1251–1257
- Cao XW, Tang DF, Chen H, et al (2013). Potassium absorption, accumulation and distribution characteristics of potato in winter. *Chin J Trop Crops*, 34 (1): 33–36 (in Chinese with English abstract) [曹先维, 汤丹峰, 陈洪等 (2013). 高产冬种马铃薯的钾素吸收、积累、分配特征研究. 热带作物学报, 34 (1): 33–36]
- Chai WW, Wang WY, Cui YN, et al (2019). Research progress of function on KUP/HAK/KT family in plants. *Plant Physiol J*, 55 (12): 1747–1761 (in Chinese with English abstract) [柴薇薇, 王文颖, 崔彦农等(2019). 植物钾转运蛋白KUP/HAK/KT家族研究进展. 植物生理学报, 55 (12): 1747–1761]
- Chaudhari AV, Navsare RI, Patil AB, et al (2004). Influence of graded levels of potassium fertilizer on growth, yield, and economic parameters of potato. *J Plant Nutr*, 27 (2): 239–259
- Cheeseman JM, Lafayette PR, Gronewald JW, et al (1980). Effect of ATPase inhibitors on cell potential and K^+ influx in corn roots. *Plant Physiol*, 65 (6): 1139–1145
- Chen J, Wang X (2014). Advances in screening of low potassium tolerance inbred lines of maize. *Agric Sci Technol Equip*, (7): 1–2 (in Chinese with English abstract) [陈菁, 王兴(2014). 玉米耐低钾自交系选育研究进展. 农业科技与装备, (7): 1–2]
- Clark RB, Duncan RR (1991). Improvement of plant mineral nutrition through breeding. *Field Crop Res*, 27 (3): 219–240
- Cochrane TT, Cochrane TA (2009). The vital role of potassium in the osmotic mechanism of stomata aperture modulation and its link with potassium deficiency. *Plant Signal Behav*, 4 (3): 240–243
- Deng K, Wang W, Li F, et al (2020). Target of rapamycin regulates potassium uptake in Arabidopsis and potato. *Plant Physiol Biochem*, 155: 357–365
- Deng ZP, Yang J, Chen YY, et al (2021). Screening high potassium efficiency potato genotypes and physiological responses at different potassium levels. *Not Bot Horti*

- Agrobo, 49 (1): 12190
- Drechsler N, Zheng Y, Bohner A, et al (2015). Nitrate-dependent control of shoot K homeostasis by the nitrate transporter1/peptide transporter family member NPF7.3/NRT1.5 and the stelar K⁺ outward rectifier SKOR in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 169 (4): 2832–2847
- Epstein E, Rains DW, Elzam OE (1963). Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc Natl Acad Sci USA*, 49 (5): 684–692
- Evans HJ, Sorger GJ (1966). Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Annu Rev Plant Physiol*, 17: 47–76
- Feng PY (2016). A mechanism study on tomato sugar accumulation in response to water and potassium application in different growth stages (dissertation). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University [冯璞玉(2016). 番茄果实糖分积累对水分与钾素供应的响应及其机理(学位论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Gerardeaux E, Jordan-Meille L, Constantin J, et al (2009). Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). *Environ Exp Bot*, 67 (3): 451–459
- Gong CW, Feng SJ, Zhao XN, et al (2013). Effects of different potassium fertilizers on yield and quality of potato in central Gansu province. *Agric Res Arid Areas*, 31 (3): 112–117 (in Chinese with English abstract) [龚成文, 冯守疆, 赵欣楠等(2013). 不同钾肥品种对甘肃中部地区马铃薯产量及品质的影响. *干旱地区农业研究*, 31 (3): 112–117]
- Gou JL, Sun RF, Yuan L (2009). Research progress on potassium nutrition of potato. *Guizhou Agric Sci*, 37 (9): 54–57 (in Chinese with English abstract) [苟久兰, 孙锐锋, 袁玲(2009). 马铃薯钾素营养研究进展. *贵州农业科学*, 37 (9): 54–57]
- Graham RD, Gregorio G (2001). Breeding for nutritional characteristics in cereals. *Novartis Found Symp*, 236: 205–218
- Haeder HE, Mengel K, Forster H (1973). The effect of potassium on translocation of photosynthates and yield pattern of potato plants. *J Sci Fd Agric*, 24 (12): 1479–1487
- Han M (2015) Functional analysis of potassium transporter KUP7 in Arabidopsis responses to low-K⁺ stress (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [韩敏(2015). 钾转运体KUP7参与拟南芥响应低钾胁迫的功能研究(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Han XA, Yang XQ, Yang SM, et al (2007). Potassium nutrition characteristics of different potato strains. *J Sichuan Agric Univ*, 25 (4): 392–396 (in Chinese with English abstract) [韩新爱, 杨先泉, 杨世民等(2007). 不同马铃薯品种(系)钾营养特性的差异. *四川农业大学学报*, 25 (4): 392–396]
- Hartt CE (1969). Effect of potassium deficiency upon translocation of ¹⁴C in attached blades and entire plants of sugarcane. *Plant Physiol*, 44 (10): 1461–1469
- Hermans C, Hammond JP, White PJ, et al (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci*, 11 (12): 610–617
- Ho CH, Lin SH, Hu HC, et al (2009). CHL1 Functions as a nitrate sensor in plants. *Cell*, 138 (6): 1184–1194
- Hu WS, Lu ZF, Meng FJ, et al (2019). Effect of potassium application rate on photosynthesis of winter oilseed rape (*Brassica napus*) silique wall. *Plant Physiol J*, 55 (6): 774–782 (in Chinese with English abstract) [胡文诗, 陆志峰, 孟凡金等(2019). 施钾量对冬油菜角果皮光合作用的影响机制. *植物生理学报*, 55 (6): 774–782]
- Huang FJ, Li JH, Liu RL, et al (2020). Expression of *StK-UP12* in potato and its function in potassium nutrition. *Biotechnol Bull*, 36 (4): 54–60 (in Chinese with English abstract) [黄凤君, 李佳皓, 刘瑞林等(2020). 马铃薯*StK-UP12*的表达及参与钾营养的功能研究. *生物技术通报*, 36 (4): 54–60]
- Jenkins PD, Mahmood S (2003). Dry matter production and partitioning in potato plants subjected to combined deficiencies of nitrogen, phosphorus and potassium. *Ann Appl Biol*, 143 (2): 215–229
- Jung J, Shin R, Schachtman DP (2009). Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in Arabidopsis. *Plant Cell*, 21 (2): 607–621
- Junta Y, Denis JL, David R, et al (1996). Effects of inorganic nitrogen application on the dynamics of the soil solution composition in the root zone of maize. *Plant Soil*, 180 (1): 1–9
- Kanai S, Ohkura K, Adu-Gyamfi JJ, et al (2007). Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress. *J Exp Bot*, 58 (11): 2917–2928
- Lebaudy A, Véry AA, Sentenac H (2007). K⁺ channel activity in plants: genes, regulations and functions. *FEBS Lett*, 581 (12): 2357–2366
- Li H, Yu M, Du XQ, et al (2017). NRT1.5/NPF7.3 functions as a proton-coupled H⁺/K⁺ antiporter for K⁺ loading into the xylem in Arabidopsis. *Plant Cell*, 29 (8): 2016–2026
- Li J (2010). Agrobacterium-mediated transformation of potato (*Solanum tuberosum*) with *AtCIPK23* gene and its response of potassium nutrition efficiency (dissertation). Yaan, Sichuan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李佳(2010). 农杆菌介导*AtCIPK23*基因转化马铃薯及其钾效率响应研究(学位论文). 四川雅安: 四川农业大学]

- Li R, Volenec JJ, Joern BC, et al (1998). Effects of phosphorus nutrition on carbohydrate and protein metabolism in alfalfa roots. *J Plant Nutr*, 21 (3): 459–474
- Li XY, Zhao Y, Wang J, et al (2014). Comprehensive evaluation of resistance to low potassium in different wheat varieties. *J Triticeae Crops*, 34 (6): 842–846 (in Chinese with English abstract) [李晓云, 赵勇, 王杰等(2014). 不同小麦品系耐低钾性的综合评价. 麦类作物学报, 34 (6): 842–846]
- Liu CK, Tu BJ, Wang X, et al (2019). Potassium translocation combined with specific root uptake is responsible for the high potassium efficiency in vegetable soybean. *Crop Pasture Sci*, 70 (6): 516–525
- Liu CX (2006). Studies on the variance in tolerance to low-K stress among different wheats cultivars and the index to screen tolerant wheats cultivar to low-K stress (dissertation). Zhengzhou: Henan Agricultural University (in Chinese) [刘翠霞(2006). 不同品种小麦耐低钾能力差异及筛选指标研究(学位论文). 郑州: 河南农业大学]
- Liu F (2005). Study on differences in response of different potato varieties to deficient potassium (dissertation). Yaan, Sichuan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘芳(2005). 不同马铃薯品种对低钾胁迫反应的差异研究(学位论文). 四川雅安: 四川农业大学]
- Liu KH, Tsay YF (2003). Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation. *EMBO J*, 22 (5): 1005–1013
- Liu KL, Zhang BL, Gao JL, et al (2003). The patterns of potassium absorption, accumulation and distribution in potato. *Chin Potato J*, 17 (4): 204–208 (in Chinese with English abstract) [刘克礼, 张宝林, 高聚林等(2003). 马铃薯钾素的吸收、积累和分配规律. 中国马铃薯, 17 (4): 204–208]
- Liu YR, Jia SQ, Qiang SJ, et al (2022). Application of potassium fertilizer in potato cultivation in dryland. *J Chin Agric Mech*, 43 (2): 121–126 (in Chinese with English abstract) [刘玉荣, 贾双勤, 强生军等(2022). 钾肥在旱地马铃薯栽培技术中的应用研究. 中国农机化学报, 43 (2): 121–126]
- Lu RK (1989). The basic status of soil nitrogen, phosphorus, and potassium in China. *Acta Pedol Sin*, 26 (3): 280–286 (in Chinese) [鲁如坤(1989). 我国土壤氮、磷、钾的基本状况. 土壤学报, 26 (3): 280–286]
- Luo L, Deng ZP, Lv CW (2021). Variation in potassium uptake and utilization efficiency of different potato varieties. *Chin Potato J*, 35 (5): 424–431 (in Chinese with English abstract) [罗兰, 邓振鹏, 吕长文(2021). 不同基因型马铃薯钾素吸收与利用效率的差异. 中国马铃薯, 35 (5): 424–431]
- Luo X, Wu FX, Lin Q, et al (2019). Screening of rice germplasm resources and mapping QTLs for traits related with potassium deficiency resistance at seedling stage. *J Plant Genet Resour*, 20 (5): 1262–1270 (in Chinese with English abstract) [罗曦, 吴方喜, 林强等(2019). 水稻苗期耐低钾品种筛选及相关性状的QTL定位. 植物遗传资源学报, 20 (5): 1262–1270]
- Lv SH, Qiu GB, Zhang FS (1996). Study on the screening of low potassium wheat varieties and its potassium-absorbing characteristics. *J Plant Nutr Fert*, 2 (4): 337–342 (in Chinese with English abstract) [吕世华, 邱古彬, 张福锁(1996). 耐低钾小麦品种筛选及其吸钾特性的研究. 植物营养与肥料学报, 2 (4): 337–342]
- Mao PP, Zhao YY (2008). The research progress of the absorption, operation and coercion reaction of potassium nutrition. *Bull Biol*, 43 (8): 11–13 (in Chinese) [毛培培, 赵云云(2008). 植物对钾营养的吸收、运转和胁迫反应的研究进展. 生物学通报, 43 (8): 11–13]
- Marschner H (1995). *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd ed. London: Academic Press, 78 (4): 889
- Mu JX, Cao XM, Gong JG, et al (2009). Effects of combined application of N, P, K and organic fertilizers on starch content and yield of potatoes. *Soils*, 41 (5): 844–848 (in Chinese with English abstract) [穆俊祥, 曹兴明, 弓建国等(2009). 氮磷钾和有机肥配合施用对马铃薯淀粉含量和产量的影响. 土壤, 41 (5): 844–848]
- National Bureau of Statistics of China (2021). *China Statistical Yearbook*. Beijing: China Statistics Press (in Chinese) [中华人民共和国国家统计局(2021). 中国统计年鉴. 北京: 中国统计出版社]
- Prajapati K, Modi HA (2012). The importance of potassium in plant growth-a review. *India J Plant Sci*, 1 (2–3): 177–186
- Quan YW, Li XH, Chang WS, et al (2011). Screening of low potassium tolerant soybean (*Glycine max*) varieties from hebei soybean-growing-areas. *Acta Agric Boreali-Sin*, 26 (S1): 51–55 (in Chinese with English abstract) [权月伟, 李喜焕, 常文锁等(2011). 大豆耐低钾种质资源筛选研究. 华北农学报, 26 (S1): 51–55]
- Rengel Z, Damon PM (2008). Crops and genotypes differ in efficiency of potassium uptake and use. *Physiol Plant*, 133 (4): 624–636
- Rodríguez-Navarro A (2000). Potassium transport in fungi and plants. *Biochim Biophys Acta*, 1469 (1): 1–30
- Rufty TW, Jackson WA, Raper CD (1981). Nitrate reduction in roots as affected by the presence of potassium and by flux of nitrate through the roots. *Plant Physiol*, 68 (3): 605–609
- Shen JH, Liu KL, Gao JL, et al (2003). Potassium absorption, accumulation and distribution of potato under dry farming. *Chin Potato J*, 17 (6): 331–335 (in Chinese with En-

- glish abstract) [盛晋华, 刘克礼, 高聚林等(2003). 早作马铃薯钾素的吸收、积累和分配规律. 中国马铃薯, 17 (6): 331–335]
- Shi JW, Pan F, Chen RN, et al (2019). Differences in potassium responsiveness between tubers and related physiological characteristics of different potato cultivars. *Acta Agric Boreali-Sin*, 34 (S1): 78–84 (in Chinese with English abstract) [史佳文, 潘峰, 陈若男等(2019). 不同马铃薯品种块茎钾含量与相关生理特性的钾素响应度差异. 华北农学报, 34 (S1): 78–84]
- Song ZZ, Ma RJ, Yu ML (2015b). Genome-wide analysis and identification of KT/HAK/KUP potassium transporter gene family in peach (*Prunus persica*). *Genet Mol Res*, 14 (1): 774–787
- Song ZZ, Yang Y, Ma RJ, et al (2015a). Transcription of potassium transporter genes of KT/HAK/KUP family in peach seedlings and responses to abiotic stresses. *Biol Plantarum*, 59 (1): 65–73
- Tang HL, Chen ZQ, Luo Q, et al (2022). Screening and evaluation of low potassium tolerant germplasm resources in Yunnan rice landraces. *Acta Agric Jiangxi*, 34 (1): 1–8 (in Chinese with English abstract) [唐海浪, 程在全, 罗琼等(2022). 云南地方稻耐低钾种质资源的筛选和评价. 江西农业学报, 34 (1): 1–8]
- Tang LY (2018). Effect of potassium application on growth, yield and quality of potato (dissertation). Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese with English abstract) [汤立阳(2018). 钾素对马铃薯生长、产量及品质的影响(学位论文). 哈尔滨: 东北农业大学]
- Tester M, Blatt MR (1989). Direct measurement of K^+ channels in thylakoid membranes by incorporation of vesicles into planar lipid bilayers. *Plant Physiol*, 91 (1): 249–252
- Tsay YF, Ho CH, Chen HY, et al (2011). Integration of nitrogen and potassium signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 62 (1): 207–226
- Véry AA, Nieves-Cordones M, Daly M, et al (2014). Molecular biology of K^+ transport across the plant cell membrane: what do we learn from comparison between plant species? *J Plant Physiol*, 171 (9): 748–769
- Wan KX (2020). Screening of foxtail millet varieties with tolerance to low-potassium and study on its physiological and biochemical mechanisms (dissertation). Jinzhong, Shanxi: Shanxi Agricultural University (in Chinese with English abstract) [万凯旋(2020). 谷子耐低钾品种筛选及其生理生化研究(学位论文). 山西晋中: 山西农业大学]
- Wang JD, Hou PF, Zhu GP, et al (2017). Potassium partitioning and redistribution as a function of K-use efficiency under K deficiency in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Field Crops Res*, 211: 147–154
- Wang WJ (2017). TOR signaling pathway regulated potassium absorption and growth via CIPK23 in potato and *Arabidopsis* (dissertation). Chongqing: Southwest University (in Chinese with English abstract) [王婉晶(2017). TOR信号通路通过CIPK23调控马铃薯和拟南芥的钾离子吸收和生长(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Wang Y, Wu WH (2013). Potassium transport and signaling in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, 64 (1): 451–476
- Wang YM (2011). The research on the potassium nutrition characteristics and late blight resistance of transgenic *At-CIPK23* gene potato clones (dissertation). Yaan, Sichuan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王余明(2011). 转 $AtCIPK23$ 基因马铃薯钾营养特性及晚疫病抗性研究(学位论文). 四川雅安: 四川农业大学]
- Xu J, Li H, Chen L, et al (2006). A protein kinase, interacting with two calcineurin b-like proteins, regulates K^+ transporter AKT1 in *Arabidopsis*. *Cell*, 125 (7): 1347–1360
- Xu LJ, Wang Q, Zhen CH, et al (2015). Screening and identification of low K^+ tolerant mutants at the seedling stage of *Nicotiana tabacum*. *Plant Physiol J*, 51 (6): 977–982 (in Chinese with English abstract) [徐丽娟, 王倩, 郑春花等(2015). 烟草幼苗期耐低钾突变体的筛选及验证. 植物生理学报, 51 (6): 977–982]
- Xu SL, Fang WM, Guan ZY, et al (2013). Screening cut chrysanthemum varieties in low potassium tolerant and patience physiology in seedling. *Acta Horti Sin*, 40 (12): 2463–2471 (in Chinese with English abstract) [徐顺莉, 房伟民, 管志勇等(2013). 耐低钾切花菊品种筛选及其苗期耐性生理研究. 园艺学报, 40 (12): 2463–2471]
- Xu SS, Zhang B, Zhong Y, et al (2021). Identification and expression analysis of HAK/KUP/KT gene family in potato. *Mol Plant Breed*, 19 (12): 3878–3886 (in Chinese with English abstract) [许赛赛, 张博, 仲阳等(2021). 马铃薯HAK/KUP/KT基因家族鉴定与表达分析. 分子植物育种, 19 (12): 3878–3886]
- Ye MH (2021). Cloning and functional analysis of potassium (K^+) transporters in potato (dissertation). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [叶明辉(2021). 马铃薯钾离子转运体家族基因的克隆和功能分析(学位论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Yin H, Zhuo FP, Deng KX, et al (2019). Genome-wide analysis of the shaker-type potassium channel gene family in potato. *J Chongqing Univ Sci Technol (Nat Sci Ed)*, 21 (3): 104–116 (in Chinese with English abstract) [尹欢, 卓凤萍, 邓可宣等(2019). 马铃薯Shaker基因家族全基因组鉴定和分析. 重庆科技学院学报(自然科学版), 21 (3): 104–116]
- Zhang FS, Wang JQ, Zhang WF, et al (2008). Nutrient use

- efficiencies of major cereal crops in china and measures for improvement. *Acta Pedol Sin*, 45 (5): 915–924 (in Chinese with English abstract) [张福锁, 王激清, 张卫峰等(2008). 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径. *土壤学报*, 45 (5): 915–924]
- Zhang JL, Jiao F, Zhang XM, et al (2013). Changes of nutrient absorption, yield and quality in *Solanum tuberosum* L. under different potassium levels. *J Henan Agric Sci*, 42 (10): 19–22 (in Chinese with English abstract) [张吉立, 焦峰, 张兴梅等(2013). 不同施钾量对马铃薯养分吸收及产量、品质的影响. *河南农业科学*, 42 (10): 19–22]
- Zhang TT (2015). The genetic transformation of the high-affinity potassium transporter gene *ZmHAK1* in maize and resistance to the stress from a low amount of potassium (dissertation). Changchun: Jilin University (in Chinese with English abstract) [张婷婷(2015). 玉米高亲和钾转运体基因*ZmHAK1*的遗传转化及耐低钾特性研究(学位论文). 长春: 吉林大学]
- Zhang W (2019). Study on the effects of potassium application on growth and starch processing properties of potato (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张炜(2019). 钾肥对马铃薯生长发育和淀粉加工特性的影响研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Zhang W, Lin X, Wang Q, et al (2018). Effects of potassium fertilization on potato starch physicochemical properties. *Int J Biol Macromol*, 117: 467–472
- Zhang Y (2019). Study on *AtCIPK23* gene enhancing the tolerance of transgenic potato microtuberization to low potassium (dissertation). Yaan, Sichuan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张烨(2012). 转*AtCIPK23*基因对马铃薯试管薯结薯的耐低钾效应研究(学位论文). 四川雅安: 四川农业大学]
- Zhang ZS, Nu N, Song YL, et al (2017). Screening and identification of *Aegilops* germplasm for tolerance to low potassium stress. *Acta Agrestia Sin*, 25 (4): 832–838 (in Chinese with English abstract) [张正社, 牛娜, 宋瑜龙等(2017). 耐低钾山羊草基因型的筛选与鉴定. *草地学报*, 25 (4): 832–838]
- Zhang ZY, Zhao Y, Liang HS, et al (2018). Response of potassium concentration on potassium transporter *KUP6* and *KUP7* gene expression in potato seedlings. *Acta Agric Boreali-Sin*, 33 (2): 95–99 (in Chinese with English abstract) [张子义, 赵阳, 梁红胜等(2018). 钾素对马铃薯钾转运体*KUP6*和*KUP7*基因表达量的调节. *华北农学报*, 33 (2): 95–99]
- Zhao Y (2019). Effects of potassium on physiological characteristics and expression of potassium transporters *KUP6* and *KUP7* in potato seedlings (dissertation). Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University (in Chinese with English abstract) [赵阳(2019). 钾素对马铃薯幼苗生理特性及钾转运体*KUP6*和*KUP7*基因表达量的影响(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Zorb C, Senbayram M, Peiter E (2014). Potassium in agriculture—status and perspectives. *J Plant Physiol*, 171 (9): 656–669
- Zou CQ, Li ZS, Li JY (2002). Characteristics of potassium nutrition of six wheat cultivars at different growth stages. *Sci Agric Sin*, 35 (3): 340–344 (in Chinese with English abstract) [邹春琴, 李振声, 李继云(2002). 钾利用效率不同的小麦品种各生育期钾营养特点. *中国农业科学*, 35 (3): 340–344]