

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.10101

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
 Li XW, You XL, Wang Y. Research progress of HAK/KUP/KT potassium transporter family in plant response to salt stress [J]. Plant Science Journal, 2019, 37(1): 101~108

钾离子转运载体 HAK/KUP/KT 家族参与植物耐盐性的研究进展

李学文, 游西龙, 王艳*

(新疆大学生命科学与技术学院, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘要: 钾可以通过多种方式参与植物的生长和发育, 在植物缓解盐等非生物胁迫方面发挥重要作用。在植物中, HAK/KUP/KT 是成员数目最多的一类高亲和钾转运蛋白家族, 本文对该家族成员的分类、盐胁迫下钾的吸收、转运、生理功能和分子调控机制等方面的研究进行了综述, 并对该转运体家族今后的研究方向进行了展望。

关键词: HAK/KUP/KT 钾离子转运载体家族; 耐盐功能; 分子机制

中图分类号: Q943.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)01-0101-08

Research progress of HAK/KUP/KT potassium transporter family in plant response to salt stress

Li Xue-Wen, You Xi-Long, Wang Yan*

(Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China)

Abstract: Potassium is involved in plant growth and development in a variety of ways and also plays an important role in mitigating salt stress. HAK/KUP/KT is the largest family of potassium transporters in plants. We summarized its roles in potassium absorption, transportation, physiological function, and molecular mechanisms in response to salinity stress. Future development of the HAK/KUP/KT family is discussed.

Key words: Potassium transporter of HAK/KUP/KT; Salt tolerance; Molecular mechanism

盐胁迫是植物主要的非生物胁迫之一, 它会引发植物多条代谢通路的改变, 因而产生复杂的生理水平变化^[1], 主要表现为离子失衡、水分亏缺及氧化毒害, 进而导致植物光合作用下降、能耗增加、衰老加速、生长受限、产量和品质下降。植物提高自身盐胁迫抗性的主要方式之一是通过木质部薄壁组织调节体内钾(K)和钠(Na)的转运^[2]。K⁺作为植物无机阳离子中最重要同时也是含量最多的营养元素, 在维持细胞膨压、促进细胞延伸和渗透

调节等多种生理活动中具有重要作用^[3]。经过长期的进化, 植物可以通过一系列机制感知并提高 K 的吸收和利用效率^[4]。同时, 植物也可通过增加体内 K⁺含量, 改进 K 营养状况, 减少活性氧(ROS)的产生^[5], 进而调节植物对盐胁迫的耐受能力^[6]。因此, 了解植物在盐胁迫下维持自身 K 含量稳态的机制十分必要。植物主要通过 K⁺转运蛋白和通道蛋白完成对土壤溶液中 K⁺的吸收、转运及再分配。根据酶动力学特征可将 K⁺的吸收分

收稿日期: 2018-07-10, 退修日期: 2018-09-13。

基金项目: 新疆维吾尔自治区重点实验室开放课题(2017D04026)。

This work was supported by a grant from the Open Project of Key Laboratory of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2017D04026).

作者简介: 李学文(1992-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物抗逆生理生化与分子机制(E-mail: 1037635463@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wangyanxju@126.com)。

为高亲和及低亲和2种类型，通常K⁺转运载体负责低K条件下的高亲和K⁺吸收，而K通道蛋白则完成高K生境下低亲和K⁺的吸收^[7]。

HAK/KUP/KT家族是最大的K⁺转运蛋白家族，属于高亲和K⁺转运载体，主要负责植物对K⁺的吸收和转运，在植物的生长、发育及渗透势调节和抗胁迫过程中发挥重要作用^[8]。植物对盐胁迫的耐受性体现在对Na⁺毒害作用的适应以及自身K⁺营养的维持，拥有较高K⁺/Na⁺比值的植物对盐胁迫的耐受力更强^[9]。高亲和K⁺转运体HAK/KUP/KT家族通过调节K⁺的转运来影响植物的生长和发育，进而提高植物的耐盐性。本文针对HAK/KUP/KT转运体家族的概况、成员分布及盐胁迫下转运体的功能、分子机制和信号通路等方面的研究进行综述。

1 盐胁迫造成植物细胞低K环境的机制

盐胁迫会影响植物细胞内多种离子，如：Ca²⁺、K⁺、Na⁺及NO₃⁻的稳态，最终导致离子再分配^[10]，其中K⁺含量在盐胁迫下显著降低^[9]，可造成K匮乏从而形成相对低K的状态^[11]。有3个因素可能导致植物在高盐胁迫下K含量急剧降低。首先，高盐环境下细胞内Na⁺含量迅速上升，导致细胞膜去极化，进而激活GORK通道(外向整流型K⁺通道)，造成细胞内K⁺大量外流^[12]；其次，细胞内Na⁺的积累会使Ca²⁺水平上升，从而激活细胞质膜的NOX(NADPH氧化酶)及胞外H₂O₂的产生，进而形成活性羟基自由基^[13]，随后激活GORK及NSCC(非选择性阳离子通道)，进一步加剧K⁺流失^[14]；第三，盐胁迫下胞外H₂O₂通过水孔蛋白进入细胞内并与线粒体中的过氧化物相互作用，然后在胞质中形成羟基自由基，最终激活NSCC^[15]，造成细胞内K⁺流失。当细胞内K⁺大量减少，含量低于一定阈值时会引起细胞结构的损伤及细胞程序性死亡，继而导致组织坏死(图1)^[16]。

2 HAK/KUP/KT转运载体家族成员的分类及在盐胁迫下的功能

2.1 HAK/KUP/KT的分类与亚细胞定位

高盐生境下，植物体内高Na⁺含量与低K⁺含量间存在一定相关性，盐胁迫会降低植物对K⁺的积累，造成植物低K的生存状态，而增加高盐培养

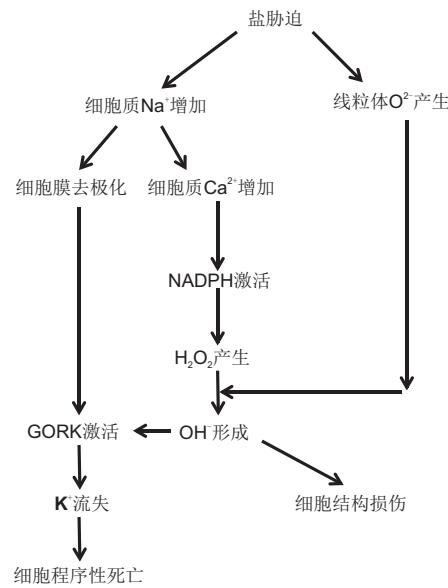


图1 盐胁迫下K⁺流失的信号转导途径
(改自Adams和Shin^[10])

Fig. 1 Signal transduction pathway of K⁺ loss under salt stress (modified from Adams and Shin^[10])

介质中K⁺含量可减轻植物地上部分的生长受抑^[6]。HAK/KUP/KT属高亲和K⁺转运蛋白家族，当植株根部K⁺含量低于一定浓度时会诱导其进行高亲和性K⁺吸收^[7]。现已知的HAK/KUP/KT转运载体家族成员存在于除动物之外的其他所有物种中^[17]。该家族在不同植物中的成员数量有所差别，且在不同组织器官中发挥特定功能。该家族根据进化关系可分为4个系统发育簇(I~IV)^[18]。簇I的许多成员，如*AtHAK5*、*OsHAK1*、*OsHAK5*和*Th-HAK5*能积极响应低K胁迫，可显著提高酵母和大肠杆菌对K的高亲和吸收^[19~21]。此外，簇I中还有一些转运蛋白，如*PhaHAK1*也可介导Na⁺的吸收^[22]。簇II成员的序列和功能差异较大^[23]，如*AtKUP1*可同时介导高亲和及低亲和K⁺的转运^[24]，而*CnHAK1*仅作为低亲和K⁺转运体^[19]。簇III和簇IV的代表成员分别是*AtKUP12*和*OsHAK11*，针对这2簇成员的研究较少。系统进化分析结果发现，簇II和簇III成员的保守性较高^[17]，它们可能是HAK/KUP/KT转运载体家族的祖先，在完成植物生命活动方面至关重要；而簇I和簇IV的成员可能通过调节植物K⁺含量进而适应环境方面具有积极作用。

目前，已从多种植物中分离鉴定获得HAK/KUP/KT转运体蛋白家族成员，它们对于维持植物

内部 K^+ 稳态发挥重要作用。不同植物中 HAK/KUP/KT 家族成员的数量具有差异, 如葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 有 17 个, 番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.)^[25] 19 个, 桃 (*Amygdalus persica* L.)^[26] 16 个, 大豆 (*Glycine max* L.)^[27] 30 个, 梨 (*Pyrus*)^[28] 和木薯 (*Manihot esculenta* Crantz)^[29] 均为 21 个。该家族成员在水稻 (*Oryza sativa* L.) 和拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.) 中研究较多。拟南芥簇 I 家族成员较仅有 1 个, 其它成员主要分布在簇 II 和簇 III 中; 水稻中有 8 个成员分布在簇 I, 15 个分布在簇 II 和簇 III 中^[17], 推测草本植物对 K^+ 的转运主要依靠进化关系较为原始的簇 II 和簇 III 成员, 并且单子叶植物对 K^+ 需求更大, 成员数量的分布也较为均匀。盐生植物仅对盐芥 (*Thellungiella salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz)^[30] 中的 *ThHAK5* (簇 I) 和盐穗木 (*Halostachys caspica* (Bieb.) C. A. Mey.)^[31] 中的 *HcKUP12* (簇 III) 略有研究, 由于这 2 个物种缺少基因组背景研究, 因此该家族成员的数量及分布情况尚不明确。

HAK/KUP/KT 转运体家族成员定位在植物不同细胞器的膜上, 如质膜、液泡膜和类囊体膜^[28], 因而不同成员间在 K^+ 转运时的最适 pH 值也具有差异。同一簇的家族成员细胞定位并不相同^[25], 因而可能发挥不同的细胞生物学功能。如簇 II 成员 *AtKUP4* 定位于液泡膜, *OsHAK2* 和 *OsHAK3* 定位于细胞质膜, 而 *OsHAK10* 定位于液泡膜^[32] 等。盐胁迫下水稻高亲和 K^+ 转运体 *OsHAK1*、*OsHAK5* 和 *OsHAK21* 间转运 K 的能力存在差异, 这不仅与它们的亚细胞定位有关, 同时还与其组织表达特异性及根细胞的膜电位相关^[33-35]。此外, 低 K 条件下 *HAK5* 会从植物细胞的内质网重新定位到细胞质膜上^[36], 因此该家族成员的分簇不能简单的作为推测其亚细胞定位和功能的主要依据。

2.2 HAK/KUP/KT 转运载体家族的功能及参与植物对盐胁迫的响应

盐是影响植物生长和发育的主要环境因素。植物对盐的耐受能力从多种途径和方式进行调节, 通过 K 的转运体促进 K^+ 吸收是改善植物在盐胁迫下生长的途径之一^[10]。盐胁迫下, 植物因过量积累 Na^+ 而导致 K^+ 吸收不足, 从而降低了 K^+/Na^+ 比值, 抑制植物生长^[12]。植物一方面可以通过 K 转运体促进 K^+ 的相对积累, 另一方面可通过外排或

区隔化使细胞质中 Na^+ 含量减少, 最终应对盐胁迫。尽管目前对 HAK/KUP/KT 转运载体家族成员的生理学功能了解不多^[12], 但有报道指出该家族部分成员参与了植物对盐胁迫的响应^[37]。其中, 拟南芥 *AtHAK5*^[7]、*AtHAK6*、*AtHAK2*、*AtKUP4*、*AtKUP6* 和 *AtKUP11* 可以积极响应盐胁迫^[38]; 芦苇 (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) *PhaHAK2* 在耐盐品系中的转录本显著高于盐敏感品系, 且 *PhaHAK1* 可参与 Na^+ 的吸收^[39]。水稻 *oshak1* 突变体在高 K 和低 K 胁迫处理下, K^+ 净吸收速率显著低于野生型拟南芥, 表明 *OsHAK1* 既介导了盐胁迫下低亲和 K^+ 的吸收, 也介导了高亲和 K^+ 的吸收, 同时该转运体也参与了从根到地上部分 K 的转运^[33]。过表达水稻 *OsHAK5* 的转基因烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 可显著增强植物木质部将 K^+ 从根部转运到地上的能力, 进而增加植物对盐胁迫的耐受性^[34]。过表达水稻 *OsHAK21* 后, 通过调节体内 Na^+/K^+ 比值可显著提高植物的耐盐性^[33]。过表达小獐毛 (*Aeluropus pungens* (M. Bieb.) C. Koch) *AlHAK1* 可增强棉属 (*Gossypium*) 植物的 K^+ 吸收及耐盐能力^[40]。对于辣椒 (*Capsicum chinense* Jacquin) *CcHAK1* 的研究同样显示, 其通过调节盐胁迫下 K^+ 的吸收增强了酵母在盐胁迫下的生存能力^[41]。研究发现, 木薯 KUP 家族成员在盐、干旱等非生物胁迫下也积极上调表达, 表明该家族成员在抵御非生物胁迫中发挥重要作用^[29]。

3 HAK/KUP/KT 转运载体的分子调控机制

3.1 Ca^{2+} 信号对 HAK/KUP/KT 转运载体的调节

植物在低 K 状态下通过一系列信号转导, 调节体内 K^+ 稳态以缓解低 K 胁迫的负面影响(图 2)。 Ca^{2+} 作为细胞信号转导通路中重要的第二信使, 在植物生理代谢调节中发挥重要作用。一方面它可以调节植物细胞的选择性转运^[7], 另一方面高浓度的 Ca^{2+} 可使植物细胞质膜的极性发生改变, 进而导致 K^+ 转运蛋白活性改变。研究表明, 高 Ca 能促进水稻 *OsHAK5* 所介导的 K^+ 吸收, 进而增强植物对盐胁迫的耐受性^[42]。低 K 胁迫下膜电位改变所激活的 Ca^{2+} 通道将 Ca^{2+} 转运至胞内, 随后作为低 K 响应的信号^[43], 而其中具体的信号转导过程及组分还未十分明确。目前认为, 其中与 Ca^{2+} 结合

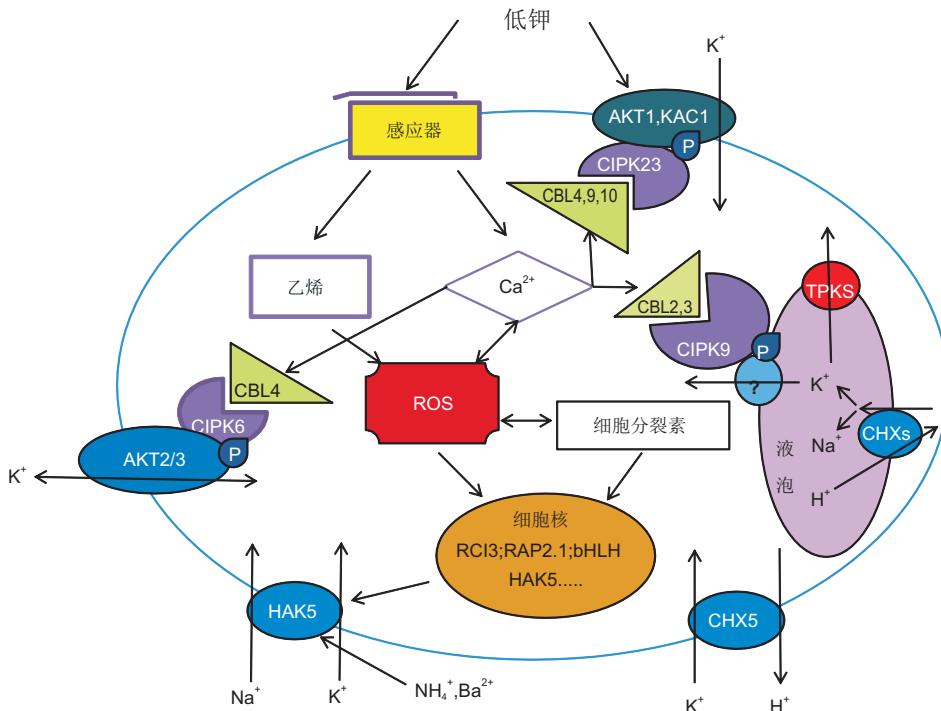


图 2 植物响应低钾生境的分子调节通路和机制 (改自 Song 等^[26])
Fig. 2 Molecular regulatory pathways and mechanisms in plant response to low potassium (modified from Song et al.^[26])

的钙调蛋白 CaM 是响应并调节 K⁺的重要信号组分^[44]。类钙调磷酸酶 B (Calcineurin B-like proteins, CBL)作为一类 CML 型 Ca²⁺感应器, 其与蛋白激酶 CIPK (CBL-interacting protein kinase) 通过相互作用形成复合物, 具有活性的 CBL-CIPK 复合物可对下游靶蛋白进行磷酸化修饰(图 2)。CBL1(或 CBL9)将细胞质中的激酶 CIPK23 招募到细胞质膜上, 随后二者形成的复合物通过磷酸化激活转运体 AKT1^[45], 如葡萄 VvK1.1 通道可通过 CIPK23/CBL1 复合物磷酸化激活^[46]。CBL3-CIPK9 可作用于植物液泡膜上的 K⁺通道或转运体, 进而调节 K⁺从液泡转运到细胞质^[47]。除此之外, CBL-CIPK 复合物对转运体蛋白的亚细胞定位也具有一定影响, 进而调控金属离子的稳态^[43]。研究发现, 拟南芥 AtHAK5 及其在其它物种中的同源物也可以同样的方式被激活, 其中 CIPK23/CBL1 复合物中 CIPK23 的 C 末端和 Ser/Thr 激酶催化区是 HAK5 激活所必需的关键区域。体外实验中, CBL1、CBL8 ~ CBL10 可分别与 CIPK23 结合, 通过 CIPK23 的活化, 磷酸化 HAK5 的 N 端进而激活 HAK5^[47]。捕蝇草 (*Dionaea muscipula* J. Ellis)

特定腺体细胞内的 K⁺吸收也依赖于 CIPK23/CBL9 调节激活的 AKT1 和 HAK5, 因而特定的 CBL-CIPK 复合物能够与 Ca²⁺信号协同, 广泛调节离子的转运和稳态^[48]。普遍认为, 磷酸化是激活植物 HAK/KUP/KT 家族转运体活性的主要方式^[49], 基于以上研究, 推测由 Ca²⁺激活的 CIPK 可能积极参与了对 HAK/KUP/KT 转运载体家族的调控。

3.2 HAK/KUP/KT 转运载体在转录水平的调控

植物对不同浓度的 K⁺适应主要依赖于 K⁺吸收和转运系统的微调, 其中转录调控是不同植物应对低 K 生境的通用机制^[43]。例如 HAK/KUP/KT 家族簇 I 的转运蛋白基因 *OsHAK1*、*OsHAK5*、*Le-HAK5* 等, 在正常条件下低水平表达, 而当 K⁺匮乏时在根中的表达显著上调^[7, 32~34, 50]。此外, NH₄⁺及 Ba²⁺对 HAK/KUP/KT 转运载体家族成员的基因表达和 K⁺吸收、分配也有一定的调节作用^[33, 38]。低 K 环境下, 较多的 NH₄⁺会使 K 转运体如 AtHAK5、HvHAK1 和 OsHAK1 的转录本及转运活性受到抑制^[33]。除了对低 K 的响应, HAK5 在番茄和拟南芥中的转录还受到硝酸根 (NO₃⁻) 或磷酸盐 (Pi) 供应的调控^[51]。Meng 等^[52]的研究发

现 NO_3^- 缺乏会使 *nrt1.5*(一种硝酸盐转运蛋白)突变体根中的 *HAK5*、*RAP2.11*(编码 *HAK5*^[53] 和 *ANN1*^[54] 的转录调控物)的表达下调。说明 *HAK5* 一方面可能与其它高亲和 K 转运蛋白通过低 K 信号进行转录或转录后水平的调节, 另一方面 *HAK5* 还可能参与到涉及植物 NO_3^- 和 Pi 缺陷相关的未知机制^[51]。Chen 等^[33]研究表明, 外源存在 NO_3^- 时水稻根部的 *OsHAK1* 直接参与了对 NH_4^+ 敏感的高亲和 K⁺吸收, 而 *OsHAK5* 和 *OsAKT1* 则参与了对 NH_4^+ 不敏感的 K 转运^[34, 35]。

3.3 植物激素对 HAK/KUP/KT 转运载体的调节

乙烯可提高拟南芥在低 K 胁迫下的耐受力, 推测乙烯作为低 K 信号通路的组分可直接作用 K 转运体或通过激发 ROS 的产生调节 K 转运体相关基因的表达, 最终增加植物对 K⁺的吸收^[55]。脱落酸(ABA)可以调节包括 K⁺匮乏在内的多种胁迫的响应^[56]。据推测, K⁺匮乏可激活 ABA 的生物合成并通过核定位蛋白 NPX1(unclear protein X1)的失活而传递信号^[57]。在水分胁迫下, ABA 可使 *KUP6* 表达上调, *KUP6* 及其同系物 *KUP2* 和 *KUP8* 的失活会影响 ABA 所介导的气孔关闭以及植物对干旱胁迫的响应。*KUP2/6/8* 三重突变体在拟南芥侧根形成中表现出对生长素的超敏感和对 ABA/渗透胁迫的不敏感^[58]。研究发现, 茉莉酸(SA)可能也是响应低 K 的信号分子^[59], 此外生长激素可通过调节 *OsHAK5* 的 K⁺/H⁺协同转运活性从而促进植物体对 K⁺的吸收^[34]。Daras 等^[60]报道了 *AtKUP4* 可参与拟南芥根毛的形成, 推测 *TRH1/KUP4* 是植物适应环境中根毛发育及生长素途径的交叉点。低 K 条件下, 参与 ROS 产生的 *RHD2*(NADPH 氧化酶)基因和 *RCI3*(过氧化物酶)基因的表达量也会增加, 推测这 2 个基因也间接参与了 K 转运体的表达调控^[57, 61]。

3.4 转录因子对 HAK/KUP/KT 转运载体的调控

HAK/KUP/KT 转运载体也会受到一些转录因子的调控, 如: ARF2、RAP2.11、DDF2、JLO、*bHLH121* 和 TFII-A^[53-62]。其中 DDF2、JLO、TFII-A 和 *bHLH121* 的过表达可激活 *HAK5* 进而增强拟南芥对低 K 和盐胁迫的响应。转录因子 RAP2.11 与 *AtHAK5* 启动子的 GCC-box 区结合后过表达, 可使涉及乙烯信号转导、活性氧产生和钙信号转导相关的大量基因表达上调, 因而 RAP2.11 有助

于低 K⁺信号的级联反应^[53]。K 充足的情况下, ARF2 可直接与 *HAK5* 启动子的 AuxREs 基序结合抑制 *HAK5* 表达^[63]。通过对已萌发的水稻花粉进行转录组表达谱分析, 发现了一种在已成熟和萌发的花粉中特异表达的受体样蛋白激酶 CrRLK1L^[64], 该激酶的失活会导致花粉管破裂。成熟的花粉中具有较高的 K⁺浓度, 花粉萌发不久后花粉管破裂。研究发现, 该激酶定位于花粉管顶端的质膜和囊泡中, 并与 3 种 K⁺转运蛋白 *OsHAK1*、*OsHAK19* 和 *OsHAK20* 相互作用, 只有 RUPO 的磷酸化才会产生与 K 转运蛋白间的相互作用, 而去磷酸化则会消除这种相互作用^[64]。这些结果揭示了一种受体样蛋白激酶信号通路, 可通过 HAK/KUP/KT 转运蛋白介导花粉管生长所需要的 K⁺稳态。

4 结论与展望

盐胁迫导致植物细胞内 K⁺含量显著降低, 而 K 转运体可促进 K⁺吸收从而改善植物在盐胁迫下的生长。HAK/KUP/KT 作为成员数目最多的 K 转运体家族, 依据序列特性可分为 4 个簇, 其中大多簇 I 成员介导了低 K 生境下高亲和 K⁺的吸收, 而有部分成员(*HvHAK1* 和 *PhaHAK1*)也可介导低亲和 Na⁺的吸收; 有些簇 I 成员(*OsHAK1* 和 *OsHAK5*)还具有将 K⁺从根转运到地上部分的能力; 部分簇 II 成员介导了低亲和 K⁺的吸收, 有的成员则可以介导高 K 生境下低亲和或低 K 生境下高亲和 K⁺的吸收(*AtKUP1* 和 *OsKUP1*), 而其它簇成员的研究相对较少。因此, 该家族成员在 K 转运方向和能力方面是否存在差异, 还有待于进一步研究。

在盐胁迫造成的低 K 环境下, HAK/KUP/KT 转运蛋白受到 Ca²⁺信号、转录水平、转录因子及相关激素(如乙烯、ABA 和生长素)等的调控, 然而其中许多信号转导机制和具体组分还不清楚。研究发现, 拟南芥 *AtKUP7* 具有腺苷酸环化酶活性, 可将 ATP 催化为第二信使 cAMP, 推测该转运体可作为低 K 胁迫下活化其它转运体的感受器^[65]。双分子荧光互补实验发现, *AtKUP4*(*TRH1*)亚基之间存在物理的自身相互作用^[66], 其它 HAK/KUP/KT 转运蛋白间是否也存在此现象值得进一步研究。此外, NH₄⁺、Na⁺也会影响 HAK/KUP/KT

转运体的表达和活性，其它离子可能作为信号参与了该家族的表达及功能的调节，因此这些基因功能的具体调控机制还需深入研究。

HAK/KUP/KT 转运蛋白在大多数植物组织中均可表达，其中一些基因可优先表达在特定组织，因而在植物发育阶段表现出较强的调控作用^[67]。针对植物特定组织和发育阶段中 HAK/KUP/KT 的 K⁺转运蛋白的功能和调控机制进行研究也具有重要意义。

HAK/KUP/KT 转运蛋白作为高亲和 K⁺转运体，具有较高的研究价值。我国盐旱地区所占面积较大，对该转运体家族成员进行胁迫耐受能力及调控机制的研究，有助于高效利用土地资源，以提高农作物的胁迫抗性及产量。

参考文献：

- [1] Nabati J, Kafi M, Nezami A, Moghaddam PR, Ali M, Mehrjerdi MZ. Effect of salinity on biomass production and activities of some key enzymatic antioxidants in Kochia (*Kochia scoparia*) [J]. *Pak J Bot*, 2011, 43(1): 539–548.
- [2] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59(1): 651–681.
- [3] Anschutz U, Becker D, Shabala S. Going beyond nutrition: regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment [J]. *J Plant Physiol*, 2014, 171(9): 670–687.
- [4] Chérel I, Lefoulon C, Boeglin M, Sentenac H. Molecular mechanisms involved in plant adaptation to low K⁺ availability [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(3): 833–848.
- [5] Abbasi GH, Javaid A, Anwar-ul-Haq M, Ali S. Exogenous potassium differentially mitigates salt stress in tolerant and sensitive maize hybrids [J]. *Pak J Bot*, 2016, 46(1): 135–146.
- [6] Abbasi H, Jamil M, Haq A, Ali S, Ahmad R, et al. Salt stress manifestation on plants, mechanism of salt tolerance and potassium role in alleviating it: a review [J]. *Zemdirbyste*, 2016, 103(2): 229–238.
- [7] Epstein E. Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants [J]. *Nature*, 1966, 212(5068): 1324–1327.
- [8] Li WH, Xu GH, Alli A, Yu L. Plant HAK/KUP/KT K⁺ transporters: function and regulation [J]. *Semin Cell Dev Biol*, 2018, 74: 133–141.
- [9] Chen ZH, Newman I, Zhou MX, Mendham N, Zhang G, Shabala S. Screening plants for salt tolerance by measuring K⁺ flux: a case study for barley [J]. *Plant Cell Environ*, 2005, 28(10): 1230–1246.
- [10] Adams E, Shin R. Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants [J]. *J Integr Plant Biol*, 2014, 56(3): 231–249.
- [11] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, Rengasamy P, McDonald GK. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(6): 2189–2203.
- [12] Shabala S, Cuin TA. Potassium transport and plant salt tolerance [J]. *Physiol Plant*, 2008, 133(4): 651–669.
- [13] Rodrigo-moreno A, Andrés-colás N, Poschenrieder C, Gunsé B, Penarrubia L, Shabala S. Calcium- and potassium-permeable plasma membrane transporters are activated by copper in *Arabidopsis* root tips: linking copper transport with cytosolic hydroxyl radical production [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36(4): 844–855.
- [14] Demidchik V, Cuin TA, Svistunenko D, Smith SJ, Miller AJ, et al. *Arabidopsis* root K⁺-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death [J]. *J Cell Sci*, 2010, 123(9): 1468–1479.
- [15] Rodrigo-moreno A, Poschenrieder C, Shabala S. Transition metals: a double edge sword in ROS generation and signaling [J]. *Plant Signal Behav*, 2013, 8(3): e23421–e23425.
- [16] Shabala S, Pottosin I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance [J]. *Physiol Plantarum*, 2014, 151(3): 257–279.
- [17] Véry AA, Nieves-Cordones M, Daly M, Khan I, Fizames C, Sentenac H. Molecular biology of K⁺, transport across the plant cell membrane: what do we learn from comparison between plant species [J]. *J Plant Physiol*, 2014, 171(9): 748–769.
- [18] Rubio F, Santa-María GE, Rodríguez-Navarro A. Cloning of *Arabidopsis* and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells [J]. *Physiol Plantarum*, 2000, 109(1): 34–43.
- [19] Bañuelos MA, Garcíadeblas B, Cubero B, Rodríguez-Navarro A. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(2): 784–95.
- [20] Yang TY, Zhang S, Hu YB, Wu FC, Hu QD, et al. The role of a potassium transporter OsHAK5 in potassium acquisition and transport from roots to shoots in rice at low potassium supply levels [J]. *Plant Physiol*, 2014, 166(2): 945–959.
- [21] Horie T, Sugawara M, Okada T, Taira K, Kaohsiennakayama P, et al. Rice sodium-insensitive potassium transporter, OsHAK5, confers increased salt tolerance in tobacco BY2 cells [J]. *J Biosci Bioeng*, 2011, 111(3): 346–356.

- [22] Takahashi R, Nishio T, Ichizen N, Takano T. High-affinity K⁺ transporter PhaHAK5 is expressed only in salt-sensitive reed plants and shows Na⁺ permeability under NaCl stress [J]. *Plant Cell Rep*, 2007, 26(9): 1673–1679.
- [23] Yang ZF, Gao QS, Sun CS, Li WJ, Gu SL, Xu CW. Molecular evolution and functional divergence of HAK potassium transporter gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Genet Genomics*, 2009, 36(3): 161–172.
- [24] Kim EJ, Kwak JM, Uozumi N, Schroeder JI. AtKUP1: an *Arabidopsis* gene encoding high-affinity potassium transport activity [J]. *Plant Cell*, 1998, 10(1): 51–62.
- [25] Hyun TK, Rim Y, Kim E, Kim JS. Genome-wide and molecular evolution analyses of the KT/HAK/KUP family in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Genes Genom*, 2014, 36(3): 365–374.
- [26] Song ZZ, Ma RJ, Yu ML. Genome-wide analysis and identification of KT/HAK/KUP potassium transporter gene family in peach (*Prunus persica*) [J]. *Genet Mol Res*, 2015, 14(1): 774–787.
- [27] 晁毛妮, 温玉清, 张晋玉, 张志勇, 董洁, 于亚鑫. 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): 239–241, 244–249.
Chao MN, Wen YQ, Zhang JY, Zhang ZY, Dong J, Yu YX. Identification and expression analysis of KUP/HAK/KT potassium transporter gene family in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, 37(2): 239–241, 244–249.
- [28] Li Y, Peng LR, Xie CY, Shi XQ, Dong CX, 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 Regul*, 2018, 85(2): 187–198.
- [29] Ou WJ, Mao X, Huang C, Tie WW, Yan Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the KUP family under abiotic stress in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [J]. *Front Physiol*, 2018, 9: 17.
- [30] Rubio F, Alemán F, Nieves-Cordones M, Martínez V. Differential regulation of the genes encoding the high-affinity K⁺ transporters HAK5 of *Thellungiella halophila* and *Arabidopsis thaliana* in response to salinity [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, 65(2–3): 263–269.
- [31] 杨中敏, 王艳. 盐穗木钾转运蛋白基因 *HcKUP12* 的克隆及在盐胁迫下的表达分析 [J]. 植物科学学报, 2015, 33(4): 499–506.
Yang ZM, Wang Y. Cloning of potassium transporter gene (*HcKUP12*) from *Halostachys caspica* and its expression profile under salt stress [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(4): 499–506.
- [32] Bañuelos MA, Garcíadeblas B, Cubero B, Rodríguez-Navarro A. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(2): 784–95.
- [33] Chen G, Hu QD, Luo L, Yang TY, Zhang S, et al. Rice potassium transporter OsHAK1 is essential for maintaining potassium mediated growth and functions in salt tolerance over low and high potassium concentration ranges [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 38(12): 2747–2765.
- [34] Yang T, Zhang S, Hu YB, Wu FC, Hu QB, et al. The role of a potassium transporter OsHAK5 in potassium acquisition and transport from roots to shoots in rice at low potassium supply levels [J]. *Plant Physiol*, 2014, 166(2): 945–959.
- [35] Shen Y, Shen LK, Shen ZX, Jing W, Ge HL, et al. The potassium transporter OsHAK21 functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(12): 2766–2779.
- [36] Qi Z, Hampton CR, Shin R, Barkla BJ, White PJ, Schachtman DP. The high affinity K⁺ transporter AtHAK5 plays a physiological role in planta at very low K⁺ concentrations and provides a caesium uptake pathway in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(3): 595–607.
- [37] Maathuis FJ. Physiological functions of mineral macronutrients [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(3): 250–258.
- [38] Maathuis FJ. The role of monovalent cation transporters in plant responses to salinity [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(5): 1137–1147.
- [39] Takahashi R, Nishio T, Ichizen N, Takano T. High-affinity K⁺ transporter PhaHAK5 is expressed only in salt-sensitive reed plants and shows Na⁺ permeability under NaCl stress [J]. *Plant Cell Rep*, 2007, 26(9): 1673–1679.
- [40] Liu JF, Zhang SL, Tang HL, Wu LZ, Dong LJ, et al. Overexpression of an *Aeluropus littoralis* Parl. potassium transporter gene, *AlHAK1*, in cotton enhances potassium uptake and salt tolerance [J]. *Euphytica*, 2015, 203(1): 197–209.
- [41] Ruiz-Lau N, Bojórquez-Quintal E, Benito B, Echevarría-Machado I, Sánchez-Cach LA, et al. Molecular cloning and functional analysis of a Na⁺-insensitive K⁺ transporter of *Capsicum chinense* Jacq. [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1980–1994.
- [42] Bacha H, Ródenas R, López-Gómez E, García-Legaz MF, Nieves-Cordones M, et al. High Ca²⁺ reverts the repression of high-affinity K⁺ uptake produced by Na⁺ in *Solanum lycopersicum* L. (var. *microtom*) plants [J]. *J Plant Physiol*, 2015, 180: 72–79.
- [43] Wang Y, Wu WH. Potassium transport and signaling in higher plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64(1): 451–476.
- [44] Ma TL, Wu WH, Wang Y. Transcriptome analysis of rice

- root responses to potassium deficiency [J]. *BMC Plant Biol.*, 2012, 12(1): 161–174.
- [45] Li L, Kim BG, Cheong YH, Pandey GK, Luan S. A Ca^{2+} -signaling pathway regulates a K^+ channel for low-K response in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(33): 12625–12630.
- [46] Li J, Long Y, Qi GN, Li J, Xu ZJ, et al. The Os-AKT1 channel is critical for K^+ uptake in rice roots and is modulated by the rice CBL1-CIPK23 complex [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(8): 3387–3402.
- [47] Liu LL, Ren HM, Chen LQ, Wang Y, Wu WH. A protein kinase CIPK9 interacts with calcium sensor CBL3 and regulates K^+ homeostasis under low- K^+ stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol.*, 2012, 161(1): 266–277.
- [48] Ragel P, Ródenas R, García-martín E, Andrés Z, Villalta I, et al. CIPK23 regulates HAK5-mediated high-affinity K^+ uptake in *Arabidopsis* roots [J]. *Plant Physiol.*, 2015, 169(4): 2863–2873.
- [49] Han M, Wu W, Wu WH, Wang Y. Potassium transporter KUP7 is involved in K^+ acquisition and translocation in *Arabidopsis*, root under K^+ -limited conditions [J]. *Mol Plant*, 2016, 9(3): 437–446.
- [50] Horie T, Sugawara M, Okada T, Taira K, Kaothiennakayama P, et al. Rice sodium-insensitive potassium transporter, OsHAK5, confers increased salt tolerance in tobacco BY2 cells [J]. *J Biosci Bioeng*, 2011, 111(3): 346–356.
- [51] Rubio F, Fon M, Ródenas R, Nieves-Cordones M, Alemán F, et al. A low K^+ signal is required for functional high-affinity K^+ uptake through HAK5 transporters [J]. *Physiol Plant*, 2014, 152(3): 558–570.
- [52] Meng S, Peng JS, He YN, Zhang GB, Yi HY, et al. *Arabidopsis* NRT1.5 mediates the suppression of nitrate starvation-induced leaf senescence by modulating foliar potassium level [J]. *Mol Plant*, 2016, 9(3): 461–470.
- [53] Min JK, Ruzicka D, Shin R, Schachtman DP. The *Arabidopsis* AP2/ERF transcription factor RAP2.11 modulates plant response to low-potassium conditions [J]. *Mol Plant*, 2012, 5(5): 1042–1057.
- [54] Laohavosit A, Shang Z, Rubio L, Cuin TA, Véry AA, et al. *Arabidopsis* annexin1 mediates the radical-activated plasma membrane Ca^{2+} - and K^+ -permeable conductance in root cells [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(4): 1522–1533.
- [55] Jung JY, Shin R, Schachtman DP. Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(2): 607–621.
- [56] Nam YJ, Tran LS, Kojima M, Sakakibara H, Nishiyama R, Shin R. Regulatory roles of cytokinins and cytokinin signaling in response to potassium deficiency in *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*, 2012, 7(10): e47797.
- [57] Shin R, Schachtman DP. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(23): 8827–8832.
- [58] Osakabe Y, Arinaga N, Umezawa T, Katsura S, Nagamachi K, et al. Osmotic stress responses and plant growth controlled by potassium transporters in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(2): 609–624.
- [59] Schachtman DP, Shin R. Nutrient sensing and signaling: NPKS [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58(58): 47–69.
- [60] Daras G, Rigas S, Tsitsekian D, Iacovides TA, Hatzopoulos P. Potassium transporter TRH1 subunits assemble regulating root-hair elongation autonomously from the cell fate determination pathway [J]. *Plant Sci*, 2015, 231: 131–137.
- [61] Kim MJ, Ciani S, Schachtman DP. A peroxidase contributes to ROS production during *Arabidopsis* root response to potassium deficiency [J]. *Mol Plant*, 2010, 3(2): 420–427.
- [62] Hirabayashi J, Kawasaki H, Suzuki K, Kasai K. Identification and characterization of transcription factors regulating *Arabidopsis* HAK5 [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(9): 1478–1490.
- [63] Zhao S, Zhang ML, Ma TL, Wang Y. Phosphorylation of ARF2 relieves its repression of transcription of the K^+ transporter gene HAK5 in response to low potassium stress [J]. *Plant Cell*, 2016, 28(12): 3005–3019.
- [64] Liu LT, Zheng CH, Kuang BJ, Wei LQ, Yan LF, Wang T. Receptor-like kinase rupo interacts with potassium transporters to regulate pollen tube growth and integrity in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(7): e1006085.
- [65] Santa-Maria GE, Oliferuk S, Moriconi JL. KT-HAK-KUP transporters in major terrestrial photosynthetic organisms: a twenty years tale [J]. *J Plant Physiol*, 2018, 226: 77–90.
- [66] Daras G, Rigas S, Tsitsekian D, Iacovides TA, Hatzopoulos P. Potassium transporter TRH1 subunits assemble regulating root-hair elongation autonomously from the cell fate determination pathway [J]. *Plant Sci Nlm*, 2015, 231: 131–137.
- [67] Xia X, Fan X, Wei J, Feng H, Qu H, et al. Rice nitrate transporter OsNPF2.4 functions in low-affinity acquisition and long-distance transport [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(1): 317–331.