

植物响应低钾胁迫的信号传导和分子调节机制的研究进展

王 茜, 刘 欣, 姜 晶*

沈阳农业大学园艺学院, 辽宁 沈阳
Email: *jiangj_syau@syau.edu.cn

收稿日期: 2020年10月23日; 录用日期: 2020年11月20日; 发布日期: 2020年11月27日

摘 要

钾离子在植物生长发育的诸多生理生化过程中起重要作用。由于连续的耕种和肥料的不合理使用, 土壤钾离子含量日益下降。钾离子的缺乏已经成为限制植物正常生长发育的主要因子之一。因此, 培育耐低钾品种已经成为重要的育种目标, 耐低钾分子机制的研究和相关基因的挖掘对植物耐低钾品种改良奠定了基础。为了在低钾环境下生存, 植物形成了复杂而高效的低钾信号传导途径, 并且结合转录和翻译后调节机制协同抵御低钾胁迫。本文结合前人研究, 主要从低钾信号的传递、转录水平调控和翻译后调控这三方面讨论了植物耐低钾的分子机制, 为植物耐低钾的遗传改良提供了分子理论依据, 也为今后的耐低钾研究提供一定的思路。

关键词

低钾胁迫, 低钾信号传导, 转录调节, 翻译后调控, 分子机制

Research Progress on Signal Transduction and Molecular Regulatory Mechanism of Plants in Response to Low K⁺ Stress

Xi Wang, Xin Liu, Jing Jiang*

College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang Liaoning
Email: *jiangj_syau@syau.edu.cn

Received: Oct. 23rd, 2020; accepted: Nov. 20th, 2020; published: Nov. 27th, 2020

Abstract

K⁺ plays crucial roles in diverse physiological and biochemical processes during plant growth and

*通讯作者。

development. Due to irrational use of fertilizer and continuous cultivate, the K^+ content of soil decreased gradually. Deficiency of K^+ content has become one of the major factors limiting the growth and development of plant. Therefore, breeding low K^+ -resistant varieties has become an important target of current crop breeding, and the excavation of low K^+ -resistant genes will lay the foundation for the variety improvement of low K^+ resistance. To survive in low K^+ environment, plants have evolved complex and high-efficiency signal transduction pathway, and combined with transcriptional regulatory and post-translational regulation to resist to low K^+ stress. This paper, combined the previous research, discussed the molecular mechanism of low K^+ tolerance from three aspects of low K^+ signal transduction pathway, transcriptional regulatory and post-translational regulation to provide a molecular theoretical basis for genetic improvement of plant low K^+ tolerance and a direction for the study of plant low K^+ resistance in the future.

Keywords

Low K^+ Stress, Low K^+ Signal Transduction, Transcriptional Regulatory, Post-Translational Regulation, Molecular Mechanism

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

钾离子是植物中重要的大量元素之一，在植物生长发育过程中扮演着重要角色，钾离子具有丰富的生理生化功能，包括维持细胞渗透压平衡、保障酶活性、优化光合性能、促进同化产物运输等[1]。近年来，随着我国作物产量的提高，农田土壤出现钾素亏缺现象[2]。钾离子短时间的缺乏会造成植株根毛伸长和根部生长受限[3] [4] [5]，而随着缺钾时间的延长，会使植物叶片发生黄化和植株整体生长受到抑制[6] [7] [8]，最后造成质量和产量的严重损失。

低钾胁迫下，植物首先会感应到低钾信号并将信号传递至细胞内，信号可以被传导并随后触发下游响应从而启动一些耐低钾相关基因的表达，随后会造成植物的表型发生一些变化，最终促进植物适应缺钾的环境[9]。在这个过程中，信号传导、转录调控和翻译后调节发挥着重要作用。近年来，有关植物耐低钾的研究，特别是响应低钾胁迫的分子机制得到了广泛的关注，本文就这方面取得的进展进行总结，为低钾胁迫分子机制的下一步研究奠定基础。

2. 低钾胁迫信号转导途径

2.1. Ca^{2+} 通道信号传导

低钾胁迫首先对质膜产生影响，激活 Ca^{2+} 通道，从而启动 Ca^{2+} 信号传导通路(图 1)。植物在遭受低钾胁迫时， Ca^{2+} 传感器钙调磷酸酶 B 类蛋白 CBL (calcineurin B-like protein)可以与特定的蛋白激酶 CIPK (CBL-interacting kinase)相互作用，形成复合体去传递 Ca^{2+} 信号，激活耐低钾相关基因，从而响应低钾胁迫。高亲和性钾转运蛋白 *HAK5* 和钾离子通道 *AKT1* 是目前研究较多的两个耐低钾基因，在拟南芥中已发现 CBL1-CIPK23-HAK5 和 CBL1/9-CIPK23-AKT1 传导路径可以增加根部钾离子的吸收以响应低钾胁迫[10] [11]。在水稻中也存在 CBL1-CIPK23 途径，传递信号激活 AKT1 通道，增加钾离子的吸收[12]。此外，还发现了 CIPK6 和 CIPK16 也可以依赖 CBLs 方式传递低钾信号去激活 AKT1 [13]。钾离子通道

AKT2 的活性也可以被 CBL4-CIPK6 信号调节[14]。除了 CBL-CIPK 复合体协同传递低钾信号外,还发现 CBL 和 CIPK 之间存在竞争关系, CBL10 可以不和 CIPK23 发生互作而直接传递低钾信号与 AKT1 一起调节植物钾离子稳态[15]。最近的研究发现了在低钾胁迫下,拟南芥 CIPK9 和蛋白磷酸酶(protein phosphatase 2C, PP2C)家族成员 AP2C1 发生互作并且可以提高植物的低钾耐性,这暗示了 PP2C 也参与了 Ca^{2+} 介导的低钾信号传导,但具体机制还不清楚[16]。在不同的植物中这种 Ca^{2+} 信号途径是不同的,即使在相同植物中也存在多条信号途径响应低钾,表明这种信号传递途径是高效且复杂的。

2.2. 植物激素信号传导

乙烯是可以响应低钾信号的,在拟南芥多个实验中均发现钾离子的缺乏可以导致乙烯的含量迅速的增加,随后诱导了活性氧(reactive oxygen species, ROS)含量的增加,调控 *HAK5* 表达量上调和根毛的伸长去响应低钾胁迫[17] [18]。最新的研究也发现拟南芥可以通过乙烯信号途径增加根毛的伸长进而响应低钾胁迫[3]。

在多个实验中均发现,低钾胁迫会通过影响生长素的含量来影响根部的生长,这暗示了生长素信号可能响应低钾胁迫[19] [20] [21] [22]。钾转运蛋白 KUP4 可以通过调节生长素载体(auxin transporter, PIN1)的位置来影响钾依赖性根部形态的发育[23] [24]。近期研究发现拟南芥 AKT1 可以感应低钾信号并且影响生长素的转运和分布和减少根尖的生长素含量,从而使根部停止生长[20]。在番茄中也存在类似的根部生长素浓度下降的现象,但具体的信号传导途径还是未知的[5]。

蛋白激酶 SRK2E (SNF1-related protein kinases 2E)是 ABA 信号途径的关键成分,有研究发现钾转运蛋白 KUP6 可以与 SRK2E 互作,通过 ABA 信号调节钾离子稳态和渗透调节以响应气孔开闭[25]。此外,钾离子缺乏和 ABA 也可以诱导钾转运蛋白 *CHX17* 的表达,但具体机制还未清楚[26]。这些都表明 ABA 可以感应低钾信号并且调节相关低钾基因抵御低钾胁迫。

茉莉酸是非生物胁迫紧密相关的一种激素,有研究发现其响应低钾胁迫。在水稻和小麦中茉莉酸合成相关酶丰度可以受钾离子缺乏的诱导显著增加,并且同时也增加了植物的低钾耐性[27],这也暗示了茉莉酸参与了低钾信号传导。茉莉酸信号也可以调节钾转运蛋白 *OsCHX14* 的表达,从而调节开花过程中的钾离子稳态[28]。

植物激素广泛地参与了低钾胁迫信号传导的过程,已知低钾可以诱导乙烯、茉莉酸和 ABA 相关基因转录的增加,生长素含量的减少。最近的番茄转录组分析发现,除了这四种激素外,赤霉素,细胞分裂素以及水杨酸相关基因的转录水平在低钾处理前后均发生显著性变化[5]。这暗示了在植物中多种激素均参与低钾信号传导(图 1),但大多数的信号转导途径还是未知的。

2.3. microRNA 途径

microRNA 在植物发育调控、逆境应答及激素调节等方面发挥重要作用。目前 microRNA 在 N、P、S 和 Cu 营养缺乏实验中研究更为深入,在钾缺乏实验中研究是较少的。水稻 *OsmiR399* 可以通过调节多种营养元素的吸收响应缺素胁迫,过表达 *OsmiR399* 使植物体内各种营养元素含量上升,而钾离子缺乏可以诱导 *OsmiR399* 的表达并抑制其下游靶标基因 *LTN1/OsPHO2*,随后上调钾转运蛋白 *OsHAK25* 的表达以响应低钾胁迫[29]。在番茄中通过对 microRNA 进行测序发现存在 7 个差异表达的 microRNA 响应低钾胁迫,并且提出了 microRNA156 与靶基因 *SPL3* 之间可能存在负调控关系响应低钾[30]。miR168a 也是一个被验证响应低钾的 microRNA, miR168a 过表达番茄植株在低钾处理后根毛与根面积显著增加[31]。因此, microRNA 是可以响应低钾信号,并将信号传递给特定的靶基因,最后调节耐低钾相关基因的表达(图 1)。

2.4. ROS 途径传导

当植物处在逆境胁迫下时会产生大量的活性氧，它是细胞内重要的信号分子。有研究显示，ROS 不仅参与低钾信号传导，也是钙传导信号的上游调节子[13] [32]。在拟南芥中发现低钾胁迫也诱导根部 ROS 的含量增加，并且 ROS 信号可以诱导 *HAK5* 去响应低钾胁迫[17]。在番茄中也发现了相似的现象，在低钾处理后低钾敏感型植株的根和叶中 ROS 的浓度会显著上升，但具体的机制还不清楚[5]。此外，低钾胁迫也诱导了一些 ROS 相关的酶含量的上升。RCI3 (type III peroxidase)是过氧化物酶家族的成员，低钾处理会增加其含量，其过表达也会增加 ROS 含量和 *HAK5* 的表达[33]。同样地，与 ROS 产生有关的氧化酶 NADPH (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)也会被低钾诱导，当抑制 *NADPH* 表达时会下调一些响应低钾胁迫的基因，例如 *HAK5* 和 *KEA5* [34]。由此可以发现，ROS 的变化是响应钾离子缺乏的重要表现，RCI3 和 NADPH 可能是 ROS 响应低钾信号途径的重要成员，并且均与 *HAK5* 相关。

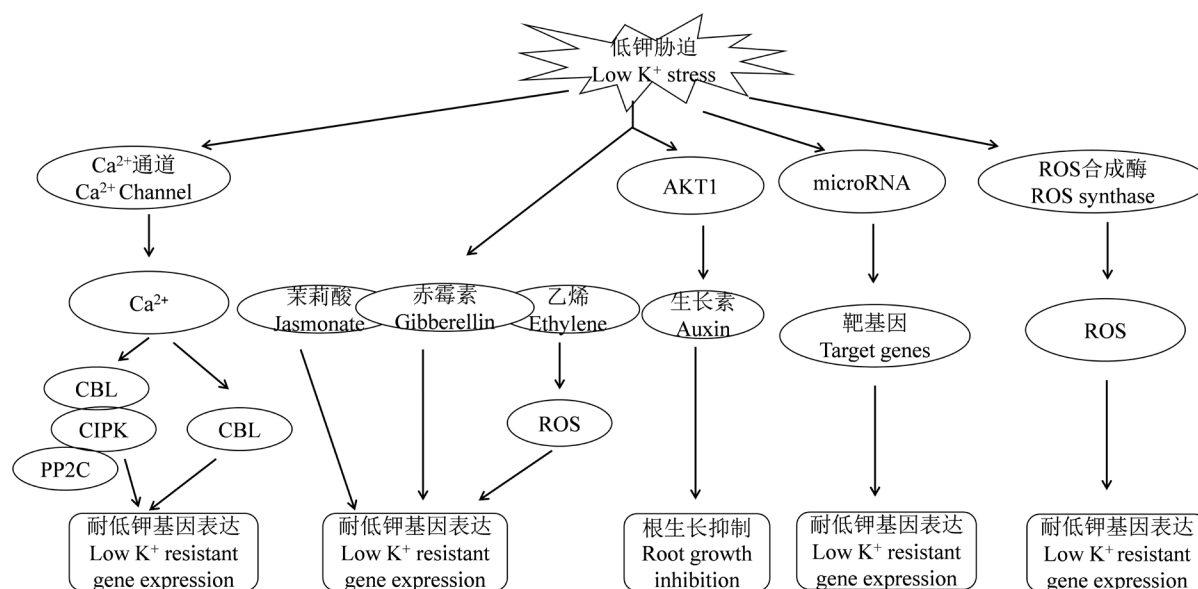


Figure 1. Low K^+ signal transduction pathways in plants

图 1. 植物低钾信号传导途径

3. 转录水平调节

植物面对较大的钾离子波动时，是依靠钾离子吸收和转运系统来进行调节的，这些钾离子吸收转运基因的转录调控是响应钾离子缺乏的普遍机制[7]。在多种植物中均发现低钾胁迫会诱导一些钾离子转运蛋白基因的转录水平上调(图 2)。在水稻中发现低钾会引起 *OsHAK1* 和 *OsHAK5* 的转录上调，增加了根部钾离子的吸收能力[6] [35]。在谷子中发现 *SiHAK1* 在低钾处理后表达量增强了 12 倍，并且表现出高亲和性钾离子吸收能力[36]。在拟南芥中发现 *HAK5* 的表达受到了钾离子缺乏的诱导而上调了，并且根部钾离子的含量更高了[37]。最近在玉米中也发现了 *ZmHAK1* 在低钾处理下表达水平上升了[4]。而这些受低钾诱导的基因的转录调控往往是依赖转录因子实现的，但具体的调节机制目前的发现的还是较少的。也存在一些钾转运蛋白的转录水平并不受低钾调控，例如 *KUP7* 的表达量在低钾处理后并未发生改变，*KUP7* 过表达植株在低钾下也并未显示出低钾耐性[7]，这暗示了 *KUP7* 可能是受到了翻译水平或翻译后水平的调节。

乙烯转录因子是植物响应和抵抗低钾胁迫主要的调控因子，在植物响应低钾胁迫的转录调节网络中

扮演着重要作用。早期就有实验发现了低钾可以诱导拟南芥乙烯含量的增加,同时也可以诱导 *HAK5* 的转录水平和根毛的伸长,但具体机制并不清楚[17]。后期研究发现乙烯可以诱导乙烯转录因子 *RAP2.11* 可以结合 *HAK5* 的启动子,调节其转录水平[18]。在番茄中通过对低钾胁迫前后的转录组进行分析也发现了 19 个乙烯转录因子响应低钾胁迫[5]。在最近的研究中也揭示了拟南芥在钾离子缺乏下,转录因子 *ZFP5* (zinc finger protein 5)通过调控乙烯信号途径中的 *EIN2* (ethyleneinsensitive 2)的转录,从而延长根毛的伸长去吸收更多钾离子[3]。

此外,一些其他类型的转录因子也可以调节 *HAK5* 的转录。早期研究发现拟南芥在钾离子充足时,生长素相关转录因子 *ARF2* (auxinresponse factor 2)与 *HAK5* 的启动子结合抑制其表达,在低钾下 *ARF2* 被磷酸化解除了对 *HAK5* 的抑制作用,从而增加钾离子的吸收和根系的伸长[38]。除了 *ARF2* 之外,也发现了转录因子 *DDF2* (dwarf and delayed flowering 2)、*JLO* (jagged lateral organs)、*TFII_A* (transcription initiation factor II_A gamma chain)和 *bHLH121* (basic helix-loop-helix 121)均可以在低钾胁迫下激活 *HAK5* 的启动子,从而获得更多的钾离子,使植株的耐低钾性更强[39]。这些也展示出在低钾下,增加高亲和性转运蛋白 *HAK5* 的转录水平不仅可以提高钾离子的吸收还可以增强根部的伸长,从而缓解植物低钾性状。

此外,一些其他钾转运蛋白基因也被发现其在转录水平受转录因子调节。拟南芥 *NRT1.5/NPF7.3* 钾转运蛋白负责平衡根部和冠部钾离子的分布[40],有研究发现 *myb59* 和 *npf7.3* 突变体表现出相似的冠部发黄的现象,并且证明了转录因子 *MYB59* (v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog 59)响应低钾调控,可以直接与 *NRT1.5/NPF7.3* 的启动子结合来调控其转录水平以响应低钾胁迫[41]。在谷子中,转录因子 *SiNAC45* (nascent polypeptide-associated complex 45)也可以响应低钾胁迫和 ABA 的诱导,同时也增加了 *AKT1* 和 *HAK1* 的表达,并且在不同钾离子浓度下 *SiNAC45* 转基因植物具有不同的根长和根鲜重,但具体调节机制还不清楚[42]。

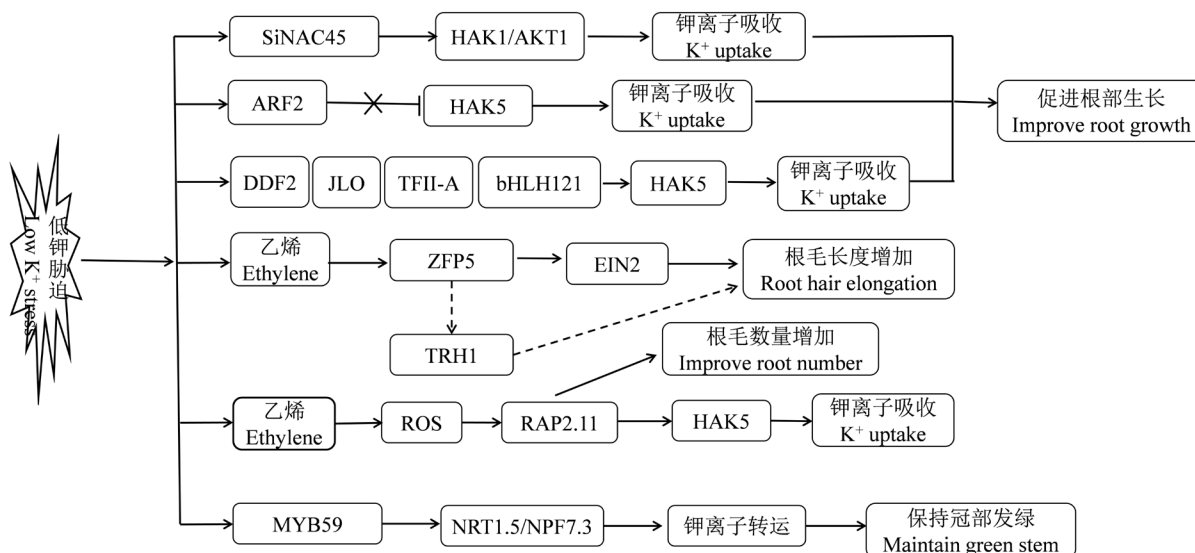


Figure 2. Low K^+ -responsive transcriptional regulatory regulation in plants

图 2. 植物响应低钾的转录调控

4. 翻译后调节

钾离子在维持细胞充盈和膜电位方面具有重要作用,钾离子的吸收和转运必须对环境变化做出快速反应,因此翻译后修饰调节非常重要(图 3)。CBL-CIPK 复合物是已知的植物耐低钾翻译后修饰调节的重

要成分, 其复合物可以在 Ca^{2+} 信号下磷酸化低钾相关蛋白, 增强植物耐低钾性。早期实验在爪蟾卵母细胞中验证了 CIPK23、CIPK6 和 CIPK16 和 CBL1/2/3/9 发生互作, 这些 CBL-CIPK 复合物均可以激发 AKT1 的活性, 其中 CBL1-CIPK23 复合物对 AKT1 的活性激发最强[13]。拟南芥和水稻中也发现在低钾胁迫时 CBL1-CIPK23 可以磷酸化 AKT1, 进而促进植物钾离子的吸收能力和缓解了低钾胁迫性状[11] [12]。在拟南芥中 CBL1-CIPK23 也可以磷酸化 HAK5, 激活 HAK5 去转运更多的钾离子[10]。CBL 除了可以和 CIPK 结合磷酸化 AKT1 外, 还发现了 CBL10 与 CIPK23 发生了竞争作用, CBL10 可以直接和 AKT1 的互作调节钾离子稳态[15]。

此外, 许多研究发现蛋白激酶 PP2C 可以与 CBL 和 CIPK 互作共同去调节耐低钾相关蛋白。AtAIP1 是 PP2C 家族的一员, 研究发现 AIP1 的去磷酸化 AKT1 与 CBL1-CIPK23 的磷酸化 AKT1 发生抵消作用, 进而抑制 AKT1 介导的钾离子吸收活性[13]。AtPP2CA 是 A 型 PP2C, 其与 CIPK6 互作抑制 CIPK6 对 AKT1 的磷酸化, 从而抑制 AKT1 的活性, 然而同时又存在一些特定的 CBLs 可以与 PP2CA 发生物理作用去解除其抑制作用[43]。可以发现 PP2C 往往是通过与 CIPK 发生竞争作用, 进而负调节 AKT1 的活性。AtPP2CA 还可以单独的影响钾离子通道 AKT2, 其去磷酸化 AKT2 抑制其活性[44]。最近在拟南芥中发现 PP2C 家族的成员 AP2C1 可以去磷酸化 CIPK9, 并且在低钾下拟南芥 *ap2c1* 突变体的钾离子含量和根长相对于 *cipk9* 是更好的, 这表明了在低钾胁迫下 AP2C1 充当负调节剂, CIPK9 充当正调节剂, 一起协调拟南芥的钾离子吸收和根部生长, 但具体调节机制还未清楚[16]。在植物中 PP2C 与 CBL 和 CIPK 之间存在复杂的互作关系, 并且进而影响了钾离子通道, 这形成了复杂的翻译后调节网络去响应低钾。

此外, 也存在一些其他蛋白激酶具有翻译后调节作用。在拟南芥中编码 Raf 样 MAPKK 激酶的 AtILK1 (integrin-linked kinase 1) 和钙调蛋白 AtCML9 (calmodulin-like protein) 结合与 HAK5 互作, 促进 HAK5 在质膜上的积累, 从而维持钾离子稳态[45]。ABA 信号相关蛋白激酶 SRK2E 也可以磷酸化 KUP6 调节钾离子

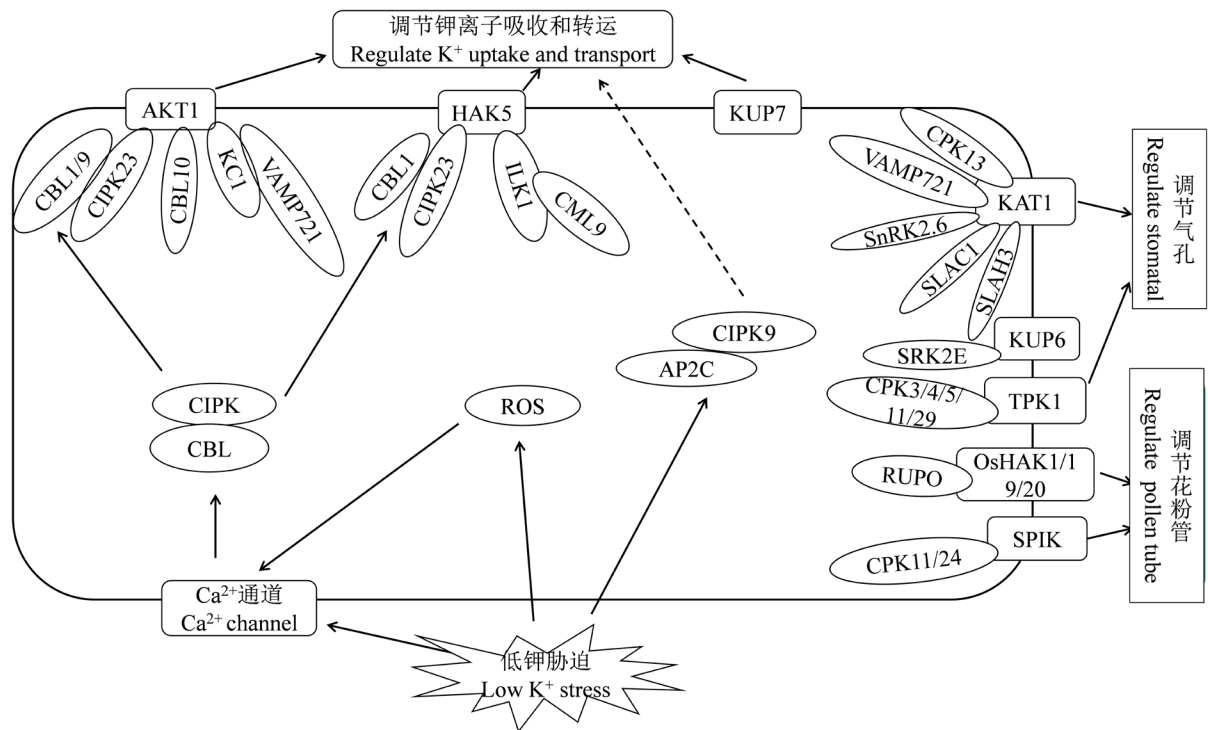


Figure 3. Low K^+ -responsive post-translational regulation in plants
图 3. 植物响应低钾的翻译后调控

稳态和气孔开闭[25]。同样地,蔗糖相关蛋白激酶 AtSnRK2.6 (SNF1-related protein kinase 2.6)也可以磷酸化 KAT1 从而调节气孔开闭和干旱胁迫[46]。在番茄中也存在一些受体激酶(LRR-RLK)在低钾前后的转录水平发生显著性变化,暗示了这些受体激酶可能也参与了有低钾相关的一些翻译后调控[5]。水稻中一个受体样激酶 RUPO (receptor-like kinase)与钾转运蛋白 OsHAK1/19/20 互作,抑制其活性避免钾离子过度积累,从而介导花粉管生长和钾离子稳态[47]。

此外,一些钙离子依赖性蛋白激酶 CPKs (calcium-dependent protein kinases),可以结合 Ca^{2+} 并且具有激酶活性,它们通过磷酸化钾离子通道从而调节植物花粉管和气孔状态。AtCPK11 和 AtCPK24 调控了花粉管钾离子通道 AtSPIK 去吸收钾离子,从而调节花粉管生长[48]。在拟南芥中 CPK13 也可以磷酸化 KAT1/2 去调控气孔开放[49],CPK3/4/5/11/29 可以磷酸化液泡钾离子通道 TPK1 [46]。在非洲爪蟾卵母细胞中也验证了 CPK33 增强了 shaker 通道 GORK 的活性,并且影响了 Ca^{2+} 依赖性的气孔开闭[50]。

钾离子通道还可以在翻译后水平被一些通道亚基调节。AtKC1 是 shaker 钾离子通道的亚基并且负调节剂钾离子通道的活性,单独并不发生作用[51]。在拟南芥中发现 AtKC1 与 AtAKT1 相互作用形成 AtAKT1-AtKC1 异聚体通道,并在低钾下负调节 AKT1 吸收钾离子的活性和抑制根部生长[52]。AtKC1 也可以与 AtCIPK23 协同调节 AtAKT1 介导的低钾应激反应[53]。钾离子通道 KAT1 和 KC1 还可以与囊泡相关膜蛋白 VAMP721 相互作用,在质膜上调节钾离子电流和根部的生长[54]。此外,拟南芥阴离子通道 SLAC1 和 SLAH3 均可以通过蛋白互作直接抑制钾离子通道 KAT1,从而调节气孔开放[55]。

5. 展望

近年来植物耐低钾研究进展迅速,对模式植物耐低钾分子机理的研究不断加深。基因敲除、转基因植物和基因定位技术的应用推动了人们对耐低钾的深入研究,也为培育新的耐低钾品种提供了重要的理论依据。但是同时也存在一些问题,1) 低钾信号传导途径的开发还是不够完全的,还存在一些与胁迫相关的激素在低钾胁迫下的信号传导途径是未知的,例如细胞分裂素和赤霉素。另外, microRNA 与低钾胁迫相关的研究也是较少的,这些都应作为未来的重点研究对象;2) HAK5 的转录调节机制是目前研究的较多的,但还存在许多其他钾离子转运蛋白在低钾胁迫下转录水平也是上调的,例如 OsHAK1、ZmHAK1 和 SiHAK1 等,这些基因的转录水平上调的具体调节机制还是未知的。此外基因的转录后修饰研究目前是较少的,例如 mRNA 前体剪接加工、编辑、稳定性以及 mRNA 降解等,这些方面在未来可以进行深入研究;3) 耐低钾研究主要集中在拟南芥和水稻这种模式植物上,对于一些其他尚未进行基因组测序的植物研究甚少,低钾相关基因的功能研究十分受限。

致 谢

本研究由国家重点研发项目(2019YFD100030)和国家自然科学基金项目(31801847)共同资助。

作者贡献

王茜负责撰写论文;刘欣负责文献资料的查找;姜晶是本综述的构思者及负责人,指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

参考文献

- [1] Li, W.H., Xu, G.H., Alli, A. and Yu, L. (2018) Plant HAK/KUP/KT K^{+} Transporters: Function and Regulation. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, **74**, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.07.009>
- [2] Tan, D., Jin, J., Jiang, L., Huang, S. and Liu, Z. (2012) Potassium Assessment of Grain Producing Soils in North China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **148**, 65-71. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.11.016>
- [3] Huang, L., Jiang, Q., Wu, J., An, L., Zhou, Z., Wong, C., Wu, M., Yu, H. and Gan, Y. (2020) Zinc Finger Protein 5

- (ZFP5) Associates with Ethylene Signaling to Regulate the Phosphate and Potassium Deficiency-Induced Root Hair Development in Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, **102**, 143-158. <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00937-4>
- [4] Qin, Y.J., Wu, W.H. and Wang, Y. (2019) ZmHAK5 and ZmHAK1 Function in K⁺ Uptake and Distribution in Maize under Low K⁺ Conditions. *Journal of Integrative Plant Biology*, **61**, 691-705. <https://doi.org/10.1111/jipb.12756>
- [5] Zhao, X.M., Liu, Y., Liu, X. and Jiang, J. (2018) Comparative Transcriptome Profiling of Two Tomato Genotypes in Response to Potassium-Deficiency Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **19**, 2402. <https://doi.org/10.3390/ijms19082402>
- [6] Chen, G., Hu, Q., Luo, L., Yang, T., Zhang, S., Hu, Y., Yu, L. and Xu, G. (2015) Rice Potassium Transporter OsHAK1 Is Essential for Maintaining Potassium-Mediated Growth and Functions in Salt Tolerance over Low and High Potassium Concentration Ranges. *Plant, Cell & Environment*, **38**, 2747-2765. <https://doi.org/10.1111/pce.12585>
- [7] Han, M., Wu, W., Wu, W.H. and Wang, Y. (2016) Potassium Transporter KUP7 Is Involved in K⁺ Acquisition and Translocation in Arabidopsis Root under K⁺-Limited Conditions. *Molecular Plant*, **9**, 437-446. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.01.012>
- [8] Hu, W., Lu, Z., Meng, F., Li, X., Cong, R., Ren, T., Sharkey, T.D. and Lu, J. (2020) The Reduction in Leaf Area Precedes That in Photosynthesis under Potassium Deficiency: The Importance of Leaf Anatomy. *New Phytologist*, **227**, 1749-1763. <https://doi.org/10.1111/nph.16644>
- [9] Wang, Y. and Wu, W.H. (2017) Regulation of Potassium Transport and Signaling in Plants. *Current Opinion in Plant Biology*, **39**, 123-128. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.06.006>
- [10] Ragel, P., Ródenas, R., García-Martín, E. andrés, Z., Villalta, I., Nieves-Cordones, M., Rivero, R.M., Martínez, V., Pardo, J.M., Quintero, F.J. and Rubio, F. (2015) CIPK23 Regulates HAK5-Mediated High-Affinity K⁺ Uptake in Arabidopsis Roots. *Plant Physiology*, **169**, 2863-2873. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01401>
- [11] Xu, J., Li, H.D., Chen, L.Q., Wang, Y., Liu, L.L., He, L. and Wu, W.H. (2006) A Protein Kinase, Interacting with Two Calcineurin B-Like Proteins, Regulates K⁺ Transporter AKT1 in Arabidopsis. *Cell*, **125**, 1347-1360. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.06.011>
- [12] Li, J., Yu, L., Qi, G.N., Li, J., Xu, Z.J., Wu, W.H. and Yi, W. (2014) The OsAKT1 Channel Is Critical for K⁺ Uptake in Rice Roots and Is Modulated by the Rice CBL1-CIPK23 Complex. *The Plant Cell*, **26**, 3387-3402. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.123455>
- [13] Lee, S.C., Lan, W.Z., Kim, B.G., Li, L., Cheong, Y.H., Pandey, G.K., Lu, G., Buchanan, B.B. and Luan, S. (2007) A Protein Phosphorylation/Dephosphorylation Network Regulates a Plant Potassium Channel. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 15959-15964. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707912104>
- [14] Held, K., Pascaud, F., Eckert, C., Gajdanowicz, P., Hashimoto, K., Corratgefaillie, C., Offenborn, J.N., Lacombe, B., Dreyer, I. and Thibaud, J.B. (2011) Calcium-Dependent Modulation and Plasma Membrane Targeting of the AKT2 Potassium Channel by the CBL4/CIPK6 Calcium Sensor/Protein Kinase Complex. *Cell Research*, **21**, 1116-1130. <https://doi.org/10.1038/cr.2011.50>
- [15] Ren, X.L., Qi, G.N., Feng, H.Q., Zhao, S., Zhao, S.S., Wang, Y. and Wu, W.H. (2013) Calcineurin B-Like Protein CBL10 Directly Interacts with AKT1 and Modulates K⁺ Homeostasis in Arabidopsis. *The Plant Journal*, **74**, 258-266. <https://doi.org/10.1111/tpj.12123>
- [16] Singh, A., Yadav, A.K., Kaur, K., Sanyal, S.K., Jha, S.K., Fernandes, J.L., Sharma, P., Tokas, I., Pandey, A. and Luan, S. (2018) A Protein Phosphatase 2C, AP2C1, Interacts with and Negatively Regulates the Function of CIPK9 under Potassium-Deficient Conditions in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 4003-4015. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery182>
- [17] Jung, J.Y., Shin, R. and Schachtman, D.P. (2009) Ethylene Mediates Response and Tolerance to Potassium Deprivation in Arabidopsis. *Plant Cell*, **21**, 607-621. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.063099>
- [18] Kim, M.J., Ruzicka, D., Shin, R. and Schachtman, D.P. (2012) The Arabidopsis AP2/ERF Transcription Factor RAP2.11 Modulates Plant Response to Low-Potassium Conditions. *Molecular Plant*, **5**, 1042-1057. <https://doi.org/10.1093/mp/sss003>
- [19] Cao, Y., Glass, A.D.M. and Crawford, N.M. (1993) Ammonium Inhibition of Arabidopsis Root Growth Can Be Reversed by Potassium and by Auxin Resistance Mutations aux1, aux1, and aux2. *Plant Physiology*, **102**, 983-989. <https://doi.org/10.1104/pp.102.3.983>
- [20] Li, J., Wu, W.H. and Wang, Y. (2017) Potassium Channel AKT1 Is Involved in the Auxin-Mediated Root Growth Inhibition in Arabidopsis Response to Low K⁺ Stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, **59**, 895-909. <https://doi.org/10.1111/jipb.12575>
- [21] Shin, R., Burch, A.Y., Huppert, K., Tiwari, S.B., Murphy, A.S., Guilfoyle, T.J. and Schachtman, D.P. (2007) The Arabidopsis Transcription Factor MYB77 Modulates Auxin Signal Transduction. *Plant Cell*, **19**, 2440-2453. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.050963>

- [22] Vicenteagullo, F., Rigas, S., Desbrosses, G., Dolan, L., Hatzopoulos, P. and Grabov, A. (2004) Potassium Carrier TRH1 Is Required for Auxin Transport in Arabidopsis Roots. *The Plant Journal*, **40**, 523-535. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02230.x>
- [23] Dolan, L. (2013) Pointing PINs in the Right Directions: A Potassium Transporter Is Required for the Polar Localization of Auxin Efflux Carriers. *New Phytologist*, **197**, 1027-1028. <https://doi.org/10.1111/nph.12151>
- [24] Rigas, S., Ditengou, F.A., Ljung, K., Daras, G., Tietz, O., Palme, K. and Hatzopoulos, P. (2013) Root Gravitropism and Root Hair Development Constitute Coupled Developmental Responses Regulated by Auxin Homeostasis in the Arabidopsis Root Apex. *New Phytologist*, **197**, 1130-1141. <https://doi.org/10.1111/nph.12092>
- [25] Osakabe, Y., Arinaga, N., Umezawa, T., Katsura, S., Nagamachi, K., Tanaka, H., Ohiraki, H., Yamada, K., Seo, S.U. and Abo, M. (2013) Osmotic Stress Responses and Plant Growth Controlled by Potassium Transporters in Arabidopsis. *The Plant Cell*, **25**, 609-624. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.105700>
- [26] Cellier, F., Conéjéro, G., Ricaud, L., Doan, T.L., Lepetit, M., Gosti, F. and Casse, F. (2004) Characterization of AtCHX17, a Member of the Cation/H⁺ Exchangers, CHX Family, from Arabidopsis Thaliana Suggests a Role in K⁺ Homeostasis. *Plant Journal*, **39**, 834-846. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02177.x>
- [27] Li, G., Wu, Y., Liu, G., Xiao, X., Wang, P., Gao, T., Xu, M., Han, Q., Wang, Y. and Guo, T. (2017) Large-Scale Proteomics Combined with Transgenic Experiments Demonstrates an Important Role of Jasmonic Acid in Potassium Deficiency Response in Wheat and Rice. *Molecular & Cellular Proteomics*, **16**, 1889-1905. <https://doi.org/10.1074/mcp.RA117.000032>
- [28] Chen, Y., Ma, J., Miller, A.J., Luo, B., Wang, M., Zhu, Z. and Ouwerkerk, P.B.F. (2016) OsCHX14 Is Involved in the K⁺ Homeostasis in Rice (*Oryza sativa*) Flowers. *Plant & Cell Physiology*, **57**, 1530-1543. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw088>
- [29] Hu, B., Wang, W., Deng, K., Li, H., Zhang, Z., Zhang, L. and Chu, C. (2015) MicroRNA399 Is Involved in Multiple Nutrients Starvation Responses in Rice. *Frontiers in Plant Science*, **6**, 188. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00188>
- [30] 赵晓明. 番茄响应低钾胁迫关键基因的挖掘[D]: [博士学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学园艺学院, 2018.
- [31] 刘杨. Sly-miR168a 调控番茄钾养分吸收和利用的功能验证[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学园艺学院, 2018.
- [32] Li, L., Kim, B.G., Cheong, Y.H., Pandey, G.K. and Luan, S. (2006) A Ca²⁺ Signaling Pathway Regulates a K⁺ Channel for Low-K Response in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 12625-12630. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605129103>
- [33] Min, J.K., Ciani, S. and Schachtman, D.P. (2010) A Peroxidase Contributes to ROS Production during Arabidopsis Root Response to Potassium Deficiency. *Molecular Plant*, **3**, 420-427. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp121>
- [34] Shin, R., Schachtman, D.P. and Ryan, C.A. (2004) Hydrogen Peroxide Mediates Plant Root Cell Response to Nutrient Deprivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 8827-8832. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401707101>
- [35] Yang, T., Zhang, S., Hu, Y., Wu, F., Hu, Q., Chen, G., Cai, J., Wu, T., Moran, N., Yu, L. and Xu, G. (2014) The Role of a Potassium Transporter OsHAK5 in Potassium Acquisition and Transport from Roots to Shoots in Rice at Low Potassium Supply Levels. *Plant Physiology*, **166**, 945-959. <https://doi.org/10.1104/pp.114.246520>
- [36] Zhang, H., Xiao, W., Yu, W., Yao, L., Li, L., Wei, J. and Li, R. (2018) Foxtail Millet SiHAK1 Excites Extreme High-Affinity K⁺ Uptake to Maintain K⁺ Homeostasis under Low K⁺ or Salt Stress. *Plant Cell Reports*, **37**, 1533-1546. <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2325-2>
- [37] Cordones, M.N., Lara, A. and Rubio, F. (2019) Modulation of K⁺ Translocation by AKT1 and AtHAK5 in Arabidopsis Plants. *Plant, Cell & Environment*, **42**, 2357-2371. <https://doi.org/10.1111/pce.13573>
- [38] Zhao, S., Zhang, M.L., Ma, T.L. and Wang, Y. (2016) Phosphorylation of ARF2 Relieves Its Repression of Transcription of the K⁺ Transporter Gene HAK5 in Response to Low Potassium Stress. *The Plant Cell*, **28**, 3005-3019. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00684>
- [39] Hong, J.P., Takeshi, Y., Kondou, Y., Schachtman, D.P., Matsui, M. and Shin, R. (2013) Identification and Characterization of Transcription Factors Regulating Arabidopsis HAK5. *Plant & Cell Physiology*, **54**, 1478-1490. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct094>
- [40] Li, H., Yu, M., Du, X.Q., Wang, Z.F., Wu, W.H., Quintero, F.J., Jin, X.H., Li, H.D. and Wang, Y. (2017) NRT1.5/NPF7.3 Functions as a Proton-Coupled H⁺/K⁺ Antiporter for K⁺ Loading into the Xylem in Arabidopsis. *Plant Cell*, **29**, 2016-2026. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00972>
- [41] Du, X.Q., Wang, F.L., Li, H., Jing, S., Yu, M., Li, J., Wu, W.H., Kudla, J. and Wang, Y. (2019) The Transcription Factor MYB59 Regulates K⁺/NO₃⁻ Translocation in the Arabidopsis Response to Low K⁺ Stress. *The Plant Cell*, **31**, 699-714. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00674>

- [42] 王二辉, 胡利芹, 薛飞洋, 李微微, 徐兆师, 李连诚, 周永斌. 谷子转录因子基因 SiNAC45 在拟南芥中对低钾及 ABA 的响应[J]. 作物学报, 2015, 41(9): 1445-1453.
- [43] Lan, W.Z., Lee, S.C., Che, Y.F., Jiang, Y.Q. and Luan, S. (2011) Mechanistic Analysis of AKT1 Regulation by the CBL-CIPK-PP2CA Interactions. *Molecular Plant*, **4**, 527-536. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr031>
- [44] Cherel, I., Michard, E., Platet, N., Mouline, K. and Thibaud, J.B. (2002) Physical and Functional Interaction of the Arabidopsis K⁺ Channel AKT2 and Phosphatase AtPP2CA. *Plant Cell*, **14**, 1133-1146. <https://doi.org/10.1105/tpc.000943>
- [45] Brauer, E.K., Ahsan, N., Dale, R., Kato, N., Coluccio, A.E., Kochian, L.V., Thelen, J.J. and Popescu, S.C. (2016) The Raf-Like Kinase ILK1 and the High Affinity K⁺ Transporter HAK5 Are Required for Innate Immunity and Abiotic Stress Response. *Plant Physiology*, **171**, 1470-1484. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00035>
- [46] Simeunovic, A., Mair, A., Wurzing, B. and Teige, M. (2016) Know Where Your Clients Are: Subcellular Localization and Targets of Calcium-Dependent Protein Kinases. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 3855-3872. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw157>
- [47] Liu, L., Zheng, C., Kuang, B., Wei, L., Yan, L. and Wang, T. (2016) Receptor-Like Kinase RUPO Interacts with Potassium Transporters to Regulate Pollen Tube Growth and Integrity in Rice. *PLoS Genetics*, **12**, e1006085. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006085>
- [48] Zhao, L.N., Shen, L.K., Zhang, W.Z., Zhang, W., Wang, Y. and Wu, W.H. (2013) Ca₂⁺-Dependent Protein Kinase11 and 24 Modulate the Activity of the Inward Rectifying K⁺ Channels in Arabidopsis Pollen Tubes. *Plant Cell*, **25**, 649-661. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.103184>
- [49] Elsa, R., Claire, C., Frédéric, S., Karine, P. and Christian, B. (2014) CPK13, A Noncanonical Ca₂⁺-Dependent Protein Kinase, Specifically Inhibits KAT2 and KAT1 Shaker K⁺ Channels and Reduces Stomatal Opening. *Plant Physiology*, **166**, 314-326. <https://doi.org/10.1104/pp.114.240226>
- [50] Corratgefaillie, C., Ronzier, E., Sanchez, F., Prado, K., Kim, J., Lanciano, S., Leonhardt, N., Lacombe, B. and Xiong, T.C. (2017) The Arabidopsis Guard Cell outward Potassium Channel GORK Is Regulated by CPK33. *FEBS Letters*, **591**, 1982-1992. <https://doi.org/10.1002/1873-3468.12687>
- [51] Jeanguenin, L., Alcon, C., Duby, G., Boeglin, M., Chérel, I., Gaillard, I., Zimmermann, S., Sentenac, H. and Véry, A.A. (2011) AtKC1 Is a General Modulator of Arabidopsis Inward Shaker Channel Activity. *Plant Journal*, **67**, 570-582. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04617.x>
- [52] Wang, Y., He, L., Li, H.D., Xu, J. and Wu, W.H. (2010) Potassium Channel α -Subunit AtKC1 Negatively Regulates AKT1-Mediated K⁺ Uptake in Arabidopsis Roots under Low-K⁺ Stress. *Cell Research*, **20**, 826-837. <https://doi.org/10.1038/cr.2010.74>
- [53] Wang, X.P., Chen, L.M., Liu, W.X., Shen, L.K., Wang, F.L., Zhou, Y., Zhang, Z., Wu, W.H. and Wang, Y. (2016) AtKC1 and CIPK23 Synergistically Modulate AKT1-Mediated Low-Potassium Stress Responses in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **170**, 2264-2277. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01493>
- [54] Zhang, B., Karnik, R., Wang, Y., Wallmeroth, N., Blatt, M.R. and Grefen, C. (2015) The Arabidopsis R-SNARE VAMP721 Interacts with KAT1 and KC1 K⁺ Channels to Moderate K⁺ Current at the Plasma Membrane. *The Plant Cell*, **27**, 1697-1717. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00305>
- [55] Zhang, A., Ren, H.M., Tan, Y.Q., Qi, G.N., Yao, F.Y., Wu, G.L., Yang, L.W., Hussain, J., Sun, S.J. and Wang, Y.F. (2016) S-Type Anion Channels SLAC1 and SLAH3 Function as Essential Negative Regulators of Inward K⁺ Channels and Stomatal Opening in Arabidopsis. *Plant Cell*, **28**, 949-955. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.01050>