

宋志忠, 许建兰, 张斌斌, 等. 叶面喷施钾肥对霞脆桃果实品质及 *KUP* 基因表达的影响[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 1107-1112.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.05.020

叶面喷施钾肥对霞脆桃果实品质及 *KUP* 基因表达的影响

宋志忠, 许建兰, 张斌斌, 俞明亮, 马瑞娟

(江苏省农业科学院果树研究所, 江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 江苏 南京 210014)

摘要: 以霞脆桃为材料, 研究了叶面喷施钾肥对果实品质的影响及果实发育中 K^+ 动态平衡与 *KUP* 家族基因表达水平之间的联系。结果表明: 喷施钾肥显著增加了霞脆桃的鲜质量和体积大小, 改善了果皮着色指标, 提高了果实可溶性固形物和可溶性糖含量, 有效提升了桃果实品质, 并有效增强了果实发育不同时期果肉的钾素营养状况; 桃 *KT/HAK/KUP* 家族基因在桃果实发育不同时期的表达水平存在差异, *PpeKUP1* 基因在霞脆桃整个果实发育期的表达水平最高, 其次是 *PpeKUP5* 和 *PpeKUP3*, 而 *PpeKUP14~PpeKUP16* 在果实发育不同时期均没有检测到表达量; *PpeKUP1*、*PpeKUP2* 和 *PpeKUP7* 在转录水平上对喷施钾肥处理最为敏感, 其表达水平与对照相比, 在第 2 次果实膨大期 (75 DAFB) 至达到商业成熟度时 (95 DAFB) 均显著增强。

关键词: 桃; 果实发育; 钾肥; 叶面喷施; *KT/HAK/KUP* 家族; 基因表达

中图分类号: S662.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)05-1107-06

Effect of foliar spraying of potassium fertilizer on Xiacui peach quality and expression of *KUP* transporter family genes

SONG Zhi-zhong, XU Jian-lan, ZHANG Bin-bin, YU Ming-liang, MA Rui-juan

(Institute of Pomology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement, Nanjing 210014, China)

Abstract: The effects of potassium (K^+) fertilizer spraying on Xiacui peach fruit quality and K^+ homeostasis status in relation to *KUP* gene expression were analyzed during whole fruit development process. Results showed that K^+ fertilizer spraying significantly enhanced Xiacui peach fruit quality, as evidenced by increased fruit weight and size, improved fruit skin color parameters, strengthened soluble solid content and soluble sugar content. Fertilizer spraying also enhanced the fruit K^+ nutritional status. In addition, *KT/HAK/KUP* family genes were distinctly expressed during different fruit development stages. *PpeKUP1* was the most expressed gene, followed by *PpeKUP5* and *PpeKUP3*, whereas *PpeKUP14~PpeKUP16* were not detected throughout whole fruit development process. Moreover, expression of *PpeKUP1*, *PpeKUP2* and *PpeKUP7* were more sensitive to K^+ fertilizer spraying, the expression levels in the treatment of fertilizer spraying significantly increased compared with those in the control, especially from the second growth phase (75 DAFB) to commercial harvest phase (95 DAFB).

Key words: peach; fruit development; potassium fertilizer; foliar spraying; *KT/HAK/KUP* family; gene expression

收稿日期: 2018-01-30

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31501743); 江苏省农业科技自主创新基金项目 [CX(15)1020]; 国家现代农业产业技术体系建设专项基金项目 (CARS-30); 江苏省政府留学奖学金资助项目 (JS-2016-190)

作者简介: 宋志忠 (1983-), 男, 山东菏泽人, 博士, 副研究员, 主要进行果树分子生物学研究。 (Tel) 025-84390855; (E-mail) szzh2000@163.com

通讯作者: 马瑞娟, (Tel) 025-84390220; (E-mail) marj311@163.com

钾是植物细胞中含量最为丰富的金属元素之一, 在维持细胞电荷平衡, 调节细胞膨压, 参与光合作用和蒸腾作用等多种生命过程中起重要作用, 是植物正常生长发育必需的营养元素^[1-2]。土壤缺钾

影响植物光合作用与叶绿素合成,缺钾严重将引起植物组织萎缩^[3-4]。果园中,钾肥施用与花的开放、桃果实品质、产量及果实采后贮藏品质密切相关^[5-15]。缺钾土壤中施用适量钾肥,能显著提高果实可溶性固形物含量,改善糖酸比,提升果实内在品质^[5-11],并能增加果实单果质量,改善着色指数以及果顶形状,提高果实外观品质^[6-7,12-13]。此外,施用钾肥可显著改善果实的抗裂果特性和贮藏运输特性^[12-15]。然而,诸多研究主要集中在生理生化层面,钾素营养与果树生长及果实发育过程中 K^+ 吸收与转运的分子机制研究报道鲜少。

KT/HAK/KUP 家族基因编码高亲和的 K^+ 转运体蛋白,介导植物对 K^+ 的吸收、转运和分配,维持植物体内钾素营养平衡^[1-2,16]。然而,该家族成员的功能尚未完全清楚,个别基因的研究多见于模式植物拟南芥。吸收动力学研究结果表明拟南芥 *AtKUP1* 介导根部细胞吸收外界 K^+ ,既具有低亲和和吸附系统(LAS)的特征,又具有高亲和和吸附系统(HAS)的特征^[17-20]。表观遗传学研究结果表明 *AtKUP2*、*AtKUP4* 和 *AtHAK5* 主要控制根毛区延长和细胞扩张,介导根部吸收的 K^+ 向地上部转运或分配^[16,21-23]; *AtKUP7* 介导根部 K^+ 的吸收并将吸收的 K^+ 运输到木质部,特别是缺钾条件下,其将 K^+ 从根部向地上部的转运作用更显著^[24]。借助生物信息学分析方法,宋志忠等从葡萄^[25]和桃^[26-27]中分别鉴定出 18 和 16 个 *KUP* 基因成员。然而,多年生木本植物(尤其是果树作物)*KT/HAK/KUP* 家族成员的功能依然未知。

桃 [*Prunus persica* (L.) Batsch] 是一种全球重要的水果,随着基因组序列的公布,迅速成为最具研究潜力的园艺作物之一^[28-29]。本研究分析了钾肥施用对霞脆桃生长指标及果实品质的影响,并通过实时荧光定量 PCR 分析了果实发育中 K^+ 动态平衡与 *KUP* 家族基因表达水平之间的联系,从分子层面探讨钾肥施用、钾素营养状况与果实发育及品质之间的密切关系,为果树施用钾肥提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及取样

供试材料为江苏省农业科学院桃试验园中的 7 年生早中熟桃品种霞脆,试验于 2015 和 2016 年重复开展,重复性验证一致,本文展示数据源自 2015 年试

验。钾肥施用处理参照宋志忠等^[27]和李靖^[11]等报道的方法。选择同一田地的 2 行桃树(各 6 棵,行株距为 5 m×3 m),其中一行为对照,另一排行进行叶片喷施处理。盛花后 45 d(5 月上旬),即桃幼果已成形并将进入第 1 次快速膨大期,对选定的桃树喷施 3% (本研究室前期钾肥预试验所得的最佳喷施量)的 KH_2PO_4 溶液,以滴液为度,试验植株按常规栽培措施管理。果实样品采集:从盛花后 35 d(4 月下旬,30 DAFB)起,每隔 20 d 取一次样,至果实达到商业成熟度时(6 月底,95 DAFB),共采样 4 次,用于基因表达分析,达到商业成熟度的果实用于果实品质的各项指标测定。

1.2 桃果实生理指标测定

用分析天平测定果实单果质量,并用游标卡尺测定果实的纵径、横径和侧径。在果实缝合线两侧中部用 TA.XT.Plus 型质构仪测定带皮果肉硬度,探头直径 8 mm,测试深度 5 mm,贯入速度 1 mm/s。

参照马瑞娟等的方法^[30],用 Color Quest XE 色差计测定果实颜色指标。其中 L^* 表示颜色的亮度,取值范围为 [1, 100]; a^* 、 b^* 表示颜色组分,取值范围为 [-60, 60], a^* 值为红绿色差指标, b^* 值为黄蓝色差指标。 a^*/b^* 值反映果实的真实色泽,负值时果实为绿色,零值时表示果实颜色由绿色转为黄色或橙红色,正值时表示果实色泽为黄色或橙红色。

果实硬度测定完成后,取测定硬度的 2 个点处果肉的汁液用便携数显折光仪 PAL-1 测定果实的可溶性固形物含量,取 2 个点的平均值作为每个果实的实际可溶性固形物含量。果肉匀浆后以 702 SM Titrino 自动电位滴定仪测定可滴定酸含量,用斐林试剂滴定法测定可溶性糖含量^[31]。

钾离子含量测定参照 Song 等^[26]的方法:样品在 105 °C 中杀青 30 min,并在 65 °C 烘箱烘烤 48 h,均匀粉碎后用 HNO_3 - $HClO_4$ 消化过夜,并通过石墨高温消解仪消煮 4.5 h,定容后用电感耦合等离子体原子发射光谱仪(ICP-AES)测定。

1.3 果肉总 RNA 的提取和荧光定量 PCR

利用 MiniBEST Plant RNA Extraction Kit(TaKaRa 公司产品)提取果实样品的总 RNA,并通过 PrimeScript™ RT reagent Kit 反转录试剂盒(TaKaRa 公司产品)合成第一链 cDNA 作为模板,用于实时荧光定量 PCR。通过 NCBI/Primer-BLAST 在线服务器设计桃 *PpeKUP* 基因的特异性表达引物,分别以桃

Ubiquitin 基因 (GenBank No. KJ598788) 和 Actin 基因 (GenBank No. KP690196) 为内参,所用引物序列参照 Song 等^[26]的报道,通过 ABI 7500 实时荧光定量 PCR 仪检测桃 *PpeKUP* 基因在桃花不同开放时期的表达特征。荧光染料为 SYBR Green (TaKaRa 公司产品),反应体系参照商品说明书。反应程序为:95 ℃ 预变性 30 s;95 ℃ 变性 5 s,58 ℃ 退火 34 s (40 个循环);最后 72 ℃ 延伸 10 s。

1.4 数据分析

所有数据通过 SPSS 13.0 软件进行显著性分析,在钾肥处理与对照 2 个独立桃果实样品间进行 *t* 检

验($P<0.05$ 为显著水平, $P<0.01$ 为极显著水平)。

2 结果与分析

2.1 喷施钾肥对桃果实外观的影响

桃果实鲜质量随果实的发育而逐渐积累(表 1),在盛花后 75 d(6 月上旬,75 DAFB)出现第 2 次果实膨胀期,在达到商业成熟度时(6 月底,95 DAFB),霞脆桃平均单果质量达到最高(157.76 g)。喷施 KH_2PO_4 钾肥显著提高了不同发育时期的桃果实单果质量,在经济采收期(95 DAFB)达到了 178.42 g,即显著提高了 15%(表 1 和图 1)。

表 1 喷施钾肥对桃鲜质量和体积的影响

Table 1 Effects of potassium (K^+) fertilizer spraying on peach fresh weight and size

日期	单果质量(g)		纵径(cm)		横径(cm)		侧径(cm)	
	对照	钾肥喷施	对照	钾肥喷施	对照	钾肥喷施	对照	钾肥喷施
盛花后 55 d	73.52±6.81	89.73±6.82 *	3.57±0.16	4.04±0.15 *	3.34±0.23	3.46±0.34	3.64±0.31	4.09±0.27 *
盛花后 75 d	114.46±12.10	130.91±12.94 *	5.36±0.31	5.80±0.26 *	5.32±0.49	5.53±0.47	5.41±0.37	6.05±0.35 *
盛花后 95 d	157.76±0.24	181.42±16.04 *	6.25±0.24	6.96±0.37 *	6.14±0.46	6.23±0.51	6.24±0.42	7.03±0.33 *

* 表示与对照相比差异达到 0.05 显著水平。

桃果实体积随着果实的发育而逐渐增加,在经济采收期,霞脆桃果实的平均纵径、横径和侧径分别达到最大值(表 1)。与对照相比,喷施钾肥显著提高了不同检测时期平均纵径和侧径的长度($P<0.05$),在经济采收期(95 DAFB)纵径和侧径分别提高了 11.36%和 12.65%,而横径没有显著变化(表 1 和图 1)。

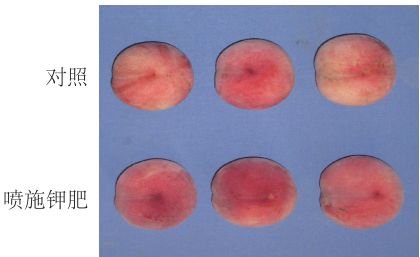


图 1 叶面喷施钾肥对桃果实外观品质的影响
Fig.1 Effects of K^+ fertilizer foliar spraying on peach appearance quality

霞脆属于易着色桃品种,在桃果实发育和成熟过程中,果皮颜色由绿色逐渐转为红色。在达到商业成熟度时(95 DAFB),桃果实 a^* 和 a^*/b^* 达到峰值。与对照相比,喷施 KH_2PO_4 钾肥显著增强了桃果实的 a^* 和 a^*/b^* ,分别提高了 20.97%和 15.20%,而对桃果实 L^* 值没有显著影响(表 2),说

明喷施钾肥可能通过提高果实的 a^* 和 a^*/b^* 值改善果皮色泽和外观。

表 2 喷施钾肥对桃果皮颜色参数的影响

Table 2 Effects of K^+ fertilizer spraying on fruit skin color parameters

处理	L^*	a^*	a^*/b^*
对照	54.88±4.53	26.56±1.37	1.25±0.10
钾肥喷施	50.64±3.71	32.13±2.24 **	1.44±0.33 *

* 和 ** 分别表示与对照相比差异达到 0.05 和 0.01 显著水平。

2.2 喷施钾肥对桃果实品质的影响

果实硬度、可溶性固形物含量、可溶性糖含量和可滴定酸含量等都是影响果实内在品质的重要指标。在达到商业成熟度时(95 DAFB),喷施钾肥的桃果实可溶性固形物和可溶性糖含量相比于对照分别提高了 15.81%和 15.20%,而果实硬度和可滴定酸含量没有显著差异(表 3)。

表 3 钾肥喷施对桃果实品质指标的影响

Table 3 Effects of K^+ fertilizer spraying on fruit quality of peach

处理	带皮硬度(N)	可溶性固形物含量(%)	可溶性糖含量(%)	可滴定酸含量(%)
对照	60.46±3.59	13.41±1.33	12.63±0.26	0.25±0.032
喷施钾肥	62.97±4.17	15.53±1.18 *	14.55±0.33 *	0.23±0.017

* 表示与对照相比差异达到 0.05 显著水平。

霞脆桃果实发育不同时期果肉中 K^+ 含量存在差异,随着桃果实的不断发育而逐渐增加,在第 2 次果实膨大期(75 DAFB)至达到商业成熟度时(95 DAFB), K^+ 含量达到峰值(表 4)。在盛花后 55 d、75 d 和 95 d,喷施钾肥的果肉 K^+ 含量与对照相比分别上升 20.26%、16.51%和 21.00%。

表 4 喷施钾肥对桃果肉钾离子含量的影响

Table 4 Effects of K^+ fertilizer spraying on K^+ concentration in peach fruit

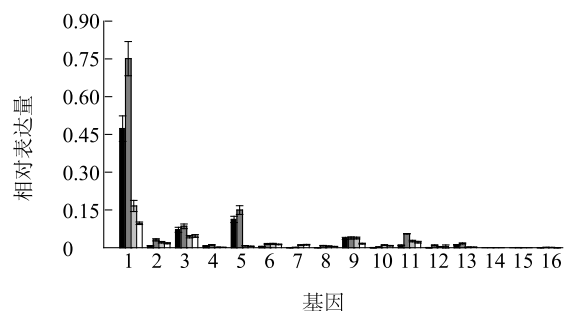
日期	钾离子含量 (g/kg)	
	对照	钾肥喷施
盛花后 55 d	27.24±1.83	32.76±1.98 *
盛花后 75 d	34.16±2.47	42.18±2.46 *
盛花后 95 d	36.62±2.16	44.33±3.21 *

* 表示与对照相比差异达到 0.05 显著水平。

2.3 桃果实发育过程中 KT/HAK/KUP 家族基因的表达特征

在前期研究中,笔者从桃基因组中鉴定并克隆了 16 个 KUP 家族基因^[26]。荧光定量 PCR 分析结果表明:*PpeKUP1*~*PpeKUP13* 基因在霞脆果实中均能检测到,且表达水平差异较大,其中,*PpeKUP1* 基因的表达水平最高,其次是 *PpeKUP5* 和 *PpeKUP3*,其他基因的表达量相对较低,而 *PpeKUP14*~*PpeKUP16* 基因在霞脆果实中没有检测到表达量(图 2)。此外,*PpeKUP1*~*PpeKUP13* 基因在试验的 4 个不同时期的表达趋势类似,均在第 1 次果实膨大期(35 DAFB)和硬核期(55 DAFB)的表达水平较高,

并随着果实的不断发育和成熟而逐渐降低。其中,*PpeKUP1* 基因在硬核期(55 DAFB)最为突出,其表达水平约为其他 *PpeKUP* 基因的 5~20 倍,说明其在果实发育初期是尤为重要的钾离子转运体(图 2)。



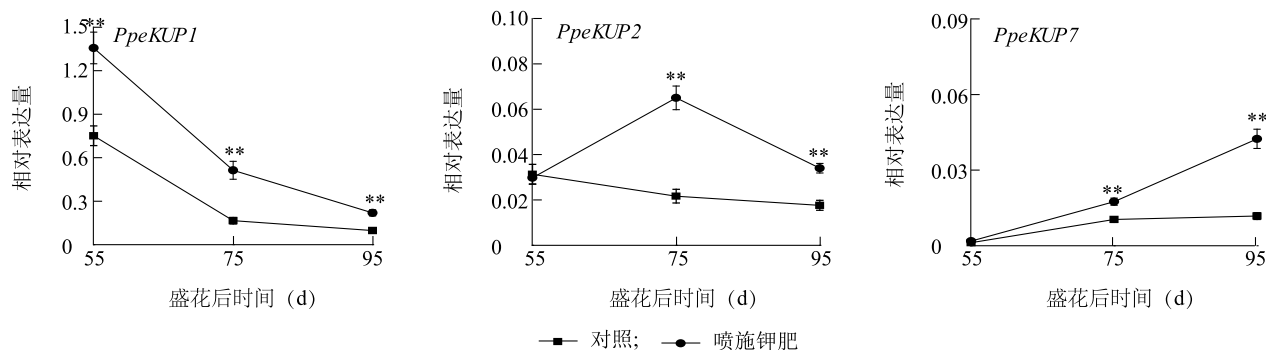
■ 盛花后 35 d; ■ 盛花后 55 d; ■ 盛花后 75 d; □ 盛花后 95 d
1~16 依次为 *PpeKUP1*~*PpeKUP16* 基因。

图 2 桃果实发育不同时期 *PpeKUP* 基因的表达

Fig.2 Expression of *PpeKUP* genes of peach fruit during different development stages

2.4 桃果实发育过程 KT/HAK/KUP 家族基因对喷施钾肥的响应

荧光定量 PCR 结果表明,*PpeKUP1*、*PpeKUP2* 和 *PpeKUP7* 在转录水平对喷施钾肥处理较为敏感,*PpeKUP1* 的表达水平在喷施钾肥后的 3 次不同检测点均显著上升,而 *PpeKUP2* 和 *PpeKUP7* 的表达水平在第 2 次果实膨大期(75 DAFB)至达到商业成熟度时均显著增强(图 3),其他基因在转录水平上的表达水平不受喷施钾肥影响。



** 表示与对照相比差异达到 0.01 显著水平。

图 3 *PpeKUP* 基因在桃果实发育不同时期对喷施钾肥的响应

Fig.3 Response of *PpeKUP* genes to K^+ fertilizer spraying in peach fruit during different development stages

3 讨论

K^+ 是植物细胞中含量最为丰富的阳离子之一,

钾是植物正常生长和发育必不可缺的品质元素^[1-2],与花的开放、果实发育、品质形成及产量密切相关。本研究从生理层面分析了喷施钾肥对霞脆桃果实品

质的影响,结果表明喷施钾肥显著提高了霞脆桃果实鲜质量和果实大小,改善了果皮着色指标,并提高了果实可溶性固形物和可溶性糖的含量,提升了果实内在品质。这些结果与钾肥施放改善番茄^[5-6,13]、苹果^[7]、柠檬^[9-10]、猕猴桃^[14]、龙眼^[15]、蟠桃^[8]、油桃^[12]和普通桃^[11]等果实品质的诸多报道是一致的。而且喷施钾肥有效改善了桃果实发育不同时期果肉的钾素营养状况,推测钾素营养状况的改善,促进了果实纵径和侧径发育,可能是桃果实鲜质量增加的直接因素,也可能是桃果实品质得以改善的因素之一。

果树研究中,有关钾肥控释促进果实发育及其钾素营养的分子基础研究鲜少。本研究从转录水平分析桃钾转运体 *KT/HAK/KUP* 家族基因在霞脆桃果实发育不同时期的表达特征及其对喷施钾肥的差异响应。结果表明,*KT/HAK/KUP* 家族基因在果实发育与成熟不同时期的表达水平差异明显,均在第 1 次果实膨大期(35 DAFB)和硬核期(55 DAFB)的表达水平较高,表明在桃幼果形成和硬核形成时期需要更多的 KUP 转运体发挥作用,以便富集较多的 K⁺ 参与果实发育初期细胞内各种依赖 K⁺ 的生理过程,也可能为第 2 次果实膨大(75 DAFB)和果实成熟储备充足的 K⁺ 驱动力。伴随着桃果实的不断发育和成熟,*KT/HAK/KUP* 家族基因的表达水平逐渐降低,说明桃果实发育成熟后这些转运体的功能下降。桃果实发育成熟后,体内 K⁺ 有可能向其他组织(例如一年生枝条的韧皮部或树干)转移,但依然维持在较高的钾素营养状态,维持并保障采收后果实的基本形态和鲜质量。

Song 等^[26] 研究结果表明 *PpeKUP1* 基因在桃幼苗的根、茎和叶中均有表达,且在根部易受外界非生物胁迫的调控。宋志忠等^[27] 发现 *PpeKUP1* 基因在桃花中的表达量相对较低,远低于该家族其他成员基因。本研究结果表明 *PpeKUP1* 基因在霞脆桃果实发育初期至硬核期(55 DAFB)的表达量极高,约为其他 *PpeKUP* 基因表达水平的 5~20 倍,且在转录水平上对喷施钾肥非常敏感,其表达水平从硬核期(55 DAFB)至达到商业成熟度时(95 DAFB)是持续被诱导的,提示 *PpeKUP1* 是果实发育过程中(特别是幼果形成及发育初期)重要的钾离子转运体,在维持果肉钾素营养方面发挥较大作用。尽管 *PpeKUP5* 基因是桃幼苗(特别是根部)*KT/HAK/KUP* 家

族基因中表达量最高的^[26],但在桃花中的表达量是极低的^[27]。本研究中,*PpeKUP5* 在桃果实发育中的表达水平仅次于 *PpeKUP1*,且在霞脆桃果实发育早期(35~55 DAFB)的表达量较高,但对喷施钾肥不敏感。虽然 *PpeKUP7* 基因在桃幼苗和桃花中表达量相对较低^[26-27],在霞脆桃果实中表达量也是极低的,但对喷施钾肥较为敏感,在第 2 次果实膨大期(75 DAFB)至达到商业成熟度时(95 DAFB)其表达均显著增强,表明其与 *PpeKUP1* 和 *PpeKUP5* 在桃果实发育与成熟过程中,是响应和增强果肉钾素营养状态所不可或缺的。同时,在果实发育成形并不断成熟时,一年生枝条韧皮部和树叶也逐渐生长和发育,这 3 个转运体基因也有可能将在果实内 K⁺ 向一年生枝条韧皮部、树叶或树干的转移和分配中发挥一定的作用。此外,*PpeKUP14~PpeKUP16* 基因在幼苗根、茎和叶中均有表达(低于 *PpeKUP5*)^[26],但在桃花开放后不同时期均不表达^[27],*PpeKUP14~PpeKUP16* 在霞脆桃果实发育不同时期亦检测不到,且对外界钾肥施用没有响应,充分表明这 3 个转运体可能在桃花开放和果实形成及发育过程中不发挥作用,而可能参与其他生命过程。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] GRABOV A. Plant KT/KUP/HAK potassium transporters: Single family - multiple functions [J]. Annals of Botany, 2007, 99: 1035-1041.
- [3] ZHAO D, OOSTERHUIS D M, BEDNARZ C W. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants [J]. Photosynthetica, 2001, 39: 103-109.
- [4] ASHLEY M K, GRANT M, GRABOV A. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 425-436.
- [5] YURTSEVEN E, KESMEZ G D, ÜNLÜKARA A. The effects of water salinity and potassium levels on yield, fruit quality and water consumption of a native central anatolian tomato species (*Lycopersicon esculantum*) [J]. Agricultural Water Management, 2005, 78: 128-135.
- [6] HARTZ T K, JOHNSTONE P R, FRANCIS D M, et al. Processing tomato yield and fruit quality improved with potassium fertigation [J]. HortScience, 2005, 40: 1862-1867.
- [7] NAVA G, DECHEN A R, NACHTIGALL R G. Nitrogen and po-

- tassium fertilization affect apple fruit quality in Southern Brazil [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2007, 39:96-107.
- [8] 郭磊,张斌斌,宋宏峰,等. 增施钾肥对大棚蟠桃品质及营养生长的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(11): 2273-2279.
- [9] LESTER G E, JIFON J L, MAKUS D J. Impact of potassium nutrition on postharvest fruit quality: Melon (*Cucumis melo* L.) case study[J]. *Plant and Soil*, 2010, 335: 117-131.
- [10] DEMIRAL M A, KÖSEÖGLÜ A T. Effect of potassium on yield, fruit quality, and chemical composition of green house-grown aalia melon [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28:93-100.
- [11] 李靖,王政,庞振亚,等. 喷施磷酸二氢钾对桃叶片和果实性状的影响[J]. *果树学报*, 2007, 24(4): 533-536.
- [12] 张绍阳,杨军,刘桂花. 钾营养水平对艳光油桃果实品质的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2008, 35(2): 289-292.
- [13] CHAPAGAIN B P, WIESMAN Z, ZACCAI M, et al. Potassium chloride enhances fruit appearance and improves quality of fertigated greenhouse tomato as compared to potassium nitrate [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, 26: 643-658.
- [14] 王仁才,夏利红,熊兴耀,等. 钾对猕猴桃果实品质与贮藏的影响[J]. *果树学报*, 2006, 23(2): 200-204.
- [15] 韦剑锋,梁和,韦冬萍,等. 钾与钙、硼混合喷施对龙眼果实品质及耐贮性的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2008(2): 35-38.
- [16] LEBAUDY A, VÉRY AA, SENTENAC H. K^+ channel activity in plants: Genes, regulations and functions [J]. *FEBS Letter*, 2007, 581:2357-2366.
- [17] SANTA-MARIA 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]. *Plant Cell*, 1997, 9: 2281-2289.
- [18] RUBIO F, SANTA-MARIA G E, RODRIGUEZ-NAVARRO A. Cloning of *Arabidopsis* and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells [J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 109: 34-43.
- [19] FU H H, LUAN S. AtKuP1: a dual-affinity K^+ transporter from *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 63-73.
- [20] KIM E J, KWAK J M, UOZUMI N, et al. AtKUP1: an *Arabidopsis* gene encoding high-affinity potassium transport activity [J]. *Plant Cell*, 1998, 10:51-62.
- [21] RIGAS S, DEBROSSES G, HARALAMPIDIS K, et al. *TRH1* encodes a potassium transporter required for tip growth in *Arabidopsis* root hairs [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 139-151.
- [22] ELUMALAI R P, NAGPAL P, REED J W. A mutation in the *Arabidopsis* KT2/KUP2 potassium transporter gene affects shoot cell expansion [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 119-131.
- [23] GIERTH M, MÄSER P. Potassium transporters in plants-involved in K^+ acquisition, redistribution and homeostasis [J]. *FEBS Letter*, 2007, 581: 2348-2356.
- [24] HAN M, WU W, WU W H, et al. Potassium transporter KUP7 is involved in K^+ acquisition and translocation in *Arabidopsis* root under K^+ -limited conditions [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9: 437-446.
- [25] 宋志忠,丛郁,韩蕾,等. 葡萄基因组中 KUP 蛋白的生物信息学分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2011, 30(6): 728-737.
- [26] SONG Z Z, YANG Y, MA R J, et al. Transcription of potassium transporter genes of *KT/HAK/KUP* family in peach seedlings and responses to abiotic stresses [J]. *Biologia Plantarum*, 2015, 59: 65-73.
- [27] 宋志忠,郭绍雷,马瑞娟,等. *KT/HAK/KUP* 家族基因在桃开花期的表达及对钾肥施用的响应[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(6): 1177-1185.
- [28] JUNG S, STATON M, LEE T, et al. GDR (Genome Database for Rosaceae): integrated web-database for *Rosaceae* genomics and genetics data [J]. *Nucleic Acids Research*, 2008, 36:1034-1040.
- [29] LAYNE D R, BASSI D. The peach: Botany, production and uses [M]. London: CABI, 2008.
- [30] 马瑞娟,张斌斌,张春华,等. 采前除袋铺设反光膜对桃果实着色及相关基因表达的影响[J]. *园艺学报*, 2015, 42(11): 2123-2132.
- [31] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000.

(责任编辑:张震林)