

马晓诺,侯星宇,蔡红梅.长江中下游主栽水稻钾高效品种筛选及其生理生化特征[J].华中农业大学学报,2025,44(5):25-35.  
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.003

## 长江中下游主栽水稻钾高效品种筛选 及其生理生化特征

马晓诺,侯星宇,蔡红梅

华中农业大学资源与环境学院,武汉 430070

**摘要** 为探究长江中下游主栽水稻品种钾高效的生理生化特征,以该地区57份主栽水稻品种为试验材料,通过营养液培养试验进行钾效率筛选;进一步以筛选获得的钾高、低效品种为研究对象,结合营养液培养试验、土壤盆栽试验和大田小区试验,分析两者在生长表型、产量形成、钾素吸收转运及其相关基因表达水平上的差异。通过筛选确定钾高效品种为香两优16(23#),钾低效品种为兴安香占(14#)。结果显示,无论在正常施钾(+K)还是不施钾(-K)处理下,钾高效品种具有更加优良的根系构型和生物量,其株高、根长、根尖数、根系总面积和总体积、根和地上部干质量均显著高于钾低效品种;钾高效品种的有效穗数、穗长、千粒重和籽粒产量均高于钾低效品种;钾高效品种对钾素的吸收、转运和利用均显著优于钾低效品种,其根和地上部钾累积量、植株中钾的吸收量、钾素利用指数及在籽粒中的分配比例均显著高于钾低效品种;钾高效品种中钾吸收运输基因OsAKT1、OsHAK1、OsHAK4、OsHKT2;1、OsKAT2和OsKAT3的表达水平均显著高于钾低效品种。结果表明,优良的根系构型、更强的钾素吸收能力并高效地向地上部转运,以及将更多的钾向籽粒分配是钾高效品种的重要特征。

**关键词** 水稻;钾利用效率;根系构型;钾吸收转运;基因表达;产量

**中图分类号** S511.103.7    **文献标识码** A    **文章编号** 1000-2421(2025)05-0025-11

钾(K)是植物生长发育所必需的大量营养元素,在植物体内钾的含量约占干物质质量的0.3%~5.0%,仅次于氮<sup>[1]</sup>。钾主要以K<sup>+</sup>的形态存在于细胞内,是许多酶的辅酶或活化剂。钾可通过影响光合磷酸化的速率以及还原作用来影响植物的光合作用,同时影响光合产物从地上部向根中的运输;钾还可通过影响蛋白质合成而影响植物的生长发育;此外,钾可以促进脂肪和水分代谢,调节渗透压,促进根系氧化力,增强作物抗逆性。

水稻是我国主要的粮食作物,其种植面积约占全国粮食种植总面积的1/4,稻米产量约占粮食总产量的1/3,我国约有2/3的居民以稻米为主要口粮<sup>[2-4]</sup>。因此,实现水稻高产稳产是保障我国粮食安全和社会稳定的重要支撑。我国耕地土壤普遍缺钾,约有1/4~1/3的耕地土壤处于缺钾或严重缺钾状态,在南方稻区土壤缺钾尤为严重<sup>[5]</sup>。近年来,随

着耕地复种指数的不断提高,作物对钾的需求量越来越大,农业生产上往往通过增施钾肥来提高作物产量和品质。据统计,我国钾肥的消费量占全球总量的26%<sup>[6]</sup>,但是农田的钾肥利用率仅有40%~50%<sup>[7]</sup>,不仅造成了严重的资源浪费,还给农民增加了经济成本。

研究表明,不同基因型水稻品种对钾素的吸收利用能力存在显著差异<sup>[8-11]</sup>。例如,刘国栋等<sup>[12]</sup>对86份籼稻品种进行筛选比较,发现这些品种对钾的吸收速率和利用效率差异显著,不同品种吸钾速率的差异可达3倍;张宁等<sup>[13]</sup>通过2个不同供钾浓度的营养液培养试验,以相对耐低钾指数为评价指标,筛选出2个耐低钾水稻品种和1个钾敏感品种;王广洋等<sup>[14]</sup>对257份水稻种质进行了筛选比较,发现供试水稻种质在低钾耐性上存在显著差异,并从中筛选出8个耐低钾品种;Liu等<sup>[15]</sup>采用不同低钾耐性水稻

收稿日期:2024-11-19

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD1901203)

马晓诺, E-mail: 1683663913@qq.com

通信作者:蔡红梅, E-mail: caihongmei@mail.hzau.edu.cn

品种进行田间试验,结果也显示,不同品种体内钾素积累与转运能力存在显著差异。相关研究表明,水稻对钾的吸收、转运和利用效率与籽粒产量和品质密切相关;胡泓等<sup>[16]</sup>利用连续8 a的缺钾试验证明,水稻钾高效品种能够将钾优先分配到籽粒,促进籽粒分化和成熟,从而提高产量;刘建祥等<sup>[17]</sup>对不同低钾敏感性水稻品种的田间试验结果显示,在低钾胁迫下钾高效品种米粒中钾含量较高,同时粗蛋白含量也较高。因此,农业生产上选用钾高效品种是提高作物钾肥利用效率和粮食产量、改善稻米品质,同时节约资源、降低经济成本、促进水稻生产可持续发展的有效途径之一。

本研究以57份长江中下游地区主栽水稻品种为

试验材料,在苗期通过营养液培养开展钾效率筛选;进一步以筛选获得的钾高、低效品种为研究对象,分析品种间生长表型、根系构型、钾吸收转运及其相关基因的表达水平,并通过土壤盆栽试验和大田小区试验对成熟期籽粒产量进行验证分析,旨在为农业生产上钾高效水稻品种的种植应用提供重要材料,同时也为作物钾高效机制的解析和优良种质选育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验所用材料为来源于长江中下游地区的主栽水稻品种,共57份(表1)。

表1 本试验所用长江中下游主栽水稻品种

Table 1 Rice varieties mainly cultivated in the middle and lower reaches of the Yangtze River used in this experiment

编号 Number	品种名称 Varieties	编号 Number	品种名称 Varieties
1#	晶两优华占 Jingliangyouhuazhan	30#	富两优508 Fuliangyou No. 508
2#	隆两优华占 Longliangyouhuazhan	31#	晶两优534 Jingliangyou No. 534
3#	陵两优268 Lingliangyou No. 268	32#	隆两优534 Longliangyou No. 534
4#	C两优华占 C Liangyouhuazhan	33#	全两优534 Quanliangyou No. 534
5#	荃优丝苗 Quanyousimiao	34#	玮两优534 Weiliangyou No. 534
6#	荃两优丝苗 Quanliangyousimiao	35#	全两优681 Quanliangyou No. 681
7#	徽两优丝苗 Huiliangyousimiao	36#	垦两优801 Kenliangyou No. 801
8#	五优晶丝苗 Wuyoujingsimiao	37#	荃优822 Quanyou No. 822
9#	红香优丝苗 Hongxiangyousimiao	38#	荃两优851 Quanlaingyou No. 851
10#	韵两优丝苗 Yunliangyousimiao	39#	荃优879 Quanyou No. 879
11#	靓两优丝苗 Liangliangyousimiao	40#	徽两优898 Huiliangyou No. 898
12#	荃优鄂丰丝苗 Quanyouefengsimiao	41#	Y两优900 Y Liangyou No. 900
13#	徽两优粤禾丝苗 Huiliangyouyuehesimiao	42#	丰两优916 Fengliangyou No. 916
14#	兴安香占 Xinganxiangzhan	43#	徽两优982 Huiliangyou No. 982
15#	悦两优美香新占 Yuejiangyoumeixiangxinzhhan	44#	隆两优987 Longliangyou No. 987
16#	荃稻1号 Huidao No.1	45#	徽两优996 Huiliangyou No. 996
17#	红糯优1号 Hongnuoyou No.1	46#	捷两优1187 Jieliangyou No. 1187
18#	丰两优香一号 Fengliangyouxiang No.1	47#	荆两优1189 Jingliangyou No. 1189
19#	嘉丰优2号 Jiafengyou No.2	48#	隆两优1212 Longliangyou No. 1212
20#	红良优5号 Hongliangyou No. 5	49#	中谷优1361 Zhongguyou No. 1361
21#	昌两优8号 Changliangyou No. 8	50#	晶两优1377 Jingliangyou No. 1377
22#	六两优香11 Liujiangyouxiang No. 11	51#	隆两优1377 Longliangyou No. 1377
23#	香两优16 Xiangliangyou No. 16	52#	Y两优1928 Y Liangyou No. 1928
24#	Y两优17 Y Laingyou No. 17	53#	华两优2817 Hualiangyou No. 2817
25#	红香优68 Hongxiangyou No. 68	54#	华两优6516 Hualiangyou No. 6516
26#	旱优73 Hanyou No. 73	55#	辉两优华占 Huiliangyouhuazhan
27#	华浙优261 Huazheyou No. 261	56#	龙两优1137 Longliangyou No. 1137
28#	五优308 Wuyou No. 308	57#	广两优35 Guangliangyou No. 35
29#	A两优336 A Liangyou No. 336		

### 1.2 营养液培养试验

1)钾高效品种筛选试验。以表1中57份水稻品

种为研究材料,于2022年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经

浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心, 移栽至全钾(+K: 1×K, 500 μmol/L)和缺钾(-K: 1/80 K, 6.25 μmol/L)条件下生长。培养盒体积为30 L, 每盒种植9个品种, 每个品种种植3个重复, 每个重复2株, 每隔3 d 更换1次营养液。营养液配方参照国际水稻研究所水稻营养液配方<sup>[18]</sup>。20 d后, 收获根和地上部, 烘干后称质量, 计算钾效率系数(钾效率系数为缺钾植株干质量与全钾植株干质量之比)。

2) 钾高、低效品种生理生化分析试验。筛选获得的钾高效品种香两优16(23#)和钾低效品种兴安香占(14#)为研究材料, 于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心, 移栽至全钾(+K: 1×K, 500 μmol/L)和缺钾(-K: 1/80 K, 6.25 μmol/L)条件下生长20 d。培养盒体积为30 L, 每个品种种植6个重复, 每个重复3株, 每隔3 d 更换1次营养液。取样前测定水稻株高和根长, 扫描根系构型。取样时用纯水冲洗根部3遍, 分别收获根和地上部。其中3个重复的样品经烘干、称质量后测定钾含量; 另外3个重复收获鲜样后置于-80 ℃保存, 用于基因表达水平的测定。

3) 钾吸收试验。以筛选获得的钾高效品种香两优16(23#)和钾低效品种兴安香占(14#)为研究材料, 于2023年6—7月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展营养液培养试验。种子经浸种、催芽后播于育苗板上。待幼苗长至2叶1心, 移栽至正常营养液中预培养1周。培养盒体积为30 L, 每个品种种植3个重复, 每个重复2株, 每隔3 d 更换1次营养液。之后将植株进行钾饥饿处理1周, 再进行全钾(500 μmol/L)恢复培养1周。在恢复培养前后取样, 取样时用纯水冲洗根部3遍, 收获植株后烘干、称质量, 用于钾含量的测定, 并计算植株对钾的吸收量(恢复培养后植株钾含量与干质量的乘积减去恢复培养前植株钾含量与干质量的乘积)。

### 1.3 土壤盆栽试验

以钾高效品种香两优16(23#)和钾低效品种兴安香占(14#)为研究材料, 于2023年5—9月在湖北省武汉市华中农业大学试验基地开展土壤盆栽试验。所用土壤基础理化性质为:pH值6.0, 有机质含量8.65 g/kg, 全氮含量0.8 g/kg, 有效磷含量8.4 mg/kg, 速效钾含量59 mg/kg。试验使用20 L桶, 每桶装入15 kg风干后的土壤。正常施肥量是N 0.2 g/kg、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 0.15 g/kg和K<sub>2</sub>O 0.2 g/kg, 肥料种类

分别为尿素(含N 46.4%)、过磷酸钙(含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 12%)和氯化钾(含K<sub>2</sub>O 60%)。磷肥和钾肥在插秧前施入土壤并搅拌均匀, 氮肥按照基肥追肥比2:1施用, 追肥在移栽约14 d后施入。试验设置正常施钾(+K)和不施钾肥(-K)处理, 每个处理种植6桶, 每个品种种植3桶, 每桶种植1株。待水稻生长至成熟期, 测量株高, 收获秸秆, 考察产量及构成因子, 晾干称质量后测定叶片、节、节间和籽粒钾含量。

### 1.4 大田小区试验

以钾高效品种香两优16(23#)和钾低效品种兴安香占(14#)为研究材料, 于2024年5—9月在湖北省武汉市蔡甸区螺丝岗村试验基地开展大田小区试验。试验地土壤基础理化性质为:pH值5.33, 有机质含量19.34 g/kg, 碱解氮含量227.04 mg/kg, 有效磷含量2.02 mg/kg, 速效钾含量57.08 mg/kg。试验设置3个施钾(K<sub>2</sub>O)水平(低钾LK: 0 kg/hm<sup>2</sup>, 中钾NK: 45 kg/hm<sup>2</sup>, 高钾HK: 90 kg/hm<sup>2</sup>)和3个种植密度(低密度M1: 10.5万株/hm<sup>2</sup>, 中密度M2: 16.5万株/hm<sup>2</sup>, 高密度M3: 30万株/hm<sup>2</sup>)的交互处理, 每个小区为20 m<sup>2</sup>, 设3个重复。施用氮肥为尿素(含N 46.4%), 施用量为225 kg/hm<sup>2</sup>; 磷肥为过磷酸钙(含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 12%), 施用量为45 kg/hm<sup>2</sup>; 钾肥为氯化钾(含K<sub>2</sub>O 60%), 按上述3个水平施用; 氮肥按基肥: 分蘖肥: 穗肥=6:2:2(质量比)施用, 磷肥作基肥1次施用, 钾肥按基肥: 穗肥=7:3(质量比)施用。待水稻生长至成熟期, 收获种子, 测定籽粒产量。

### 1.5 分析测定方法

1) 根系构型扫描。使用根系扫描仪(Epson Perfection V700 Photo)对水稻根系进行扫描分析。

2) 钾含量测定。参照文献[19]对烘干的样品进行消化, 使用火焰分光光度计测定钾含量, 参照文献[20-21]计算钾积累量、钾利用指数、根系对钾的吸收能力、钾转运系数和钾在各部位的分配比例。

3) 基因表达分析。参照TRIZOL(Invitrogen)产品说明书对新鲜样品提取总RNA, 采用Hifair® II 1st Strand cDNA试剂盒(翊圣生物, 上海)进行反转录获得cDNA, 以cDNA为模板通过Hifair® qPCR SYBR Green Master Mix试剂盒(翊圣生物, 上海)在定量PCR仪(Applied Biosystems Quantstudio TM)上进行荧光定量PCR反应。用于PCR扩增的引物序列见表2。扩增完成后, 以OsUbiquitin为内参对数据进行平衡化, 通过2<sup>-△△Ct</sup>法计算基因相对表达水平。

表2 用于荧光定量PCR的引物

Table 2 Primers used in fluorescence quantitative PCR

基因名称 Gene name	正向引物(5'-3') Forward primer	反向引物(5'-3') Reverse primer
<i>OsUbiquitin</i>	GACGGACGCACCCTGGCTGA	TGCTGCCAATTACCATATACC
<i>OsAKT1</i>	AGAGATCCTGATTCACTGCC	TCTACTAACTCCACACTACCAG
<i>OsHAK1</i>	GTTGATGATGCTGATGTTGAAG	CCAACACTTCAGCTGAAAC
<i>OsHAK4</i>	CGTTCCCATTCCGTCAAGACG	CAGCCTCTGGTCTGGTCGTC
<i>OsHAK5</i>	CATTGTGGACTATTTGAAAGAA	GGAGAACTACAGAAAAGCCAATC
<i>OsHAK7</i>	GAACCTCAACTTCCTCAAGACG	AGATCATGCCGACTTCGACGAG
<i>OsHAK10</i>	CGCTCTCGGCTGCTTCCT	TAACCGCCAATCCTGACGCG
<i>OsHAK16</i>	AGCGACTGTGTGCTAACACC	CATAGATGCCAATCCCTGAGA
<i>OsHKT1;1</i>	ATTAGCAGAGCACTGTGGAGGAA	CCGACGAACCCGTAGGAAG
<i>OsHKT2;1</i>	GCATATTCAACCAATTCTGGATTCACT	CGATGGTGATGAGGCTGGAAAGT
<i>OsKAT1</i>	ACATATGCCCTCCGGTACA	GAGACTCCCTGAACAGGTA
<i>OsKAT2</i>	CGAGTTGCAGTCCTGTAGTT	TCCACAGATCATAGAGGGC
<i>OsKAT3</i>	CCAGACCGAAGATTCTTGAG	CTGTCACCTCCAAACTCTGG

## 1.6 数据处理与分析

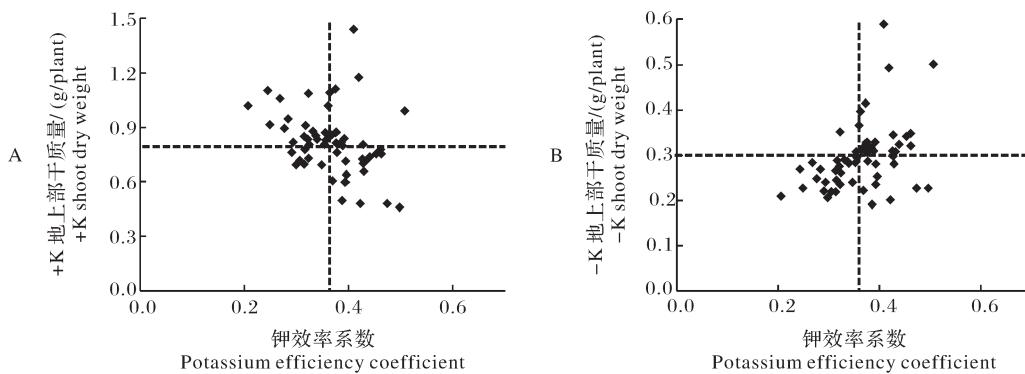
采用Microsoft Excel 2019软件进行数据统计与制图,采用Statistical Product and Service Solutions 23 (SPSS PASW Statistics 23)进行显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 钾高效品种的筛选

通过营养液培养试验对57份长江中下游主栽水稻品种进行正常施钾(+K)和不施钾(-K)处理,各品种生物量和钾效率系数差异显著。+K处理下地

上部干质量为0.46~1.44 g,平均值为0.82 g; -K处理下地上部干质量为0.19~0.59 g,平均值为0.30 g; 钾效率系数为0.21~0.51,平均值为0.37(图1)。将地上部干质量与钾效率系数作四分图,可将之分为钾高效高生物量、钾高效低生物量、钾低效高生物量、钾低效低生物量4种类型(图1)。为探究钾高效高产品种的生理生化特征,从中选取钾高效高生物量品种香两优16(23#)和钾低效低生物量品种兴安香占(14#)用于后续研究。



虚线表示平均值。The dashed line represents the average.

图1 +K(A)和-K(B)处理下,各品种地上部干质量与钾效率系数的四分图

Fig. 1 Quadrant plot of shoot dry weight and potassium efficiency coefficient for each variety under +K(A) and -K(B) treatments

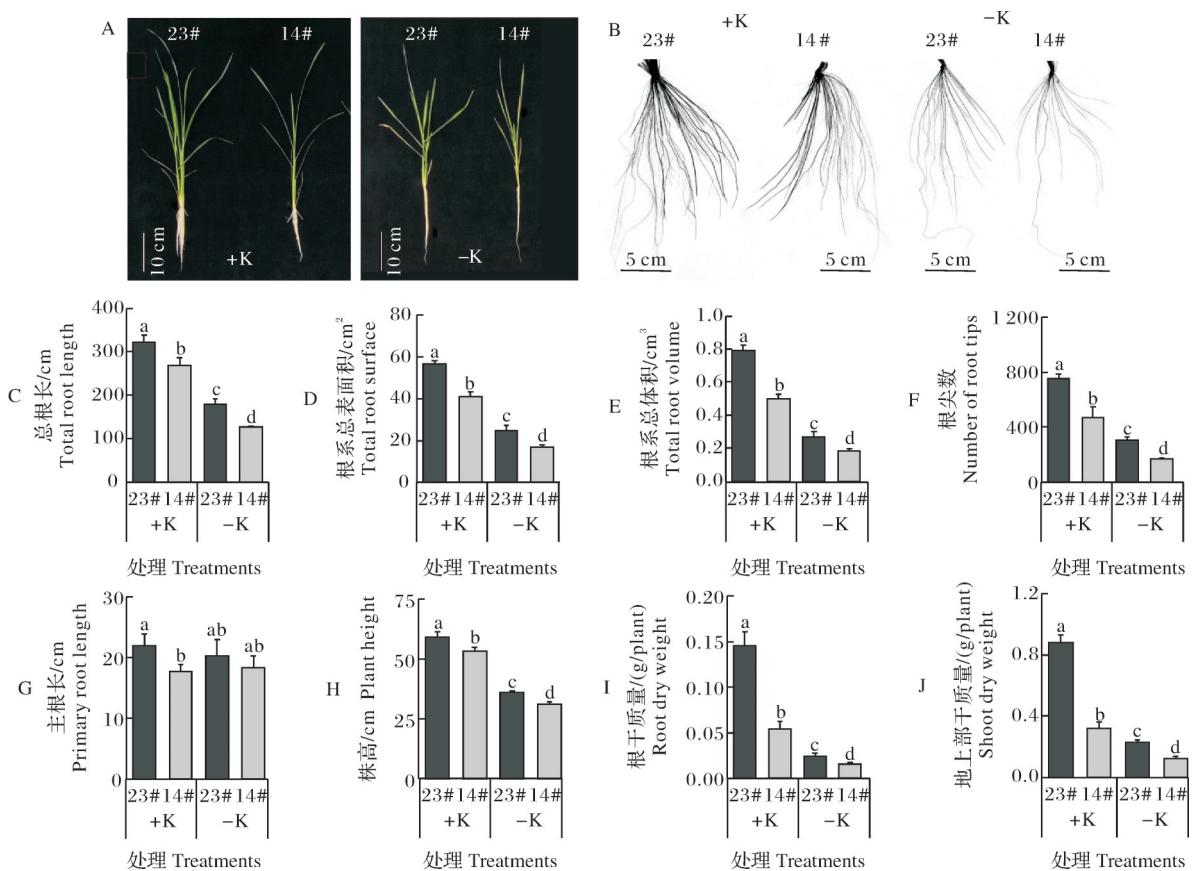
### 2.2 钾高、低效品种的根系构型与生长表型

无论是+K还是一-K处理下,钾高效品种(23#)的生长表型和根系构型均优于钾低效品种(14#)(图2A、B)。除了在-K处理下,钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)的主根长没有显著差异外,钾高效品种(23#)的根构型指标(包括主根长、总根长、总

表面积、总体积、根尖数)、株高、根和地上部干质量均显著高于钾低效品种(14#)(图2C~J)。

### 2.3 钾高、低效品种中钾素的吸收转运及利用

+K处理下,钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)根中钾含量没有显著差异,地上部钾含量比钾低效品种(14#)高出25.1%; -K处理下,钾低效品种



A:植株生长表型;B:根系表型;C:总根长;D:根系总表面积;E:根系总体积;F:根尖数;G:主根长;H:株高;I:根干质量;J:地上部干质量。不同小写字母表示通过Tukey检验具有显著差异( $P < 0.05$ )。下同。A: The growth phenotype; B: The root phenotype; C: Total root length; D: Total surface area of root; E: Total volume of root; F: Number of root tips; G: Primary root length; H: Plant height; I: Root dry weight; J: Shoot dry weight. Different letters indicate significant differences by Tukey's test at  $P < 0.05$ . The same as follows.

图2 +K和-K处理下,苗期钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)的生长表型和根系构型

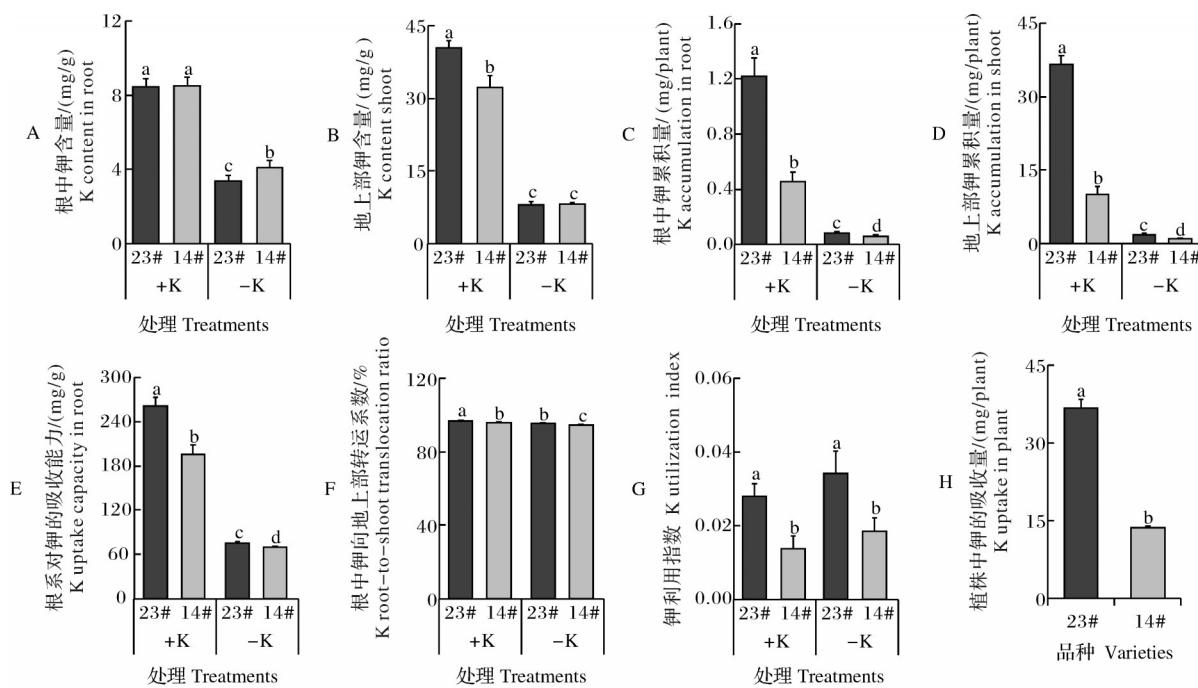
Fig. 2 Growth phenotype and root architecture of potassium efficient variety (23#) and potassium inefficient variety (14#) under +K and -K treatments at seedling stage

(14#)根中钾含量比钾高效品种(23#)高出18.2%,但两者地上部钾含量没有显著差异(图3A、B)。无论是+K还是-K处理下,钾高效品种(23#)根和地上部钾累积量、根系对钾的吸收能力、钾转运系数和利用指数均显著高于钾低效品种(14#)(图3C~G)。在+K和-K处理下,钾高效品种(23#)根中钾累积量比钾低效品种(14#)分别高出168.6%和36.2%,地上部钾累积量比钾低效品种(14#)分别高出265.7%和74.0%(图3C、D)。在+K和-K处理下,钾高效品种(23#)根系对钾的吸收能力比钾低效品种(14#)分别高出33.8%和7.8%;钾转运系数比钾低效品种(14#)分别高出1.2%和1.3%;钾利用指数比钾低效品种(14#)分别高出103.6%和85.9%(图3E~G)。对K的吸收试验结果显示,钾高效品种(23#)植株中钾的吸收量显著高于钾低效品种(14#),是钾低效品种(14#)的2.7倍

(图3H)。可见,钾高效品种对钾的吸收、转运和利用能力均高于钾低效品种。

#### 2.4 钾高、低效品种中钾吸收运输基因的表达

对钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)根和地上部钾吸收运输基因的表达水平进行分析,结果显示,钾高效品种(23#)中大部分钾吸收转运相关基因的表达水平显著高于钾低效品种(14#)(图4)。-K处理下,钾高效品种(23#)根中OsAKT1、OsHAK1、OsHAK4、OsHAK10、OsHKT2;1、OsKAT2、OsKAT3的表达水平显著高于钾低效品种(14#);钾高效品种(23#)地上部OsAKT1、OsHAK1、OsHAK4、OsHAK7、OsHKT2;1、OsKAT2、OsKAT3的表达水平显著高于钾低效品种(14#)(图4)。+K处理下,钾高效品种(23#)根中OsAKT1、OsHAK1、OsHAK4、OsHAK7、OsHKT2;1、OsKAT1、OsKAT2、OsKAT3的表达水平显著高于钾低效品种(14#);钾



A:根中钾含量;B:地上部钾含量;C:根中钾积累量;D:地上部钾积累量;E:根系对钾的吸收能力;F:根中钾向地上部转运系数;G:钾利用指数;H:植株中钾的吸收量。A:K content in root;B:K content in shoot;C:K accumulation in root;D:K accumulation in shoot;E:K uptake capacity in root;F:K root-to-shoot translocation ratio;G:K utilization index;H:K uptake in plant.

图3 +K和-K处理下,钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)中的钾含量及钾吸收利用

Fig. 3 Potassium content, uptake, and utilization in potassium efficient variety (23#) and potassium inefficient variety (14#) under +K and -K treatments

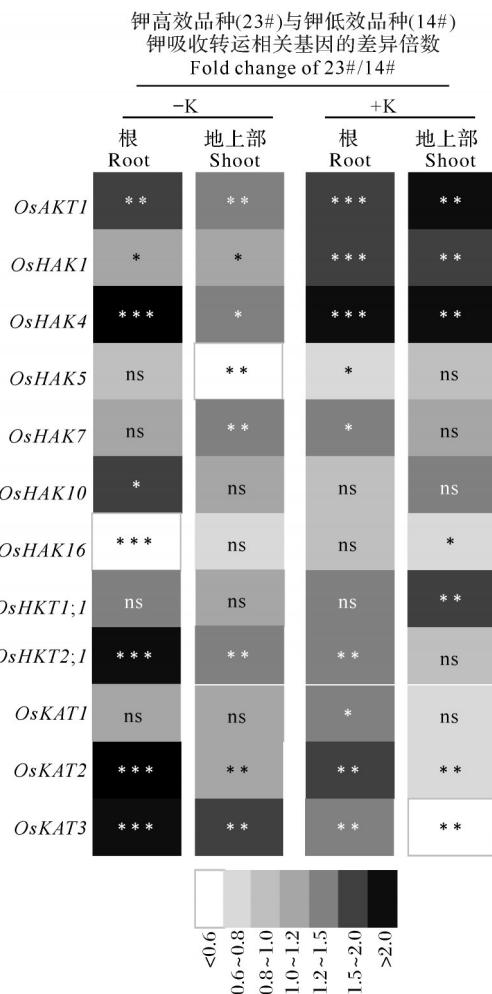
高效品种(23#)地上部 *OsAKT1*、*OsHAK1*、*OsHAK4*、*OsHKT1*、*OsHAK16*、*OsKAT2*、*OsKAT3*的表达水平显著高于钾低效品种(14#),表达水平则显著低于钾低效品种(14#)(图4)。

## 2.5 钾高、低效品种的籽粒产量及钾分配利用

土壤盆栽试验结果显示,无论是+K还是-K处理下,钾高效品种(23#)的生长和结实均优于钾低效品种(14#)(图5A、B)。钾高效品种(23#)的株高、稻草干质量、籽粒产量、有效穗数、千粒重和穗长均显著高于钾低效品种(14#),且钾低效品种(14#)在+K处理和-K处理间籽粒产量的降幅比钾高效品种(23#)高18.6%(图5C~H)。在+K和-K处理下,钾高效品种(23#)籽粒的钾利用指数显著高于钾低效品种(14#),分别高出87.5%和109.8%(图5I)。+K处理下,钾高效品种(23#)中总钾累积量比钾低效品种(14#)高出73.1%,老叶、节、节间、新叶、籽粒中钾的累积量分别比钾低效品种(14#)高出103.6%、22.3%、39.2%、49.5%、128.3%;-K处理下,钾高效品种(23#)中总钾累积量比钾低效品种(14#)高出51.8%,老叶、节、节间、新叶、籽粒中钾

的累积量分别比钾低效品种(14#)高出23%、7.8%、37.4%、90.7%、145.7%(图5J)。从钾在各部位的分配来看,无论是+K还是-K处理下,钾高效品种(23#)籽粒中的钾分配比例都显著高于钾低效品种(14#)(图5K)。可见,钾高效品种将钾从营养器官向生殖器官分配的能力高于钾低效品种,有利于产量形成。

通过大田小区试验,对钾高、低效品种进行不同施钾水平和种植密度的交互处理,结果显示,低密度种植(M1)条件下,LK施钾水平下钾高效品种(23#)产量显著高于钾低效品种(14#),但NK和HK施钾水平下两者没有显著差异;中密度种植(M2)条件下,LK和NK施钾水平下钾高效品种(23#)产量显著高于钾低效品种(14#),HK施钾水平下两者没有显著差异,但是其产量最高;高密度种植(M3)条件下,NK和HK施钾水平下钾高效品种(23#)产量显著高于钾低效品种(14#),且在HK施钾水平下产量较高,但LK施钾水平下两者没有显著差异(图6)。可见,钾高效品种在中密度种植和高钾水平下产量达到最高值。



星号表示通过 *t* 检验比较 2 个品种间钾转运基因表达的差异:  
 $*P<0.05$ ,  $**P<0.01$ ,  $***P<0.001$ , ns 表示没有显著差异。Asterisks indicate significant differences between two varieties by *t*-test,  $*P<0.05$ ,  $**P<0.01$ ,  $***P<0.001$ , ns indicates no significant difference.

图 4 +K 和 -K 处理下, 钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)根和地上部钾转运基因的表达差异

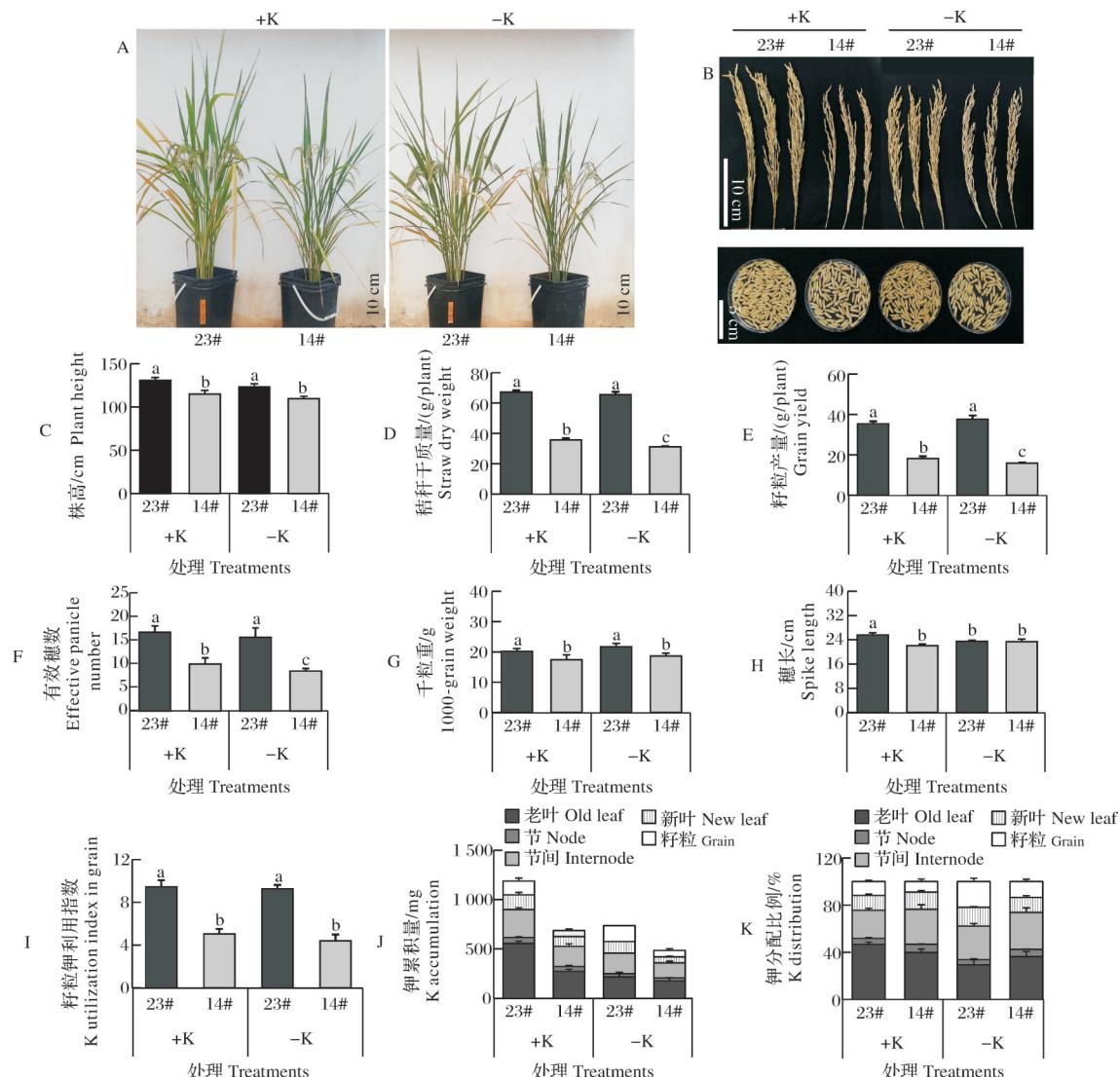
Fig. 4 Fold change of expression levels of genes involved in potassium uptake and transport in the root and shoot of potassium efficient variety (23#) and potassium inefficient variety (14#) under +K and -K treatments

### 3 讨 论

针对我国农田钾肥利用效率偏低的问题,农业生产上选用钾高效品种是提高作物钾肥利用效率、保障粮食产量,同时节约资源、降低经济成本的有效途径之一。本研究对 57 份长江中下游地区主栽水稻品种进行了钾效率筛选,并以筛选获得的高、低效品种为材料,探究了钾高效生理生化特征,结果显示,无论在 +K 还是 -K 处理下,钾高效品种(23#)的生

长表型、根系构型、产量形成以及对钾素的吸收、转运、分配和利用均优于低效品种(14#)。前人研究表明,钾高效品种具有更高的生物量和产量、钾吸收速率、钾向地上部转运的速率和钾利用效率,并在生殖生长时期能够将钾优先分配给籽粒<sup>[12, 16-17]</sup>。本研究的结果也显示,相较于钾低效品种(14#),钾高效品种(23#)也表现为更高的生物量、千粒重、有效穗数和籽粒产量;同时,钾高效品种(23#)根系对钾的吸收能力、植株钾吸收量、钾从根向地上部的转运系数、钾向籽粒分配比例和钾利用指数均显著高于钾低效品种(14#)。相比于钾高效品种,钾低效品种的生长和结实对外界钾浓度的变化更加敏感。缺钾后,钾低效品种根系和茎叶的生长、产量均大幅度降低,植株对钾的利用指数较低,需要吸收更多的钾来维持生长<sup>[22-26]</sup>。本研究结果也显示,缺钾后,钾低效品种(14#)的秸秆干质量和籽粒产量的降低幅度高于钾高效品种(23#)。在 -K 处理下,钾低效品种(14#)根中的钾含量显著高于钾高效品种(23#),但是地上部的钾含量在两者间没有显著差异。该结果一方面表明钾低效品种需要吸收更多的钾来维持自身生长,但是它对钾的吸收能力较低;另一方面也体现了低效品种将钾从根向地上部的转运能力较低。相关研究显示,钾低效品种对钾的吸收能力可低至钾高效品种的 1/7,对钾的转运能力可低至钾高效品种的 1/5<sup>[27]</sup>。

根系是植物吸水吸肥的主要器官,植株的生长发育和代谢活动均离不开根系。根系形态包括根长、根系表面积、根系体积、根直径、根尖数、根干质量等,与养分吸收效率有着密切关系。良好的根系形态是钾高效水稻品种的一个重要特征。Gerloff 等<sup>[28]</sup>认为,耐低钾水稻品种的根系形态主要特征有:根冠比高、根系分布广、根数多而纤细;在低钾土壤中,吸钾能力强的水稻品种其根长、根干质量和根表面积均大于不耐低钾品种<sup>[29]</sup>;张宁等<sup>[24]</sup>的研究结果也表明,在相同供钾条件下,钾高效品种的根系干质量、根系体积和总吸收面积均大于钾低效品种。本研究的结果也显示,无论是 +K 还是 -K 处理下,钾高效品种(23#)的根长、根系表面积和体积、根尖数、根干质量均显著高于钾低效品种(14#);同时,钾高效品种(23#)根系对钾的吸收能力显著高于钾低效品种(14#)。对钾的吸收试验结果也显示,钾高效品种(23#)对钾的吸收量显著高于钾低效品种(14#)。可见,优良的根系构型有利于钾高效品种吸收更多



A:生长表型;B:穗粒表型;C:株高;D:秆秆干质量;E:籽粒产量;F:有效穗数;G:千粒重;H:穗长;I:籽粒钾利用指数;J:钾积累量;K:钾分配比例。A: The growth phenotype; B: The panicle phenotype; C: Plant height; D: Straw dry weight; E: Grain yield; F: Effective spikes number; G: 1 000-grains weight; H: Spike length; I: K utilization index; J: K accumulation; H: K distribution.

图5 +K和-K处理下,成熟期钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)产量构成因子及钾分配利用

Fig. 5 Yield components, potassium distribution and utilization in potassium efficient variety (23#) and potassium inefficient variety (14#) under +K and -K treatments at mature stage

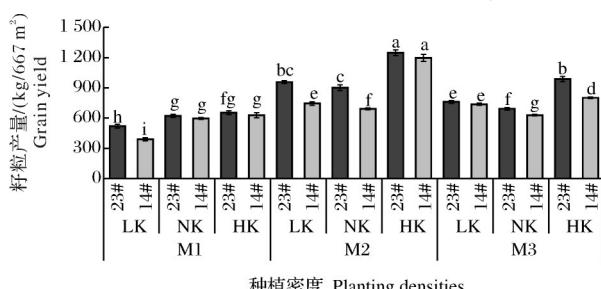


图6 不同施肥水平和种植密度处理下,钾高效品种(23#)和钾低效品种(14#)的籽粒产量

Fig. 6 Grain yield of potassium efficient variety (23#) and potassium inefficient variety (14#) under different potassium application levels and planting densities

的钾用于植株生长发育。此外,发现在成熟期钾高效品种(23#)中钾素在籽粒中的分配比例显著高于钾低效品种(14#),由此推断,大量地将钾素向籽粒分配是钾高效品种产量提升的一个重要原因。

植物根系从生长环境中吸收钾,并将钾从根系向地上部转运以及向生长中心分配均依赖于细胞膜上的钾离子通道和钾转运蛋白。KT/KUP/HAK家族和Shaker蛋白家族分别是植物中最大的钾转运体蛋白家族和钾通道蛋白家族<sup>[30-31]</sup>。在拟南芥中,根系从外界吸收钾离子主要依赖于钾转运蛋白KUP,吸收进入根表皮细胞的钾离子向根内部转移则主要

依赖于钾通道蛋白AKT1<sup>[32-34]</sup>;在地面上部,钾的转运和分配主要由定位于韧皮部细胞膜上的AKT2和AKT3完成,钾离子进入气孔保卫细胞由KAT1和KAT2共同介导<sup>[35-36]</sup>。在水稻基因组中,编码钾通道蛋白和钾转运蛋白的基因非常多,目前已鉴定到27个HAK/KUP/KT家族成员<sup>[37]</sup>。OsHAK1是1种高亲和钾离子转运蛋白,主要定位于根表皮和维管束细胞膜上,在钾吸收和转运,以及钾向花器官分配过程中行使重要功能<sup>[38-39]</sup>;OsAKT1是定位于水稻根系细胞膜上的1种钾离子通道蛋白,在钾吸收过程中具有重要功能<sup>[40-41]</sup>;OsKAT2和OsKAT3主要在叶片和叶鞘中表达,定位于保卫细胞膜上,在钾离子进入保卫细胞的过程中行使重要功能<sup>[42]</sup>。本研究结果显示,钾高效品种(23#)中OsAKT1、OsHAK1、OsHAK4、OsHKT2;1、OsKAT2和OsKAT3基因的表达水平均显著高于钾低效品种(14#),不仅提高了钾高效品种根系对外界钾离子的吸收,还可促进钾从根向地上部转运以及向花器官分配,更加有利于产量形成。

## 参考文献 References

- [1] 陆景陵.植物营养学-上册[M].2版.北京:中国农业大学出版社,2003: 48-49.LU J L. Plant nutrition-volume I [M]. 2nd ed. Beijing: China Agricultural University Press, 2003: 48-49 (in Chinese).
- [2] 严如玉,甘国渝,赵希梅,等.我国水稻优势产区生产格局及施肥现状研究[J].中国稻米,2023,29(3): 1-8.YAN R Y, GAN G Y, ZHAO X M, et al. Study on the production pattern and fertilization status of rice dominant production areas in China [J]. China rice, 2023, 29(3): 1-8 (in Chinese with English abstract).
- [3] 梁玉刚,李静怡,周晶,等.中国水稻栽培技术的演变与展望[J].作物研究,2022,36(2): 180-188.LIANG Y G, LI J Y, ZHOU J, et al. Evolution and prospect of rice cultivation technology in China [J]. Crop research, 2022, 36(2): 180-188 (in Chinese with English abstract).
- [4] 赵凌,赵春芳,周丽慧,等.中国水稻生产现状与发展趋势[J].江苏农业科学,2015,43(10): 105-107.ZHAO L, ZHAO C F, ZHOU L H, et al. Current situation and development trend of rice production in China [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2015, 43(10): 105-107 (in Chinese).
- [5] 刘国栋,刘更另.论缓解我国钾源短缺问题的新对策[J].中国农业科学,1995,28(1): 25-32.LIU G D, LIU G L. On the new countermeasures to alleviate the shortage of potassium source in China [J]. Scientia agricultura sinica, 1995, 28(1): 25-32 (in Chinese with English abstract).
- [6] FAO. FAOSTAT database collections [DB/OL].(2020-10-12) [2024-11-19]. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/RFN>.
- [7] 赵玉芬,赵秉强,侯翠红,等.适应农业新需求,构建我国肥料领域创新体系:中国科学院学部咨询报告[J].植物营养与肥料学报,2018, 24 (2): 561-568.ZHAO Y F, ZHAO B Q, HOU C H, et al. Adapting to the new demand of agriculture and constructing the innovation system of fertilizer field in China: academician consulting report of the Chinese Academy of Sciences [J]. Journal of plant nutrition and fertilizers, 2018, 24 (2): 561-568 (in Chinese with English abstract).
- [8] 台德卫,张效忠,苏泽胜,等.全球水稻分子育种核心种质资源耐低钾品种的苗期筛选[J].植物遗传资源学报,2004, 5 (4): 356-359.TAI D W, ZHANG Z, SU Z S, et al. Screening for low-kalium tolerance varieties at seedling stage from the core germplasm of integrated international rice molecular breeding program [J]. Journal of plant genetic resources, 2004, 5(4): 356-359 (in Chinese with English abstract).
- [9] 项虹艳,丁洪,郑金贵,等.耐低钾水稻品种的筛选[J].江西农业大学学报,2004,26(3):338-344.XIANG H Y, DING H, ZHENG J G, et al. Screening of low K-tolerant rice varieties [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2004, 26 (3): 338-344 (in Chinese with English abstract).
- [10] 贾彦博,杨肖娥,王为木.不同供钾水平下水稻钾素吸收利用与产量的基因型差异[J].水土保持学报,2006, 20(2): 64-67.JIA Y B, YANG X E, WANG W M. Genotypic variation in yield, K uptake and utilization of rice at different K supply [J]. Journal of soil and water conservation, 2006, 20( 2): 64-67 (in Chinese with English abstract).
- [11] 库文珍,萧浪涛,彭克勤.水稻变异后代苗期耐低钾基因型的筛选[J].湖南城市学院学报(自然科学版),2012,21(2):57-60.KU W Z, XIAO L T, PENG K Q. Screening and evaluation of low-potassium tolerant genotypes from rice offsprings at seedling stage [J]. Journal of Hunan City University (natural science), 2012, 21 (2) : 57-60 (in Chinese with English abstract).
- [12] 刘国栋,刘更另.籼稻耐低钾基因型的筛选[J].作物学报,2002, 28(2): 161-166.LIU G D, LIU G L. Screening indica rice for K-efficient genotypes [J]. Acta agronomica sinica, 2002, 28(2):161-166 (in Chinese with English abstract).
- [13] 张宁,郭荣发.水稻苗期钾高效种质资源的筛选与评价[J].广东农业科学,2014, 41(9): 1-4.ZHANG N, GUO R F. Screening and evaluation of rice germplasm resources with high potassium efficiency at seedling stage [J]. Guangdong agricultural sciences, 2014, 41 (9) : 1-4 (in Chinese with English abstract).
- [14] 王广洋,陆文怡,陈慧男,等.水稻耐低钾种质资源的苗期筛选[J].杭州师范大学学报(自然科学版),2015,14(1):44-48. WANG G Y, LU W Y, CHEN H N, et al. Seedling screening of rice germplasm resources with low potassium tolerance [J].

Journal of Hangzhou Normal University (natural science edition), 2015, 14(1):44-48 (in Chinese with English abstract).

[15] LIU J X, YANG X E, WU L H, et al. Potassium accumulation and translocation in shoots of different rice genotypes [J]. Chinese journal of rice science, 2002, 16(2): 189-192.

[16] 胡泓, 王光火, 张奇春. 田间低钾胁迫条件下水稻对钾的吸收和利用效率 [J]. 中国水稻科学, 2004, 18(6): 527-532. HU H, WANG G H, ZHANG Q C. Potassium uptake and use efficiency of rice under low-potassium stress field conditions [J]. Chinese journal of rice science, 2004, 18(6): 527-532 (in Chinese with English abstract).

[17] 刘建祥, 杨肖娥, 吴良欢, 等. 水稻籽粒钾和蛋白质含量的基因型差异 [J]. 中国水稻科学, 2002, 16(1): 83-85. LIU J X, YANG X E, WU L H, et al. Genotypic difference in potassium and protein content in rice grain [J]. Chinese journal of rice science, 2002, 16(1): 83-85 (in Chinese with English abstract).

[18] YOSHIDA S, FORNO D A, COCK J H, et al. Laboratory manual for physiological studies of rice [M]. Manila: International Rice Research Institute, 1976.

[19] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000. BAO S D. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).

[20] QI J Q, YU L, DING J L, et al. Transcription factor OsSNAC1 positively regulates nitrate transporter gene expression in rice [J]. Plant physiology, 2023, 192(4): 2923-2942.

[21] JI C C, LI H X, DING J L, et al. Rice transcription factor OsWRKY37 positively regulates flowering time and grain fertility under copper deficiency [J]. Plant physiology, 2024, 195(3): 2195-2212.

[22] CASSMAN K G, KERBY T A, ROBERTS B A, et al. Differential response of two cotton cultivars to fertilizer and soil potassium [J]. Agronomy journal, 1989, 81(6): 870-876.

[23] 姜存仓, 高祥照, 王运华, 等. 不同基因型棉花苗期钾效率差异及其机制的研究 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(6): 781-786. JIANG C C, GAO X Z, WANG Y H, et al. Potassium efficiency of various cotton genotypes and its nutritional mechanisms [J]. Plant nutrition and fertilizing science, 2005, 11(6): 781-786 (in Chinese with English abstract).

[24] 张宁, 郭荣发. 不同钾效率水稻品种苗期的根系形态与生理指标 [J]. 江苏农业学报, 2014, 30(4): 716-720. ZHANG N, GUO R F. Root morphological and physiological characteristics in rice varieties with different potassium utilization efficiencies [J]. Jiangsu journal of agricultural sciences, 2014, 30(4): 716-720 (in Chinese with English abstract).

[25] 易九红, 刘爱玉. 作物钾效率基因型差异及缺钾反应 [J]. 作物研究, 2007, 21(S1): 536-540. YI J H, LIU A Y. Genotypic differences of crop potassium efficiency and potassium deficiency response [J]. Crop research, 2007, 21(S1): 536-540 (in Chinese with English abstract).

[26] 刘建祥, 杨肖娥, 杨玉爱, 等. 低钾胁迫下水稻钾高效基因型若干生长特性和营养特性的研究 [J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(2): 190-195. LIU J X, YANG X E, YANG Y A, et al. Some agronomic and nutritional characteristics for potassium efficient rice genotypes under low potassium stress [J]. Plant nutrition and fertilizing science, 2003, 9(2): 190-195 (in Chinese with English abstract).

[27] 安林升, 倪晋山, 李共福. 耐低钾水稻的钾营养特性 [J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 257-259. AN L S, NI J S, LI G F. Physiological characteristics of K- deficit tolerant rice variety [J]. Plant physiology communications, 1995, 31(4): 257-259 (in Chinese).

[28] GERLOFF C C, GABELMAN W H. Genetic basis of inorganic plant nutrition [M]// IAUCHLI A, BIDLESKI R T. Inorganic plant nutrition. Berlin: Springer-Verlag, 1983: 453-480.

[29] 陈际型. 钾素营养对水稻根系生长和养分吸收的影响 [J]. 土壤学报, 1997, 34(2): 182-188. CHEN J X. Effect of K nutrition on rice root growth and nutrient uptake [J]. Acta pedologica sinica, 1997, 34(2): 182-188 (in Chinese with English abstract).

[30] GRABOV A. Plant KT/KUP/HAK potassium transporters: single family - multiple functions [J]. Annals of botany, 2007, 99(6): 1035-1041.

[31] PILOT G, PRATELLI R, GAYMARD F, et al. Five-group distribution of the Shaker-like K<sup>+</sup> channel family in higher plants [J]. Journal of molecular evolution, 2003, 56(4): 418-434.

[32] 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(1): 51-62.

[33] XU J, LI H D, CHEN L Q, et al. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K<sup>+</sup> transporter AKT1 in *Arabidopsis* [J]. Cell, 2006, 125(7): 1347-1360.

[34] 杨玲琴, 刘敬, 李魏, 等. 植物钾离子通道 AKT1 的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2019, 35(4): 94-100. YANG L Q, LIU J, LI W, et al. Research advances in potassium ion channel AKT1 in plant [J]. Biotechnology bulletin, 2019, 35(4): 94-100 (in Chinese with English abstract).

[35] LACOMBE B, PILOT G, MICHARD E, et al. A shaker-like K<sup>+</sup> channel with weak rectification is expressed in both source and sink phloem tissues of *Arabidopsis* [J]. Plant cell, 2000, 12(6): 837-851.

[36] PILOT G, LACOMBE B, GAYMARD F, et al. Guard cell inward K<sup>+</sup> channel activity in *Arabidopsis* involves expression of the twin channel subunits KAT1 and KAT2 [J]. Journal of biological chemistry, 2001, 276(5): 3215-3221.

[37] OKADA T, YAMANE S, YAMAGUCHI M, et al. Characterization of rice KT/HAK/KUP potassium transporters and K<sup>+</sup> uptake by HAK1 from *Oryza sativa* [J]. Plant biotechnology, 2018, 35(2): 101-111.

[38] CHEN G, HU Q D, LUO L, 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 & environment*, 2015, 38(12):2747-2765.

[39] CHEN G, ZHANG Y, RUAN B P, et al. OsHAK1 controls the vegetative growth and panicle fertility of rice by its effect on potassium-mediated sugar metabolism [J]. *Plant science*, 2018, 274:261-270.

[40] LI J, LONG Y, QI G N, 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.

[41] AHMAD I, MIAN A, MAATHUIS F J M. Overexpression of the rice AKT1 potassium channel affects potassium nutrition and rice drought tolerance [J]. *Journal of experimental botany*, 2016, 67(9):2689-2698.

[42] HWANG H, YOON J, KIM H Y, et al. Unique features of two potassium channels, OsKAT2 and OsKAT3, expressed in rice guard cells [J/OL]. *PLoS One*, 2013, 8(8):e72541 [2024-11-19]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072541>.

## Screening potassium efficient rice varieties mainly planted in middle and lower reaches of Yangtze River and its physiological and biochemical characteristics

MA Xiaonuo, HOU Xingyu, CAI Hongmei

College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

**Abstract** 57 rice varieties mainly planted in the middle and lower reaches of Yangtze River were used to study the physiological and biochemical characteristics of potassium efficient rice varieties planted in this region. Hydroponic culture was conducted to screen potassium utilization efficiency. The potassium efficient and potassium inefficient rice varieties were used to analyze the differences in growth, yield formation, absorption and translocation of potassium, the expression level of related genes with hydroponic culture, soil pot experiment, and field assay. The results showed that the potassium efficient and potassium inefficient rice variety was determined to be Xiangliangyou No.16 (23#) and Xinganxiangzhan (14#). The potassium efficient rice variety had better root architecture and biomass under both +K and -K treatments, with significantly higher plant height, root length, number of root tips, total surface area and volume of roots, and dry weight of roots and shoots compared to that of potassium inefficient rice variety. The effective number of spikes, spike length, thousand-grain weight, and grain yield of the potassium efficient rice variety was higher than that of the potassium inefficient rice variety. The absorption, translocation and utilization of potassium in potassium efficient rice variety was significantly higher than that in the potassium inefficient rice variety. The accumulation of potassium in roots and shoots, the absorption of potassium in plant, potassium utilization index, and distribution ratio in grains of potassium efficient rice variety were all significantly higher than that of the potassium inefficient variety. The expression level of *OsAKT1*, *OsHAK1*, *OsHAK4*, *OsHK2;1*, *OsKAT2*, and *OsKAT3* gene in the potassium efficient rice variety was significantly higher than that in the potassium inefficient rice variety. It is indicated that excellent root architecture, stronger absorption capacity of potassium, efficiently transporting potassium to shoot, and distributing more potassium to grains are important characteristics of the potassium efficient rice variety.

**Keywords** rice; potassium utilization efficiency; architecture of root system; absorption and translocation of potassium; gene express; yield

(责任编辑:张志钰)