

植物钾效率及其评价的研究进展与展望^①

王利^{1,2}, 陈防¹, 万开元¹

(1 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 植物对 K 素的吸收和利用是一个复杂的过程。近年来, 科学工作者在植物 K 素高效机理方面做了大量研究工作, 有关 K 素效率及其评价的研究取得了长足的进展。本文简要综述了植物 K 素效率的概念、K 素吸收效率的差异及其生理机制, 讨论了土壤 K 库、根系特征、根系分泌物和根际微生物、K 素在植株和细胞水平的分配和再分配、其他离子对 K 离子的替代作用、收获指数、研究当中常用的 K 素效率的评价方法及存在的一些问题, 并介绍了分子生物学领域的最新相关研究成果。

关键词: 钾素; 土壤; 吸收效率; 利用效率; 生理机制

中图分类号: S143.3

据统计, 全世界 130 亿 hm^2 的土壤中, 受矿质养分严重胁迫的占 22.5%, 无胁迫或轻度胁迫的只占 10.1%, 其中在养分胁迫中, 大约 40% 的土壤缺 K^[1-2]。近年来, 随着作物产量的提高和土壤 K 素收支不平衡的加剧, 农田缺 K 面积有扩大的趋势。Sheldrick 等^[3]根据中国肥料投入和农产品产出的匡算, 认为我国农田 K 素亏缺每年约有 770 万 t 左右。严小龙等^[4]对我国土壤根土层内 K 的平均储量进行了估计, 认为根土层内 K 的平均储量可达 25 000 ~ 250 000 kg/hm^2 , 土壤中 K 素资源潜力巨大, 只是生物有效性低, 作物不能很好地利用。目前中国农业生产中面临的一个突出问题是在 K 肥资源短缺的形势下, 较低的农田土壤 K 素及 K 肥利用效率限制了作物产量潜力的发挥和产品品质的进一步改善。因此, 通过研究植物 K 素高效的生理机制, 提高植物 K 素利用效率具有重要的理论和实践意义。笔者根据国内外 K 素高效机理研究的成果, 尤其是近年来科研工作取得的新进展, 对植物吸收和利用 K 素的主要影响因素进行了归纳总结。

1 植物钾素效率的概念

在长期的进化过程中, 植物形成了各自吸收和利用 K 素的机制。植物不同种间、不同品种间 K 素效率存在着一定差异, 有些品种间的差异还很明显。K 素效率是指植物在一定的 K 素供给条件下, 良好生长繁殖和获得产量的能力^[5]。也有学者把 K 素效率描述

为低 K 胁迫下, 植物获得的产量占最大产量潜力的比例^[6]。杨肖娥等^[7]则把 K 素效率定义为植物在中度供 K 和缺 K 的条件下, 通过内部和外部的某些利用机制, 获得更高干物质产量和 (或) 谷物产量的能力。邹春琴和李振声等^[8]认为 K 素效率包括农学养分效率和响应度两个方面。农学养分效率是指某一特定养分供应量下, 植物产量或生物量的高低。养分响应度是指随养分浓度的提高或下降, 植物产量增加潜力或减少幅度的大小。一般认为, 植物 K 素效率依赖于相互关联的两个方面: ①植物从土壤里吸收 K 素的效率 (吸收效率); ②植物利用 K 素获得产量的效率 (利用效率)。高效吸收只是高效利用的一个基本条件。高的 K 素吸收效率并不一定意味着高的干物质产量^[9-10]。Shea 等^[11]对菜豆 K 素效率的研究发现, 在介质中的 K 素耗竭之前, 菜豆存在明显的奢侈吸收的现象。农业生产的目的是获取经济产量, K 素利用效率高的作物和品种在土壤 K 素供应有限的情况下, 可以更有效地形成经济产量, 获得较高的收获指数, 减少植物体内 K 素向其他部分的输送^[12]。综上所述, K 素农学利用效率主要包括 3 种含义: ①介质中 K 素浓度较低时, 植物正常生长的能力, 即植物耐 K 素胁迫的能力; ②介质中 K 素浓度增加或减少时, 植物生物量的反应状况, 即植物对 K 素的敏感性。③在介质中 K 素浓度相同时, 可以形成更多的经济产量, 即收获指数高。

^①基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-YW-N-002) 资助。

作者简介: 王利 (1984—), 男, 山东菏泽人, 硕士研究生, 主要从事植物营养方向研究。E-mail: wangli2630000@hotmail.com

植物对 K 素的吸收是植物和土壤相互作用的结果,因此不同的土壤条件下,植物不同种间、不同栽培品种间存在 K 素吸收效率的差异。鲁剑巍等^[13]通过研究成土母质及土壤质地对油菜施 K 效果的影响发现,受母质的影响,施 K 效果高低顺序为:花岗岩>小河流冲积物>红砂岩>页岩>Q3 母质>长江冲积物>Q2 母质;质地愈粗 K 素吸收效果愈好,黏粒含量愈高 K 素吸收效果愈差。Pettersson 等^[10]通过向日葵、黄瓜、桦、越橘、松、小麦、大麦 7 种植物的水培试验发现,大麦的 K 素吸收效率最高(15 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW}\cdot\text{h})$),其次是小麦(10 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW}\cdot\text{h})$),而松的 K 素吸收效率最低(3 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW}\cdot\text{h})$)。Tiwari 等人^[14]通过对小麦、鹰嘴豆、芥菜、埃及车轴草等不同植物对 K 素需求的研究发现,在相同处理下 K 素吸收总量的高低顺序为:埃及车轴草>鹰嘴豆>小麦>芥菜。有关同一植物不同栽培品种间 K 素吸收效率差异的报道更多,前人对小麦^[8-9,12,15-17]、棉花^[18-19]、水稻^[7,20-24]、烟草^[25]、桑叶^[26]、油菜^[13,27]、番茄^[28-29]、大豆^[30]、甘薯^[31-32]、菜豆^[11]等植物的不同栽培品种间 K 素吸收效率的差异做了大量的研究工作,在此就不一一列举。总的来说,甜菜、甘薯等块茎块根类作物 K 素吸收效率较高,油菜及豆科作物的吸 K 效率高于禾谷类作物。禾谷类作物中,玉米和大麦的吸 K 效率明显高于小麦。同种植物中,小麦不同品种在高 K 条件下相差不大,在低 K 条件下,高效品种的吸收效率是低效品种的 2 倍;大麦不同品种在高 K 条件下相差可达 4 倍,而在低 K 条件下相差不大;水稻不同品种在高 K 条件下相差不大,而在低 K 条件下相差 2 倍多。

2.1 土壤钾库

Wicklander^[33]把 K 素在土壤中存在的形态归结为 3 种:固定态 K、交换性 K 和土壤溶液中的 K,此后的几十年又有很多学者对 K 素形态做了分类。谢建昌等^[34]认为 K 素以 4 种形态存在:结构 K、非交换性 K、交换性 K 和水溶性 K。黄绍文等^[34]在此基础上把交换性 K 按其存在位置及可交换性的不同将其分为特殊吸附 K 和非特殊吸附 K 两种有效性不同的形态。K 素的各形态之间存在动态的平衡,土壤溶液中的 K 与交换性 K 处于最直接的平衡状态,而非交换性 K 和交换性 K 之间的化学平衡则非常复杂,而且取决于各相总的 K 素状况。矿物 K 需要经过风化才能进入土壤溶液中,是一个极其缓慢的过程,对植物当季 K 素营养供应意义不大。土壤溶液中的 K 可通过截获、质流和扩散 3 种方式被植物直接吸收,被认为是土壤供 K

能力的强度因素。但其浓度很低,只占土壤总 K 量的一小部分^[35]。当土壤溶液中 K 浓度降低时,交换性 K 就会从吸附位点上释放出来,补充到土壤溶液中。研究发现,除苜蓿、牧草或豆科与禾本科混播的高产饲料作物以及马铃薯类的块茎作物较大多数其他作物需要较高水平的 K 外,大部分作物的近最高产量所需的交换性 K 的足量水平(K_{SL})与成熟作物所含的全 K 量大致相同。一般当土壤中交换性 K 低于该土壤特有的某一水平时,植物就不可能再取走交换性 K,因为当交换性 K 水平低时,剩下部分就被更强地吸持着, K 进入溶液减少,作物吸收也减少。这时低浓度的溶液 K、交换性 K 或两者就启动了非交换性 K 的释放机制。非交换性 K 与土壤溶液中的 K 或交换性 K 的转化过程缓慢,用常规的离子交换方法难以测定。有学者将植物的根系藉一片尼龙网与土块分开,使形成根垫的根系在表面吸收 K,然后用冰冻切片法获得离根不同距离的土样并测定,证明了在根表 2 mm 的土壤内,当溶液中 K^+ 减少至 2 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时有非交换性 K 释放^[36]。国内外也有一些学者用阳离子树脂交换法对非交换性 K 释放的机制作过详细的研究。不同植物或同种植物的不同栽培品种促进非交换性 K 释放的能力不同。Steingrobe 等^[37]做了水培和土培试验来研究小麦、甜菜和马铃薯的 K 素效率。他们发现,同小麦和马铃薯相比,甜菜更容易使非交换性 K 释放到根际的土壤溶液中。因此,在黏粒含量高的土壤中,能有效利用非交换性 K 的植物具有更高的 K 素吸收效率。

2.2 根系特征

植物根系从土壤中吸收 K 素的过程是根系与土壤相互作用的过程,不同的土壤条件对根系的生长产生不同的影响;根系也会通过自身的变化,采用不同的方式适应不同的土壤环境。一般认为 K 素高效吸收基因型所具有的根系特征是:高根冠比,根系纵向、侧向分布广,大的根长和根半径,细根量大,多且长的根毛,大的根系吸收面积和活跃吸收面积;理想的根系吸收动力学参数,即吸 K 速率高(V_{max} 值大), K^+ 亲和力强(K_m, C_{min} 值小);大的根系阳离子交换量(CEC)。Silberbush 等^[38]利用数学模型对低 K 条件下大豆根系参数对 K 素吸收的影响做了敏感性分析并发现根的生长率和根半径是影响 K 素吸收的最敏感因素。Mengel 等^[39]比较了黑麦草、红三叶草和豆类作物吸收 K 素的状况并得出结论:根长和根鲜重是影响 K 素吸收的重要因素。Chen 等^[28]在对番茄的 K 素吸收效率的研究中也得出了类似的结论。崔国贤等^[40]研究了苧麻不同基因型吸 K 能力和根系参数的关系,

他认为根系总吸收面积和活跃吸收面积和细根量是影响 K 素吸收的关键因素。Jia 等^[20]在对不同基因型的水稻 K 素效率差别的研究中发现, 在 K 素胁迫条件下, K 高效品种比 K 低效品种具有更大的根长、根表面积、体积和总根数。当然, 在研究当中也有不一致甚至是完全相反的结论, 这可能是因为研究的植物和试验条件的不同造成的结果。Zhang 等^[8]利用盆栽试验对小麦不同品种 K 素吸收效率的差异进行了研究, 他认为根长不是 K 素吸收效率产生差异的影响因素。

根系动力学参数 (V_{\max} 、 K_m 、 C_{\min}) 和根系阳离子交换量 (CEC) 对 K 素吸收效率有显著的影响, 在此方面有不少学者做过研究, 比较一致的见解是: 吸 K 速率高 (V_{\max} 值大)、 K^+ 亲和力强 (K_m 、 C_{\min} 值小)^[9, 37, 40]以及大的根系阳离子交换量 (CEC)^[28, 40, 44]有利于 K 素的高效吸收。

植物 K 素吸收效率的差异是根系诸多特征综合作用的结果, 不能用单一的某项指标作为判断的依据。

2.3 根系分泌物和根际微生物

根际是植物与土壤进行物质交换的重要场所, 根系分泌物是物质交换的重要媒介。微生物在根际分布密集且活性强, 对根际营养有重要影响。有关根系分泌物和根际微生物对植物吸收 K 素的影响已有不少研究报道。根际分泌物中的一种重要成分是低分子量的有机酸, 常见的主要有柠檬酸、酒石酸、马来酸、苹果酸、甲酸、乙酸、草酸、富马酸、丙酸等, 不同的植物分泌特定的有机酸^[41]。涂书新等^[42]发现, 籽粒苋根系分泌物中的有机酸主要是草酸, 占有有机酸总量的 95% 以上, 且 K 高效品种草酸分泌量明显高于一般品种。利用根系分泌物进行进一步的矿物施 K 试验, 发现籽粒苋对不同矿物均有显著的净释 K 效应, 且根系分泌物中草酸的含量与矿物释 K 量有显著的相关关系。涂丛等^[43]用盆栽和根袋法观察了小麦和绿豆在不同的施 K 处理下根际分泌物的特征, 发现小麦根际的脯氨酸、谷氨酸、酪氨酸和亮氨酸含量明显升高, 并推测这可能是小麦耐低 K 能力强的原因之一。李廷轩等^[44]在不同基因型籽粒苋的缺 K 土培和水培试验中发现, 富 K 基因型根际分泌物中可溶性糖 ($68.34 \mu\text{g/g}$) 和游离氨基酸 ($2.31 \mu\text{g/g}$) 的含量远高于一般基因型 ($46.75 \mu\text{g/g}$, $0.46 \mu\text{g/g}$), 差异达极显著水平, 并且富 K 基因型根际真菌 (7.02×10^4 个/g 干土) 和细菌 (8.53×10^6 个/g 干土) 数量是一般基因型 (2.14×10^4 个/g 干土, 2.27×10^6 个/g 干土) 的 3 倍以上。盛下放等^[45]发现硅酸盐细菌 NBT 菌株发酵液中含有大量的有机酸、氨基酸、荚膜多糖, 三者都具有较强的分解钾长石的

能力, 且三者间有明显的协同作用, 可开发成细菌肥料来施用。Sheng^[46]在土培试验中观察了 NBT 菌株对棉花和油菜吸收 K 素的影响, 发现 NBT 菌株可扩殖到根际土壤中, 且对 K 素的吸收有明显促进作用。因此, 进一步研究根系分泌物、根际微生物对根际营养的影响, 在生产上采用相应技术措施, 改善土壤微域环境, 对于提高 K 素和其他元素的营养效率具有重要意义。

3 钾素利用效率的差异

K 素利用效率是指植物利用吸收到体内的 K 素产生植物产量的效率, 侧重于体内 K 素的利用、转化能力。研究表明, K 素利用效率和吸收效率是相互关联的, 但是高吸收效率并不一定意味着高利用效率。植物 K 素利用效率高低的生理机制主要依赖于: ① K 素在器官和细胞水平的分配和再分配; ② 其他离子对 K^+ 的替代作用; ③ 收获指数 (harvest index)。

3.1 钾素在器官和细胞水平的分配和再分配

K^+ 在植物体中具有很好的移动性。植物在器官和细胞水平的 K 素分配能力是影响 K 素利用效率的重要因素。植物细胞通过膜外 K^+ 的流入和液泡中 K^+ 的补充把细胞质中的 K^+ 浓度严格控制在 $80 \sim 100 \text{ mmol/L}$ 。一些细胞器也可以在一定范围内维持其自身 K^+ 浓度的稳定, 如叶绿体浓度一般在 $50 \sim 100 \text{ mmol/L}$ 浓度范围内^[47-48], 这些是以牺牲液泡中 K^+ 浓度的稳定为代价实现的。研究表明: 在不同 K 素供应水平下, 液泡中的 K^+ 有较大波动。在 K 饱和状态下, 液泡中 K^+ 浓度通常在 $200 \sim 250 \text{ mmol/L}$, 而在 K 耗竭条件下会降低到 10 mmol/L 。Walker 等^[49]研究了植物细胞中 K^+ 的动态平衡, 发现液泡 K^+ 浓度中随植物组织中 K^+ 浓度的降低呈现线形降低的趋势。Memon 等^[50]研究了不同品种大麦之间 K 效率的差别, 发现 K 高效品种液泡中的 K^+ 往细胞质的移动性显著高于 K 低效品种。

K 素在植物器官之间的移动和分配也是 K 素利用效率产生差异的重要机制。K 高效植物可以将 K 素从茎和叶柄等非光合器官移动到叶片和繁殖器官, 从而获得高的经济产量。Jiang 等^[19]研究了两个 K 素效率不同的棉花基因型的生长状况和营养特性, 发现 K 低效品种吸收的 K 素较多地分配到主茎和叶柄等器官。K 高效品种吸收的 K 素则较多地分配到形成产量的器官 (棉桃) 中, 棉桃 K 素积累量是 K 低效品种的 1.98 倍, 由于成桃较多, 从经济产量来看, 其 K 素利用效率显著高于 K 低效品种。

3.2 其他离子对钾离子的替代作用

液泡中积累的 K^+ 可以产生细胞生长必需的渗透

势，而且细胞的快速生长要求渗透调节物质具有很好的移动性。加上 K^+ 还具有其他一些特殊的功能，因此只有很少一些离子在某些植物中能部分地代替 K^+ 。目前报道较多的是 Na^+ 对 K^+ 的代替作用。Figdore等^[51]研究了不同品种番茄中 Na^+ 对 K^+ 的代替作用，发现与不施Na处理相比，每钵施入10mg NaCl的处理中，两个番茄品种的平均K素效率增加了35%~37%；每钵施入160mg NaCl的处理中，3个番茄品种K素效率增加了40%~51%，而另两个番茄品种K素效率增加了16%~22%。这说明在番茄不同品种当中， Na^+ 对 K^+ 具有替代作用，而且不同的番茄品种中，这种替代作用对K素效率的影响不同。Liu等^[52]研究了K素效率不同的水稻基因型间 Na^+ 对 K^+ 替代作用的差异，发现在低K胁迫的条件下，NaCl的施用虽然能提高水稻的K素利用效率，但不同基因型的水稻在不同生育期对NaCl的反应不同。在K素充足的条件下， Na^+ 对 K^+ 的替代作用不明显，甚至会产生毒害作用。

3.3 收获指数

收获指数也有人称为经济系数，是指作物收获时的经济产量与收获量之比，在一定程度上反映了作物把资源（包括K）分配到收获器官中的能力。收获指数的高低作为影响K素利用效率的重要机制被广泛报道。George等^[31]从84个甘薯品种筛选出8个优良品种，并对其K素吸收和利用效率进行了研究，发现K素利用效率和收获指数之间存在明显的相关关系。Yang等^[7]研究了134个水稻品种K素利用效率的差异，Zhang等^[9]研究了58个小麦品种间K素吸收和利用效率的差异，都得出了同样的结论。由于收获指数对植物K素利用效率的影响较大，当植物不同品种收获指数不同，且收获指数与总生物量之间没有明显的相关关系时，用植物营养生长的K素利用效率来反映其K素的经济利用效率是不可靠的。

4 钾素效率的评价及存在的问题

由于目前对于植物K素高效的含义还没有统一的认识，其评价方法的使用比较混乱。一般意义上的K高效是指作物从生长介质中获取K素并将其转运到经济产量中的能力，包括两方面的内容：一是具有较高的K素吸收效率，也有人称之为体外K素利用效率（external K use efficiency, EKUE），其计算方法是： $EKUE = \text{吸收的 K} / (\text{施用的 K} - \text{吸收的 K})$ ；二是具有较高的K素利用效率，也被称为体内K素利用效率（internal K use efficiency, IKUE），其计算方法是： $IKUE = \text{籽粒产量} (\text{生物量}) / \text{吸 K 量}$ 。在K素效率的

相关指标的使用中存在的一个常见的问题是，计算K素利用效率时往往只考虑了植物营养生长的情况，而忽略了其经济产量。虽然这样得出的结果有时也是有意义的，特别是针对收获枝叶的植物（如饲料作物、烟草和一些蔬菜等），但对于一些收获籽粒的作物（如禾谷作物等）来说，这种方法就不可靠。在品种间收获指数差异较大，且收获指数与生物量间无明显相关关系的情况下，这显然是不合适的。有些学者在评价小麦不同品种的K素利用效率差异时，就使用了营养生长的K素利用效率。另外，有些学者提出用苗期的K素营养状况作为筛选K高效基因型的指标，这虽然缩短了筛选的时间，但从作物的整个生长发育过程中植株对K的反应来看，前期的表现与后期并不完全一致。如果在苗期筛选，只能作为初选的结果，还应该研究其在整个生育期内K素利用效率的情况，尤其是其经济产量的K素利用效率。笔者认为，K素效率评价要根据不同类型植物的实际情况，灵活采用各种评价指标。

5 分子生物学方面的相关研究

Epstein等^[53]开创性地用经典的酶动力学来描述 K^+ 的吸收，并将 K^+ 的吸收分为两个系统：系统I指 K^+ 吸收服从Michaelis-Menten动力学方程，并在低外界 K^+ 浓度（0.001~0.2 mmol/L）下起作用，又称高亲和性（high affinity）吸收系统；系统II在高外界 K^+ 浓度（0.5~50 mmol/L）下起作用，又称低亲和性（low affinity）吸收系统。低亲和性吸收系统主要是通过 K^+ 通道来进行的，因此 K^+ 通道成为人们研究的重点。20世纪80年代Schroeder等人^[54]利用膜片钳（patch clamp）技术，首先在蚕豆（*Vicia faba*）的保卫细胞中检测出了 K^+ 通道的存在。后来，人们又陆续在其他植物及细胞中发现了多种类型的 K^+ 通道。

近年来，人们对植物吸收转运 K^+ 的分子机制进行了较为深入的研究，尤其是对植物 K^+ 通道的研究持续升温^[55-57]。目前，人们已从多种植物或同种植物的不同组织器官中分离到多种 K^+ 通道基因，包括内向整流型 K^+ 通道基因（如OsAKT1, DKT1, KPT1, KDCl, KZM1, ZMK2等）和外向整流型 K^+ 通道基因（如GORK, PTORK, STORK等），而且对这些基因的分子结构、功能表达以及它们在植物K营养中的作用等，进行了很多研究^[58-63]。值得一提的是我国科学家Xu等^[62]发现了拟南芥根细胞 K^+ 通道AKT1的活性受一蛋白激酶CIPK23的正向调控，而CIPK23的上游受两种钙信号感受器CBL1和CBL9的正向调控，通过在拟南芥

中过量表达LKS1、CBL1 或CBL9 基因以增强AKT1 的活性,能显著提高植株对低K胁迫的耐受性。基于此研究结果,提出了包括CBL1/9、CIPK23 和AKT1 等因子的植物响应低K胁迫的K吸收分子调控理论模型。该项研究结果在认知植物K吸收利用的分子调控机理方面有理论意义,在利用分子操作技术改良植物K营养性状方面有潜在应用价值。与此同时, Li等^[63]利用电压钳、大膜片钳、DNA改组(DNA shuffling)等技术,发现了控制K⁺通道流向转换的分子偶联机制,揭开了使同一离子通道的离子流向发生逆转的关键因素——单个氨基酸残基偶联突变。这项研究成果不仅发现了控制植物K⁺流向的新机制,也为其他离子的流向控制提供了可供借鉴的调控模式,而且对于促进植物营养循环利用也具有重要的意义。

6 今后钾高效机理研究的展望

中国在K素的资源有限的条件下要实现农业持续发展,必须节约K资源,提高K素利用效率。因此,在今后的研究中,应注意从植物根系高效吸K机制、植物吸K效率与土壤环境因素(如土壤水分、有机质、其他营养元素、微生物、酶等)关系、植物体内K素高效运输与合理分配机制等方面入手,进一步深入探讨植物K素高效利用的机理。在此基础上利用分子生物学手段和基因技术,分离克隆植物K素高效基因,培育K高效利用作物品种。同时,有针对性地采取相应的农艺措施,加速改良和培育K高效品种,并结合全国正在开展的测土配方施肥和农田地力培肥工程,提高土壤K素供应能力,用适合的K肥品种在适时、适量、适当部位对农作物进行高效施肥。

参考文献:

- [1] 杨肖娥. 植物无机营养遗传特性研究的理论与实践. 土壤通报, 1988, 19(6): 284-287
- [2] 姜存仓, 王运华, 鲁剑巍, 徐芳森, 高祥照. 植物钾效率基因型差异机理的研究进展. 华中农业大学学报, 2004, 23(4): 483-487
- [3] Sheldrick WF, Syers JK, Lingard J. Soil nutrient audits for China to estimate nutrient balances and output/input relationships. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, 94(3): 341-354
- [4] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1997: 1-17
- [5] Rengel Z, Damon PM. Crops and genotypes differ in efficiency of potassium uptake and use. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133: 624-636
- [6] Rengel Z, Graham D. Wheat genotypes differ in Zn efficiency when grown in chelate-buffered nutrient solution. I: Growth. *Plant and Soil*, 1995, 176: 307-316
- [7] Yang XE, Liu JX, Wang WM, Li H, Luo AC, Ye ZQ, Yang YA. Genotypic differences and some associated plant traits in potassium internal use efficiency of lowland rice (*Oryza sativa* L.). *Nutrient Cycling in Agro-ecosystems*, 2003, 67: 273-282
- [8] Zou CQ, Li ZS, Li JY. Characteristics of potassium nutrition of six wheat cultivars at different growth stages. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(3): 340-344
- [9] Zhang GP, Chen JX, Tirore EA. Genotypic variation for potassium uptake and utilization efficiency in wheat. *Nutrient Cycling in Agro-ecosystems*, 1999, 54: 273-282
- [10] Pettersson S, Jensen P. Variation among species and varieties in uptake and utilization of potassium. *Plant and Soil*, 1983, 72: 231-237
- [11] Shea PF, Gerloff GC, Gabelman WH. Differing efficiencies of potassium utilization in strains of snapbeans, *Phaseolus Vulgaris* L. *Plant and Soil*, 1968, 28: 337-346
- [12] Woodend JJ, Glass ADM. Genotype-environment interaction and correlation between vegetative and grain production measures of potassium use-efficiency in wheat (*T. aestivum* L.) grown under potassium stress. *Plant and Soil*, 1993, 151: 39-44
- [13] 鲁剑巍, 陈防, 刘冬碧, 万运帆, 曹一平. 成土母质及土壤质地对油菜施钾效果的影响. 湖北农业科学, 2001, 6: 42-43
- [14] Tiwari K, Nigam V and Pathak A. Studies on the potassium requirements of different crops. *Nutrient Cycling in Agro-ecosystems*, 1985, 8(1): 91-96
- [15] 韩燕来, 刘新红, 王宜伦, 谭金芳. 不同小麦品种钾素营养特性的差异. 麦类作物学报, 2006, 26(1): 99-103
- [16] 李见云, 谭金芳, 介晓磊. 黄淮海区钾高效小麦品种的筛选. 麦类作物学报, 2003, 23(3): 49-52
- [17] 赵学强, 介晓磊, 谭金芳, 许仙菊, 李有田. 钾高效小麦基因型的筛选指标和筛选环境研究. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(2): 277-281
- [18] 姜存仓, 袁利升, 王运华, 鲁剑巍, 徐芳森. 不同基因型棉花苗期钾效率差异的初步研究. 华中农业大学学报, 2003, 22(6): 564-568
- [19] Jiang CC, Chen F, Gao XZ, Lu JW, Wan KY, Nian FZ, Wang YH. Study on the nutrition characteristics of different K use efficiency cotton genotypes to K deficiency Stress. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 7(6): 740-745
- [20] Jia YB, Yang XE, Feng Y, Ghulam J. Differential response of root morphology to potassium deficient stress among rice genotypes

- varying in potassium efficiency. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2008, 9(5): 427-434
- [21] 宋桂云, 徐正进, 陈温福, 张文忠, 贺梅, 张喜娟. 田间低钾对不同穗型水稻钾的吸收和利用效率的影响. *华北农学报*, 2006, 21(6): 89-94
- [22] 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. *水土保持学报*, 2006, 20(2): 64-67
- [23] Wang WM, Yang XE, Wei YZ, Ye ZQ, Diao WP. Studies on the differences in uptake and utilization of soil potassium between different rice genotypes. *Journal of Zhejiang University. Agric. & Life Sci.*, 2005, 31(1): 52-58
- [24] 刘国栋, 刘更另. 籼稻不同基因型钾素吸收利用效率的调控. *植物营养与肥料学报*, 1995, 1(2): 47-53
- [25] 颜丽, 关连珠, 栾双, 焦庆明. 土壤供钾状况及土壤湿度对我国北方烤烟烟叶含钾量的影响研究. *土壤通报*, 2001, 32(2): 84-87
- [26] 鲁剑巍, 陈防, 万运帆. 钾肥用量和品种对桑叶生产及蚕茧质量的影响. *土壤学报*, 2004, 41(5): 780-788
- [27] Damon PM, Osborne LD, Rengel Z. Canola genotypes differ in potassium efficiency during vegetative growth. *Euphytica*, 2007, 156: 387-397
- [28] Chen JJ, Warren HG. Morphological and physiological characteristics of tomato roots associated with potassium-acquisition efficiency. *Scientia Horticulturae*, 2000, 83: 213-225
- [29] Figdore SS, Gerloff GC, Gabelman WH. The effect of increasing NaCl levels on the potassium utilization efficiency of tomatoes grown under low-K stress. *Plant and Soil*, 1989, 119: 295-303
- [30] 王伟, 曹敏建, 綦左莹, 何萍, 许海涛. 不同大豆品种对钾素吸收和利用效率差异的比较研究. *大豆科学*, 2007, 26(4): 561-564
- [31] George MS, Lu GQ, Zhou WJ. Genotypic variation for potassium uptake and utilization efficiency in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Field Crops Research*, 2002, 77(1): 7-15
- [32] 陆国权, 丁守仁. 甘薯钾素利用效率的基因型差异研究. *植物营养与肥料学报*, 2000, 7(3): 357-360
- [33] Wicklander L. Forms of potassium in the soil. *Potassium Symp.*, 1954, 1: 109-112
- [34] 黄绍文, 金继运. 土壤钾形态及其植物有效性研究进展. *土壤肥料*, 1995(5): 23-29
- [35] 金继运. 土壤钾素研究进展. *土壤学报*, 1993, 30(1): 94-101
- [36] Munson RD. Potassium in Agriculture. *American Society of Agronomy*, 1985: 261-273
- [37] Steingrobe B, Claassen N. Potassium dynamics in the rhizosphere and K efficiency of crops. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 1999, 163(1): 101-106
- [38] Silberbush M, Barber SA. Prediction of phosphorus and potassium uptake by Soybeans with a mechanistic mathematical model. *Soil Science Society of America Journal*, 1983, 47: 262-265
- [39] Mengel K, Steffens D. Potassium uptake of rye-grass (*Lolium perenne*) and red clover (*Trolium pratense*) as related to root parameters. *Biology and Fertility of Soils*, 1985(1): 53-58
- [40] 崔国贤, 李宗道. 苕麻不同基因型的吸钾能力及其与根系参数的关系. *农业现代化研究*, 2000, 21(6): 371-375
- [41] Marschner H. *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press, 1986
- [42] 涂书新, 郭智芬, 孙锦荷. 富钾植物籽粒苋根系分泌物及其矿物释钾作用的研究. *核农学报*, 1999, 13(5): 305-311
- [43] 涂丛, 袁吕江, 魏世强, 徐琼, 陈群. 土壤钾营养状况对作物分泌物的效应研究. *西南农业大学学报*, 1996, 18(3): 276-280
- [44] 李廷轩, 马国瑞. 籽粒苋不同富钾基因型根际钾营养与根系特性研究. *水土保持学报*, 2004, 18(3): 90-93
- [45] 盛下放, 黄为一. 硅酸盐细菌NBT菌株解钾机理初探. *土壤学报*, 2002, 39(6): 863-871
- [46] Sheng XF. Growth promotion and increased potassium uptake of cotton and rape by a potassium releasing strain of *Bacillus edaphicus*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005(37): 1918-1922
- [47] Pier PA, Berkowitz GA. Modulation of water-stress effects on photosynthesis by altered leaf K⁺. *Plant Physiol.*, 1985, 85: 655-661
- [48] Cuin TA, Shabala S. Potassium homeostasis in salinized plant tissues. *Springer Berlin Heidelberg*, 2006, 287-317
- [49] David JW, Roger AL, Anthony JM. Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. *Plant Biology*, 1996, 93, 10510-10514
- [50] Memon AR, Siddiqi MY, Class ADM. Efficiency of K⁺ utilization by barley varieties: Activation of pyruvate kinase. *Journal of Experimental Botany*, 1985, 36(1): 79-90
- [51] Figdore SS, Gabelman WH, Gerloff GC. The accumulation and distribution of sodium in tomato strains differing in potassium efficiency when grown under low-K stress. *Plant and Soil*, 1987, 99: 85-92
- [52] Liu JX, Yang XE, Ni WZ, Yang YA. Sodium and potassium absorption and distribution in relation to growth and internal potassium use efficiency of K-efficient and-inefficient rice genotypes. *Pedosphere*, 2001, 11(3): 235-242
- [53] Epstein E, Rains DW, Elzam OE. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. *Proc. Natl. Acad. Sci.*,

- 1963, 49: 684–692
- [54] Schroeder JI, Hedrich R. Potassium-selective single channels in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature*, 1984, 312: 361–363
- [55] Mackinnon R, Zhou M. A mutant KcsA K⁺ channel with altered conduction properties and selectivity filter ion distribution. *JMB*, 2004, 338: 839–846
- [56] Hartje S, Zimmermann S, Klonus D, Mueller-Roeber B. Functional characterization of LKT1. A K⁺ uptake channel from tomato root hairs, and comparison with the closely related potato inwardly rectifying K⁺ channel SKT1 after expression in *Xenopus* oocytes. *Planta*, 2000, 210(5): 723–731
- [57] Schachtman DP, Schroeder JI, Lucns WJ. Expression of an inward-rectifying potassium channel by the Arabidopsis KAT1 cDNA. *Science*, 1992, 258: 1 654
- [58] Papazian DM, Schwarz TL, Tempel BL, Jan YN, Jan LY. Cloning of genomic and complementary DNA from Shaker, a putative potassium channel gene from *Drosophila*. *Science*, 1987, 237: 749–753
- [59] Grabe M, Lai HC, Jain M, Jan YN, Jan LY. Structure prediction for the down state of a potassium channel voltage sensor. *Nature*, 2007, 445:550–553
- [60] Prole DL, Yellen G. Reversal of HCN channel voltage dependence via bridging of the S4–S5 linker and Post-S6. *J. Gen. Physiol.*, 2006, 128: 273–282
- [61] Liu K, Li L, Luan S. Intracellular K⁺ sensing of SKOR, a Shaker-type K⁺ channel from Arabidopsis. *Plant J.*, 2006, 46: 260–268
- [62] Xu J, Li HD, Chen LQ, Wang Y, Liu L L, He L, Wu WH. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K⁺ transporter AKT1 in Arabidopsis. *Cell*, 2006, 125(7): 1347–1360
- [63] Li LG, Liu K, Hu Y, Li DP, Luan S. Single mutations convert an outward K⁺ channel into an inward K⁺ channel. *PNAS*, 2008, 105: 2 871–2 876

Progress and Expectation of the Research on Plant K Efficiency and Its Evaluation

WANG Li^{1,2}, CHEN Fang¹, WAN Kai-yuan¹

(1 Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China;

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The process of potassium uptake and utilization in plants is very complex. Recently, much work has been done on the research of mechanism of plant high K use efficiency and great positive results on plant K efficiency and its evaluation have obtained. This paper briefly summarized the concepts, differences and physiological mechanism of plant K use efficiency. The research reports on soil potassium sink, root characteristics, root exudates and microorganism, potassium translocation and relocation at both cellular and plant levels, substitution of other ions to K⁺, harvest index and some relative new results in the field of molecule biology has also been reviewed. Additionally some indices of K use efficiency and some related problems in using the indices are discussed as well.

Key words: Potassium, Soil, Uptake efficiency, Use efficiency, Physiologic mechanism