

低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗光合荧光特性及 ^{13}C 吸收分配的影响

徐新翔, 侯 昕, 王 芬, 贾志航, 葛顺峰*, 姜远茂*

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘 要: 以 1 年生苹果砧木 M9T337 幼苗为试材, 采用叶绿素荧光分析和 ^{13}C 同位素示踪技术, 水培条件下研究了不同供钾水平 (0.02、0.5、2 和 6 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 对幼苗光合生理特性、叶绿素荧光特性以及 ^{13}C 光合产物积累和分配的影响。结果表明: 与正常供钾 (6 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$) 对照处理相比, 低钾胁迫下苹果砧木 M9T337 幼苗各器官生物量、净光合速率 (P_n) 和气孔导度 (G_s) 均显著下降, 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 先下降后上升。低钾胁迫下幼苗叶片的光化学猝灭系数 (q_p)、PS II 实际光化学效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$)、PS II 电子传递速率 (ETR) 和 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 均显著下降, 基础荧光 (F_0) 和非光化学猝灭系数 (NPQ) 显著升高, 且低钾胁迫程度越大, 叶绿素荧光参数变化幅度越大。随着处理时间的延长, 低钾胁迫处理下的 RuBP 羧化酶 (Rubisco) 和碳代谢酶活性逐渐降低, 35 d 后酶活降至最低水平。 ^{13}C 示踪试验结果表明, 低钾胁迫显著影响了碳素同化物的积累和分配。两年平均, ^{13}C 标记结束 6 h 后 0.02、0.5、2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理的幼苗根系 ^{13}C 积累量分别为对照的 15.59%、26.62% 和 59.72%; 标记结束 72 h 后, 0.02、0.5、2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理下的幼苗叶片 ^{13}C 分配率高达 70.44%、67.61%、66.02%, 分别较对照提高 14.00%、9.44%、6.87%, 而根系的 ^{13}C 分配率为 10.54%、11.84%、13.34%, 分别为对照的 61.87%、69.50%、78.31%。结果显示, 低钾胁迫降低叶片气孔导度, 破坏 PS II 反应中心, 降低光反应阶段还原力的供应以及碳同化能力, 从而抑制光合作用及碳素向根系的运输, 并且抑制程度与低钾胁迫时间和程度显著相关。

关键词: 苹果; 砧木; 低钾胁迫; 光合; 荧光; ^{13}C 吸收; 分配

中图分类号: S 661.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 03-0529-12

Effects of Low Potassium Stress on Photosynthetic Fluorescence Characteristics and ^{13}C Absorption and Distribution of M9T337 Seedlings

XU Xinxiang, HOU Xin, WANG Fen, JIA Zhihang, GE Shunfeng*, and JIANG Yuanmao*

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: Hydroponic culture method was used with M9T337 dwarf rootstock seedlings as tested materials, the chlorophyll fluorescence analysis and track technology of ^{13}C were used to study the effect

收稿日期: 2019-06-23; **修回日期:** 2019-10-14

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFD0201100); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-27); 山东省泰山学者工程专项经费项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: geshunfeng210@126.com; ymjiang@sda.edu.cn)

of different potassium supply levels ($0.02, 0.5, 2, 6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) on photosynthetic physiological characteristics, chlorophyll fluorescence characteristics and ^{13}C photosynthate accumulation of seedlings. The results showed that compared with $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment, the biomass of all organs, net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s) of M9T337 seedlings significantly decreased under low potassium stress while the intercellular CO_2 concentration (C_i) first decreased and then increased. The coefficient of photochemical quenching (q_p), PS II actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), PS II electron transport rate (ETR) and PSII maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) in leaves of M9T337 seedlings dropped significantly under low potassium stress, based fluorescence (F_0) and the coefficient of photochemical quenching (NPQ) significantly increased, and the greater the degree of stress, the greater the change in chlorophyll fluorescence parameters. With the prolongation of treatment time, the activities of RuBP carboxylase (Rubisco) and carbon metabolic enzyme decreased gradually under low potassium stress, and reached the lowest level after 35 days. The results of ^{13}C tracer test showed that low potassium stress significantly affected the accumulation and distribution of carbon assimilates. Six hours after ^{13}C labeling, the accumulations of ^{13}C in roots of seedlings under $0.02, 0.5$ and $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment were 15.59%, 26.62%, 59.72% of that under $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment, respectively. After 72 h, the ^{13}C distribution rates of seedling leaves under $0.02, 0.5$ and $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment were as high as 70.44%, 67.61%, 66.02%, respectively, 14.00%, 9.44%, 6.87% higher than $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment; while the ^{13}C distribution rates of $0.02, 0.5$ and $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treated seedling roots were 10.54%, 11.84%, 13.34%, respectively, which were 61.87%, 69.50%, 78.31% of $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ treatment. The result showed that low potassium stress can reduce stomatal conductance of leaves, destroy PS II reaction center, reduce the supply of reducing power and carbon assimilation ability in photoreaction stage, thus inhibiting photosynthesis and carbon transport to roots of seedlings, and the degree of inhibition is significantly related to potassium stress time and degree.

Keywords: apple; rootstock; low potassium stress; photosynthetic; fluorescence; ^{13}C absorption; distribution

钾是苹果生长发育所必需的大量营养元素之一，钾离子在维持细胞内物质正常代谢调节、优化酶活、调节气孔的开闭以及改善品质等方面发挥着重要作用 (Oosterhuis et al., 2014; Erel et al., 2015; Hu et al., 2016)。Zahoor 等 (2017) 研究发现，施钾可以通过调控蔗糖磷酸合酶 (SPS)、蔗糖合酶 (SS) 和可溶性酸性转化酶 (SAI) 活性来维持水分胁迫下棉花叶片中的蔗糖浓度，从而降低干旱对光合作用的影响。夏颖等 (2013) 也发现，钾素供应充足时能提高棉花的光合磷酸化效率，延长光合时间，从而提高叶片光合速率，提高产量。湛琛等 (2016) 研究发现施钾能促进苹果果实膨大，对果实品质的改善有明显的促进作用。当前，中国农田钾平衡总体表现为亏缺 (冀宏杰 等, 2017)，土壤有效钾含量不足现象较为突出 (Chang et al., 2014)。水稻、棉花、大豆等 1 年生作物上的大量研究表明，低钾胁迫会导致植物叶片光合速率不同程度下降 (Weng et al., 2007; Gerardeaux et al., 2010; Wang et al., 2012)，但由于钾素的生理功能多样，缺钾导致叶片光合速率下降的原因并不相同。彭海欢等 (2006) 研究发现缺钾水稻叶片气孔导度 (G_s) 明显下降，且稻叶的 G_s 与净光合速率 (P_n) 明显正相关，认为气孔因素是限制光合速率的主要原因。Lu 等 (2016) 研究发现低钾胁迫使油菜 PS II 反应中心受损，电子传递过程受阻，非气孔因素是光合速率下降的主要原因。林郑和等

(2012)、李岍等(2006)在茶树和水稻上的研究也表明, 缺钾会导致 F_v/F_m 、 q_p 、 Φ_{PSII} 等叶绿素荧光参数发生变化。有关钾在苹果方面的研究, 之前关注重点多在钾对苹果生长和果实品质的影响, 关于低钾胁迫影响苹果叶片光合产物积累的生理机制仍有待于进一步探讨。

果树树体干物质的 90%~95% 都来自碳素同化物, 因此, 果树碳素同化物的形成以及在树体内不同器官运输和分配比例的变化直接影响果树的生长发育状况。但目前植物光合产物分配机理研究还远落后于呼吸作用、光合作用及叶片生理特性等方面 (Grechi et al., 2007), 对植物光合产物分配影响的机制仍存在着较大的争议。本研究中以 1 年生苹果砧木 M9T337 幼苗为试材, 在研究低钾胁迫对幼苗光合及荧光特性的影响的基础上, 以 ^{13}C 同位素作为标记物, 探讨低钾胁迫下幼苗碳同化能力、光合产物积累、分配的变化情况及其作用机理。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与设计

试验于 2018 和 2019 年 3—5 月在山东农业大学园艺试验站进行。试材为苹果 (*Malus × domestica*) 矮化自根砧 M9T337 幼苗 (工厂化组培苗)。将长至 8 片真叶高约 15 cm 的幼苗 (苗龄 150 d 左右) 定植于 8 孔泡沫板上, 每孔定植 1 株, 每盆 (板) 加入营养液 6 L。先用 1/2 Hoagland's 营养液培养 7 d 以使幼苗逐渐适应, 然后转入全浓度 Hoagland's 营养液, 用 H_3PO_4 或 NaOH 调至 $\text{pH} (6.0 \pm 0.1)$, 每日定时通气, 每 3 d 换 1 次营养液。待幼苗长至 10 片真叶高约 18 cm 时开始处理。

根据前期试验结果 (田歌 等, 2017), 正常供钾浓度设为 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。试验设极低、较低、低和正常 (0.02 、 0.5 、 2 、 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 等 4 个供钾水平处理, 每个处理 8 株幼苗, 3 次重复。每 3 d 换 1 次营养液, 在处理 7、21、35 d 时测定各处理幼苗的光合参数及荧光参数, 同时取样测定幼苗叶片 RuBP 羧化酶 (Rubisco)、SS 和 SPS 活性。处理 30 d (晴天) 时进行 ^{13}C 脉冲标记, 标记物选用 ^{13}C 丰度 (^{13}C 在全部碳元素中所占比例) 为 98% 的 $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ 。用碱溶液吸收透明薄膜做成的密封标记室内的 CO_2 , 然后将幼苗与标记物、风扇、还原铁粉一同放入标记室内, 于 9:30 开始标记, 开动风扇, 然后用注射器向装有 $0.2 \text{ g Ba}^{13}\text{CO}_3$ 的烧杯中注入一定量 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 HCl 溶液, 标记时间 4 h。以不进行标记的 3 株幼苗作为空白对照 (^{13}C 自然丰度)。分别于标记完成后 6、24、72 h 破坏性采样, 进行 ^{13}C 测定。处理 35 d 后进行生物量测定。

1.2 样品采集与测定

不同处理选取长势一致的幼苗各 6 株, 于 9:00—11:00 用 Li-6400 便携式光合仪 (Li-Cor Inc, USA) 测定新梢顶部第 5~6 个成熟叶片的 P_n 、 G_s 和胞间 CO_2 浓度 (C_i)。

用 FMS-2 便携脉冲调制式荧光仪测定叶绿素荧光参数。测定 F_0 和 F_v/F_m 时用密闭式适配器, 用暗适应夹处理叶片 30 min 后进行测定。测定 Φ_{PSII} 、NPQ、 q_p 、ETR 时将光下的叶片加上暗适应夹 (无需暗适应, 所以无需推上金属片), 然后将密闭式适配器扣在暗适应夹上, 设置光源强度为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 点击 Φ_{PSII} 按钮。

参照 Lilley 和 Walker (1974) 的方法测定 Rubisco 活性; 参照 Doehlert 等 (1988) 的方法测定 SS 和 SPS 活性。

处理 35 d 后每处理选取 3 株幼苗解析成根、茎、叶 3 部分, 经清水、洗涤剂、清水、1% 盐酸、3 次去离子水冲洗后, 放入牛皮纸信封 105°C 杀青 30 min, 80°C 下烘干, 用千分之一电子天平称

量各器官的生物量。粉碎后过 0.25 mm 目筛，混匀后装袋备用。 ^{13}C 丰度在中国农业科学院农产品加工研究所用 MAT-251 质谱仪测定。

土壤或植物（未标记） ^{13}C 自然丰度用 $\delta^{13}\text{C}$ 表示。 $\delta^{13}\text{C} = (R_s/R_{\text{PDB}} - 1) \times 1\,000\text{‰}$ ，式中 R_s 为 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的绝对值之比， R_{PDB} （碳同位素的标准比值）= 0.0112372。标记植物 ^{13}C 丰度用 Atom (%) 表示， $\text{Atom}^{13}\text{C} \% = (\delta^{13}\text{C} + 1\,000) \times R_{\text{PDB}} / [(\delta^{13}\text{C} + 1\,000) \times R_{\text{PDB}} + 1\,000] \times 100$ ， C_i 为各器官所含的碳量， $C_i = \text{干物质量 (g)} \times C\%$ 。 ^{13}C 进入各器官中的量 $^{13}\text{C}_i \text{ (mg)} = C_i \times [(\text{Atom}^{13}\text{C}\%) - (\text{Atom}^{13}\text{C}\%)_{\text{自然丰度}}] \times 1\,000$ 。器官中 ^{13}C 量占植株净吸收 ^{13}C 量的百分比， $^{13}\text{C}_i\% = ^{13}\text{C}_i / ^{13}\text{C}_{\text{净吸收}} \times 100$ 。

应用 Excel 2007 进行数据处理，应用 SPSS 19.0 进行差异显著性分析 (LSD 法)，利用 Excel 2007 软件作图，图表中数据均为 3 次重复的平均值。

2 结果与分析

2.1 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗生长的影响

结果（表 1）表明，与正常供钾（ $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ ）处理相比，低钾胁迫下苹果砧木 M9T337 幼苗各器官生物量显著降低，2018 年和 2019 年处理 35 d 后 0.02、0.5、2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理总生物量分别较对照下降 25.94%、17.67%、8.08% 和 27.03%、19.76%、13.01%。不同低钾处理间的根、茎、叶生物量差异显著。可见，低钾胁迫显著抑制了 M9T337 幼苗生长，生物量下降幅度与胁迫程度有关，胁迫程度越大，生物量下降幅度越大。

表 1 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗单株生物量
Table 1 Biomass of M9T337 seedlings under different potassium treatments g

年份 Year	$\text{K}^+ (\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1})$	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	总生物量 Total biomass
2018	0.02	$1.11 \pm 0.09 \text{ d}$	$0.64 \pm 0.04 \text{ c}$	$2.16 \pm 0.14 \text{ d}$	$3.94 \pm 0.30 \text{ d}$
	0.5	$1.32 \pm 0.13 \text{ c}$	$0.73 \pm 0.05 \text{ b}$	$2.33 \pm 0.19 \text{ c}$	$4.38 \pm 0.31 \text{ c}$
	2	$1.48 \pm 0.08 \text{ b}$	$0.79 \pm 0.03 \text{ a}$	$2.62 \pm 0.12 \text{ b}$	$4.89 \pm 0.29 \text{ b}$
	6 (对照 Control)	$1.61 \pm 0.11 \text{ a}$	$0.82 \pm 0.05 \text{ a}$	$2.89 \pm 0.22 \text{ a}$	$5.32 \pm 0.37 \text{ a}$
2019	0.02	$1.21 \pm 0.08 \text{ c}$	$0.68 \pm 0.05 \text{ c}$	$2.43 \pm 0.28 \text{ c}$	$4.32 \pm 0.29 \text{ d}$
	0.5	$1.36 \pm 0.17 \text{ b}$	$0.77 \pm 0.05 \text{ c}$	$2.62 \pm 0.24 \text{ bc}$	$4.75 \pm 0.35 \text{ c}$
	2	$1.54 \pm 0.11 \text{ b}$	$0.86 \pm 0.06 \text{ b}$	$2.75 \pm 0.21 \text{ b}$	$5.15 \pm 0.38 \text{ b}$
	6 (对照 Control)	$1.87 \pm 0.14 \text{ a}$	$0.98 \pm 0.08 \text{ a}$	$3.07 \pm 0.26 \text{ a}$	$5.92 \pm 0.44 \text{ a}$

注：同一年份不同供钾水平相同器官（总）生物量数据后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平。下同。

Note: Values followed by different letters in the same organ with different potassium levels in the same year indicate significant differences at the 5% level. The same below.

2.2 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗光合特性的影响

由表 2 可以看出，与正常供钾（ $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ ）对照相比，低钾处理下 M9T337 幼苗 P_n 显著下降，随胁迫时间和程度的加深， P_n 下降幅度加大，处理 7 d 后 0.02 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理 P_n 较对照显著降低，而 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理在处理 21 d 后才显著降低，两年的试验结果基本一致。 G_s 在对照处理下相对稳定，一直显著高于低钾处理；2018 年和 2019 年 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理 35 d 时较对照分别下降了 41.49%、30.32%、13.83% 和 30.11%、25.57%、17.61%。不同低钾处理 C_i

变化趋势不同, 0.02 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理随处理时间延长呈现逐渐升高的趋势, 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理大体上降低, 0.02 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理 35 d 时较对照 2018 年分别升高 14.81% 和 11.11%, 2019 年分别升高 11.91% 和 11.06%, 而 2018 和 2019 年 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理分别降低 9.05% 和 8.09%。以上结果说明光系统的损伤与胁迫程度显著相关, 短时间的低钾胁迫可能不会破坏光系统, 而长时间的胁迫会使苹果幼苗叶片光系统遭到破坏。

表 2 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗的光合参数
Table 2 Photosynthetic parameters of M9T337 seedlings under different potassium treatments

时间/d Time	K^{+} / ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	$P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		$G_s/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		$C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	
		2018	2019	2018	2019	2018	2019
7	0.02	11.7 ± 0.7 c	11.1 ± 0.6 c	144 ± 11 c	137 ± 7 c	214 ± 14 c	207 ± 12 c
	0.5	12.5 ± 1.1 b	12.6 ± 1.1 b	153 ± 8 b	149 ± 11 b	235 ± 17 b	221 ± 26 b
	2	13.1 ± 1.3 ab	13.8 ± 1.4 a	177 ± 15 a	167 ± 14 a	257 ± 22 a	242 ± 18 ab
	6 (对照 Control)	13.9 ± 0.8 a	15.3 ± 1.3 a	182 ± 14 a	173 ± 14 a	263 ± 13 a	251 ± 20 a
21	0.02	10.8 ± 0.8 d	11.2 ± 0.9 d	124 ± 7 d	130 ± 14 c	260 ± 21 a	257 ± 25 a
	0.5	12.8 ± 1.1 c	12.3 ± 0.5 c	136 ± 11 c	143 ± 16 bc	251 ± 19 a	248 ± 15 a
	2	14.1 ± 0.9 b	14.0 ± 0.8 b	167 ± 8 b	154 ± 11 b	232 ± 15 b	216 ± 12 b
	6 (对照 Control)	15.3 ± 1.1 a	15.6 ± 1.2 a	180 ± 14 a	178 ± 15 a	257 ± 12 a	244 ± 19 a
35	0.02	10.2 ± 0.6 d	9.9 ± 0.8 d	110 ± 12 d	123 ± 9 c	279 ± 23 a	263 ± 24 a
	0.5	12.3 ± 0.9 c	11.6 ± 0.7 c	131 ± 11 c	131 ± 12 bc	270 ± 22 a	261 ± 18 a
	2	14.6 ± 1.2 b	13.6 ± 1.1 b	172 ± 15 b	145 ± 18 b	221 ± 11 c	216 ± 10 c
	6 (对照 Control)	16.1 ± 1.3 a	15.9 ± 1.3 a	188 ± 9 a	176 ± 14 a	243 ± 18 b	235 ± 16 b

2.3 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可见, 随着低钾胁迫时间的延长, 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理下 F_0 呈逐渐上升趋势, 处理 35 d 后达到最大值, 对照基本稳定; 2018 年 0.02 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理在处理 7、21 和 35 d 后 F_0 分别较对照升高 14.58%、31.11% 和 50.00%, 2019 年分别升高 17.78%、47.62% 和 58.14%; 0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理 7 d 时与对照无显著差异, 处理 21、35 d 时 2 年平均分别升高 24.37%、37.98% 和 3.49%、10.39%。低钾胁迫处理下叶片 F_v/F_m 随着处理时间的延长而逐渐降低, 0.02 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理分别在处理 7 和 21 d 时开始较对照显著降低, 两年试验结果基本一致。而 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理仅在 2019 年处理 35 d 后才与对照有显著差异, 说明 PS II 反应中心受损与胁迫程度有关, 胁迫程度越严重, 对 PS II 反应中心损害程度越大且越早。

Φ_{PSII} 和 ETR 分别代表了 PS II 实际光化学效率和电子传递速率, 低钾胁迫处理下两者均显著降低, 表明低钾胁迫影响了 M9T337 幼苗叶片的光能捕获效率。2018 和 2019 年 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理 35 d 的 Φ_{PSII} 较对照分别下降 44.44%、32.57%、13.85% 和 39.97%、33.23%、15.05%; ETR 的变化趋势与 Φ_{PSII} 相同, 0.02 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理的 ETR 下降幅度显著大于 0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理, 表明胁迫程度越大, 叶片 PS II 反应中心开放比例越低, PS II 电子传递的能力越弱。

对照处理下幼苗叶片光化学猝灭 (q_p) 持续稳定升高, 处理 35 d 后达到最大值; 低钾胁迫处理下 q_p 逐渐降低, 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理均在 35 d 时达到最低值, 两年平均分别较对照下降 17.92%、13.74% 和 7.17%。非光化学猝灭系数 (NPQ) 的变化趋势与 q_p 相反, 随着胁迫时间的延长呈上升趋势, 2018 和 2019 年处理 35 d 后, 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理 35 d 分别较对照上升 47.49%、37.34%、19.00% 和 50.82%、42.03%、22.08%, 而对照基本保持稳定, 说明低钾胁迫处理下幼苗叶片光能吸收减少, 光能以热能形式耗散的比例增大。

表 3 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗叶绿素荧光参数
Table 3 Chlorophyll fluorescence of M9T337 seedlings under different potassium treatments

年份 Year	时间/d Time	K^+ / ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	F_0	F_v/F_m	Φ_{PSII}	ETR	q_P	NPQ
2018	7	0.02	55 ± 4 a	0.816 ± 0.012 b	0.530 ± 0.011 c	178 ± 11 b	0.776 ± 0.017 b	0.909 ± 0.034 a
		0.5	49 ± 2 b	0.827 ± 0.006 a	0.566 ± 0.015 b	183 ± 9 b	0.787 ± 0.021 b	0.858 ± 0.021 b
		2	47 ± 3 b	0.831 ± 0.009 a	0.591 ± 0.018 a	196 ± 12 a	0.807 ± 0.018 a	0.823 ± 0.015 c
		6 (对照 Control)	48 ± 2 b	0.830 ± 0.009 a	0.592 ± 0.027 a	200 ± 8 a	0.814 ± 0.013 a	0.809 ± 0.011 d
	21	0.02	59 ± 3 a	0.748 ± 0.012 c	0.377 ± 0.032 d	127 ± 15 c	0.723 ± 0.090 d	1.056 ± 0.043 a
		0.5	53 ± 2 b	0.785 ± 0.007 b	0.509 ± 0.026 c	184 ± 11 b	0.756 ± 0.014 c	0.936 ± 0.051 b
		2	46 ± 3 c	0.830 ± 0.005 a	0.580 ± 0.022 b	208 ± 6 a	0.801 ± 0.010 b	0.812 ± 0.028 c
		6 (对照 Control)	45 ± 4 c	0.834 ± 0.010 a	0.639 ± 0.031 a	215 ± 16 a	0.826 ± 0.014 a	0.794 ± 0.027 c
	35	0.02	66 ± 3 a	0.719 ± 0.014 c	0.365 ± 0.026 d	123 ± 9 c	0.671 ± 0.018 d	1.118 ± 0.087 a
		0.5	59 ± 2 b	0.741 ± 0.018 b	0.443 ± 0.017 c	149 ± 7 b	0.714 ± 0.032 c	1.041 ± 0.068 b
		2	47 ± 6 c	0.829 ± 0.009 a	0.566 ± 0.033 b	208 ± 15 a	0.774 ± 0.023 b	0.902 ± 0.059 c
		6 (对照 Control)	44 ± 3 c	0.841 ± 0.007 a	0.657 ± 0.035 a	221 ± 19 a	0.843 ± 0.026 a	0.758 ± 0.029 d
2019	7	0.02	53 ± 4 a	0.811 ± 0.008 b	0.505 ± 0.029 c	169 ± 14 d	0.783 ± 0.007 c	0.925 ± 0.034 a
		0.5	48 ± 3 b	0.819 ± 0.012 ab	0.544 ± 0.018 b	181 ± 11 c	0.796 ± 0.011 b	0.879 ± 0.018 b
		2	45 ± 5 b	0.828 ± 0.007 a	0.601 ± 0.026 a	201 ± 8 b	0.817 ± 0.012 a	0.841 ± 0.022 c
		6 (对照 Control)	45 ± 3 b	0.835 ± 0.005 a	0.609 ± 0.031 a	214 ± 5 a	0.821 ± 0.009 a	0.821 ± 0.008 d
	21	0.02	62 ± 5 a	0.754 ± 0.018 c	0.401 ± 0.014 d	147 ± 5 d	0.745 ± 0.014 c	1.102 ± 0.048 a
		0.5	55 ± 3 b	0.795 ± 0.004 b	0.482 ± 0.015 c	167 ± 14 c	0.767 ± 0.010 b	0.997 ± 0.025 b
		2	44 ± 4 c	0.824 ± 0.012 a	0.574 ± 0.025 b	194 ± 9 b	0.806 ± 0.018 a	0.845 ± 0.026 c
		6 (对照 Control)	42 ± 1 c	0.832 ± 0.005 a	0.648 ± 0.031 a	210 ± 12 a	0.814 ± 0.021 a	0.832 ± 0.044 c
	35	0.02	68 ± 3 a	0.733 ± 0.010 d	0.383 ± 0.013 d	128 ± 10 c	0.701 ± 0.024 d	1.202 ± 0.035 a
		0.5	61 ± 3 b	0.749 ± 0.010 c	0.426 ± 0.019 c	139 ± 13 c	0.728 ± 0.009 c	1.132 ± 0.039 b
		2	49 ± 4 c	0.819 ± 0.010 b	0.542 ± 0.022 b	188 ± 15 b	0.778 ± 0.036 b	0.971 ± 0.067 c
		6 (对照 Control)	43 ± 2 d	0.837 ± 0.010 a	0.638 ± 0.028 a	228 ± 17 a	0.829 ± 0.022 a	0.797 ± 0.056 d

2.4 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗 Rubisco、SS 和 SPS 活性的影响

如图 1 所示,2018 和 2019 年各处理下幼苗叶片的 Rubisco 活性均以对照最高,0.02 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理最低,处理 7 d 后 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理较对照处理两年平均分别下降 21.64%、11.91% 和 7.09%; 随着处理时间的延长,对照处理逐渐升高,而 0.02 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理持续降低,2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理变化不明显; 处理 35 d, 两年平均 0.02、0.5 和 2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^+$ 处理分别为对照的 46.89%、57.95%和 79.78%, 说明低钾胁迫显著抑制 Rubisco 活性, 并且胁迫程度越大, 胁迫时间越长, 酶活降低幅度越大。

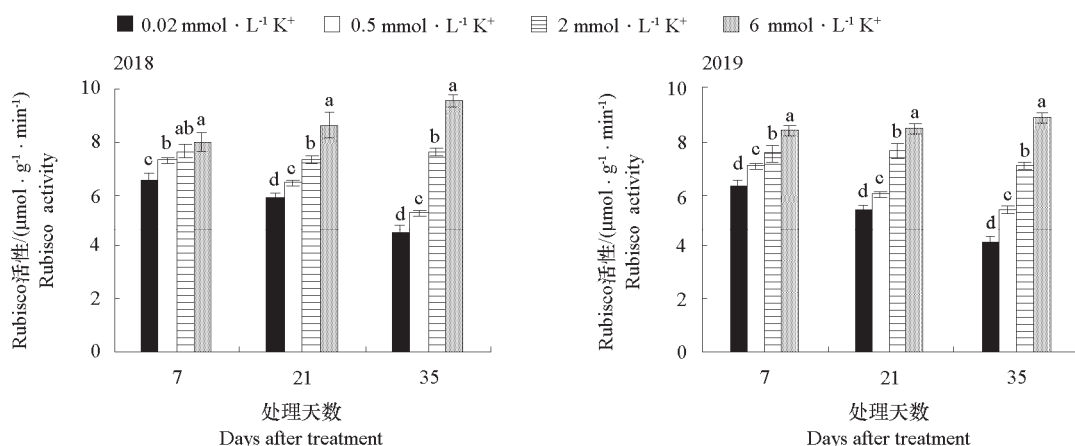


图 1 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗 RuBP 羧化酶活性
Fig. 1 Rubpase activity of M9T337 seedlings under different potassium treatments

SS 和 SPS 分别是叶片中蔗糖合成的催化酶和关键限速酶, 其活性越高代表叶片合成光合产物的速率越快。如图 2 所示, 不同处理时期 SS 和 SPS 活性与 Rubisco 活性变化趋势一致, 均以 $0.02 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理最低, 对照处理最高。两年平均, 处理 35 d 时, 0.02 、 0.5 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理的 SS 活性分别比对照处理降低 62.62%、47.70%和 26.58%, SPS 活性则分别降低 70.36%、56.65%和 34.88%。可见, 低钾胁迫显著抑制了蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性, 进而影响了碳素化合物的合成和分配。

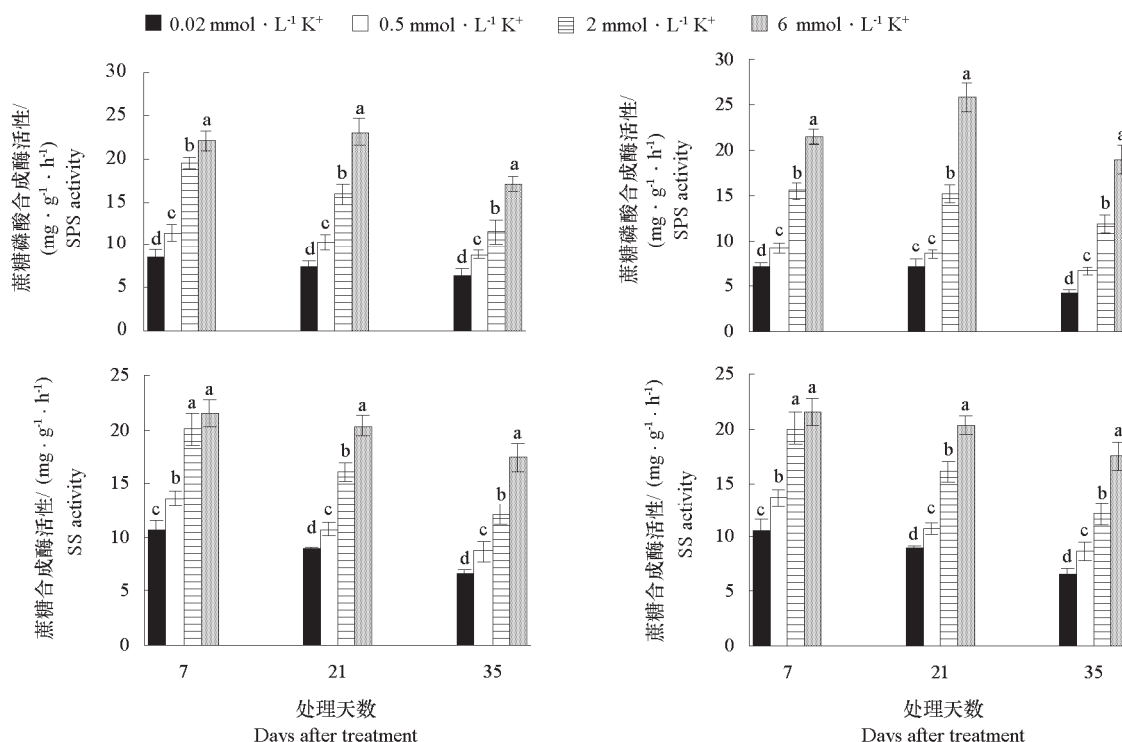


图 2 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗蔗糖磷酸合成酶和蔗糖合成酶活性
Fig. 2 SPS and SS activities of M9T337 seedlings under different potassium treatments

2.5 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗 ^{13}C 积累量的影响

^{13}C 示踪试验结果表明, 不同处理苹果砧木 M9T337 幼苗 ^{13}C 积累量变化呈现出相似的规律, 随处理时间的延长, 根部和茎部的 ^{13}C 积累量逐渐升高, 而叶片和全株积累量呈逐渐降低的趋势。由表 4 可以看出, 0.02 、 0.5 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理下幼苗各器官 ^{13}C 积累量显著低于对照处理, 两年平均, 标记结束 6 h, 0.02 、 0.5 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理的幼苗根系 ^{13}C 积累量分别为对照的 15.59%、26.62%和 59.72%, 标记结束 24 h 后, 0.02 、 0.5 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理的幼苗茎部和叶片 ^{13}C 积累量分别为对照的 42.69%、55.86%、77.66%和 74.12%、81.20%、91.11%, 标记结束 72 h, 0.02 、 0.5 、 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{K}^{+}$ 处理下幼苗整株的总 ^{13}C 积累量分别较对照减少 33.55%、24.11%、11.76%和 13.95%、9.58%、6.83%, 说明低钾胁迫会使苹果砧木幼苗光合产物生成减少, 且光合产物的减少量与胁迫程度成正比。

表 4 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗 ^{13}C 积累量
Table 4 ^{13}C accumulation of M9T337 seedlings under different potassium treatments (mg · plant⁻¹)

器官 Organ	K ⁺ / (mmol · L ⁻¹)	2018			2019		
		6 h	24 h	72 h	6 h	24 h	72 h
根 Root	0.02	0.03 ± 0.01 c	0.13 ± 0.02 d	0.22 ± 0.03 d	0.04 ± 0.01 d	0.17 ± 0.02 d	0.28 ± 0.02 d
	0.5	0.05 ± 0.01 c	0.19 ± 0.03 c	0.30 ± 0.02 c	0.07 ± 0.02 c	0.23 ± 0.01 c	0.34 ± 0.04 c
	2	0.11 ± 0.02 b	0.27 ± 0.01 b	0.39 ± 0.02 b	0.16 ± 0.03 b	0.31 ± 0.02 b	0.45 ± 0.05 b
	6 (对照 Control)	0.19 ± 0.03 a	0.36 ± 0.02 a	0.53 ± 0.05 a	0.26 ± 0.02 a	0.42 ± 0.05 a	0.69 ± 0.05 a
茎 Stem	0.02	0.11 ± 0.01 d	0.36 ± 0.04 c	0.43 ± 0.02 c	0.12 ± 0.02 c	0.38 ± 0.03 c	0.47 ± 0.04 d
	0.5	0.15 ± 0.02 c	0.44 ± 0.03 b	0.54 ± 0.04 b	0.15 ± 0.03 c	0.45 ± 0.03 b	0.57 ± 0.02 c
	2	0.19 ± 0.02 b	0.53 ± 0.05 a	0.60 ± 0.02 a	0.23 ± 0.01 b	0.59 ± 0.05 a	0.70 ± 0.03 b
	6 (对照 Control)	0.25 ± 0.03 a	0.62 ± 0.05 a	0.71 ± 0.05 a	0.29 ± 0.02 a	0.64 ± 0.07 a	0.80 ± 0.07 a
叶 Leaf	0.02	2.38 ± 0.13 d	1.92 ± 0.12 c	1.64 ± 0.12 c	2.53 ± 0.13 d	2.01 ± 0.17 d	1.69 ± 0.12 d
	0.5	2.60 ± 0.10 c	2.06 ± 0.21 c	1.79 ± 0.10 c	2.78 ± 0.21 c	2.21 ± 0.18 c	1.86 ± 0.16 c
	2	2.88 ± 0.16 b	2.31 ± 0.08 b	1.98 ± 0.13 b	3.16 ± 0.18 b	2.58 ± 0.15 b	2.17 ± 0.09 b
	6 (对照 Control)	3.16 ± 0.16 a	2.52 ± 0.22 a	2.11 ± 0.07 a	3.47 ± 0.27 a	2.83 ± 0.21 a	2.29 ± 0.13 a
总量 Total	0.02	2.52 ± 0.22 d	2.41 ± 0.17 d	2.29 ± 0.18 d	2.69 ± 0.22 d	2.56 ± 0.22 d	2.44 ± 0.18 d
	0.5	2.80 ± 0.17 c	2.69 ± 0.18 c	2.63 ± 0.13 c	3.00 ± 0.12 c	2.89 ± 0.19 c	2.77 ± 0.21 c
	2	3.18 ± 0.19 b	3.11 ± 0.28 b	2.97 ± 0.23 b	3.55 ± 0.28 b	3.48 ± 0.26 b	3.32 ± 0.17 b
	6 (对照 Control)	3.60 ± 0.26 a	3.50 ± 0.24 a	3.35 ± 0.21 a	4.02 ± 0.37 a	3.89 ± 0.32 a	3.78 ± 0.29 a

2.6 低钾胁迫对苹果砧木 M9T337 幼苗 ^{13}C 分配的影响

由表 5 可知, 低钾胁迫显著影响了 ^{13}C 在 M9T337 幼苗各器官中的分配, 随着处理时间的延长, 各处理幼苗的根系、茎部 ^{13}C 分配率均呈增加的趋势, 而叶片的 ^{13}C 分配率呈逐渐降低的趋势。两年平均, ^{13}C 标记结束 6 h 后, 0.02、0.5、2、6 mmol · L⁻¹ K⁺ 处理叶片和根系 ^{13}C 分配率分别为 94.25%、92.76%、89.79%、87.05 和 1.34%、2.06%、3.98%、5.87%, 0.02 和 0.5 mmol · L⁻¹ K⁺ 处理下植株叶片中 90% 以上的光合产物仍留在叶片中; ^{13}C 标记结束 24 和 72 h 后, 0.02、0.5 和 2 mmol · L⁻¹ K⁺ 处理根系 ^{13}C 分配率两年平均分别为 6.02%、7.51%、8.80% 和 10.54%、11.84%、13.34%, 分别为对照的 57.04%、71.22%、83.40% 和 61.87%、69.50%、78.31%; ^{13}C 标记结束 72 h 后, 0.02、0.5 和 2 mmol · L⁻¹ K⁺ 处理下幼苗叶片 ^{13}C 分配率高达 70.44%、67.60%、66.01%, 分别较对照提高 14.00%、9.44%、6.87%, 说明低钾胁迫抑制了光合产物从叶片向根系的输送。

表 5 不同钾处理下苹果砧木 M9T337 幼苗 ^{13}C 分配率
Table 5 ^{13}C distribution rate of M9T337 seedlings under different potassium treatments %

器官 Organ	K ⁺ / (mmol · L ⁻¹)	2018			2019		
		6 h	24 h	72 h	6 h	24 h	72 h
根 Root	0.02	1.19 ± 0.11 d	5.39 ± 0.39 d	9.60 ± 0.83 d	1.49 ± 0.12 d	6.64 ± 0.42 d	11.48 ± 0.89 c
	0.5	1.78 ± 0.12 c	7.06 ± 0.57 c	11.41 ± 0.92 c	2.33 ± 0.18 c	7.96 ± 0.47 c	12.27 ± 1.27 bc
	2	3.46 ± 0.27 b	8.68 ± 0.66 b	13.13 ± 0.88 b	4.51 ± 0.36 b	8.91 ± 0.59 b	13.55 ± 1.18 b
	6 (对照 Control)	5.28 ± 0.43 a	10.29 ± 0.85 a	15.82 ± 1.08 a	6.47 ± 0.47 a	10.80 ± 1.11 a	18.25 ± 1.42 a
茎 Stem	0.02	4.37 ± 0.26 d	14.94 ± 1.21 c	18.78 ± 1.28 c	4.46 ± 0.37 c	14.84 ± 1.13 b	19.26 ± 0.46 b
	0.5	5.36 ± 0.33 c	16.36 ± 0.59 b	20.53 ± 1.12 b	5.00 ± 0.27 c	15.57 ± 0.88 b	20.58 ± 1.09 ab
	2	5.97 ± 0.46 b	17.04 ± 1.13 ab	20.20 ± 0.87 b	6.48 ± 0.41 b	16.95 ± 1.26 a	21.08 ± 0.96 a
	6 (对照 Control)	6.94 ± 0.52 a	17.71 ± 0.29 a	21.19 ± 0.85 a	7.21 ± 0.33 a	16.45 ± 0.93 a	21.16 ± 0.73 a
叶 Leaf	0.02	94.44 ± 0.84 a	79.67 ± 2.32 a	71.62 ± 1.68 a	94.05 ± 1.28 a	78.52 ± 1.03 a	69.26 ± 1.68 a
	0.5	92.86 ± 0.83 b	76.58 ± 1.03 b	68.06 ± 1.11 b	92.67 ± 2.03 b	76.47 ± 0.87 b	67.15 ± 0.99 b
	2	90.57 ± 0.67 c	74.28 ± 1.14 c	66.67 ± 2.01 c	89.01 ± 1.93 c	74.14 ± 0.95 c	65.37 ± 1.87 c
	6 (对照 Control)	87.78 ± 1.29 d	72.00 ± 2.05 d	62.99 ± 2.46 d	86.32 ± 1.86 d	72.75 ± 1.49 d	60.59 ± 2.01 d

3 讨论

钾素对植物光合作用的调控是多方面的, 不仅可以直接影响 G_s 的变化, 也会影响光合电子传递以及光合机构的活性。前人研究认为缺钾程度决定了气孔或非气孔因素在调节光合作用中的主导作用 (陆志峰 等, 2016a)。本试验研究中发现, 缺钾程度与胁迫时间长短均会对苹果砧木幼苗叶片的光合作用造成影响。低钾胁迫处理前期苹果幼苗 P_n 、 G_s 和 C_i 均呈下降趋势, 说明在低钾胁迫前期, 气孔限制是叶片 P_n 下降的主要原因, 随着胁迫处理时间的延长, 低钾处理下的苹果幼苗 G_s 显著降低而 C_i 显著上升, 说明此时气孔因素并不是 P_n 下降的主要原因, 可能与光系统受损有关。夏乐等 (2008) 在玉米上的研究也发现, 在严重缺钾条件下, 叶片光系统遭到破坏, 从而影响光合作用。

叶绿素荧光分析技术是近些年研究和探测植物光合作用及外界环境变化因子的植物活体测定和诊断技术 (林禄 等, 2015), 通过对叶绿素荧光特性的研究可以进一步探讨低钾胁迫下光合下降的内部原因。前人研究发现营养胁迫对植物荧光参数有一定影响, 例如缺氮会显著降低玉米叶片 F_v 、 F_m 、 F_v/F_m 等荧光参数 (李强 等, 2015), 缺磷会显著抑制集球藻的光化学效率 F_v/F_m (石琦 等, 2017), 阻碍了 QA 向 QB 的电子传递。缺钾会破坏光系统 II 反应中心, 使油菜叶片的 Φ_{PSII} 、ETR 和 q_P 均有所下降 (潘勇辉 等, 2015)。本研究中也发现, 处理 7 d 后, 极低钾处理下苹果幼苗的 F_0 和 F_v/F_m 与其他处理已有显著差异, 而低钾处理下幼苗叶片的 F_0 和 F_v/F_m 与对照处理差异不大, 说明叶片光系统未遭到破坏, 叶片净光合速率下降是由气孔限制引起的, 处理 21 d 后, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ K}^+$ 处理下苹果幼苗叶片 F_v/F_m 显著降低, 说明幼苗叶片 PS II 反应中心受到损伤破坏, 这与光合参数的研究结果相一致。正常情况下, PS II 天线色素吸收的光能主要用于荧光发射、热耗散和光化学反应转化, 这 3 种途径存在相互竞争的关系 (郭春芳 等, 2009)。本研究中发现, 随着低钾处理时间的延长, 叶片的 F_0 和 NPQ 显著上升, 表明 PS II 天线色素吸收的光能用于热耗散和荧光发射的比例增加, 而用于光化学反应转化的比例减少, 间接表明 PS II 反应中心遭到一定程度的破坏。本试验中还发现, 苹果幼苗叶片的 Φ_{PSII} 和 ETR 也随着钾胁迫时间延长逐渐下降, 从而降低了 PS I、PS II 及其氧化还原两侧的活力, 进而降低了电子传递速率; 与此同时 q_P 也显著下降, 降低了 PS II 反应中心开放比例, 减弱了 PS II 电子传递能力, 减少了光合碳同化所需的 ATP 和 NADPH 的供应, 这与陆志峰等 (2016b) 在油菜上的研究结果一致。极低钾胁迫处理下叶片的荧光参数变化时间早且变化幅度大, 而低钾胁迫处理在 21 d 后才有显著变化, 可见低钾胁迫对光系统的影响与胁迫程度显著相关, 胁迫程度越大, 光系统越容易受损。

钾不仅影响碳素化合物的合成和运输, 对碳素化合物的分配也起着重要作用。本研究中以 ^{13}C 同位素对苹果幼苗叶片进行标记, 发现低钾胁迫处理显著减少了碳素同化物的产生, 同时钾胁迫下幼苗根系的 ^{13}C 分配率显著下降, 光合作用产生的碳素化合物大多储存在叶片中, 光合产物存在明显的输出滞后现象, 这与 Hu 等 (2015) 在棉花上的研究结果一致。Rubisco、SS 和 SPS 是碳代谢过程中的关键酶, 可以决定光合产物在叶片中的产生和分配 (Liu et al., 2013), 因此低钾胁迫抑制碳素化合物的产生分配可能与碳代谢酶活性受限以及光系统遭到破坏有关。在本试验中, 钾胁迫处理下苹果叶片的 Rubisco、SS 和 SPS 活性较对照处理显著降低, 说明低钾胁迫会抑制碳代谢相关酶的活性; 叶片光系统遭到破坏后, 光合磷酸化效率和电子传递速率降低, 不能提供足够的还原力 (Jin et al., 2011), 从而抑制了碳素化合物向幼苗根系的分配。缺钾条件下糖转运蛋白基因 (Jin et al., 2012) 和 SPS 基因 (李文娟 等, 2011) 表达受限可能也是造成这一现象的原因之一。何种因素在钾胁迫对苹果幼苗碳素化合物积累和分配中起主导作用还有待进一步探讨。

综上所述, 低钾胁迫下, 苹果砧木 M9T337 幼苗光合速率下降是由气孔因素与非气孔因素共同影响, 且在胁迫前期, 气孔限制是光合速率下降的主要原因, 随着胁迫时间的延长, 光合机构遭到破坏, 非气孔限制开始占据主导地位, 光合速率的下降幅度和光系统的损伤程度与胁迫程度显著相关, 低钾胁迫程度越大对幼苗生长的抑制以及对光系统的损害更大。同时, 低钾胁迫限制了光合作物的合成速率, 减少了碳素同化物的积累。另外, 低钾胁迫也降低了 SS、SPS 和 Rubisco 活性, 抑制了叶片制造的光合产物向地下部运输的能力, 进而影响了根系的生长。

References

- Chang C, Li C, Li CY, Kang XY, Zou YJ, Ma FW. 2014. Differences in the efficiency of potassium (K) uptake and use in five apple rootstock genotypes. *Journal of Integrative Agriculture*, 13 (9): 1934 – 1942.
- Chen Chen, Tong Yan-an, Lu Yong-li, Gao Yi-min. 2016. Effects of different potassium fertilizers on production, quality and storability of Fuji apple. *Plant Nutr Fert Sci*, 22 (1): 216 – 224. (in Chinese)
- 谌 琛, 同延安, 路永莉, 高义民. 2016. 不同钾肥种类对苹果产量、品质及耐贮性的影响. *植物营养与肥科学报*, 22 (1): 216 – 224.
- Doehlert DC, Kuo TM, Felker FC. 1988. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two in-breds of maize. *Plant Physiology*, 86 (4): 1013 – 1019.
- Erel R, Yermiyahu U, Ben-Gal A, Dag A, Shapira O, Amnon S. 2015. Modification of non-stomatal limitation and photoprotection due to K and Na nutrition of olive trees. *J Plant Physiol*, 177: 1 – 10.
- Gerardeaux E, Jordan-Meille L, Constantin J, Pellerin S, Dingkuhn M. 2010. Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). *Environ Exp Bot*, 67: 451 – 459.
- Grechi I, Vivin P, Hilbert G, MilinTS, Robert T. 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C: N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 59 (2): 139 – 149.
- Guo Chun-fang, Sun Yun, Tang Yu-hai, Zhang Mu-qing. 2009. Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*). *Chin J Eco-Agric*, 17 (3): 560 – 564. (in Chinese)
- 郭春芳, 孙 云, 唐玉海, 张木清. 2009. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响. *中国生态农业学报*, 17 (3): 560 – 564.
- Hu W, Lv XB, Yang JS, Chen BL, Zhao WQ, Meng YL, Zhou ZG. 2016. Effects of potassium deficiency on antioxidant metabolism related to leaf senescence in cotton. *Field Crops Research*, 191: 139 – 149.
- Hu W, Yang J, Meng Y, Wang Y, Chen B, Zhao W, Oosterhuis DM, Zhou Z. 2015. Potassium application affects carbohydrate metabolism in the leaf subtending the cotton (*Gossypium hirsutum* L.) boll and its relationship with boll biomass. *Field Crops Research*, 179: 120 – 131.
- Ji Hong-jie, Zhang Huai-zhi, Zhang Wei-li, Tian Chang-yu. 2017. Farmland potassium balance in China: a review. *Chin J Eco-Agric*, 25 (6): 920 – 930. (in Chinese)
- 冀宏杰, 张怀志, 张维理, 田昌玉. 2017. 我国农田土壤钾平衡研究进展与展望. *中国生态农业学报*, 25 (6): 920 – 930.
- Jin C, Lu C, Qu, H, Lian J, Wei L, Hu Y, Xu G. 2012. Alteration of nutrient allocation and transporter genes expression in rice under N, P, K, and Mg deficiencies. *Acta Physiol Plant*, 34: 939 – 946.
- Jin SH, Huang JQ, Li XQ, Zheng BS, Wu JS, Wang ZJ, Liu GH, Chen M. 2011. Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiol*, 31: 1142 – 1151.
- Li Qiang, Luo Yan-hong, Yu Dong-hai, Kong Fan-lei, Yang Shi-min, Yuan Ji-chao. 2015. Effects of low nitrogen stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of maize cultivars tolerant to low nitrogen stress at the seedling stage. *Plant Nutr Fert Sci*, 21 (5): 1132 – 1141. (in Chinese)
- 李 强, 罗延宏, 余东海, 孔凡磊, 杨世民, 袁继超. 2015. 低氮胁迫对耐低氮玉米品种苗期光合及叶绿素荧光特性的影响. *植物营养*

- 与肥料学报, 21 (5): 1132 – 1141.
- Li Qiao, Sun Jun-wei, Li Hai-xia. 2006. Effect of potassium limitation on chlorophyll fluorescence parameters in rice leaves. *Journal of China Jiliang University*, 17 (1): 79 – 83. (in Chinese)
- 李 峤, 孙骏威, 李海霞. 2006. 缺钾对水稻叶片叶绿素荧光参数的影响. *中国计量学院学报*, 17 (1): 79 – 83.
- Li Wen-juan, He Ping, Jin Ji-yun. 2011. Effect of potassium on sugar metabolism in resistant response to corn stalk rot. *Plant Nutr Fert Sci*, 17 (1): 55 – 61. (in Chinese)
- 李文娟, 何 萍, 金继运. 2011. 钾素对玉米茎腐病抗性反应中糖类物质代谢的影响. *植物营养与肥料学报*, 17 (1): 55 – 61.
- Lilley R M, Walker D A. 1974. An improved spectrophotometric assay for ribulose bis phosphate carboxylase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Enzymology*, 358: 226 – 229.
- Lin Lu, Tang Yun, Zhang Ji-tao, Run Wan-li, Xiao Jian-hong, Ding Chao, Dong Chuan. 2015. Effects of different water potentials on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence para-meters of cucumber during post-flowering growth stage. *Chin J Appl Ecol*, 26 (7): 2030 – 2040. (in Chinese)
- 林 璐, 汤 昀, 张纪涛, 闰万丽, 肖建红, 丁 超, 董 川. 2015. 不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响. *应用生态学报*, 26 (7): 2030 – 2040.
- Lin Zheng-he, Zhong Qiu-sheng, Chen Chang-song, You Xiao-mei, Chen Zhi-hui. 2012. Effects of potassium deficiency on chlorophyll fluorescence in leaves of tea seedlings. *Plant Nutr Fert*, 18 (4): 974 – 980. (in Chinese)
- 林郑和, 钟秋生, 陈常颂, 游小妹, 陈志辉. 2012. 缺钾对茶树幼苗叶片叶绿素荧光特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 18 (4): 974 – 980.
- Liu J, Ma Y, Lv F, Chen J, Zhou Z, Wang Y, Abudurezike A, Oosterhuis D M. 2013. Changes of sucrose metabolism in leaf subtending to cotton boll under cool temperature due to late planting. *Field Crop Res*, 144: 200 – 211.
- Lu Z F, Lu J W, Pan Y H, Lu P P, Li X K, Cong R H, Ren T. 2016. Anatomical variation of mesophyll conductance under potassium deficiency has a vital role in determining leaf photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 39: 2428 – 2439.
- Lu Zhi-feng, Lu Jian-wei, Pan Yong-hui, Lu Piao-piao, Li Xiao-kun, Cong Ri-huan, Ren Tao. 2016a. Physiological mechanisms in potassium regulation of plant photosynthesis. *J Plant Physiol*, 52 (12): 1773 – 1784. (in Chinese)
- 陆志峰, 鲁剑巍, 潘勇辉, 鲁飘飘, 李小坤, 丛日环, 任 涛. 2016a. 钾素调控植物光合作用的生理机制. *植物生理学报*, 52 (12): 1773 – 1784.
- Lu Zhi-feng, Ren Tao, Lu Jian-wei, Li Xiao-kun, Cong Ri-huan, Pan Yong-hui, Li Kai-xu. 2016b. Main factors and mechanism leading to the decrease of photosynthetic efficiency of oilseed rape exposure to potassium deficiency. *Plant Nutr Fert Sci*, 22 (1): 122 – 131. (in Chinese)
- 陆志峰, 任 涛, 鲁剑巍, 李小坤, 丛日环, 潘勇辉, 李凯旭. 2016b. 缺钾油菜叶片光合速率下降的主导因子及其机理. *植物营养与肥料学报*, 22 (1): 122 – 131.
- Oosterhuis D, Loka D, Kawakami E, Pettigrew W. 2014. The physiology of potassium in crop production. *Adv Agron*, 126: 203 – 234.
- Pan Yong-hui, Lu Zhi-feng, Lu Jian-wei, Li Kai-xu, Li Xiao-kun, Cong Ri-huan, Ren Tao. 2015. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of wintering oilseed rape under potassium deficiency. *Chin J Oil Crop Sci*, 37 (5): 688 – 693. (in Chinese)
- 潘勇辉, 陆志峰, 鲁剑巍, 李凯旭, 李小坤, 丛日环, 任 涛. 2015. 缺钾对越冬期油菜光合特性和叶绿体超微结构的影响. *中国油料作物学报*, 37 (5): 688 – 693.
- Peng Hai-huan, Weng Xiao-yan, Xu Hong-xia, Jiang Qin-su, Sun Jun-wei. 2006. Effects of potassium deficiency on photosynthesis and photo-protection mechanisms in rice plants. *Chinese J Rice Sci*, 20 (6): 621 – 625. (in Chinese)
- 彭海欢, 翁晓燕, 徐红霞, 蒋琴素, 孙骏威. 2006. 缺钾胁迫对水稻光合特性及光合防御机制的影响. *中国水稻科学*, 20 (6): 621 – 625.
- Shi Qi, Mei Hong, Zhang Cheng-jun, Huang Jian, Wu Hong-yan. 2017. Phosphorus deficiency and high light treatment affect the photophysiology

- and lipid accumulation of *Palmelloccoccus miniatus*. Plant Science Journal, 35 (2): 291 - 298. (in Chinese)
- 石 琦, 梅 洪, 张成军, 黄 建, 吴红艳. 2017. 缺磷和高光对集球藻光合生理和油脂积累的影响. 植物科学学报, 35 (2): 291 - 298.
- Tian Ge, Wang Fen, Peng Ling, He Liu, Jiang Yuan-mao, Ge Shun-feng. 2017. Effects of different potassium levels on growth and NO_3^- uptake and utilization of *Malus hupehensis* seedlings. Chinese Journal of Applied Ecology, 28 (7): 2254 - 2260. (in Chinese)
- 田 歌, 王 芬, 彭 玲, 何 流, 姜远茂, 葛顺峰. 2017. 不同供钾水平对平邑甜茶幼苗生长及 NO_3^- 吸收利用特性的影响. 应用生态学报, 28 (7): 2254 - 2260.
- Wang N, Hua H B, Egrinya Eneji A, Li Z H, Duan L S, Tian X L. 2012. Genotypic variations in photosynthetic and physiological adjustment to potassium deficiency in cotton (*Gossypium hirsutum*). J Photoch Photobio Biol, 110: 1 - 8.
- Weng X Y, Zheng C J, Xu H X, Sun J Y. 2007. Characteristics of photosynthesis and functions of the water-water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency. Physiol Plant, 131: 614 - 621.
- Xia Le, Yu Hai-qi, Guo Huan-ru, Zhao Shang-wen, Yao Xiao-xu, Cao Min-jian. 2008. Effects of potassium deficiency on photosynthetic characters and chlorophyll fluorescence characters in maize plants. J Maize Sci, 16 (6): 71 - 74. (in Chinese)
- 夏 乐, 于海秋, 郭焕茹, 赵尚文, 姚晓旭, 曹敏建. 2008. 低钾胁迫对玉米光合特性及叶绿素荧光特性的影响. 玉米科学, 16 (6): 71 - 74.
- Xia Ying, Jiang Cun-cang, Wang Xiao, Chen Fang. 2013. Effects of low potassium stress on the photosynthesis and photosynthate partitioning of cotton. Chin J Ecol, 32 (6): 1476 - 1482. (in Chinese)
- 夏 颖, 姜存仓, 汪 宵, 陈 防. 2013. 低钾胁迫对棉花光合作用和光合产物分配的影响. 生态学杂志, 32 (6): 1476 - 1482.
- Zahoor R, Dong H, Abid M, Zhao W, Wang Y, Zhou Z. 2017. Potassium fertilizer improves drought stress alleviation potential in cotton by enhancing photosynthesis and carbohydrate metabolism. Environ Exp Bot, 137: 73 - 83.