

# 低钾胁迫对棉花光合作用和光合产物分配的影响

夏颖<sup>1,2</sup> 姜存仓<sup>3</sup> 汪霄<sup>1</sup> 陈防<sup>1,4</sup>

(1. 中国科学院武汉植物园, 湖北武汉 430074; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 华中农业大学植物营养实验室, 湖北武汉 430070; 4. 国际植物营养研究所 (IPNI) 中国项目部, 湖北武汉 430074)

**摘要:** 本研究选用从 86 个棉花品种中筛选出的钾高效和钾低效棉花基因型各一个进行大田试验, 探讨低钾胁迫对棉花光合作用和光合产物的积累分配的影响。结果表明: 低钾胁迫降低了棉花叶片的净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (Ci) 和气孔导度 (Gs), 降低了棉花的生物量, 低钾胁迫同时促使光合产物较多地分配到营养器官, 降低了生殖器官分配的比例, 收获指数 (HI) 降低。不同棉花基因型的光合特性存在着差异, 钾高效基因型 (HG) 的 Pn、Tr、Ci 和 Gs 无论施钾与否均高于钾低效基因型 (LG)。不同棉花基因型光合产物的分配模式存在着差异, 无论施钾与否, HG 的营养器官积累的干物质相对较少, 往生殖器官分配的较多, HI 高, 而 LG 相反。2 个基因型在苗期和蕾期的生物量没有显著性差异, 而在桃期和吐絮期, HG 的生物量显著高于 LG。HG 的钾利用指数 (KUI) 在桃期和吐絮期均显著高于 LG。研究结果表明, 增施钾肥能够改善棉花叶片的光合功能并提高光合产物的分配效率。

**关键词:** 低钾胁迫; 基因型差异; 光合功能; 生物量; 钾利用指数

钾 (K) 是作物生长发育所必需的大量元素之一, 它在维持细胞内物质正常代谢调节, 促进光合作用、光合产物的运输、蛋白质合成及增强植物的抗逆性等方面发挥着重要作用。钾对棉花的营养作用在于能增加棉花的叶面积和叶绿素含量, 提高气孔导度, 有利于吸收 CO<sub>2</sub>, 提高叶片 CO<sub>2</sub> 的同化率。钾对棉花的光合作用影响较大, 当钾供应充足时, 光合磷酸化效率就提高, 使棉花能够有效地利用太阳能进行同化作用, 提高叶片的光合速率并能延长光合时间, 因此对促进植株体内光合产物的积累和转移有着重要的作用。

中国钾肥消费逐年增加, 50% 以上的钾肥需依赖进口, 而国际钾肥价格的过快增长给国内钾肥市场带来了极大的影响, 可见中国钾肥资源的短缺情况非常严重。低钾处理会显著降低钾低效基因型的光合效率, 并且在植物不同钾效率基因型间存在着差异。近年来, 筛选培育和利用作物钾营养高效基因型品种以挖掘土壤钾素潜力的研究越来越受到关注。有关植物营养基因型差异的研究, 随着资源和环境问题的日益严峻而引起人们的重视, 并得到了迅速发展<sup>[1]</sup>。目前, 关于棉花钾营养基因型光合功能差异的研究较多, 但将光合功能和不同棉花基因型的钾效率结合起来研究的较少, 本文以 2 个不同钾效率棉花基因型为材料进行田间试验, 试图探讨棉花不同钾效率基因型在不同生育期低钾胁迫下叶片光合功能的变化与钾效率的关系, 旨在弄清棉花钾高效的有关

营养生理基础, 为钾高效棉花基因型的选育和评价提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为华中农业大学植物营养实验室在 2001~2005 年间通过“两步筛选法”获得的两个棉花品种, 分别是钾“双高”(钾高效和高增产潜力) 基因型 103 (以下简称为 HG) 和钾“双低”(钾低效和低增产潜力) 基因型 122 (以下简称为 LG)。种子由中国农业科学院棉花研究所和华中农业大学作物遗传育种研究所提供。

### 1.2 试验设计

试验于 2011 年在武汉植物园试验田进行, 试验田土壤为黄棕壤, 土壤 pH6.5, 有机质含量 15.8 克/公斤, 碱解氮 87.3 毫克/公斤, 速效磷 16.8 毫克/公斤, 速效钾 82.5 毫克/公斤。田间试验设施钾 (K1:12 公斤/亩) 与不施钾 (K0:0 公斤/亩) 两个水平, 2 种基因型, 3 次重复, 随机排列。每小区面积 14 平方米, 施 N 16 公斤/亩, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 8 公斤/亩, 其中, 磷肥全部基施, 氮肥和钾肥分别基施 5.3 公斤/亩和 4 公斤/亩, 并分别在蕾期和桃期各追氮肥 5.3 公斤/亩和钾肥 4 公斤/亩, N、P、K 肥料来源分别为尿素、过磷酸钙和氯化钾。

## 1.3 测定方法

### 1.3.1 光合特性参数

分别于苗期、蕾期、桃期和吐絮期的晴天上午 9:00–10:00 每小区采用 Li-6400 便携式光合系统分析仪 (LI-COR, USA) 测定倒四叶的净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (Ci) 和蒸腾速率 (Tr), 测定时使用红蓝光源, 光量子能量密度为 1000 μmol/m<sup>2</sup>/s, 每小区重复 3 次。

### 1.3.2 叶绿素含量

分别于苗期、蕾期、桃期和吐絮期选主茎倒 4 叶进行测定, 用液氮冷冻, 低温冰箱保存。取 0.2 克左右叶片, 用剪刀剪碎, 浸泡在丙酮乙醇 (V:V=1:1) 溶液中于暗处提取 24 小时, 浸泡液为待测液, 丙酮乙醇 (V:V=1:1) 为空白液, 在 722 型分光光度计上读取 663nm 和 645 nm 下的光密度值, 按下列公式计算出叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量:

$$\text{Chl a} = 12.71A_{663} - 2.59A_{645}$$

$$\text{Chl b} = 22.88A_{663} - 4.67A_{645}$$

### 1.3.3 生物量测定

在棉花的不同生育期, 分别将叶、茎、铃壳于 110℃ 杀青, 80℃ 烘干称重, 纤维晒干称重, 每小区取 3 株。

## 1.4 数据处理

收获指数 (HI) = 经济器官干重 / 全株生物量

钾利用指数 (KUI) = 皮棉干重 / 全株钾积累量

数据作图用 SigmaPlot 软件, 采用 LSD 做统计假设检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 低钾胁迫对不同棉花基因型光合特性的影响

同一个棉花基因型和施钾处理相比, 钾胁迫降低了棉花叶片的净光合速率和蒸腾速率 (表 1)。缺钾时, 钾高效基因型的净光合速率和蒸腾速率除了在苗期和钾低效基因型没有达到显著性差异外, 其在蕾期、桃期和吐絮期均显著高于钾低效基因型。其中, 钾高效基因型缺钾时蕾期、桃期和吐絮期的净光合速率比钾低效基因型分别高 35.5%、24.6% 和 43.0%, 钾高效基因型缺钾时蕾期、桃期和吐絮期的蒸腾速率分别比钾低效基因型高 24.2%、27.6% 和 58.3%。施钾条件下, 钾高效基因型的净光合速率在苗期、蕾期与钾低效基因型之间没有显著性差异, 在桃期和吐絮期分别比钾低效基因型高 11.8% 和 26.6%, 钾高效基因型施钾时的蒸腾速率在苗期、蕾期和桃期与钾低效基因型相比没有显著性差异, 但在吐絮期比钾低效基因型高 38.9%。另外, 钾效率不同的棉花基因型对钾胁迫的敏感程度不一样, 钾高效基因型的相对净光合速率和相对蒸腾速率 (K0/K1) 在不同的生育期均高于钾低效基因型 (除了在苗期比钾低效基因型低外), 这说明钾胁迫降低了叶片的净光合速率和蒸腾速率, 钾高效基因型能更有效地利用体内吸收的钾, 保持相对较大的净光合速率和蒸腾速率。

气孔是 CO<sub>2</sub> 进入叶片胞内的途径, K<sup>+</sup> 能调节其开闭, 所以钾营养对叶片气孔导度的影响很大, 从而影响光合作用。从表 2 看出, 钾胁迫条件下钾高效基因型在不同生育期的气孔导度均显著高于钾低效基因型, 而在施钾条件下除了钾高效基因型的气孔导度在桃期显著高于钾低效基因

表 1 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型 Pn (μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/s) 和 Tr (mmol H<sub>2</sub>O/m<sup>2</sup>/s) 的影响

光合特性	钾处理	基因型	苗期	蕾期	桃期	吐絮期
Pn	K0	HG	8.6a	16.4a	24.3b	18.3b
		LG	8.8a	12.1b	19.5c	12.8c
	K1	HG	10.0a	19.1a	27.4a	23.3a
		LG	8.1a	16.2a	24.5b	18.4b
	K0/K1	HG	0.86	0.87	0.89	0.79
		LG	1.09	0.75	0.80	0.70
Tr	K0	HG	1.1b	4.1b	7.4a	1.9b
		LG	1.1b	3.3c	5.8b	1.2c
	K1	HG	1.8a	6.3a	8.1a	2.5a
		LG	1.5ab	5.3ab	7.2a	1.8b
	K0/K1	HG	0.67	0.81	0.92	0.75
		LG	0.76	0.64	0.81	0.67

注: K1 的施钾量为 180 公斤 / 公顷, K0 为不施钾。不同小写字母表示不同棉花基因型不同钾水平之间差异达 0.05 显著水平, 下同。

表 2 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型 Gs (mol H<sub>2</sub>O /m<sup>2</sup>/s) 和 Ci (μmol CO<sub>2</sub> /mol) 的影响

光合特性	钾处理	基因型	苗期	蕾期	桃期	吐絮期
Gs	K0	HG	176.1a	333.3a	843.2b	332.2b
		LG	118.7b	210.4b	621.4c	223.0c
	K1	HG	214.2a	368.2a	935.1a	425.8a
		LG	190.4a	354.8a	823.8b	389.4ab
	K0/K1	HG	0.83	0.91	0.90	0.78
		LG	0.62	0.60	0.77	0.57
Ci	K0	HG	132.4b	194.6b	282.1ab	245.9b
		LG	94.0c	132.0c	218.2c	174.8c
	K1	HG	167.0a	247.2a	310.3a	311.0a
		LG	143.8ab	215.0b	273.1b	233.8b
	K0/K1	HG	0.80	0.79	0.91	0.79
		LG	0.66	0.61	0.80	0.75

型外, 2 个基因型的气孔导度没有显著性差异。无论施钾与否, 钾高效基因型的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度均显著高于钾低效基因型 (施钾条件下在苗期 2 个基因型没有达到显著性差异)。在不同的生育期, 钾高效基因型的相对气孔导度和相对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (K0 / K1) 均高于钾低效基因型。

## 2.2 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型叶绿素含量的影响

钾对 2 个棉花基因型的叶绿素含量没有显著性的影响 (表 3)。无论施钾与否, 2 个棉花基因型的叶绿素含量在相同的钾条件下没有显著性的差异 (施钾时钾高效基因型的 Chl a 和 Chl a+b 在吐絮期高于钾低效基因型)。

## 2.3 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型光合产物积累和分配的影响

钾对棉花光合产物的积累有显著性的影响。低钾胁迫

后棉花叶片光合功能下降 (净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 均下降), 生物量受到很大影响 (图 1)。2 个不同棉花基因型施钾处理的生物量均高于缺钾处理。钾在苗期和蕾期对生物量积累的影响不大, 影响最大是在桃期和吐絮期。相同的钾条件下, 不同的棉花基因型生物量的积累不同。其中, 2 个基因型在苗期和蕾期的生物量没有显著性差异, 而在桃期和吐絮期, 钾高效基因型的生物量显著高于钾低效基因型。施钾时, 高效基因型在桃期和吐絮期的生物量分别比低效基因型高 39.8% 和 36.2%; 缺钾时, 钾高效基因型在桃期和吐絮期的生物量分别比钾低效基因型高 49.3% 和 32.3%。这可能是由于在棉花生殖生长后期钾高效基因型的光合产物在营养器官和生殖器官分配效率较高, 能将较多的光合产物分配到生殖器官。

增施钾肥能促进光合产物向生殖器官转移 (表 4)。无论是在蕾期、桃期还是吐絮期, 施钾后 2 个棉花基因型的光合产物向营养器官分配的比例减少, 往生殖器官分配

表 3 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型叶绿素含量 (mg/g) 的影响

光合特性	钾处理	基因型	苗期	蕾期	桃期	吐絮期
Chl a	K0	HG	1.17a	0.97a	1.45a	1.49ab
		LG	1.21a	0.95a	1.55a	1.21b
	K1	HG	1.23a	1.05a	1.64a	1.70a
		LG	1.22a	1.04a	1.72a	1.25b
Chl b	K0	HG	0.41a	0.28a	0.46b	0.42a
		LG	0.37a	0.27a	0.54ab	0.48a
	K1	HG	0.39a	0.30a	0.55ab	0.56a
		LG	0.38a	0.28a	0.65a	0.42a
Chl a+b	K0	HG	1.58a	1.26a	1.91b	1.63b
		LG	1.59a	1.23a	2.09ab	1.97ab
	K1	HG	1.62a	1.36a	2.19ab	2.26a
		LG	1.60a	1.33a	2.37a	1.67b

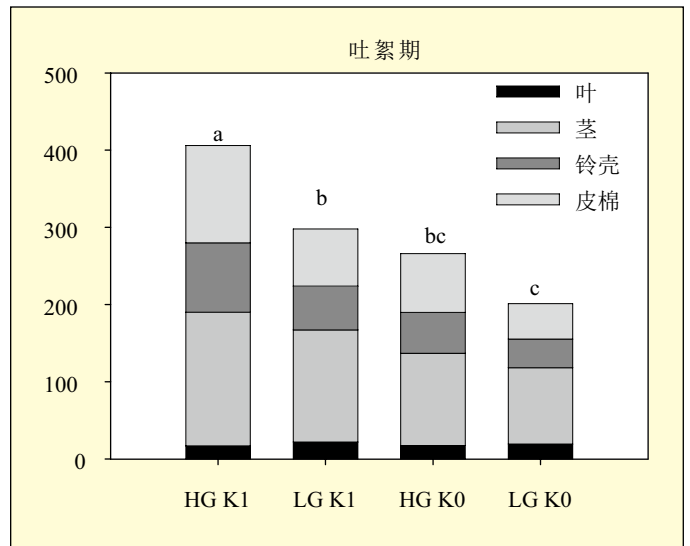
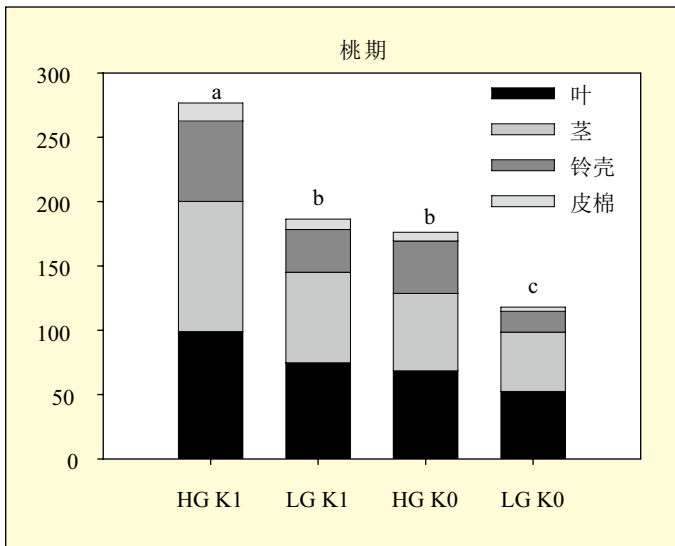
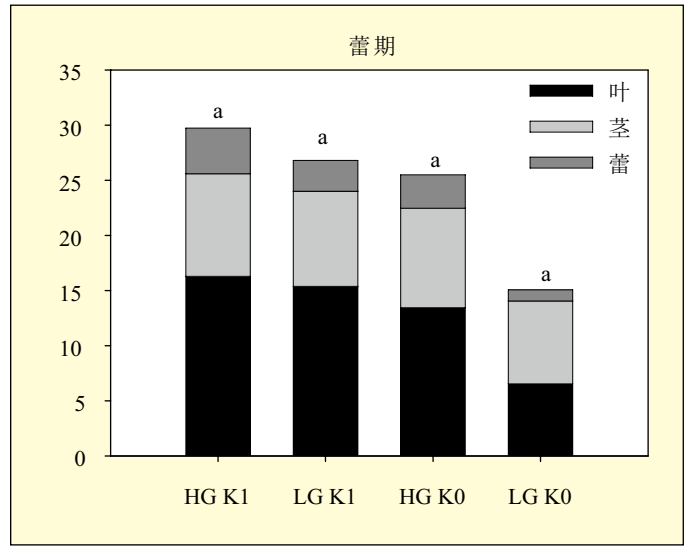
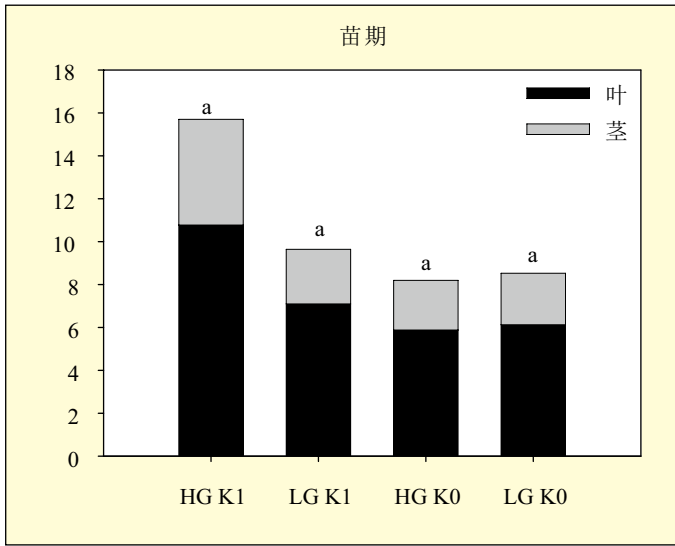


图1 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型生物量 (g/株) 的影响

的比例增加。不同棉花基因型的光合产物的分配模式存在着差异, 无论施钾与否, 钾高效基因型的营养器官积累的干物质相对较少, 往生殖器官分配的较多, 而低效基因型往营养器官分配的干物质较多, 往生殖器官分配的较少。另外, 棉花在不同的生育期光合产物分配的模式也存在着差异, 在棉花生育后期, 营养器官所占的比例较小, 生殖器官所占的比例较大。

低钾胁迫降低了棉花的收获指数 (表4)。不同棉花基因型的收获指数在蕾期和桃期差异不大, 在吐絮期钾高效基因型的收获指数显著高于钾低效基因型, 这说明钾高效基因型能将较多的光合产物分配到经济器官, 形成较高的产量。

表4 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型光合产物分配的影响

	营养器官干重占全株干重比例 (%)			生殖器官干重占全株干重比例 (%)			收获指数		
	蕾期	桃期	吐絮期	蕾期	桃期	吐絮期	蕾期	桃期	吐絮期
HGK1	86.1	72.3	46.8	13.9	27.7	53.2	0.15a	0.05a	0.31a
LGK1	89.5	77.8	56.1	10.5	22.2	43.9	0.11a	0.04ab	0.25bc
HGK0	88.1	73.0	51.5	11.9	27.0	48.5	0.12a	0.04ab	0.29ab
LGK0	93.3	83.6	58.8	6.7	16.4	41.2	0.07a	0.03b	0.23c



## 2.4 低钾胁迫对不同钾效率棉花基因型钾利用指数的影响

钾利用指数是评价钾高效基因型一个重要的综合指标,其数值越高,越有利于群体成铃,有利于生殖器官干物质积累。表 5 表明,无论施钾与否,钾高效基因型的钾利用指数在不同的生育期均显著高于钾低效基因型。其中,施钾时,钾高效基因型的钾利用指数在桃期和吐絮期分别是钾低效基因型的 1.6 倍和 1.3 倍;缺钾时,钾高效基因型的钾利用指数在桃期和吐絮期分别是钾低效基因型的 1.5 倍和 1.4 倍。这说明在等量钾条件下,钾高效基因型比钾低效基因型更能有效利用体内吸收的钾,以维持植株正常色生长和代谢。

钾处理	基因型	桃期	吐絮期
K0	HG	4.8a	32.8a
	LG	3.1bc	23.7b
K1	HG	4.0ab	22.9b
	LG	2.5c	17.1c

## 3 讨论

### 3.1 低钾胁迫对不同棉花基因型光合特性的影响

许大全<sup>[2]</sup>认为当 Pn 和 Gs 持续降低时,根据 Ci 的变化方向可判断 Pn 降低是受气孔限制还是受非气孔限制,即当 Pn, Gs 和 Ci 均呈下降趋势时 Pn 降低可归结为受气孔限制,而当 Pn 和 Gs 持续下降,其 Ci 却呈增加趋势时则归结为受非气孔限制。Farquhar<sup>[3]</sup>同样认为,只有 Ci 和 Gs 同时下降时,才能证明 Pn 的下降是由气孔限制造成的。在本试验中,Pn, Ci 和 Gs 的变化规律一致,因此,可以认为气孔限制是导致 Pn 下降的一个原因,而钾能够调节叶片气孔的开闭,钾胁迫时 Pn, Ci 和 Gs 和施钾处理相比均呈下降趋势,可能是低钾胁迫抑制了气孔开放,使 CO<sub>2</sub> 进入叶片受到限制,因此增施钾肥促进气孔开放,能够提高叶片的 Pn, 促进光合产物的积累。同时,气孔阻力存在着基因型差异,钾低效基因型的气孔阻力高于钾高效基因型,这说明 CO<sub>2</sub> 进入钾低效基因型受到限制,从而限制了酶活化和光合产物的积累。并且低钾胁迫下钾低效基因型的光合特性在蕾期、桃期和吐絮期均显著低于钾高效基因型,这说明低钾胁迫对钾低效基因型的光合能力的影响大于钾高效基因型,可能与棉花钾高效基因型的钾利用指数较高有关(表 5)。

### 3.2 低钾胁迫对不同棉花基因型叶绿素含量的影响

理论上,叶绿体是光合作用的场所,叶绿素作为光合色素,参与光合作用中光能的吸收、传递和转化,在植物光合作用中起着关键性的作用。叶绿素含量的高低直接关系到光合速率的大小,但此试验与这一理论相左。本试验中,钾高效基因型和钾低效基因型的叶绿素含量没有显著性差异。陈四龙等<sup>[4]</sup>同样发现叶绿素含量与产量及生物量之间没有相关关系。戚冰洁等<sup>[5]</sup>认为叶绿素含量指数的降低会影响光合作用,但光合效率的高低受到多种因素的综合影响,叶绿素含量仅能作为其中一个因素来解释其变化机理。可见,不能单一地以叶绿素含量多少来推断作物光合作用强弱高低,而应综合考虑各方面因素做出评价。

### 3.3 低钾胁迫对光合产物的积累分配和钾利用效率的影响

多数学者在水培或砂培等营养液培养条件下对不同的棉花品种筛选得出,钾利用效率较高的品种具有低钾条件下干物质积累多、钾积累能力强、钾养分效率和钾利用指数高等特点。钾利用效率与气孔导度、净光合速率呈显著相关关系,提高钾肥利用率有利于光合性状的改善。施钾能够提高棉花叶片净光合速率,有利于光合产物的生产,而叶片气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度与净光合速率关系密切。本研究发现,光合特性与钾效率的变化趋势基本一致。结果表明,低钾胁迫导致棉花叶片光合器官受到影响以致净光合速率和蒸腾速率降低(表 1),气孔阻力增加、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低(表 2),所以棉花的光合产物的积累受到很大影响(图 1)。

Marcelis<sup>[6]</sup>报道植物的生产力一部分取决于光合产物在不同的器官之间的分配模式。许德威<sup>[7]</sup>根据可溶性碳水化合物分析和 C<sup>14</sup> 示踪试验结果,认为在生殖生长和营养生长之间存在着营养物质的竞争。棉花是营养生长和生殖生长并进的作物,光合产物在不同器官的分配对棉花的产量影响很大,其在营养器官积累的干物质越多,往生殖器官分配的就越少,越不利于高产。Wells 和 Meredith<sup>[8]</sup>认为不同棉花基因型间光合产物的积累和分配效率存在着差异。在本研究中,钾高效基因型无论是在施钾还是缺钾条件下,和钾低效基因型相比,其营养器官分配的干物质少,生殖器官分配的干物质多,这可能是其钾高效的生理机制之一,在今后的棉花生产中可以通过平衡营养器官和生殖器官之间的比例来达到高产

的目的。收获指数是作物收获时经济产量与生物量之比，又名经济系数，反映了作物群体光合产物转化为经济产量的能力，是评价作物品种产量水平和作物品种选育的重要指标，收获指数和经济产量的相关性达到显著或极显著水平。结果表明，钾高效基因型的收获指数较高，能将较多的干物质分配到经济器官形成较高的产量。总之，钾高效基因型和钾低效基因型相比，积累的光合产物较多，并且能将较多的光合产物分配到生殖器官，获得较高的收获指数，提高钾利用效率，因此这些特征可以作为判断钾高效与否的重要指标，为筛选钾高效基因型，提高钾素利用效率提供理论依据。

近年来，很多学者开展了不同钾效率作物基因型的筛选，但大多数的筛选工作是在苗期进行的。我们研究发现，钾高效基因型和钾低效基因型的各个生理指标（光合特性、光合产物的积累和分配及钾利用指数）差异较大的时期不是在苗期，而是在生殖生长期，即蕾期、桃期和吐

絮期，因而只对不同钾效率基因型进行苗期筛选势必会影响结果的准确性，因此，对筛选出的基因型进行全生育期的验证是必要的。

## 4 结论

低钾胁迫导致棉花叶片的 Pn、Tr、Ci 和 Gs 降低，因此低钾胁迫导致棉花的生物量降低。棉花不同基因型间对低钾胁迫的抗性存在着差异，钾高效基因型在低钾胁迫下 KUI 较高，生物量降低的幅度较小，这与钾高效基因型在低钾胁迫下能较好地维持叶片光合功能密切相关。二个棉花基因型光合功能参数、生物量及分配模式和钾利用指数差异最大的时期是在桃期和吐絮期，这对不同钾效率棉花基因型的进一步筛选与钾效率的评价有着重要的指导作用。

致谢：本文承蒙中国农业科学院棉花研究所毛树春研究员和华中农业大学作物育种研究所聂以春教授的大力支持、帮助和指导，特此深表谢意！

## 参考文献

- [1] 姜存仓, 高祥照, 王运华, 等. 不同钾效率棉花基因型对低钾胁迫的反应 [J]. 棉花学报, 2006, 18(2):109-114.
- [2] 许大全. 2002. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社.
- [3] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33:317-345.
- [4] 陈四龙, 孙宏勇, 陈素英, 等. 不同冬小麦品种(系)叶绿素荧光差异分析 [J]. 麦类作物学报, 2005, 25(3):57-62.
- [5] 戚冰洁, 汪吉东, 马洪波, 等. 盐胁迫对不同基因型(品系)甘薯苗期光合特性的影响 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(12):3102-3108.
- [6] Marcelis LFM. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47:1281-1291.
- [7] 许德威, 郑泽荣, 汤玉玮. 棉铃脱落的激素控制 [J]. 植物学报, 1974, 16(2):124-131.
- [8] Wells R, Meredith WR. Comparative growth of obsolete and modern cotton cultivars. III. Relationship of yield to observed growth characteristics [J]. Crop Science, 1984, 5:868-872.