

## 缺钾对越冬期油菜光合特性和叶绿体超微结构的影响

潘勇辉, 陆志峰, 鲁剑巍, 李凯旭, 李小坤, 丛日环, 任 涛\*

(华中农业大学资源与环境学院, 农业部长江中下游耕地保育重点实验室, 湖北 武汉, 430070)

**摘要:**为了明晰缺钾胁迫下光合速率下降的主导因素及其作用机制,在田间条件下设置正常供钾处理(+K)和缺钾处理(-K),采用气体交换和叶绿素荧光联合测定技术以及透射电镜技术,研究缺钾胁迫时越冬期甘蓝型油菜品种浙油601的光合特性及叶绿体超微结构。结果表明,缺钾胁迫时叶片光合速率下降了45.1%。尽管缺钾胁迫下叶片气孔导度( $g_s$ )明显降低,但其胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )增加了 $66\mu mol CO_2 \cdot mol^{-1}$ ,气孔限制值( $L_s$ )减小了45.7%,说明气孔因素并非缺钾胁迫下油菜叶片 $P_n$ 下降的主要原因。进一步的叶绿素荧光参数测定结果表明,缺钾胁迫导致油菜越冬期叶片PSII潜在光化学效率( $F_v/F_m$ )和实际光化学效率( $\Phi PSII$ )显著下降,说明光系统II反应中心受损;并且缺钾胁迫下油菜叶片叶绿体的长度降低了15.1%、叶绿体厚度增加了22.7%、叶绿体到细胞壁的距离增加了56.1%。由此可见,缺钾胁迫下越冬期油菜叶绿体结构改变及光系统反应中心受损等非气孔因素导致叶片光合速率下降。

**关键词:**油菜;钾素胁迫;气体交换;叶绿素荧光;叶绿体超微结构

**中图分类号:**S565.4;Q945.11 **文献标识码:**A **文章编号:**1007-9084(2015)05-0688-06

**Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of wintering oilseed rape under potassium deficiency**

PAN Yong-hui, LU Zhi-feng, LU Jian-wei, LI Kai-xu, LI Xiao-kun, CONG Ri-huan, REN Tao\*

(College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Key Laboratory of Arable Land Conservation (Middle and Lower Reaches of Yangtse River), Ministry of Agriculture, Wuhan 430070, China)

**Abstract:** To understand leaf photosynthesis characteristics and its response to K starvation in oilseed rape, a field experiment was carried out on K-deficient soil with K deficiency (-K) and K supply (+K) treatments. Gas exchange, chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure were studied using winter oilseed rape cultivar Zheyou 601 during over-wintering period. Results showed that leaf net photosynthetic rate ( $P_n$ ) decreased by 45.1% under -K condition. Although stomatal conductance ( $g_s$ ) was lower in -K treatment than in +K treatment, intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) increased  $66\mu mol CO_2 \cdot mol^{-1}$ . Limiting value of stomata ( $L_s$ ) decreased by 45.7%. Thus the stomatal factor changes were not the main reason for  $P_n$  decrease under -K condition. Further evidences from chlorophyll fluorescence measurement showed that both photosystem II (PSII) maximum photochemical quantum yield ( $F_v/F_m$ ) and PSII actual photochemical quantum yield ( $\Phi PSII$ ) were declined under -K treatment, which indicated that PSII reaction center was damaged. In addition, K deficiency affected chloroplast ultrastructure of leaves. In K deficient plants, chloroplast length decreased significantly (with the average of 15.6%). Chloroplast thickness and distance from chloroplast to cell wall increased by 26.9% and 56.1%, respectively. In conclusion, the non-stomatal factors, e. g. damaged PSII reaction center and chloroplast ultrastructure alteration inhibited leaf  $P_n$  under K deficiency.

**Key words:** Oilseed rape; Potassium deficiency; Gas exchange; Chlorophyll fluorescence; Ultrastructure of chloroplast

钾是作物生长发育所必需的矿质元素之一,它在维持细胞内正常代谢,促进光合作用及增强抗逆

收稿日期:2015-01-22

基金项目:长江学者和创新团队发展计划(IRT1247);公益性行业(农业)科研专项(201203013)

作者简介:潘勇辉(1992-),男,浙江金华,硕士研究生,研究方向为植物营养生理, E-mail: pyh2014@webmail.hzau.edu.cn

\* 通讯作者:任 涛, E-mail: rentao@mail.hzau.edu.cn

性方面发挥着重要的作用<sup>[1]</sup>。长江中下游流域作为我国冬油菜的主产区,土壤普遍缺钾<sup>[2]</sup>,并且随着近年来土地复种指数增加、油菜单产不断提高以及肥料的不平衡施用使得土壤缺钾程度加剧,缺钾范围也进一步扩大<sup>[3,4]</sup>,钾成为油菜产量的重要限制因子之一。作为越冬作物,冬季的低温对油菜的产量影响很大<sup>[5]</sup>,而充足的钾素供应对于油菜适应越冬期低温,改善油菜的生长具有重要的作用。如果越冬期钾素供应不足会引起油菜的早薹、早花现象,严重影响油菜的产量<sup>[6]</sup>,因此研究越冬期缺钾胁迫对油菜生长发育的影响,分析缺钾胁迫抑制油菜生长发育的原因,对于改善油菜钾素营养,提高油菜的产量具有重要的意义。

钾可以从多个层面调节光合作用,如 ATP 的合成、光合作用关键酶的活化、CO<sub>2</sub> 的吸收以及维持光系统中电子传递的平衡等<sup>[7,8]</sup>。大量研究表明钾素的供应不足会使得叶片的光合速率下降<sup>[9,10]</sup>,而光合速率下降是作物生长受阻和产量下降的主要原因<sup>[11]</sup>。钾通过进出保卫细胞调节渗透势起到调节气孔开闭的作用,因此有研究把缺钾条件下光合速率的下降归因于气孔限制<sup>[12]</sup>,但 Benlloch 等<sup>[13]</sup>的研究发现缺钾条件下乙烯的产生促使气孔导度升高,由此可见气孔的开闭调节是一个复杂的调节网络,不只受到钾含量的影响,因此气孔关闭无法充分解释光合速率的下降。而随着叶绿素荧光技术、稳定同位素技术的普及以及相关理论的完善,叶肉导度的测定得以实现,发现叶肉导度受限导致细胞间隙到叶绿体羧化位点存在 CO<sub>2</sub> 的下降,目前的研究认为叶肉导度对光合速率的限制作用与气孔限制同等重要<sup>[14]</sup>。而 Jin 等<sup>[15]</sup>的研究发现缺钾条件下山核桃幼苗光合速率下降的主要原因是最大羧化速率和最大电子传递速率等生化限制,Weng 等<sup>[16]</sup>的研究认为光合作用关键酶 Rubisco 的活性是缺钾条件下限制光合速率的重要原因。正因为钾对光合作用影响的复杂性,缺钾导致光合速率的机制仍旧需要进一步的研究。基于此,本研究在大田条件下研究缺钾胁迫对油菜越冬期生长发育和光合作用的影响,从气体交换参数、叶绿素荧光参数和叶绿体超微结构比较分析了缺钾胁迫引起光合速率下降的因素,以为改善油菜光合作用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验点概况

试验于 2013 年 9 月至 2014 年 5 月在湖北省武穴市梅川镇(30°06'N,115°36'E)进行,试验田土壤

为花岗岩片麻岩发育的红壤,其基本理化性状如下: pH 5.3,有机质 30.5 g · kg<sup>-1</sup>,全氮 1.7 g · kg<sup>-1</sup>,速效钾 32.5 mg · kg<sup>-1</sup>,速效磷 5.7 mg · kg<sup>-1</sup>,属严重缺钾土壤,前茬作物为水稻。

### 1.2 试验设计

试验设置缺钾胁迫处理(-K)和正常供钾(+K)处理,缺钾胁迫处理钾肥用量为 K<sub>2</sub>O 0 kg · hm<sup>-2</sup>,正常供钾处理钾肥用量为 K<sub>2</sub>O 120 kg · hm<sup>-2</sup>。试验小区面积为 20 m<sup>2</sup>,每个处理 3 次重复,完全随机区组设计。各处理的氮磷硼肥用量相等,分别为 N 180 kg · hm<sup>-2</sup>,P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 90 kg · hm<sup>-2</sup>,硼砂 15 kg · hm<sup>-2</sup>。供试肥料品种分别为尿素(含 N 46%)、过磷酸钙(含 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 12%)、氯化钾(含 K<sub>2</sub>O 60%)和硼砂(含 B 11%),氮肥按苗肥:越冬肥:薹肥=6:2:2 的比例施用,其他肥料均作为基肥一次性施用。油菜(*Brassica napus* L.)品种为浙油 601,产量为 2 339 kg · hm<sup>-2</sup>,百千克籽粒需钾量为 6.2 kg,越冬期钾的积累量为 125 kg · hm<sup>-2</sup>,占到整个生育期钾积累量的 72.3%<sup>[17]</sup>。油菜于 2013 年 9 月 27 日育苗,11 月 1 日移栽,密度为 11.25 万株 · hm<sup>-2</sup>,按照当地的生产管理措施进行管理。

### 1.3 测定项目与方法

#### 1.3.1 土壤样品采集以及基本理化性状的测定

土壤样品于前茬水稻收获后油菜基肥施用前进行采集,以整个试验田为采样单元,采用“S”形在田块内布点 15 个,取 0~20 cm 耕层土壤,风干磨细后分别过 20 目和 100 目筛供理化分析用。土壤基本理化性状按常规方法测定<sup>[18]</sup>:土壤 pH 用 pH 计测,水土比为 2.5:1;有机质用重铬酸钾容量法;全氮用半微量凯氏定氮法;速效磷用 0.5 mol · L<sup>-1</sup> NaHCO<sub>3</sub> 浸提—钼锑抗比色法;速效钾用 1 mol · L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>OAc 浸提—火焰光度法。

#### 1.3.2 气体交换参数和叶绿体荧光参数的测定

每个处理选择 6~9 株株高和叶片数可以代表该处理长势的油菜(每个小区选取 2~3 株),在越冬期(2013 年 12 月 24 日)采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400XT 便携式光合系统(配备红蓝光源叶室)于田间原位条件下测定植株功能叶(从上往下数第四片完全展开叶)的气体交换参数,具体测定步骤参考孙骏威<sup>[19]</sup>的方法:测定时间为上午 09:00~11:30,设置 CO<sub>2</sub> 浓度 400 μmol · mol<sup>-1</sup>,光强 1 200 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>,叶室温度 20℃,空气相对湿度 60%,气体流速 500 mol · s<sup>-1</sup>。叶片经过 20~30 min 的光活化后开始测量,待仪器稳定(需 2~

3min) 记录气体交换参数净光合速率 ( $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 和气孔导度 ( $g_s$ ), 并标记测定叶片。气孔限制值按照 Berry<sup>[20]</sup> 的公式计算:

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

式中:  $C_a$  为外界空气  $\text{CO}_2$  浓度。如果  $C_i$  降低并且  $L_s$  升高说明气孔限制是光合速率下降的主要原因; 相反  $C_i$  增加和  $L_s$  降低则表明是非气孔限制导致光合速率下降<sup>[21]</sup>。

标记测定完气体交换参数的叶片, 按照叶绿素荧光测定说明书, 用锡纸包裹标记叶片, 在田间经过一夜的暗适应后, 于 05: 00 前利用 LI-6400XT (配备荧光叶室) 便携式光合系统于田间原位测定不同处理的叶绿素荧光参数。具体步骤如下: 对暗适应植株照射检测光获取初始荧光 ( $F_o$ ), 用饱和的红蓝光  $7\,200\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  照射, 获取最大荧光 ( $F_m$ ), 然后, 再在活化光 ( $1\,200\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 下照射 0.5h, 得到稳态荧光 ( $F_s$ ), 接着用饱和光照射, 得到光适应条件下的最大荧光 ( $F_m'$ ), 然后关闭活化光, 打开远红光测量光适应下的  $F_o'$ 。PSII 最大光化学量子效率 ( $F_v/F_m$ )、PSII 实际光化学效率 ( $\Phi\text{PSII}$ )、天线色素转换效率 ( $F_v'/F_m'$ ) 和 PSII 的电子传递速率 ( $ETR$ ) 均由仪器计算给出。光化学淬灭系数 ( $qP$ ) 和非光化学淬灭系数 ( $NPQ$ ) 按照 Maxwell<sup>[22]</sup> 的公式计算:

$$qP = (F_m - F_s)/(F_m' - F_o')$$
$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$$

1.3.3 油菜形态指标及叶片钾含量和叶绿素含量的测定 每个小区另外选择长势一致的植株 6 株, 从子叶节处剪取地上部, 经  $105^\circ\text{C}$  杀青 30min 后  $65^\circ\text{C}$  烘干, 称重获得单株干重。选择气体交换和荧光参数测定后小区油菜叶片各 3 片 (每个处理 9 片), 利用 LI-3000C 便携式叶面积仪计算每个叶片的叶面积, 烘干后称重得到单个叶片重量, 烘干样品经磨细过筛后利用  $1\,\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的盐酸浸提, 火焰光度计测定钾含量<sup>[18]</sup>; 在每个小区再选取 3 片第四片完全展开叶, 直接用鲜样测定叶片叶绿素含

量<sup>[23]</sup>, 含量基于鲜样质量以  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-2}$  表示。

1.3.4 叶绿体超微结构的观察 取各处理第四片完全展开叶 3 片, 立刻在田间取叶尖到叶基的中间部位切成  $1\,\text{mm} \times 2\,\text{mm}$  大小的样块 15 ~ 25 块 (避开叶脉), 放入 pH 7.2 的磷酸缓冲液配置成的 5% 戊二醛溶液的固定液中, 材料后续处理和电镜观察在华中农业大学电镜平台完成, 具体步骤参考 Lianopoulou 的方法<sup>[24]</sup>, 将取回的样品在  $0 \sim 4^\circ\text{C}$  下固定 24h, 用磷酸缓冲液洗 3 次, 经各级酒精脱水, 丙酮过渡, 最后用环氧树脂 Epom812 包埋。包埋后的材料用 LKB 型超薄切片机切片, 经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色后, 于 JEM-1010 型电镜下观察、拍照, 然后用 Photoshop 测量叶绿体到细胞壁的距离 (叶绿体两端, 中部及其左右各 1/2 处到细胞壁距离的平均值) 以及叶绿体的长度 (纵向最远端两点之间距离) 和厚度 (叶绿体横向中部及其左右各 1/4 处三个厚度的平均值), 每个处理随机选择叶绿体数目不少于 25 个。

1.4 数据分析方法

采用 Microsoft Excel2013 软件计算和处理数据, 用 SPSS18.0 进行统计分析, t 法检验钾胁迫处理和正常供钾处理两者之间的差异显著性 ( $P < 0.05$ )。

2 结果与分析

2.1 缺钾对油菜生长的影响

缺钾胁迫抑制了油菜的生长。与正常供钾处理相比, 钾胁迫处理单株干重、叶片干重和叶面积均明显降低, 分别下降了 19.8%、27.0% 和 6.2% (表 1), 单纯依靠土壤的钾素供应无法满足油菜的正常生长。缺钾胁迫油菜叶片生长受到抑制的同时, 其钾含量和叶绿素含量均明显降低, 只有正常供钾处理的 71.7% 和 76.6%。在此情况下, 越冬期油菜叶片光合速率明显受到抑制, 缺钾胁迫处理油菜叶片光合速率为  $11.1\,\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 仅为正常供钾处理的 54.7%。

表 1 缺钾胁迫对越冬期油菜形态生理特征的影响  
Table 1 Effects of potassium deficiency on leaf morphological and physiological characteristics of winter oilseed rape during over-wintering period

处理 Treatment	叶片面积 Leaf area / $\text{cm}^2$	叶片干重 Leaf dry weight / $\text{g}$	单株干重 Shoot dry weight / $\text{g}$	叶绿素 Chl / $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	叶片钾含量 Leaf K concentration /%	净光合速率 $P_n$ / $(\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
- K	287 ± 4b	1.16 ± 0.054b	7.31 ± 0.26b	1.51 ± 0.081b	1.67 ± 0.11b	11.1 ± 1.4b
+ K	306 ± 3a	1.59 ± 0.089a	9.11 ± 0.18a	1.97 ± 0.060a	2.33 ± 0.042a	20.3 ± 1.1a

注: 表中数据为平均值及标准误, 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 a column are significant among treatments at 5% level, values are means ± SE. Same as below

2.2 缺钾对油菜叶片光合特性的影响

2.2.1 气体交换参数 从油菜叶片的气体交换参数可以发现,缺钾胁迫下油菜叶片  $g_s$  下降了 25.5% (表 2),说明气孔传导  $CO_2$  的能力下降,但叶片  $C_i$  并没有因为气孔导度的降低而下降,相反与正常供

钾处理相比胞间  $CO_2$  浓度增加了  $66\mu mol CO_2 \cdot mol^{-1}$ ,进一步计算得到的气孔限制值( $L_s$ )减小了 45.7%,由此可见气孔因素并非缺钾胁迫导致油菜叶片光合速率下降的主要原因。

表 2 缺钾胁迫对油菜越冬期叶片气体交换参数的影响

Table 2 Effects of potassium deficiency on leaf gas exchange parameters of winter oilseed rape during over – wintering period

处理 Treatment	气孔导度 $g_s$ /( $mol H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )	胞间 $CO_2$ 浓度 $C_i$ /( $\mu mol CO_2 \cdot mol^{-1}$ )	气孔限制值 $L_s/\%$
– K	0.181 ± 0.011 b	326 ± 5 a	0.19 ± 0.012 b
+ K	0.243 ± 0.011 a	260 ± 4 b	0.35 ± 0.010 a

2.2.2 油菜叶片荧光参数的影响 叶绿素荧光是衡量光系统 II 运转效率的有效探针<sup>[25]</sup>。从油菜越冬期叶片叶绿素荧光参数可以看出(表 3),缺钾胁迫下潜在的光化学效率  $F_v/F_m$ 、实际光化学效率  $\Phi PSII$  均明显降低,分别下降了 10.2% 和 45.2%,说明此时油菜叶片的光系统已受损。缺钾胁迫条件下光化学猝灭系数  $qP$  只有正常供钾条件下的

71.0%,大量质体醌  $Q_A$  处于还原态,无法传递电子,PSII 通过加大反应中心关闭的比例以减少同化力的生成,这也进一步导致光合电子传递速率 ETR 降低,使得植株无法充分利用光能,产生光能过剩,植株叶片通过热耗散等能量耗散途径消耗过剩的光能,因而非光化学猝灭系数(NPQ)上升了 30.1%。

表 3 缺钾胁迫对油菜越冬期叶片荧光参数的影响

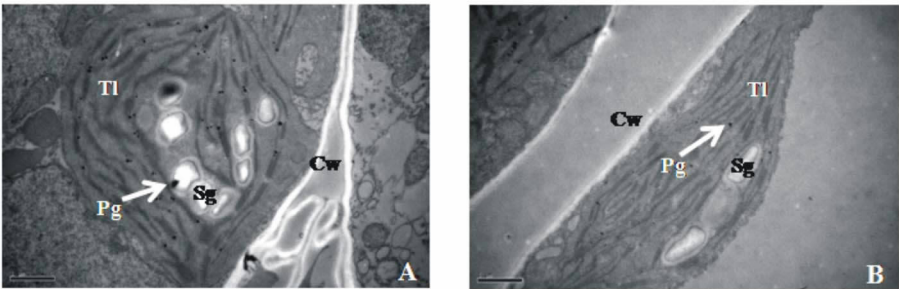
Table 3 Effects of potassium deficiency on leaf chlorophyll fluorescence of winter oilseed rape during over – wintering period

处理 Treatment	$F_v/F_m$	$\Phi PSII$	$qP$	NPQ	ETR
– K	0.696 ± 0.026 b	0.188 ± 0.020 b	0.445 ± 0.050 b	1.803 ± 0.093 a	98.4 ± 10.5 b
+ K	0.775 ± 0.008 9 a	0.343 ± 0.019 a	0.627 ± 0.033 a	1.386 ± 0.071 b	180.0 ± 9.7 a

2.3 缺钾对油菜叶片叶绿体超微结构的影响

钾在改善叶绿体结构方面发挥着重要的作用,不同钾营养条件下叶绿体超微结构存在明显差异。正常供钾条件下叶绿体发育良好,结构完整,呈梭形,片层结构清晰,片层数目较多,紧贴细胞壁(图 1B),而在缺钾条件下,叶绿体受损严重,内部结构解体,近乎圆形,片层结构模糊,嗜饿体数目增加,并

且有较多的淀粉粒累积(图 1A)。通过对叶绿体结构的分析发现,缺钾胁迫下,叶绿体到细胞壁的距离由原来的  $0.41\mu m$  变为  $0.64\mu m$ ,增加了 56.1%(图 2A),叶绿体的长度由原来的  $6.90\mu m$  变为  $5.86\mu m$ ,降低了 15.1%(图 2B),叶绿体厚度也由原来的  $2.42\mu m$  提高到  $2.97\mu m$ ,增加了 22.7%(图 2C)。



注:A:缺钾叶绿体;B:正常供钾叶绿体。Tl:类囊体片层;Pg:嗜饿体;Sg:淀粉粒;Cw:细胞壁  
Note: A;Chloroplast ultrastructure under potassium deficiency; B;Chloroplast ultrastructure under sufficient potassium supply;  
Tl;Thylakoid lamella; Pg;Plastoglobulus; Sg;Starch grain; Cw;Cell wall

图 1 缺钾对越冬期油菜叶片叶绿体超微结构的影响

Fig. 1 Effects of potassium deficiency on chloroplast ultrastructure of winter oilseed rape during over – wintering period

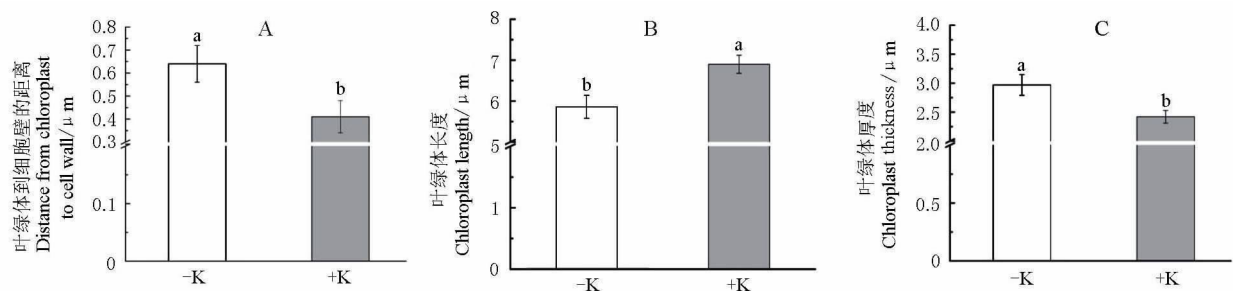


图2 缺钾对越冬期油菜叶绿体到细胞壁距离(A)以及叶绿体长度(B)和叶绿体厚度(C)的影响  
Fig.2 Effects of potassium deficiency on distance from chloroplast to cell wall (A), chloroplast length (B) and chloroplast thickness (C) of winter oilseed rape in over-wintering period

3 讨论

在本试验中缺钾明显抑制了油菜越冬期叶片的光合速率,进而影响作物的正常生长,缺钾处理油菜的单株干重、叶片干重和叶面积均明显降低。与正常供钾处理相比,缺钾胁迫下油菜叶片的  $g_s$  明显降低,但其胞间  $CO_2$  浓度明显增加,显然油菜叶片内  $CO_2$  传递和利用可能出现问题,进入叶片细胞内  $CO_2$  并没有得到有效的利用,从而导致胞间  $CO_2$  浓度的增加。孙骏威<sup>[26]</sup>在水稻研究中也发现同样的问题,尽管气孔导度明显降低,但胞间  $CO_2$  浓度却明显增加。根据许大全<sup>[21]</sup>的研究,我们认为叶肉导度或者光合碳同化能力等非气孔因素限制了缺钾油菜叶片的光合速率。

进一步叶绿素荧光的测定结果恰好佐证了这一看法,可能由于越冬期低温影响了正常供钾条件下油菜叶片潜在光化学效率( $F_v/F_m$ ),它的值略低于正常情况<sup>[27]</sup>,而缺钾胁迫进一步加剧了油菜叶片潜在光化学效率的降低,它的  $F_v/F_m$  值明显低于正常供钾处理,表明缺钾胁迫下油菜光系统受损,叶片光能转换效率降低。此外,缺钾胁迫下油菜叶片的电子传递效率 ETR 降低,产生光能过剩,李兴涛等<sup>[28]</sup>在大豆上的研究发现,缺钾条件下植物为了避免产生光抑制,热耗散 NPQ 增加,本试验同样发现了这一现象。在本研究中同时也发现缺钾条件下油菜叶绿体结构受损,Zhao 等<sup>[29]</sup>在棉花研究中也发现缺钾导致棉花叶片叶绿体结构受损。在本研究中,与正常供钾处理的梭形叶绿体相比,钾胁迫条件下叶绿体变成圆球体,叶绿体的厚度显著增加,叶绿体到细胞壁的距离增加,这可能增大了  $CO_2$  由叶绿体面向细胞间隙的一端传输到背离细胞间隙一端的距离<sup>[30]</sup>,导致叶肉阻力增加,影响  $CO_2$  在细胞内传递和利用,进而影响光合速率。在水稻<sup>[31]</sup>和拟南芥<sup>[32]</sup>研究中都发现叶绿体变小或数目减少会降低叶肉导度最终抑制光合速率。此外,缺钾条件下油

菜叶片叶绿体体内淀粉粒的积累必然会增加  $CO_2$  的传导距离<sup>[33]</sup>,从而导致叶片光合速率的降低。由此可见,缺钾导致的叶绿体结构变化,光系统受损等非气孔因素是限制光合速率的主要原因。

尽管本研究结果表明非气孔限制是导致油菜叶片光合速率降低的主要因素,但是作物利用  $CO_2$  进行光合作用是一个连续的过程,气孔和非气孔因素并非两个绝对孤立的过程。Zhao 等<sup>[29]</sup>的研究发现在轻度缺钾条件下首先由气孔限制导致光合速率下降,随着缺钾程度的加深,非气孔限制占据主导地位,可见气孔限制和非气孔限制是相互联系的,但是对于气孔限制是如何向非气孔限制转变的过程和机制目前尚不明确,因此深入研究缺钾胁迫下作物气孔和非气孔限制的转化对于进一步理解钾素对作物光合作用的影响具有重要的意义。

参考文献:

[1] Römheld V, Kirkby E A. Research on potassium in agriculture: needs and prospects[J]. Plant and Soil, 2010, 335:155 – 180.

[2] 邹娟,鲁剑巍,陈防,等. 我国冬油菜区土壤肥力变化及施肥效果演变[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(3):275 – 279.

[3] 鲁剑巍,陈防,张竹青,等. 磷钾肥配合施用对油菜产量及养分积累的影响[J]. 中国油料作物学报, 2003,25(2):52 – 55.

[4] 高祥照,马文奇,崔勇,等. 我国耕地土壤养分变化与肥料投入状况[J]. 植物营养与肥料学报, 2000,6(4):363 – 369.

[5] 张学昆,张春雷,廖星,等. 2008 年长江流域油菜低温冻害调查分析[J]. 中国油料作物学报, 2008, 30(1):122 – 126.

[6] 刘后利. 实用油菜栽培学[M]. 上海:上海科学技术出版社,1987. 373 – 375.

[7] Pettigrew W T. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 133(4):670 – 681.

- [8] Shukla B, Rai LC. Potassium - induced inhibition of photosynthesis and associated electron transport chain of *Microcystis*: Implication for controlling cyanobacterial blooms[J]. Harmful Algae, 2006, 5(2):184 - 191.
- [9] Li Y M, Elson M, Zhang D, et al. Physiological traits and metabolites of cacao seedlings influenced by potassium in growth medium[J]. American Journal of Plant Sciences, 2013, 4(5):1 074 - 1 080.
- [10] Battie - Laclau P, Laclau J, Beril C, et al. Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment[J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(1):70 - 81.
- [11] 刘高洁, 逢焕成, 李玉义. 长期施肥对潮土夏玉米生长发育和光合特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(5):1 094 - 1 099.
- [12] 孙骏威, 翁晓燕, 李 峤, 等. 缺钾对水稻不同品种光合和能量耗散的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(4):577 - 584.
- [13] Benlloch M, Romera J, Cristescu S, et al. K<sup>+</sup> starvation inhibits water - stress - induced stomatal closure via ethylene synthesis in sunflower plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(4):1 139 - 1 145.
- [14] Niinemets Ü, Cecatti A, Rodeghiero M, et al. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad - leaved species[J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(12):1 552 - 1 566.
- [15] Jin S H, Huang J Q, Li X Q, et al. Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*[J]. Tree Physiology, 2011, 31(10):1 142 - 1 151.
- [16] Weng X Y, Zheng C J, Xu H X, et al. Characteristics of photosynthesis and functions of the water - water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency[J]. Physiol Plant, 2007, 131:614 - 621.
- [17] 刘秀秀. 不同钾效率类型油菜干物质积累及钾素吸收利用差异研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2014.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析(第3版)[M]. 北京:中国农业出版社, 2006. 263 - 271.
- [19] 孙骏威, 付贤树, 奚 辉, 等. 水稻不同叶位气体交换和叶绿素荧光研究[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版, 2007, 33(3):277 - 283.
- [20] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[J]. Photosynthesis, 1982, 2:263 - 343.
- [21] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4):241 - 244.
- [22] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. Journal of Experiment Botany, 2000, 51(345):659 - 668.
- [23] 刘绚霞, 董振生, 刘创社, 等. 油菜叶绿素提取方法的研究[J]. 中国农学通报, 2004, 20(4):62 - 63.
- [24] Lianopoulou V, Bosabalidis A M, Patakas A, et al. Effects of chilling stress on leaf morphology, anatomy, ultrastructure, gas exchange, and essential oils in the seasonally dimorphic plant *Teucrium polium* (Lamiaceae)[J]. Acta Physiologiae Parum, 2014, 36(8):2 271 - 2 281.
- [25] 李合生. 现代植物生理学(第2版)[M]. 北京:高等教育出版社, 2006. 149.
- [26] 孙骏威, 黄莹莹, 徐 坤, 等. 低钾对钾迟钝型水稻不同叶位叶片光合活性的影响[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(5):354 - 358.
- [27] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社, 2002. 33.
- [28] 李兴涛, 王 伟, 李 晨, 等. 低钾胁迫下不同低钾耐性大豆光合特性及保护性酶的差异[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(2):384 - 390.
- [29] Zhao D, Oosterhuis D M, Bednarz C W. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants[J]. Photosynthetica, 2001, 39(1):103 - 109.
- [30] Muller O, Oguchi R, Hirose T, et al. The leaf anatomy of a broad - leaved evergreen allows an increase in leaf nitrogen content in winter[J]. Physiologia Plantarum, 2009, 136:299 - 309.
- [31] Li Y, Ren B B, Yang X X, et al. Chloroplast downsizing under nitrate nutrition restrained mesophyll conductance and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) under drought conditions[J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(5):892 - 900.
- [32] Weise S E, Carr D J, Bourke A M, et al. The *arc* mutants of Arabidopsis with fewer large chloroplasts have a lower mesophyll conductance[J]. Photosynthesis Research, 2015, 124(1):117 - 126.
- [33] 李 勇, 彭少兵, 黄见良, 等. 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素的响应[J]. 植物生理学报, 2013, 49(11):1 143 - 1 154.

(责任编辑:郭学兰)