

科学论文



棉花典型的缺钾症状。摄影: D.M.Oosterhuis.

钾与抗胁迫: 棉花中钾的生理性功能及其管理

Oosterhuis, D.M.⁽¹⁾, D.A. Loka⁽¹⁾, and T.B. Raper⁽¹⁾

摘要

钾是促进作物生长和发育最重要的元素之一。此外,钾还具有许多与作物健康相关的生理功能,这些功能可以缓解作物生长发育过程中生物性和非生物性的胁迫。然而,钾的普遍缺乏导致了作物生长缓慢、产量减少、纤维品质降低。本文综述了钾元素的生理性功能及其在减少胁迫中的作用,总结了农学方面的关于钾的需求、土壤及作物的钾元素状态诊断以及改良建议等。钾的生理性过程包括酶和有机质化合物合成、水分生理和气孔调节、光合作用、运输过程、细胞信号传导,以及作物对干旱、寒冷、盐碱等

以及生物胁迫的响应特征。钾肥的农学特性表现为棉花对钾的需求、钾吸收和土壤特性、钾吸收和利用中的基因差异和缺钾的主要症状等。此外,还讨论了土壤和作物中钾状态的诊断方法和改善措施。

⁽¹⁾阿肯色州大学作物土壤与环境科学,Fayetteville, AR 72701, USA。
通讯作者: oosterhu@uark.edu

注:本文是植物营养与土壤科学杂志2013年的文章“钾与抗胁迫:棉花中钾的生理功能及其管理”的部分内容修改后的再版。Journal of Plant Nutrition and Soil Science 2013, 176(3):331-343, 版权:Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. 再版得到了版权所有方的许可。

引言

钾对于作物的新陈代谢、生长、发育、产量起着关键性作用。钾素缺乏会导致作物许多生理功能紊乱,包括水分生理、酶的活性、电荷平衡、生长缓慢、产量下降以及抗胁迫能力下降等。此外,钾素还涉及作物健康、抗生物和非生物胁迫等生理功能。从最佳的作物生长过程和生产能力来看,现代作物种植需要大量的钾素,尤其是在作物的生殖发育时期。作物需求量最大的矿物质元素是氮,其次是钾元素。最佳生长状态下作物钾的需求量是其干重的2%到5%(Marschner, 1995)。然而,由于土壤和作物的某些原因,钾的供应常常达不到应有的需求水平,因而出现了因钾缺乏而导致作物减产的现象。此外,作物可利用的有效钾的浓度经常会受到其他必需元素有效性和浓度的影响。

过去20多年以来,美国及其他一些地方的农场主一直施用化学肥料,并在很大程度上改善了肥料的施用与管理。然而,尽管在作物种植之前进行了土壤分析和制定肥料施用方案,钾元素缺乏还是时有发生,甚至有点出乎意料。这引起了对棉花施用钾肥管理的新的重视,即重点关注棉花对钾肥的需求和利用情况。高效的肥料管理制度不仅包括对土壤营养状态的准确掌握,还要根据不同季节进行可靠的植株分析,微调土壤肥力水平,避免一些不可预见性的钾素缺乏。做好该项工作,应从根本上理解并掌握营养元素在作物新陈代谢、提高产量、减轻胁迫中的作用。本文选择棉花作为示例作物,综述了钾素的一般农艺学特征、生理性功能、抗胁迫功能,以及诊断钾素缺乏和改善施肥管理措施等。

钾的生理作用

钾作为一种作物生长发育所必需的基本的大量元素,影响着作物基本的生理过程(Clarkson and Hanson, 1980)。钾是作物细胞中包含最多的阳离子,不仅存在于细胞质中,还存在于细胞液中。然而,钾在细胞不同隔室的聚集状态决定了其在作物生理过程中的功能(Marschner, 1995)。此外,钾具有高迁移率的特征,其表现不仅是个体细胞和相邻组织间的短距离传输,还表现为通过木质部和筛管的长距离传输。这些特征将钾作为控制作物许多生理和生化过程的主要营养元素在作物内部进行运输,比如酶活化过程、细胞渗透势调节、可溶性和不可溶性分子离子中和及细胞pH值稳定等(Marschner, 1995)。钾在作物的水分生理过程中起到整体性作用,涉及到很多与水分相关的生理功能,包括水分蒸散、细胞膨压维持、气孔开闭、同化易位、酶的活化和叶的运动。最后,作物光合作用以及C、N化合物的传输主要依靠钾素作用。

钾的农学特性

钾对棉花的重要性

从农学视角,钾缺乏或过量在经济上和环境中都是低效的,都会对产量产生不良影响。棉花(陆地棉L)钾肥过量的一般特征表现为:容易生铃腐病(Bennett *et al.*, 1965),株高高(Bennett *et al.*, 1965; Pettigrew and Meredith, 1997),延迟成熟期(Bennett *et al.*, 1965; Clement-Bailey and Gwathmey, 2007; Gwathmey and Howard, 1998; Gwathmey *et al.*, 2009)。钾素缺失导致水分亏缺(Coker *et al.*, 2000),减少衣分率(Pettigrew *et al.*, 1996),降低干物质质量(Gerardeaux *et al.*, 2010; Rosolem *et al.*, 2003; Zhao *et al.*, 2001),降低株高(Zhao *et al.*, 2001),减少叶面积(Gerardeaux *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2001),缩短节间长度(Gerardeaux *et al.*, 2010),减少种子重量(Pettigrew *et al.*, 1996)、降低棉籽的质量(Pettigrew *et al.*, 1996),降低N的利用率(Pettigrew and Meredith, 1997),减少皮棉产量(Gormus, 2002; Pettigrew *et al.*, 1996; Stromberg, 1960)。钾缺失还会通过停止早熟期生长发育和提高早期开花率来影响作物的成熟期(Pettigrew, 2003)。

棉花对钾的需求

正常的棉花生长和纤维发育对钾的需求量仅次于氮,居第二位。成熟的棉花平均含钾量大约为110~250kg ha⁻¹ (Hodges, 1992),或者说生育期每天的需钾量约为2~5 kg ha⁻¹ (Bassett *et al.*, 1970; Halevy, 1976; Mullins and Burmester, 1991)。每100kg皮棉大约含13kg钾 (Mullins and Burmester, 2009),其中50%钾在棉铃中,24%钾存在种子和棉绒中(Mullins and Burmester, 2009)。在成熟期,棉铃的荚壁钾的总量比例超过60%,种子中的钾占27%,纤维中的钾占10%,所有的钾几乎全部存在于棉铃中(Leffler, 1986)。大量的钾存在于非收获组织中,一般生产一个218kg大的棉花纤维包需要20kg钾,其中2.5~6kg被种子带走(Hodges, 1992; Rimon, 1989)。

棉花缺钾的特征

棉花对有效钾含量低的敏感性比其他主要的大田作物高,经常对一般不认为缺钾的土壤表现出缺钾的信号(Cassman *et al.*, 1989)。当棉花缺钾时可观察到植株矮小、提早落叶,并自下而上地发展,这归结于作物内部养分运动的自然规律。这种传统症状开始表现为全部叶子变萎黄和叶子边缘坏死,随着钾继续缺乏,叶子变得脆弱并呈现古铜色。由于缺钾的这些表现特征,这一症状一般称为“棉锈病”(Maples *et al.*, 1988)。

除了传统缺钾症状时常会看到,另外一些新的缺钾症状出现在生长期后期,伴随着棉铃发育,表现为新生叶面缺钾,包括由于严重缺钾而使得整个叶面枯黄直至变成金黄色,甚至导致叶面组织坏死。这种新的缺钾症状于二十世纪六十年代初期第一次出现在美国的加利福尼亚州(Brown *et al.*, 1973)。这些新的缺钾症状主要出现在作物生长的后半季并广泛存在于不同的土壤类型和棉花品种。观察到的幼小组织的缺钾症状,与传统的成熟叶片的缺钾症状相似,都表现为叶面边缘卷曲和过早脱落。与传统的症状相比,其不同之处表现为从冠层上部向下发展(Maples *et al.*, 1988; Stromberg, 1960)。

一般认为导致这种缺钾症状改变的因素有两种:(1)早熟品种基因改变使得根系发育不充分,造成根系对其表面钾的利用率降低;(2)高产、早熟品种比低产、传统品种对钾和其他营养元素的需求量更多。正确理解棉花生长期后期缺钾的本质和原理,可以减少或缓解缺钾的发生概率和严重性(Bednarz and Oosterhuis, 1998)。

钾吸收和土壤特性

作物从土壤中吸收钾的主要过程机制为质流和扩散(Barber, 1962)。在正常条件下,绝大部分钾的吸收通过扩散过程完成,而通过质流过程吸收的钾仅占全部钾吸收的1%~3%(Marschner, 1995; Rosolem *et al.*, 2003)。但是,这种主要机制的重要性随着土壤和作物参数的改变而变化,比如根系特征、钾需求量、水通量率等(Baligar, 1985)。棉花对钾的吸收过程和干物质积累过程相似,到花期峰值时钾的吸收量达到最大值并开始下降(Bassett *et al.*, 1970; Halevy *et al.*, 1987; Schwab *et al.*, 2000)。同时,这一时期也是钾需求量显著增加的时期,这是因为处于发育中的棉铃,作为该元素的库,对钾的需求量增加(Halevy, 1976; Leffler and Tubertini, 1976)。

在最基本的观念中,作为可以被认为是营养(尤其是钾)的流动束,棉花将钾从不同深度的土壤胶体和有机质的交换场所运移并营养集聚到上述组织的周围(Brouder and Cassman, 1990)。与其他作物收获的生物量相比,棉花通过叶子、茎和果实外壳将大量钾返还回土壤。这些作物组织被或者纳入到土壤表层,或者被纳入保护性耕作系统中使之能够在土壤表面分解。由于粘重质地土壤负电荷吸附和钾的正电荷特性,使钾很难逃离上层土壤。在美国的金华河谷可以找到很多这样的例子,尽管这些区域普遍来说钾素充足(Brown *et al.*, 1973),但该区域是第一个被认为现代性缺钾的典型案列,因为河谷土壤剖面中多数钾被固定在粘质蛭石性表层土壤。底层土壤钾耗尽现象在美国的中南部、东南部地区也出现过(Maples *et al.*, 1988)。



图1.中度缺钾症状的棉花叶片特写照片(D.M. Oosterhuis 拍摄)

Gulick等(1989)开展了金华河谷土壤中钾分层特征的模拟实验,用以检测棉花和大麦对土壤剖面不同层次的响应特征。研究表明,除了表层土壤之外,棉花的生根模式和大麦十分相似。在表层土壤中大麦的根长密度是棉花的2.7倍,因此,棉花从表层土壤中吸收的钾比大麦吸收的少得多。在美国东南部进行的长期肥料观测试验,进行了棉花、大豆和玉米的钾吸收对比试验,结果发现,棉花对缺钾的敏感性远比其他两种作物高(Cope, 1981)。Brouder和Cassman(1990)在该区域的试验中检验了两种棉花品种的根系生长,一种对缺钾敏感,一种是可以耐钾素缺乏。耐缺钾品种具有较大的平均根圆直径,花期峰值后的根系扩展增强,此时许多缺钾的外在症状容易观察到。进一步来讲,根区密度试验表明任何品种棉花都不是从土壤表层吸收钾。

钾吸收和利用的基因差异

有人提出,关于现代种植品种缺钾的报道的不断增多,主要是由于现代品种比传统品种具有早熟特性或者高产特征(Oosterhuis, 1995)。理论上,早熟品种在生长季节比后期的生殖生长较早地需要更多钾。按照上述理论,早熟品种可以不用生长庞大的根系或者像晚熟品种那种储存大量的钾,这一推论看似符合逻辑,但是试验表明该理论呈现出不同的结果。

科学家们早在1970年代就开始研究作物早熟对钾吸收的影响。Halevy(1976)研究发现,早熟品种对钾缺失比较敏感,是因为早熟品种生殖发育期提前,并且该时期需要大量的钾,然而该时期根系发育比晚熟品种相应时期发育相对迟缓。上述早熟品种特征,导致钾过早地从叶子迁移到果实。因此,早熟品种的缺钾症状出现的要比晚熟品种早。Clement-Bailey和Gwathmey(2007)也报道了相似的发现。研究者们都仅仅关注早熟品种增加钾含量可以显著提高产量(对于晚熟品种增加钾施用量的作物产量响应未有研究)。Tupper等(1996)得到了同样的结论,早熟品种需要更多的钾,增加钾肥施用量能够提高产量,但是这一措施对于晚熟品种没有效果。Cassman等(1989)进行了两种品种的钾吸收差异性试验,认为作物从土壤中吸收钾是决定钾的效率的主要因素,但是两种品种对钾吸收效率没有差别。然而,作者注意到的仅是在低钾水平时的钾效率差异,而在钾含量高水平下的差异没有被注意到。相似的研究结论在López等(2008)的控制作物生长条件的试验中也被证实。Keino等(1996)对钾吸收试验做了进一步分析,他们检验了叶片钾起作用之后两种不同成熟期品种棉花对钾的吸收效应。他们发现早熟和晚熟品种叶片钾都是根部吸收钾的2倍,尽管晚熟品种的组织发育和根根系长度被高估了一些。

但是,还有一些其他的研究显示晚熟或早熟品种对钾吸收没有显著的差异。Pettigrew(1999)和Pettigrew等(1996)研究了早熟、正常成熟、晚熟棉花品种对不同钾肥施用量的响应程度,发现基因差异的作用不显著。除了成熟期之外的基因差异在以往的研究中也受到关注,这使得研究者开展了进一步研究,检验了两种秋葵叶型和正常叶型品种对钾吸收的响应(Pettigrew, 2003)。选择该方法是由于秋葵叶型的早熟品种和正常叶型品种作对比试验,比采用一般的两种不同成熟期品种的比较试验,前面两者更具有较多相似的基因特征。两种品种对钾缺失反应的显著性得到证实,但是早熟品种对缺钾的反应的灵敏性增加并不显著。Gwathmey等(2009)研究也发现不同成熟期品种对钾的利用吸收效率的差异并不显著,但是他指出在低钾状态下可能会出现差异。虽然这些结论不一致,但是研究表明,早熟品种确实在第一个三年生长期需要吸收更多的钾,在第二个三年期内在果实中积累较多的钾。

钾和抗胁迫

钾参与到了作物的许多生理功能,这些功能与作物的健康和抵抗生物或非生物胁迫有关。因此,钾在作物的新陈代谢和减轻胁迫等方面起到重要作用。

干旱胁迫

所有作物在其生长周期中或多或少会受到水资源短缺的威胁,这对作物生长带来了许多不利影响。因此,减少干旱胁迫是对作物生长管理的最重要的任务。水分胁迫下的叶绿体会引起钾渗漏,将会进一步抑制光合作用(Sen Gupta and Berkowitz, 1987)。在钾供应量超过适宜供应量的条件(钾充足条件)下,缺水胁迫下的作物仍能够维持有效的光合作用活动(Berkowitz and Whalen, 1985; Pier and Berkowitz, 1987),并且比正常水分条件下钾聚集程度高(Cakmak and Engels, 1999)。这是因为钾具有维持二氧化碳吸收率的功能,这一功能是通过调节气孔和平衡细胞水分关系来实现的(Mengel and Kirkby, 2001; Sangakarra *et al.*, 2000)。富钾水平还与维持叶绿体基质最适宜pH浓度和保持最优的光合作用功能有密切关系(Pier and Berkowitz, 1987)。

低温胁迫

作物有效钾含量和耐低温胁迫能力呈正相关关系,而低于最佳浓度则会强化低温胁迫的作用(Kafkafi, 1990)。增加钾浓度会增强作物耐低温胁迫能力,不仅能够提高抗氧化酶水平,还可以充当渗透物和降低作物体液的冰冻点(Hankerlerler *et al.*, 1997; Kafkafi, 1990; Kant and Kafkafi, 2002)。

盐分胁迫

Na含量高的土壤可以显著减少作物细胞质对钾的吸收,并使水分从细胞液中渗出导致细胞膨压降低(Yeo *et al.*, 1991; Zhu *et al.*, 1997)。高浓度的Na阳离子与K阳离子在土壤中竞争,实质上会降低作物对这些阳离子的吸收(Zhu, 2003)。因为钾具有增强作物抗氧化能力,所以土壤中较高的K含量和作物富裕K积累一样,他们大部分作物具有较高的耐盐性有关,比如拟南芥(Liu and Zhu, 1997; Zhu *et al.*, 1998)、小麦(Rascio *et al.*, 2001; Santa Maria and Epstein, 2001)、黄瓜(*Cucumis sativus* L.)和胡椒(Kaya *et al.*, 2001)。

钾与生物胁迫

有报道称,高浓度钾可以减轻病虫害胁迫(Bergmann, 1992; Perrenoud, 1990; Prabhu *et al.*, 2007)。这是由于钾具有调节作物初级代谢功能的作用,作物内部高浓度钾可以促进高分子化合物合成,如蛋白质、淀粉和纤维素,同时可以抑制可溶性糖、有机酸、氨基化合物的形成,而这些化合物是滋生致病菌和昆虫的必要之物(Amtmann *et al.*, 2008; Marschner, 1995)。对棉花来说,钾对于减少由尖孢镰刀菌造成的枯萎病和烂根病具有显著作用(Prabhu *et al.*, 2007)。

作物钾营养状态的诊断和改善

自然状态土壤中的养分含量不能够完全满足高产品种作物的营养元素需求。因此, 必须通过施用肥料来满足作物生长的需求。生物非生物因素的时空变化导致不同田块、不同季节作物营养元素需求的变化。对钾来说, 当前有两种方式来确定钾肥的最佳施用量。

土壤采样和分析

土壤化验分析法, 是一种确定钾肥施用量的传统方法(Baker *et al.*, 1992)。美国的每个种植棉花的州的合作推广服务机构都推荐使用土壤采样化验分析法(与美国农业部合作)。一般来讲, 土壤采样深度为耕作层15cm深度左右, 按照人字形布局采样点, 并在相同的采样区每隔3~4年采样一次。将采样点混合后的土壤干燥后进行钾含量测试。土壤测试实验室根据利用分析、土壤类型、作物生长状况和产量预估, 给出钾肥施用建议。但是, 实验室定制的“足量”施用水平也会出现钾素缺乏情况(Oosterhuis and Weir, 2010)。这些意料之外的钾缺乏可能是由于采集到薄层土而棉花没有充分利用该层土壤中的钾(Brouder and Cassman, 1990), 或者是由于季节因素导致对营养需求的判定不够精确。

组织采样与分析

尽管检测钾缺乏的大部分是通过土壤采样实验来判定的, 但是对不同时期作物组织化验分析也是一种潜在的很有价值的方法(Baker *et al.*, 1992)。遗憾的是, 采用这种方法后, 确定作物钾的指标特征变得更加复杂。

一般情况下, 在早期生长钾聚集在叶子和茎部, 然后转移到生殖部, 这里是作物生长后期主要的钾汇集部(Bassett *et al.*, 1970; Cassman *et al.*, 1989; Halevy, 1976)。这些转变导致测试目标随着生长阶段的变化而变化。由于很难准确判断采样植物的生长阶段, 或者很难准确描述钾在棉花不同组织部位的聚集状况, 所以组织采样分析是非常困难的。许多其他的基因和环境条件、外因胁迫也可能影响钾的在各组织中的浓度, 这一作用主要受吸收和迁移影响。此外, 棉花在钾供应过量的条件下会吸收大量钾(Kafkafi, 1990), 这可能会对组织检测诊断结果造成不确定性影响(Oosterhuis, 1995)。所有这些钾的特性, 已经导致对叶面钾临界值判断的不一致甚至是矛盾的(Reddy and Zhao, 2005)。

目前已经报道了许多关于特定组织对钾的敏感性的不同研究结果。Rosolem and Mikkelsen(1991)研究结果为, 不同组织对钾的敏感性由低到高依次为: 叶<棉铃<根<茎。

这一结果表明, 只有严重缺钾时才能降低叶部钾的浓度。与此相反, Bednarz and Oosterhuis(1995)试验发现以下的敏感性排序: 棉铃<茎<叶<根。但是, 许多研究表明叶柄部采样检测非常有效和灵敏, 这是因为它对钾的敏感度高, 并且观测到叶柄部钾浓度降低比作物缺钾症状出现提前7天(Coker *et al.*, 2003)。

改善肥料施用

尽管金河谷地不同土壤层次钾的研究结果看起来认为, 底层钾肥会提高钾吸收和增加产量, 但是美国东南部和中南部地区研究未能证实该结论。Mullins等(1997)研究了深层和表层土壤施肥对棉花产量的影响, 结果表明产量与施肥方式没有显著的差异特征。Mullins and Burmester(2009)在阿拉巴马州的进一步试验(穴施钾肥、条施钾肥和撒施钾肥)研究也发现, 施肥方式对作物影响没有显著差异。Adeli和Varco(2002)在密西西比地区的撒施钾肥和条施钾肥对比试验也发现了相似的结论。研究者仅注意到了植物生长时期条施肥对作物产量的影响, 还有一些其他问题值得深入思考, 如不同施钾肥深度(Tupper *et al.*, 1988), 虽然施肥深度与产量的关系被认为不存在一定关系(Reeves and Mullins, 1995)。

Brouder and Cassman(1994)研究了不考虑土层深度的条施肥和穴施肥方式对产量的影响。他们的试验检测了棉花根部和嫩枝对N、P、K固定施肥的响应, 结果表明充分施用N、P肥料后根系生长和扩散非常显著, 但是充分施用钾肥后的效果不显著。因此, N在土壤中的分布和浓度很大程度上通过作用于根系生长影响作物K吸收。这就是为什么增加氮肥施用量可以提高钾肥吸收量的原因(Halevy *et al.*, 1987), 但是增加钾肥施用量不会提高N的吸收量(Pettigrew and Meredith, 1997)。

当土壤分析表明需要增施钾肥时, 棉花等作物经常被单一、均匀性地施用钾肥, 氯化钾作为最常用的肥料, 由于其成本低和钾含量高, 是钾肥最普通的来源(IPNI, 2011a)。氯化钾中氯离子(Cl⁻)一般易被水过滤溶解, 在水分充足的半湿润地区一般不会考虑氯离子对棉花的负面影响, 但是, 在干旱地区氯离子会起反作用。另外干旱区施用硫酸钾, 一般称为硫酸盐化合物, 是另外一种可吸收钾的来源(IPNI, 2011b)。基于上述条件的试验表明, 施用氯化钾和硫酸钾对棉花产量有显著的差异影响(Pervez *et al.*, 2005), 其他钾来源包括硫酸镁钾, 还有无水钾镁矾和硝酸钾, 这些肥料主要用于高价值的作物, 很少用于棉花种植(IPNI 2011c; IPNI, 2011d)。

对棉花来说,中期施肥很少被采用,叶面施肥仅用于棉花成铃时补充钾肥缺乏。叶面施用钾肥是快速补救生长中期缺钾最快最有效的方法,尤其是在后期缺钾但土壤施钾肥很难起作用的时候。在过去20年来,叶面施用钾肥仅证实对于棉花产量作用显著,但是仍有许多关于该项措施的怀疑和猜测。然而,有许多关于土壤可利用钾的研究报道(e.g. Kerby and Adams, 1985),但没有关于叶面施钾肥的有效性的决定研究结论。早期的研究(Oosterhuis, 1976; Oosterhuis *et al.*, 1991)表明,叶面施用钾肥对提高种子产量具有显著性作用。还有研究表明叶面施用钾肥可以提高皮棉质量和产量(Oosterhuis *et al.*, 1990; Pettigrew *et al.*, 1996)。随着当前对皮棉质量(Sasser, 1991)的重视和大容积仪器的引入,钾对皮棉质量的影响可能会被证实是最重要的。

结论

本文综述了钾在作物生理过程中对棉花正常生长和产量的主要作用。分析了缺钾症状及其对作物功能的影响。钾还参与到作物大量的生理功能,这些功能与作物健康和抵抗生物非生物胁迫能力有关。此外,钾在减轻外界因素胁迫的作用非常突出。最后,讨论了钾的农学方面的需求、土壤和作物中钾含量状态的诊断以及改善措施等重要问题。然而,尽管本研究重点关注了如拟南芥、大米、玉米等典型作物,但是没有涉及到钾营养元素的生物化学、重要的分子生物学在棉花作物中的作用。辨别棉花中钾所控制的代谢途径,将有助于我们更好地理解作物对缺钾的适应性,可以帮助农民制定更好的钾肥施用策略,也能够对未来改良作物基因的研究工作提供更多的信息。

参考文献

- Adeli, A., and J.J. Varco. 2002. Potassium Management Effects on Cotton Yield, Nutrition, and Soil Potassium Level. *J. Plant Nutr.* 25:2229-2242.
- Amtmann, A., S. Troufflard, and P. Armengaud. 2008. The Effect of Potassium Nutrition on Pest and Disease Resistance in Plants. *Physiol. Plant.* 133:682-691.
- Baker, W.H., J.S. McConnell, R.L. Maples, and J.J. Varvil. 1992. Soil an Plant Methods for Diagnosing K Deficiency in Cotton. *Proc. Beltwide Cotton Conf., National Cotton Council of America, Memphis, TN.*
- Baligar, V. 1985. Potassium Uptake by Plants, as Characterized by Root Density, Species and K/Rb Ratio. *Plant and Soil* 85:43-53.
- Barber, S.A. 1962. A Diffusion and Mass-Flow Concept of Soil Nutrient Availability. *Soil Sci.* 93:39-49.
- Bassett, D.M., W.D. Anderson, and C.H.E. Werkhoven. 1970. Dry Matter Production and Nutrient Uptake in Irrigated Cotton (*Gossypium hirsutum*). *Agron. J.* 62:299-303.
- Bednarz, C.W., and D.M. Oosterhuis. 1998. Development of a Protocol to Study the Effects of Potassium Deficiency in Cotton under Controlled Environmental Conditions. *J. Plant Nutr.* 21:329-339.
- Bennett, O.L., R.D. Rouse, D.A. Ashley, and B.D. Doss. 1965. Yield, Fiber Quality and Potassium Content of Irrigated Cotton Plants as Affected by Rates of Potassium. *Agron. J.* 57:296-299.
- Bergmann, W. 1992. *Nutritional Disorders of Plants: Development, Visual and Analytical Diagnosis.* Gustav Fischer Verlag, New York.
- Berkowitz, G.A., and C. Whalen. 1985. Leaf K⁺ Interaction with Water Stress Inhibition of Nonstomatal Controlled Photosynthesis. *Plant Physiol.* 79:89-193.
- Brouder, S.M., and K.G. Cassman. 1990. Root Development of Two Cotton Cultivars in Relation to Potassium Uptake and Plant Growth in a Vermiculitic Soil. *Field Crops Res.* 23:187-203.
- Brouder, S.M., and K.G. Cassman. 1994. Cotton Root and Shoot Response to Localized Supply of Nitrate, Phosphate and Potassium: Split-Pot Studies with Nutrient Solution and Vermiculitic Soil. *Plant and Soil* 161:179-193.
- Brown, S.M., A.L. Quick, and G.J. DeBoer. 1973. Diagnosing Potassium Deficiency by Soil Analysis. *California Agriculture* 27:13-14.
- Cakmak, I., and C. Engels. 1999. Role of Mineral Nutrients in Photosynthesis and Yield Formation. *In: Rengel, Z.: Mineral Nutrition of Crops: Mechanisms and Implications.* The Haworth Press, New York, N.Y. p. 141-168.
- Cassman, K.G., T.A. Kerby, B.A. Roberts, D.C. Bryant, and S.M. Brouder. 1989. Differential Response of Two Cotton Cultivars to Fertilizer and Soil Potassium. *Agron. J.* 81:870-876.
- Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The Mineral Nutrition of Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31:239-298.
- Clement-Bailey, J., and C.O. Gwathmey. 2007. Potassium Effects on Partitioning, Yield, and Earliness of Contrasting Cotton Cultivars. *Agron. J.* 99:1130-1136.
- Coker, D.L., D.M. Oosterhuis, and R.S. Brown. 2000. Potassium Partitioning in the Cotton Plant as Influenced by Soil and Foliar Potassium Fertilization under Water Deficit Stress. *In: Oosterhuis, D.M.: Summaries of Arkansas Cotton Research.* Arkansas Agricultural Experiment Station, Fayetteville, AR. p. 81-88.
- Coker, D.L., D.M. Oosterhuis, M. Arevalo, and M. Mozaffari. 2003. Critical Petiole Potassium Levels as Related to Physiological Responses of Chamber-Grown Cotton to Potassium Deficiency. *Summaries of Arkansas Cotton Research 2003 AAES Research Series* 521:81-86.
- Cope, J.T. 1981. Effects of 50 Years of Fertilization with Phosphorus and Potassium on Soil Test Levels and Yields at Six Locations. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45:342-347.

- Dong, H.W., Z.L. Tang, and D. Zhang. 2004. On Potassium Deficiency in Cotton-Disorder, Cause and Tissue Diagnosis. *Agric. Consp. Sci.* 69:77-85.
- Gerardeaux, E., L. Jordan-Meille, J. Constantin, S. Pellerin, and M. Dingkuhn. 2010. Changes in Plant Morphology and Dry Matter Partitioning Caused by Potassium Deficiency in *Gossypium hirsutum* (L.). *Environ. Exp. Bot.* 67:451-459.
- Gormus, O. 2002. Effects of Rate and Time of Potassium Application on Cotton Yield and Quality in Turkey. *J. Agron. Crop Sci.* 188:382-388.
- Gulick, S.H., K.G. Cassman, and S.R. Grattan. 1989. Exploitation of Soil Potassium in Layered Profiles by Root Systems of Cotton and Barley. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53:146-153.
- Gwathmey, C.O., and D.D. Howard. 1998. Potassium Effects on Canopy Light Interception and Earliness of No-Tillage Cotton. *Agron. J.* 90:144-149.
- Gwathmey, C.O., C.L. Main, and X. Yin. 2009. Potassium Uptake and Partitioning Relative to Dry Matter Accumulation in Cotton Cultivars Differing in Maturity. *Agron. J.* 101:1479-1488.
- Hankerleler, H., M. Oktay, N. Eryuce, and B. Yagmur. 1997. Effect of Potassium Sources on the Chilling Tolerance of Some Vegetable Seedlings Grown in Hotbeds. *In: Johnston, A.E.: Food Security in the WANA Region, The Essential Need for Balanced Fertilization.* International Potash Institute, Switzerland. p. 317-327.
- Haley, J. 1976. Growth Rate and Nutrient Uptake of Two Cotton Cultivars Grown under Irrigation. *Agron. J.* 68:701-705.
- Haley, J., A. Marani, and T. Markovitz. 1987. Growth and NPK Uptake of High-Yielding Cotton Grown at Different Nitrogen Levels in a Permanent-Plot Experiment. *Plant and Soil* 103:39-44.
- Hodges, S.C. 1992. Nutrient Deficiency Disorders. *In: Hillocks, R.: Cotton Diseases,* CAB International, Wallingford, UK.
- Kafkafi, U. 1990. The Functions of Plant K in Overcoming Environmental Stress Situations. 22nd Colloquium, International Potash Institute, Switzerland. p. 81-93.
- Kant, S., and U. Kafkafi. 2002. Potassium and Abiotic Stresses in Plants. *In: Pasricha, N.S. and S.K. Bansal: Plant Roots: The Hidden Half.* Marcel Dekker Incorporated, New York. p. 435-449.
- Kaya, C., H. Kimak, and D. Higgs. 2001. Enhancement of Growth and Normal Growth Parameters by Foliar Application of Potassium and Phosphorus in Tomato Cultivars Grown at High (NaCl) Salinity. *J. Plant Nutr.* 24:357-367.
- Keino, J.K., C.A. Beyroudy, D.M. Oosterhuis, and E.E. Gbur. 1996. Potassium Uptake Kinetics of Cotton as Influenced by Foliar-Applied K. *Proc. Beltwide Cotton Conf. National Cotton Council of America, Memphis, TN.* p. 1167.
- Kerby, T.A., and F. Adams. 1985. Potassium Nutrition of Cotton. Potassium in Agriculture, American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Leffler, H.R. 1986. Mineral Compartmentation within the Boll. *In: Mauney, J.R. and J.M. Stewart: Cotton Physiology.* Cotton Foundation, Memphis, TN. p. 301-309.
- Leffler, H.R., and B.S. Tubertini. 1976. Development of Cotton Fruit II. Accumulation and Distribution of Mineral Nutrient. *Agron. J.* 68:858-861.
- Liu, J., and J.K. Zhu. 1997. Proline Accumulation and Salt Stress-Induced Gene Expression in a Salt-Hypersensitive Mutation of Arabidopsis. *Plant Physiol.* 114:591-596.
- López, M., M.A.A. El-Dahan, and E.O. Leidi. 2008. Genotypic Variation in Potassium Uptake in Dryland Cotton. *J. Plant Nutri.* 31:1947-1962.
- Maples, R.L., W.R. Thompson Jr., and J. Varvil. 1988. Potassium Deficiency in Cotton Takes on a New Look. *Better Crops Plant Food* 73:6-9.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, Inc., London. p. 651.
- Mengel, K., and E.A. Kirkby. 2001. Principles of Plant Nutrition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 833.
- Mullins, G.L., C.H. Burmester, and D.W. Reeves. 1997. Cotton Response to In-Row Subsoiling and Potassium Fertilizer Placement in Alabama. *Soil Tillage Res.* 40:145-154.
- Mullins, G.L., and C.H. Burmester. 2009. Relation and Development to Mineral Nutrition. *In: Stewart, J.M., D.M. Oosterhuis, J. Heitholt, and J.R. Mauney: Physiology of Cotton.* National Cotton Council of America. Springer, London, Memphis, TN, USA. p. 563.
- Oosterhuis, D.M. 1976. Foliar Application of Fertilizer. *In: Annual Report Cotton Research Institute 1974-75.* Government Printer, Salisbury, Rhodesia. p. 11-12.
- Oosterhuis, D.M., and B.L. Weir. 2010. Foliar Fertilization of Cotton. *In: Stewart, J.M., D.M. Oosterhuis, J. Heitholt, and J.R. Mauney (eds.): Physiology of Cotton.* National Cotton Council of America. Springer, London, Memphis, TN, USA. p. 272-288.
- Oosterhuis, D.M. 1992. Foliar Feeding with Potassium Nitrate in Cotton. *Proc. Beltwide Cotton Conferences, Nashville, TN.* National Cotton Council of America, Memphis, TN. Vol 1. p. 71-72.
- Oosterhuis, D.M., S.D. Wullschleger, R.L. Maples, and W.N. Miley. 1990. Foliar Feeding of Potassium Nitrate in Cotton. *Better Crops with Plant Food. Potash and Phosphate Institute, Atlanta, GA, USA.* p. 8-9.

- Oosterhuis, D.M. 1995. Potassium Nutrition of Cotton with Emphasis on Foliar Fertilization. *In: Constable, C.A.N. and W. Forrester: Challenging the Future. Proc. World Cotton Research Conference 1. CSIRO, Australia. p. 133-146.*
- Perrenoud, S. 1990. Potassium and Plant Health. IPI-Research Topics No. 3., International Potash Institute, Switzerland. p. 365.
- Pettigrew, W.T., J.J. Heitholt, and W.R. Meredith. 1996. Genotypic Interactions with Potassium and Nitrogen in Cotton of Varied Maturity. *Agron. J.* 88:89-93.
- Pettigrew, W.T., and W.R. Meredith. 1997. Dry Matter Production, Nutrient Uptake, and Growth of Cotton as Affected by Potassium Fertilization. *J. Plant Nutr.* 20:531-548.
- Pettigrew, W.T. 1999. Potassium Deficiency Increases Specific Leaf Weights and Leaf Glucose Levels in Field-Grown Cotton. *Agron. J.* 91:962-968.
- Pettigrew, W.T. 2003. Relationships Between Insufficient Potassium and Crop Maturity in Cotton. *Agron. J.* 95:1323-1329.
- Pier, P.A., and G.A. Berkowitz. 1987. Modulation of Water Stress Effects on Photosynthesis by Altered Leaf K⁺. *Plant Physiol.* 85:655-661.
- Prabhu, A.S., N.K. Fageria, D.M. Huber, and F.A. Rodriguez. 2007. Potassium and Plant Disease. *In: Datnoff, L.E., W.H. Elmer, and D.M. Huber: Mineral Nutrition and Plant Disease. The American Phytopathological Soc. Press, Saint Paul. p. 57-78.*
- Rascio, A., M. Russo, L. Mancuzzo, C. Platani, G. Nicastro, and N. Di Fonzo. 2001. Enhanced Osmotolerance of a Wheat Mutant Selected for Potassium Accumulation. *Plant Sci.* 160:441-448.
- Reddy, K.R., and D. Zhao. 2005. Interactive Effects of Elevated CO₂ and Potassium Deficiency on Photosynthesis, Growth, and Biomass Partitioning of Cotton. *Field Crop Res.* 94:201-213.
- Reeves, D.W., and G.L. Mullins. 1995. Subsoiling and Potassium Effects on Water Relations and Yield of Cotton. *Agron. J.* 87:847-852.
- Rimon, D. 1989. Functions of Potassium in Improving Fiber Quality of Cotton. *Methods of Potassium Research in Plants. Proc. 21st Colloquium, International Potash Institute, Switzerland.*
- Rosolem, C.A., and D.S. Mikkelsen. 1991. Potassium Absorption and Partitioning in Cotton as Affected by Periods of Potassium Deficiency. *J. Plant Nutri.* 14:1001-1016.
- Rosolem, C.A., R.H.D. Silva, and J.A.F. Esteves. 2003. Potassium Supply to Cotton Roots as Affected by Potassium Fertilization and Liming. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38:635-641.
- Sangakkara, U.R., M. Frehner, and J. Nosberger. 2000. Effect of Soil Moisture and Potassium Fertilizer on Shoot Water Potential, Photosynthesis and Partitioning of Carbon in Mungbean and Cowpea. *J. Agron. Crop Sci.* 185:201-207.
- Santa-Maria, G.E., and E. Epstein. 2001. Potassium/Sodium Selectivity in Wheat and the Amphiploid Cross Wheat x *Lophopyrum Elongatum*. *Plant Sci.* 160:523-534.
- Sasser, P.E. 1991. The Future of Cotton Quality: Trends and Implications - Fiber Quality Measurements. *In: Proc. Beltwide Cotton Conf., National Cotton Council of America, Memphis, TN. p. 68-70.*
- Schwab, G.J., G.L. Mullins, and C.H. Burmester. 2000. Growth and Nutrient Uptake by Cotton Roots under Field Conditions. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31:149-164.
- Sen Gupta, A., and G.A. Berkowitz. 1987. Osmotic Adjustment, Symplast Volume, and Nonstomatally Mediated Water Stress Inhibition of Photosynthesis in Wheat. *Plant Physiol.* 85:1040-1047.
- Stromberg, L.K. 1960. Potassium Fertilizer on Cotton. *California Agriculture* 14:4-5.
- Tupper, G.R., H.C. Pringle, and W.E. Ebelhar. 1988. Cotton Response to Deep Banding Dry Fertilizer in the Subsoil. *In: Proc. Beltwide Cotton Conf., National Cotton Council. Memphis, TN. p. 498-501.*
- Tupper, G.R., D.S. Calhoun, and M.W. Ebelhar. 1996. Sensitivity of Early-Maturing Varieties to Potassium Deficiency. *In: Proc. Beltwide Cotton Conf., National Cotton Council of America, Memphis, TN. p. 625-628.*
- Yeo, A.R., K.S. Lee, P. IZard, P.J. Boursier, and T.J. Flowers. 1991. Short-Term and Long-Term Effects of Salinity on Leaf Growth in Rice (*Oryza sativa* L.). *J. Exp. Bot.* 42:881-889.
- Zhao, D., D.M. Oosterhuis, and C.W. Bednarz. 2001. Influence of Potassium Deficiency on Photosynthesis, Chlorophyll Content, and Chloroplast Ultrastructure of Cotton Plants. *Photosynthetica* 39:103-109.
- Zhu, J., P.M. Hasegawa, and R.A. Bressan. 1997. Molecular Aspects of Osmotic Stress in Plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 16:253-277.
- Zhu, J. K. 2003. Regulation of Ion Homeostasis under Salt Stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6:441-445.

这篇文章“钾与抗胁迫：棉花中钾的生理功能及其管理”还可以在IPI官方网站上浏览下载：

IPI 钾素知识中心
钾素与植物胁迫和植物病虫害以及
钾素基本知识