

钾元素在苹果果实糖积累中的作用

张雯, 张迪, 陈登文

(杨凌职业技术学院生物工程分院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 通过施用不同浓度钾元素, 探究钾元素对苹果果实糖积累的作用途径。以施入不同水平钾处理的“嘎啦”果实为材料, 通过对单果重、可溶性固形物、可滴定酸、糖代谢产物含量及其相关酶活性等指标的测定, 分析不同浓度钾处理对苹果果实品质形成的影响。研究发现钾素施用应早于花后 84 d 进行, 且钾浓度越高对果实品质的促进作用越显著。钾元素可以通过调节 SDH 活性、SS 活性和 AI 活性影响果糖积累, 进而对果实糖积累起到促进作用。

关键词: 果实品质; 果糖; 钾; 糖积累

中图分类号: S661.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2022)05-0098-04

Effects of Potassium on Sugar Accumulation in Apple Fruit

ZHANG Wen, ZHANG Di, CHEN Dengwen

(Yangling Vocational and technical college, Yangling 712100, China)

Abstract: Via fertilizing different potassium levels, this paper studied the action pathway of sugar accumulation and the suitable fertilization time. This study was used Gala fruit as test materials, and applied different levels of potassium fertilizer. We tested fruit weight, soluble solids, titratable acid, sugar metabolites and their related enzyme activities. The research showed that potassium element should be fertilized before 84 days after bloom, and the higher concentration of potassium, the more significant promotional effects on fruit quality. What is more, potassium could influence fructose contents via SDH activity, SS activity and AI activity. The study not only provided theoretical basis for potassium to regulate fruit growth and development, but also provided theoretical guidance for apple yield and quality improvement.

Key words: Fruit quality; Fructose; Potassium; Sugar Accumulation

我国苹果产量占世界的 40% 以上, 其中陕西省苹果种植面积于 2013 年已超 1000 万亩^[1]。陕西作为苹果优质产区, 在苹果的商品化和规模化方面急需改进与提升。目前, 陕西当地大多数果园栽培管理较为粗放, 难以做到科学合理施肥, 进而导致大部分果实品质差, 难以达到商品化要求。钾元素与果实中可溶性糖含量密切相关^[2-6], 钾元素可以通过调节磷酸蔗糖合酶活性、磷酸果糖激酶活性、淀粉合成酶以及 α -淀粉酶活性等影响糖代谢途径^[7-8]。本研究通过阐述不同水平钾处理对苹果果实单株产量、糖酸比、可溶性固形物含量以及糖代谢相关酶活性等的影响, 探究钾元素在苹果果实糖积累中的作用, 以期能多角度

地提升对钾元素的认识, 明确钾元素对苹果生长发育的重要性, 为科学合理施肥提供理论依据, 也有利于提升苹果产业的核心竞争力。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在陕西省杨陵区杨凌职业技术学院园艺实习基地 (108°24'E, 34°20'N), 地处关中平原中部。该基地属于东亚暖温带半湿润半干旱气候区, 年均气温 12.9 °C, 年均日照时数 2163.8 h, 年均降水量 635.1 mm。供试苹果品种为‘嘎啦’ (*Malus domestica* Borkh.), 砧木为 M26, 树龄 7 年。土壤基础肥力: 有机质 (18.6±0.54) g/kg, pH (7.2±0.03), 有效氮 (45.5±2.8) mg/kg, 有效磷 (17.8±1.2) mg/kg, 有效钾 (67.7±1.1) mg/kg。

1.2 试验材料

将长势一致的‘嘎啦’分为 3 组, 每组 8 棵树, K_0 、 K_1 和 K_2 于花后 70 d 向每颗植株分别穴施氯化

收稿日期: 2019-10-10

基金项目: 陕西省科学技术研究发展计划项目 (2011NXC01-19);
陕西省教育厅科研计划项目 (21JK0999); 杨凌职业技术学院自然科学基金项目 (316/0300106)

作者简介: 张雯 (1989-), 女, 讲师, 博士, 从事果树生理生态研究。

钾(分别折合 K_0 、 K_1 和 K_2 氧化钾施肥量为 0、120、240 g/株)。果实样品分别于花后 84、98、112、126 d 的晴天早上采集,选取果肉部分迅速放入液氮,随后置于冰箱 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 保存。

1.3 果实生长指标测定

测定内容包含单果重、单株产量、可溶性固形物含量和可滴定酸含量。单果重以花后 126 d 的果实计算。可溶性固形物含量和可滴定酸含量分别用手持糖度计(PAL-1, Atago, Japan)和酸度计(GMK-855, G-won, Korea)进行测定。指标测定均有 3 次技术重复和生物学重复。

1.4 可溶性糖含量测定

果糖、蔗糖、山梨醇和葡萄糖含量测定所需的标准品购于 Sigma-Aldrich。样品提取方式如下:1 g 样品加入 3 mL 80%(v/v) 中在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下水浴 30 min,混合液离心后收集上清液,待测。可溶性糖含量利用高效液相色谱法^[7]测定。可溶性糖含量测定均为 2 次技术重复和 3 次生物学重复。

1.5 糖代谢相关酶的活性测定

山梨醇脱氢酶(SDH, EC 1.1.1.14)采用 Park 等^[8]方法。0.5 g 样品置于 2 mL 提取液中。提取液包括:200 mmol/L 磷酸钾缓冲液(pH 7.8)、1 mmol/L EDTA、10 mmol/L 醋酸钠、1 mmol/L 巯基乙醇(DTT)、0.15%(v/v) 曲拉通 X-100、1%(w/v) BSA 和 2%(w/v) PVPP。提取液在 13 000 $\times g$ 和 $4\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下离心 15 min。1 mL 上清液经 Sephadex G25 PD-10 柱(GE Healthcare Instructions, Buckinghamshire, UK)洗脱。洗脱液为 125 mmol/L Tris-HCl(pH 9.6)。SDH 活性于 340 nm 波长处测定。

蔗糖酸性转化酶(AI, EC 3.2.1.26)、蔗糖中性转化酶(NI, EC 3.2.1.26)、蔗糖合成酶(SS, EC 2.4.1.13)、山梨醇氧化酶(SOX, EC 1.5.3.1)和磷酸蔗糖合酶(SPS, EC 2.4.1.14)活性测定的提取方式采用参考文献[9-10]方法。AI 活性测定反应液为

80 mmol/L 醋酸/醋酸钠缓冲液(pH 4.5)、100 mmol/L 蔗糖合酶液;NI 转化酶活性测定反应液为 80 mmol/L 乙酸/磷化钾缓冲液(pH 7.5)、100 mmol/L 蔗糖合酶液;SS 活性测定反应液为 80 mmol/L MES(pH 5.5)、100 mmol/L 蔗糖合酶液、5 mmol/L UDP 合酶提取液;SOX 活性测定反应液为:柠檬酸/柠檬酸三钠缓冲液(pH 4.0)、200 mmol/L 山梨醇合酶液。以上反应液在 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下水浴 30 min 后,加入 3,5-二硝基水杨酸煮沸 5 min,于 540 nm 波长下测定。SPS 活性测定反应液:50 mmol/L HEPES-NaOH(pH 7.5)、15 mmol/L MgCl_2 、1 mmol/L EDTA、16 mmol/L UDPG、4 mmol/L F6P 和 14 mmol/L G6P。反应液置于 $37\text{ }^\circ\text{C}$ 水浴锅中 30 min,于 480 nm 波长处测定。以上所有酶活性测定均有 3 次技术重复和 3 次生物学重复。空白组为失活酶液。

1.6 数据分析

采用 SAS 软件进行数据计算与分析,分析方法为 Duncan's New Multiple Range Test($P<0.05$)。

2 结果与分析

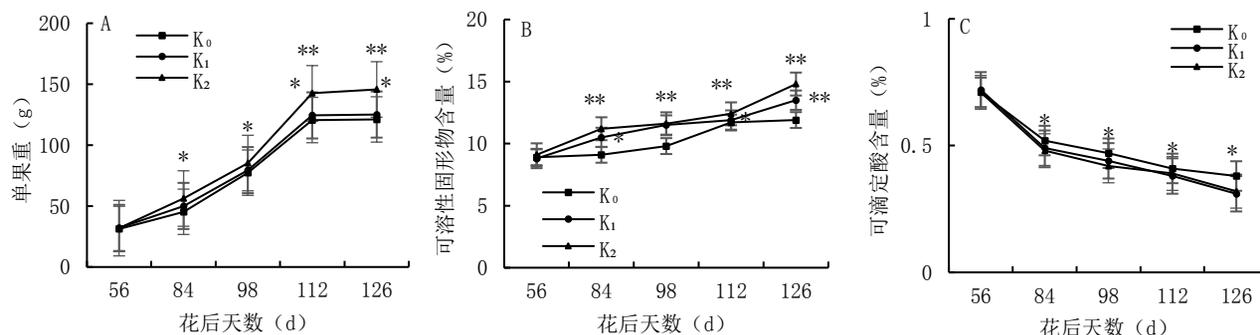
2.1 不同水平钾处理对果实品质与产量的影响

由表 1 可知, K_2 糖酸比显著高于其他两个处理, K_1 糖酸比显著高于 K_0 。在果实单果重、可溶性固形物和可滴定酸含量方面(图 1), K_1 和 K_2 单果重在花后 126 d 时均显著高于 K_0 ,其中 K_2 从花后 84~126 d 果实单果重均显著高于 K_0 。 K_1 和 K_2

表 1 不同水平钾处理对花后 126 d 糖酸比的影响(均值 \pm S.E.)

处理	糖酸比
K_0	8.59 \pm 0.23c
K_1	11.10 \pm 0.18b
K_2	15.04 \pm 0.31a

注:不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)



注:“*”表示差异显著($P<0.05$),“**”表示差异极显著($P<0.01$),下同

图 1 不同水平钾处理对生长发育期果实单果重、可溶性固形物和可滴定酸含量的影响

果实可溶性固形物含量均从花后 84 d 开始显著高于 K_0 , 且随着钾水平的增加而增加。 K_2 果实可滴定酸含量显著低于 K_0 , 而 K_1 可滴定酸含量与 K_0 相比变化不大。可见, 钾素对糖酸比、单果重和可溶性固形物含量有明显促进作用, 对可滴定酸含量有明显抑制作用。

2.2 不同水平钾处理对果实糖代谢产物的影响

如图 2A 和图 2D 所示, 果糖和蔗糖含量均随果实的生长发育而呈现逐渐增高的趋势, 且 K_1 和

K_2 从花后 84 d 到 126 d 均显著高于 K_0 。图 2B 中, K_1 和 K_2 山梨醇含量从花后 84~112 d 均显著高于 K_0 。但是, 在花后 126 d 时仅 K_1 山梨醇含量高于 K_0 , K_2 与 K_0 差异并不显著。图 2C 中, 果实内葡萄糖含量花后 84~126 d 时仅 K_2 高于 K_0 , K_1 与 K_0 差异不显著。由此可知, 不同水平钾处理对果实内果糖、山梨醇、蔗糖和葡萄糖含量均有影响, 且高浓度钾素调节作用更明显。

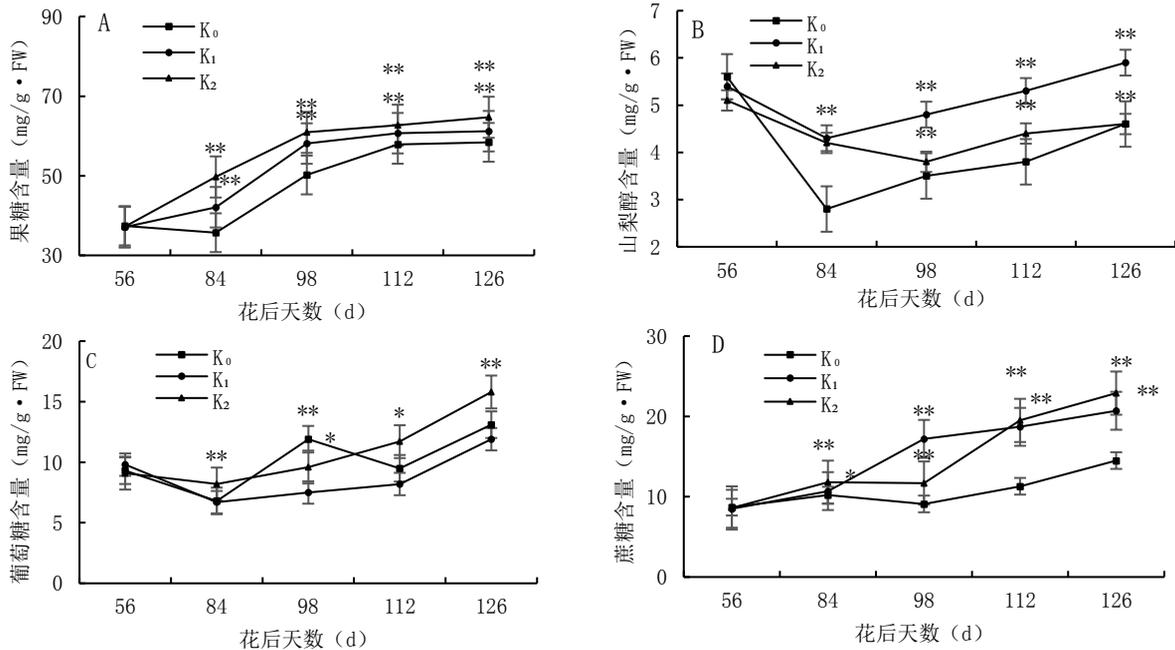


图 2 不同水平钾处理对生长发育期果实可溶性糖含量的影响

2.3 不同水平钾处理对果实糖代谢相关酶的影响

如图 3A 所示, K_1 山梨醇脱氢酶(SDH)活性从花后 98 d 开始显著高于 K_0 , K_2 高于 K_1 , 从花后 84 d 开始 SDH 活性显著高于 K_0 。在图 3B 中, K_1 和 K_2 酸性转化酶(AI)活性均从花后 84 d 开始显著高于 K_0 。如图 3C 所示, K_1 和 K_2 在花后 98 d 前山梨醇氧化酶(SOX)活性显著高于 K_0 , 而花后 112 d 后 K_2 处理与 K_0 差异不显著。由图 3D 可以看出, K_1 和 K_2 处理中性转化酶(NI)活性在花后 84 d 时显著高于对照, 而后 K_1 处理和 K_2 处理分别在花后 112 d 和 98 d 高于 K_0 。如图 3E 所示, K_2 处理中 SS 活性从花后 84~126 d 均极显著高于 K_0 。 K_1 处理中蔗糖合成酶(SS)活性从花后 84~98 d 显著高于 K_0 , 但花后 112~126 d, K_1 与 K_0 之间差异不显著。如图 3F 所示, K_1 蔗糖磷酸合酶(SPS)活性仅在花后 84 d 高于 K_0 , 而 K_2 从花后 84~112 d 均高于 K_0 。综上可知, 不同水平钾处理对果实内 SDH 活性、AI、SOX、NI、SS、SPS 活性均有显著影响, 且高浓度钾素调节作用更明显。

3 讨论

钾元素对果实品质的提升有非常重要的作用^[11-13]。本研究中, 不同水平钾处理对果实单果重、糖酸比、可溶性固形物含量和可滴定酸含量均有显著影响, 这与董民等^[14]、孙婷婷等^[15]和 Lin 等^[16]的研究结果一致。其中, 可溶性固形物含量是决定果实感官品质的重要指标之一^[17-18]。本文生长发育期的苹果果实与番木瓜^[19-20]、香蕉^[21-22]的可溶性固形物含量动态变化趋势一致, 呈现出上升的趋势, 且随着施钾水平的增加而增加。从花后 84~126 d, 在三个处理中 K_2 对果实可溶性固形物含量促进作用最大。也就是说, K_2 对果实糖积累和果实品质提升的作用最显著。

为了进一步探究不同水平钾处理对糖积累的作用机理, 本文对果实糖代谢物质含量及其代谢相关酶活性进行了分析。在苹果果实发育过程中, 果糖、蔗糖、葡萄糖和山梨醇是糖代谢的主要

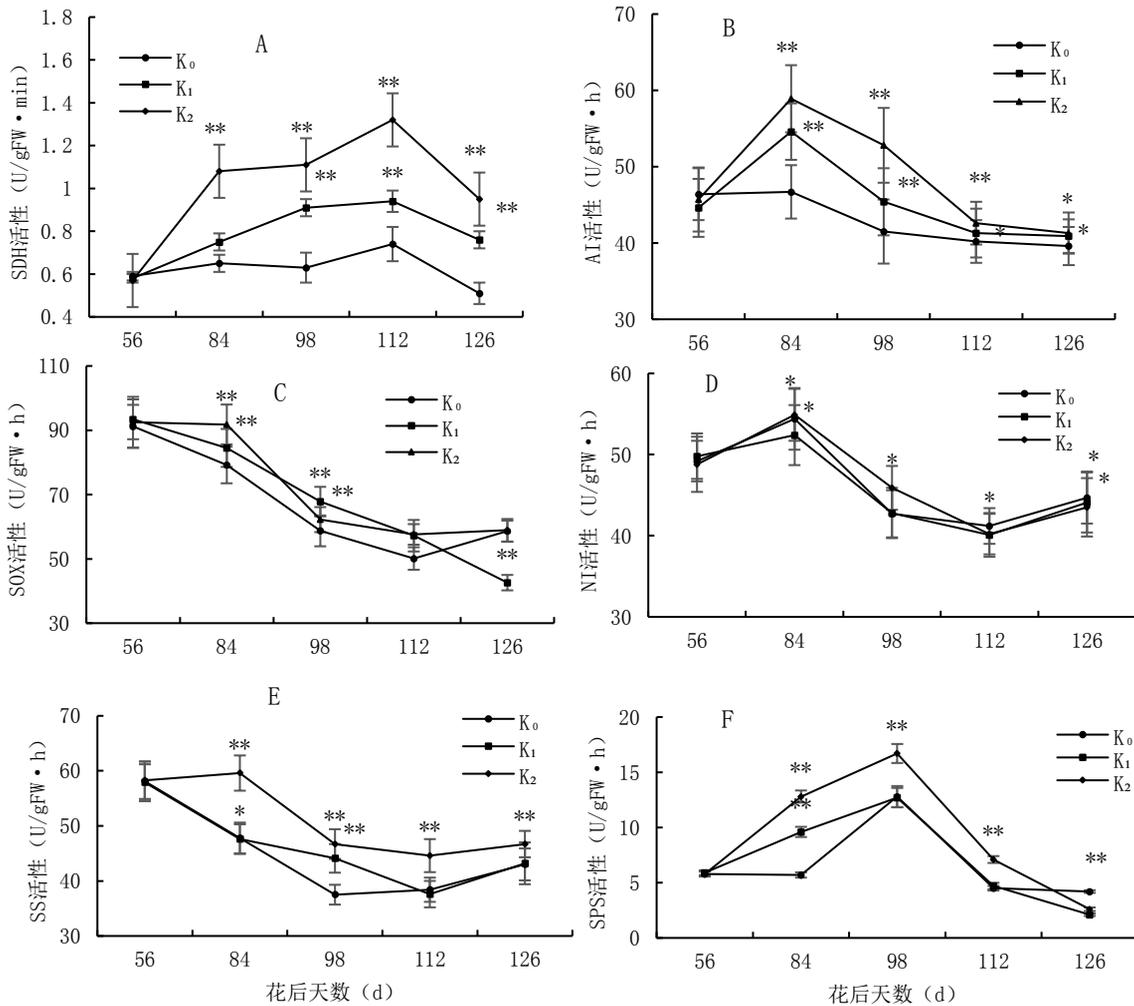


图3 不同水平钾处理对生长发育期果实糖代谢相关酶活性的影响

物质^[15]。与 K_0 相比, K_1 和 K_2 从花后84 d开始对果实内果糖、山梨醇和蔗糖含量均有显著调节作用。但是,在葡萄糖含量方面, K_2 葡萄糖含量显著高于 K_0 ,而 K_1 葡萄糖含量与 K_0 相比影响并不显著。这说明钾离子浓度越高,对果实内果糖、蔗糖、葡萄糖和山梨醇含量影响越显著。魏树伟等^[23]在梨果实中也发现了相似的结果,硫酸钾处理梨果实后果糖、葡萄糖和蔗糖含量显著最高。

由于苹果果实内果糖含量对果实口感影响最明显,因此本文对钾肥促进果糖积累因素做了进一步分析。果实内果糖积累与SDH、SS、AI活性紧密相关。不同水平钾处理对果糖含量均有明显影响,其中 K_2 影响最显著。 K_2 的SDH、SS和AI活性从花后84~126 d均显著增加,而 K_1 仅对SDH活性和AI活性有显著作用。由此推测,钾元素可通过调节SDH、SS、AI活性进而影响果实果糖积累,从而提升了果实品质。Cera^[24]认为钾离子可直接作用多种蛋白酶的结构,进而对酶活性产生影响。黄莹等^[25]发现钾离子会影响植物对其他元素

的吸收利用。总之,钾离子调节SDH、SS、AI活性的机理还有待进一步从mRNA水平或蛋白水平进行研究。此外,施钾素处理后果实内糖代谢相关酶活性从花后84 d均开始出现显著差异,说明施钾素时间应早于花后84 d,但最佳施钾肥时间仍有待进一步探究。可见,钾浓度越高越利于果实糖积累。但是,生物组织存在钾积累阈值^[26],钾元素使用过量易造成资源浪费,因而施钾肥量仍需进一步优化。

4 结 论

钾元素可通过调节SDH、SS、AI活性影响果糖积累,进而对果实糖积累起到促进作用。而且,钾浓度在一定范围内,浓度越高促进糖积累作用越明显,有利于增强果实风味、提高果实品质。此外,钾元素施用应早于花后84 d进行。

参考文献:

- [1] 赵佐平,高义民,刘 芬,等.化肥有机肥配施对苹果叶片养分、品质及产量的影响[J].园艺学报,2013,40(11): 2229-2236.

- [6] 唐未兵,傅元海,王展祥.技术创新、技术引进与经济增长方式转变[J].经济研究,2014,49(7):31-43.
- [7] 周端明.技术进步、技术效率与中国农业生产率增长—基于DEA的实证分析[J].数量经济技术经济研究,2009(12):70-82.
- [8] 孙秋霞,高齐圣.科技进步对农业经济增长贡献率的政策差异[J].商业研究,2010(10):145-149.
- [9] 刘玉铭,刘伟.土地制度、科技进步与农业增长—以1952-2005年黑龙江垦区农业生产为例[J].经济科学,2007(2):52-58.
- [10] David T C, Elhanan H. International R&D spillovers[J]. European Economic Review, 1995, 39(5): 39.
- [11] Shenggen F. Research Investment, Input Quality and the Economic Returns to Chinese Agricultural Research[R]. Working Paper. Washington D.C: International Food Policy Research Institute, 1996.
- [12] 林春艳,孔凡超.技术创新、模仿创新及技术引进与产业结构转型升级—基于动态空间Durbin模型的研究[J].宏观经济研究,2016(5):106-118.
- [13] 黄苹.自主创新、技术模仿与地区经济增长研究[J].软科学,2008(8):87-90.
- [14] 徐晓红,王洪丽,刘文明,等.吉林省基层农业技术推广体系调查与改革思路[J].东北农业科学,2016,41(5):102-106.

(责任编辑:王丝语)

(上接第101页)

- [2] 薛占奎,陈军,洪一前,等.不同垄作覆膜方式及氮、钾肥料配施对马铃薯农艺性状及产量的影响[J].东北农业科学,2018,43(1):13-16.
- [3] 牟忠生,吴春胜,李楠.钾肥对大豆生理特性及其产量和品质的影响[J].东北农业科学,2011,36(3):30-33.
- [4] Ahmad H, Sajid M, Ullah R, et al. Does optimization of potassium for yield and quality increment of strawberry chandler[J]. American Journal of Experimental Agriculture, 2014(4): 1526-1535.
- [5] LesteR G E, Mon J L, Makus J D. Supplement foliar potassium nutrition on postharvest fruit quality: Melon case study[J]. Plant and Soil, 2006, 335: 117-131.
- [6] Nieves-cordones M, Aleman F, Martiez V, et al. K⁺ uptake in plant roots: The system involved their regulation and parallels in other organisms[J]. Journal of Plant Physiology, 2014, 171: 688-695.
- [7] Suarez M H, Rodriguez E R, Romero C D. Sugars, organic acids and total phenols in varieties of chestnut fruits from Tenerife[J]. Food and Nutrition Sciences, 2012, 3(6): 705-715.
- [8] Prak S W, Song K J, Kim M Y, et al. Molecular cloning and characterization of four cDNAs encoding the isoforms of NAD-dependent sorbitol dehydrogenase from the Fuji apple[J]. Plant Science, 2002, 162: 513-519.
- [9] Keller F, Ludlow M M. Carbohydrate metabolism in drought-stressed leaves of pigeonpea[J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 265: 1351-1359.
- [10] Zhou R, Quebedeaux B. Changes in photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature apple leaves in response to whole plant source-sink manipulation[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2003, 128: 113-119.
- [11] Kanai S, Ohkura K, Adu-gyamfi J J, et al. Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 2917-2928.
- [12] 马小川,卢晓鹏,张子木,等.湖南省不同纬度温州蜜柑园土壤和叶片营养及果实品质分析[J].果树学报,2018,35(4):423-432.
- [13] 黄丽萍,张倩茹,尹蓉,等.矿质营养元素与果树生长发育的关系[J].湖北农业科学,2017,56(4):601-602.
- [14] 董民,张顶武,杜相革.钾钙营养与有机桃品质及褐腐病的关系及其调控研究[J].安徽农业科学,2019,47(1):137-140.
- [15] 孙婷婷,刘爱华,张静文,等.石榴园土壤养分与果实品质的多元分析[J].河南农业大学学报,2017,51(3):318-323.
- [16] Lin D, Huang D F, Wang S P. Effects of potassium levels on fruit quality of muskmelon in soilless medium culture[J]. Scientia Horticulturae (Amsterdam), 2004, 102: 53-60.
- [17] Etienne A, Genard M, Lobit P, et al. What controls fleshy fruit acidity? A review of malate and citrate accumulation in fruit cell[J]. J Expt Bot, 2013, 64: 1451-1469.
- [18] 王淑珍,周历萍,裘劫人.草莓新品种红玉果实品质测定与评价[J].浙江农业科学,2019,60(7):1223-1225.
- [19] Ravishankar H, Karunkaran G, Hazarika S. Nutrient Availability and Biochemical Properties in Soil as Influenced by Organic Farming of Papaya Under Coorg Region of Karnataka[J]. Acta Horticulturae, 2010(851): 419-424.
- [20] 黄靖怡,谢靖娴,柯德森.化学分析法研究成熟方式对番木瓜营养成分的影响[J].广州化工,2019,47(14):118-120.
- [21] Isayenkov S, Isner J C, Maathuis F J. Vacuolar ion channels: Roles in plant nutrition and signalling[J]. FEBS Letters, 2010, 584: 1982-1988.
- [22] 陈丽花,郝德兰,夏彬,等.香蕉催熟过程中生理生化指标变化分析及其品质评价模型的建立[J].现代食品科技,2018,34(10):153-161.
- [23] 魏树伟,王少敏,董肖昌,等.不同类型钾肥对‘新梨7号’果实风味品质的影响[J].果树学报,2018,30(10):101-108.
- [24] Cera E D. A Structural perspective on enzymes activated by monovalent cations[J]. Journal of Biological Chemistry, 2006, 281: 1305-1308.
- [25] 黄莹,周文灵,陈迪文,等.钾镁水平对甘蔗主要矿质营养吸收和分配的影响[J].南方农业学报,2019,50(8):1695-1700.
- [26] Leigh R A. Potassium homeostasis and membrane transport[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2001, 164: 193-198.

(责任编辑:王丝语)