

# 适量稳定供钾促进苹果矮化砧 M9T337 幼苗生长和氮素吸收利用

徐新翔, 侯昕, 贾志航, 王芬, 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:** 【目的】钾在氮代谢中发挥重要作用, 通过同位素示踪技术, 研究供钾水平和稳定性对苹果矮化砧 M9T337 幼苗生长及氮素吸收利用的影响, 以深化理解钾素水平对苹果氮素吸收利用的影响机制, 为苹果生产上科学施钾提供理论依据。【方法】以苹果矮化砧 M9T337 幼苗为试验材料进行砂培试验, 总处理周期为 60 天。以 Hoagland 营养液为基础, 设置 5 个供钾处理, 分别为持续低钾 (K 0.5 mmol/L, K1)、1~30 天低钾 (0.5 mmol/L) 和 31~60 天高钾 (12 mmol/L, K2)、适量稳定供钾 (6 mmol/L, K3)、1~30 天高钾 (12 mmol/L) 和 31~60 天低钾 (0.5 mmol/L, K4)、持续高钾 (12 mmol/L, K5)。每 3 天更换一次营养液, 每次在营养液中加入 0.01 g  $\text{Ca}^{15}\text{NO}_3)_2$ , 共加入 0.2 g。于处理后第 31 天和第 60 天取样, 测定幼苗生长、根系性状以及氮素吸收利用分配状况。【结果】供试苹果砧木幼苗处理第 60 天, 以适量稳定供钾处理 K3 的生物量最大, 根系总长、总表面积最大, 根系活力也显著高于其他处理。31~60 天, K2 处理地上部干重增幅最大 (174.8%), K4 处理根系干重增幅最大 (176.3%), 幼苗总生物量、根系长度、根系总表面积增量最大的处理为 K3 (依次为 12.99 g/株、1059 cm/株和 1113  $\text{cm}^2$ /株)。第 31 天和第 60 天两次测定结果显示, 幼苗根部  $\text{NO}_3^-$  吸收速率均以 K3 处理最大, 分别为 29.63 和 36.19  $\text{pmol}/(\text{cm}^2\cdot\text{s})$ ; K1、K4 处理幼苗根部  $\text{NO}_3^-$  离子流在第 31 天时为内流, 在第 60 天时变为外排。整个处理期内, 硝酸还原酶 (NR) 活性均以 K3 处理最高; 处理 41~60 天, K2 处理幼苗 NR 活性显著升高, 而 K4 处理则显著降低。 $^{15}\text{N}$  示踪结果表明, K3 处理下苹果砧木幼苗对氮素的吸收能力最强, 植株总吸氮量、 $^{15}\text{N}$  利用率和叶片  $^{15}\text{N}$  分配率均显著高于其他处理; 处理第 60 天  $^{15}\text{N}$  吸收量表现为  $\text{K3} > \text{K5} > \text{K2} > \text{K4} > \text{K1}$ 。【结论】持续的低钾、高钾以及变换性的高低钾处理会抑制苹果幼苗根系生长以及氮素向地上部运移, 不利于氮素的吸收利用。而持续适宜稳定地供钾可以提高根系活力和硝酸还原酶活性, 保持根系较高的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率, 同时促进氮素由根系向叶片的运移, 实现对氮素的高效吸收利用, 从而促进苹果砧木幼苗的生长。

**关键词:** 苹果矮化砧木; 钾水平; 变换浓度; 氮素; 吸收

## Continuous and constant supply of potassium in suitable level stimulates the growth and absorption and utilization of nitrogen in M9T337 dwarf rootstocks seedlings

XU Xin-xiang, HOU Xin, JIA Zhi-hang, WANG Fen, GE Shun-feng\*, JIANG Yuan-mao\*

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

**Abstract:** 【Objectives】Potassium plays an important role in nitrogen metabolism. The growth, nitrogen absorption and utilization of apple were studied under different K supply conditions, which would help further understanding the influencing mechanism of potassium nutrition on nitrogen metabolism and providing support for reasonable K fertilization in apple production. 【Methods】Sand culture method was used, and M9T337

收稿日期: 2019-05-06 接受日期: 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资金项目 (CARS-27); 山东省泰山学者工程专项经费。

联系方式: 徐新翔 E-mail: 291045435@qq.com

\* 通信作者 葛顺峰 E-mail: geshunfeng210@126.com; 姜远茂 E-mail: ymjiang@sdau.edu.cn

dwarf rootstocks seedlings were used as materials and the culture lasted 60 days. At the base of Hoagland solution, K was supplied in five ways: deficient (0.5 mmol/L, K1) in 1–60 days, deficient (0.5 mmol/L) in 1–30 days and excess (12 mmol/L) in 31–60 days (K2), appropriate (6 mmol/L) in 1–60 days (K3), excess (12 mmol/L) in 1–30 days and deficient (0.5 mmol/L) in 31–60 days (K4), excess (12 mmol/L) in 1–60 days (K5). The nutrition solution was replaced every other three days, and 0.01 g of  $\text{Ca}^{15}\text{NO}_3)_2$  was added into each pot with the replacement of solution and 0.2 g was added in total. At the 31st day and 60th day of treatment, seedling samples were collected for the measurement of growth, root traits, N content, root  $\text{NO}_3^-$  flux and seedling nitrate reductase (NR) activity. **【 Result 】** At the 60th day after treatment, K3 obtained the highest plant dry matter, the largest total root length and surface area, and significantly higher root activity. From 31 days to 60 days, the greatest increase of above-ground dry weight was in K2 treatment (174.8%), the largest increase of root dry weight was in K4 treatment (176.3%) and the greatest increase in total biomass, root length and root surface area were in K3 (12.99 g/plant, 1059 cm/plant and 1113  $\text{cm}^2$ /plant, respectively). In both the measurements at 31 days and 60 days, the highest root absorption rates of  $\text{NO}_3^-$  were all in K3 treatment [29.63 and 36.19  $\text{pmol}/(\text{cm}^2\cdot\text{s})$ , respectively]. In treatments K1 and K4, the  $\text{NO}_3^-$  ion flow in root was inward from day 1 to day 30 and became outward from day 31 to day 60. During the whole treatment period, K3 treatment had the highest NR activity; during 41–60 days, the NR activity increased significantly in K2 treatment but decreased significantly in K4. The results of  $^{15}\text{N}$  tracer showed that the N absorption ability of seedlings under K3 treatment was the highest, in which the seedling total N accumulation,  $^{15}\text{N}$  utilization rate and  $^{15}\text{N}$  allocation rate in leaf were all significantly higher than those in other treatments. At the 60th day after treatment, the total  $^{15}\text{N}$  absorption was in order of  $\text{K3}>\text{K5}>\text{K2}>\text{K4}>\text{K1}$ . **【 Conclusions 】** Deficient, excess or varied K supplement all impede root growth and nitrogen movement to shoot in apple seedlings, and are not conducive to nitrogen uptake and utilization. Constant and appropriate K supply will improve root activity and nitrate reductase activity, maintain a high  $\text{NO}_3^-$  uptake rate of root system, and promote the upward transport of nitrogen. So the constant and suitable K supply should be considered through fertilization for the healthy and efficient growth of apple rootstock seedlings in practical K management.

**Key words:** apple; potassium level; concentration variation; nitrogen; absorption

钾素是果树生长发育必需的营养元素之一, 在提高酶活性、调节气孔的开闭、维持光合作用、促进碳水化合物转化和运输以及提高果实产量和品质方面具有重要作用<sup>[1-3]</sup>。前人研究表明, 适量供钾可以促进植株根系生长, 增强根系活力<sup>[4]</sup>, 还能通过调节气孔开闭、提高叶绿素含量来改善植株叶片的光合性能<sup>[5]</sup>。张志勇等<sup>[6]</sup>研究发现, 缺钾显著降低棉花的根重、根尖数、总根长、总吸收面积和根系活力, 而齐红岩等<sup>[7]</sup>研究发现过量施钾会抑制西红柿对 Ca、Mg 等元素的吸收, 进而影响植株的生长。可见, 不足和过量的钾素供应都会对植株的生长产生不利影响。

氮素是苹果必需矿质元素中的核心元素, 对果树的营养生长、物质代谢、果实产量形成和品质提高都具有重要作用<sup>[8-9]</sup>。近年来, 苹果生产上氮肥利用率偏低, 同时也造成土壤酸化、水体富营养化等一系列环境问题<sup>[10]</sup>, 不仅是由于氮肥施用过量, 与钾

肥的不合理施用也显著相关。这些问题的存在不仅导致农业生产成本的增加, 同时也造成大量农业生产资源的浪费。因此, 提高氮素利用效率、降低肥料投入已成为今后研究的重点方向之一<sup>[11]</sup>。

前人研究表明, 施钾可以促进植株对氮素的吸收利用。如 Hu 等<sup>[12]</sup>在棉花上研究发现施钾会促进根系对  $\text{NO}_3^-$  的吸收以及向地上部的运输; 汪顺义等<sup>[13]</sup>在甘薯上研究发现适宜的钾素供应可以通过促进根系生长、增强根系活力和氮代谢酶活性来提高氮素吸收量及氮素利用效率。钾与氮代谢之间存在着密切的关系, 因此保证苹果关键物候期钾素的稳定供应既是保障高产苹果钾素需求的核心, 又是提高作物氮素利用率、减少化肥使用的关键。前人的研究大多集中在供钾水平对生长、产量和品质等方面<sup>[14-15]</sup>, 而关于钾素水平及供钾稳定性对苹果根系及氮素吸收的研究较少, 苹果植株在不同钾素供应条件下的生长以及对氮素吸收响应的生理机制尚不明确。因

此, 本试验以一年生苹果矮化砧 M9T337 幼苗为试验材料, 设置不同的钾素浓度变换方式, 采用非损伤微测和<sup>15</sup>N 同位素标记技术, 分析比较苹果幼苗在不同钾素供应水平及钾素稳定与非稳定供应方式下, 植株生长、根系活力及氮素吸收利用和分配的生理差异, 以期丰富苹果钾素需求理论, 为苹果生产上氮素利用率的提高及揭示钾素的稳定供应作用机理提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料与 设计

试验于 2018 年在山东农业大学园艺试验站进行, 试验材料为苹果 M9T337 矮化砧木幼苗。采用砂培方式, 基质为洗净的石英砂, 当幼苗长至 10 片左右真叶时选取生长均匀一致的幼苗移栽至花盆中, 每盆 1 株, 每个处理 35 次重复, 共 175 盆。移栽后缓苗一周, 缓苗期间浇灌去离子水, 然后用 1/2 浓度霍格兰营养液浇灌 1 周, 之后每 3 天浇一次正常浓度的霍格兰营养液。

山东农业大学苹果养分管理课题组前期试验发现, 6 mmol/L K<sup>+</sup>浓度下苹果幼苗长势最好<sup>[16]</sup>, 因此本试验适宜供钾浓度设为 6 mmol/L。于 5 月 5 日正式开始处理, 生长时间为 60 天。在霍格兰营养液中其他元素含量保持不变的前提下, 设置 5 个供钾处理: 1) 营养液 K<sup>+</sup>浓度保持 0.5 mmol/L (持续低钾, K1); 2) 前 30 天营养液 K<sup>+</sup>浓度为 0.5 mmol/L, 后 30 天为 12 mmol/L (先低后高, K2); 3) 营养液 K<sup>+</sup>浓度一直为 6 mmol/L (适量稳定供钾, K3); 4) 前 30 天营养液 K<sup>+</sup>浓度为 12 mmol/L, 后 30 天为 0.5 mmol/L (先高后低, K4); 5) 营养液 K<sup>+</sup>浓度保持在 12 mmol/L (持续高钾, K5)。每次浇营养液前都浇透去离子水以洗净之前的钾离子残留, 每隔 3 天浇一次营养液, 每次浇灌营养液时每盆幼苗加入 0.01 g Ca(<sup>15</sup>NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 共 20 次, 施入 0.2 g 用于<sup>15</sup>N 标记。分别于处理第 10、20、30、40、50、60 天取样进行硝酸还原酶活性测定, 于处理后第 31 天 (即改变浓度后第 1 天) 和第 60 天 (即改变浓度后 30 天) 取样进行各项目测定。

### 1.2 样品采集与测定

1.2.1 植株解析样品测定 将苹果幼苗整株解析为根、茎、叶三部分, 105℃ 杀青 30 min 后, 80℃ 烘至恒重, 用千分之一电子天平称量各器官的干物质重, 并计算根冠比。随后用不锈钢磨样机粉碎后过 0.25 mm 筛, 混匀后装袋备用。植株<sup>15</sup>N 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。

1.2.2 根系形态及根系活力的测定 每处理选取 3 株幼苗, 用去离子水将根部清洗后, 在水中展开, 平铺于透明塑料板上, 用专业版 Win RHIZO (2007 版) 根系分析软件进行根总表面积、根尖数、根系总长度和总体积扫描分析; 采用氯化三苯基四氮唑 (TTC) 法测定根系活力<sup>[17]</sup>, 用四氮唑的还原强度 [μg/(g·h)] 表示根系活力。

1.2.3 硝酸还原酶活力测定 根系硝酸还原酶 (NR) 活性参照李合生<sup>[18]</sup>的方法测定。

1.2.4 植株根系 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>内流速率测定 采用非损伤微测技术测定不同处理下苹果幼苗根系 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>的吸收速率, 测定方法参照彭玲等<sup>[19]</sup>的方法。将幼苗根系用超纯水冲洗干净, 用滤纸条将距离根尖 1~2 cm 的吸收根固定在塑料皿中, 用小玻璃块固定住滤纸条, 加入测试液 [0.25 mmol/L KNO<sub>3</sub>、0.625 mmol/L KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>、0.5 mmol/L MgSO<sub>4</sub>、0.25 mmol/L Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>、pH 6.0] 直至没过吸收根, 静置 10 min 后开始测试。经测定, 不同处理幼苗均在距离根尖 8 mm 左右的根毛密集区 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>离子流速最大, 故在此处进行测定, 每个样品稳定测定 10 min, 每个处理选取 3 个长势较一致的样品, 每个样品重复测定 3 次。测试完成后, 采用旭月公司提供的数据分析软件 Mageflux 进行分析, 流速值为正值说明离子外流, 负值说明离子内流。

### 1.3 计算公式及数据处理

Ndff (植株器官从肥料中吸收分配到的<sup>15</sup>N 量对该器官全氮量的贡献率, %) = (样品中<sup>15</sup>N 丰度 - <sup>15</sup>N 自然丰度)/(肥料中<sup>15</sup>N 丰度 - <sup>15</sup>N 自然丰度) × 100, <sup>15</sup>N 自然丰度是指<sup>15</sup>N 在所有天然氮同位素中所占的比例, 数值较为稳定, 为 0.3663。

器官全氮量 (g) = 器官生物量 (g) × 氮含量 (%);

器官<sup>15</sup>N 吸收量 (g) = Ndff × 器官全氮量 (g);

<sup>15</sup>N 利用率 = [Ndff × 器官全氮量 (g)] / 施<sup>15</sup>N 量 (g) × 100%。

采用 Microsoft Excel 2007 软件对数据进行处理和绘图, 采用 SPSS 19.0 统计分析软件对数据进行差异显著性检验 (LSD 法, α = 0.05)。

## 2 结果与分析

### 2.1 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗生长的影响

表 1 表明, K<sup>+</sup>浓度变换 1 天后 (即处理 31 天

表 1 不同供钾处理苹果矮化砧 M9T337 幼苗地上部干重、根系干重及根冠比  
Table 1 The dry weight and root/shoot ratio of M9T337 dwarf rootstocks seedlings under different potassium supplying treatments

处理 Treatment	31 d			60 d		
	地上部 Shoot (g/plant, DW)	根部 Root (g/plant, DW)	根冠比 Root/shoot ratio	地上部 Shoot (g/plant, DW)	根部 Root (g/plant, DW)	根冠比 Root/shoot ratio
K1	4.65 ± 0.28 c	1.99 ± 0.19 b	0.43 ± 0.02 a	10.88 ± 0.88 d	4.18 ± 0.29 c	0.38 ± 0.01 bc
K2	4.72 ± 0.15 c	2.04 ± 0.15 b	0.43 ± 0.01 a	12.97 ± 0.93 b	4.65 ± 0.22 bc	0.36 ± 0.01 c
K3	7.44 ± 0.36 a	2.89 ± 0.26 a	0.39 ± 0.01 b	16.58 ± 0.94 a	6.74 ± 0.68 a	0.41 ± 0.02 ab
K4	5.12 ± 0.21 b	1.86 ± 0.12 b	0.36 ± 0.01 c	11.34 ± 0.52 cd	5.14 ± 0.38 b	0.45 ± 0.03 a
K5	5.17 ± 0.14 b	1.89 ± 0.16 b	0.37 ± 0.01 c	12.36 ± 0.26 bc	4.83 ± 0.16 bc	0.39 ± 0.01 b

注 (Note): K1—持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days; K2—先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days; K3—适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days; K4—先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days; K5—持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days. 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column indicate significant difference among treatments at the 5% level.

后), K3 处理下的苹果幼苗地上部干重最大, 为 7.44 g/plant, 其次为 K5 处理, K1 处理的地上部干重最小。与 K3 处理相比, K1、K2、K4、K5 处理下的根系干重分别降低 31.1%、29.4%、35.6%、34.6%。根冠比以低钾处理 (K1、K2 处理) 最高, 高钾处理 (K5、K4 处理) 较低。K<sup>+</sup>浓度变换 30 天后 (即处理 60 天后), 苹果幼苗总生物量 K3 处理最大, 与 K<sup>+</sup>浓度变换 1 天时相比, 增量为 12.99 g/株, 根系干重也以 K3 处理最大, 分别为 K1、K2、K4、K5 处理根系干重的 1.61、1.45、1.31、1.40 倍; 幼苗根冠比表现为 K4 > K3 > K5 > K1 > K2。随着处理时间的延长, 各处理的生物量增幅也不尽相同。两次取样期间, K1、K2、K3、K4 和 K5 处理下苹果幼苗根系生

物量增幅分别为 110.1%、127.9%、133.2%、176.3%、155.6%, 而苹果幼苗地上部生物量的增幅以 K2 处理最大, K3 处理最小, 分别为 174.8% 和 114.2%。

## 2.2 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗根系形态及根系活力的影响

由表 2 可知, 不同钾素供应条件对苹果矮化砧 M9T337 幼苗的根系长度、总表面积和根系活力影响较大。整个试验处理期间均以 K3 处理下的幼苗根系长度、根系总表面积最大, 根系活力最高。K<sup>+</sup>浓度变换 1 天后, K1 与 K2 处理的根系长度、总表面积无显著差异, 但 K2 处理根系活力较 K1 处理显著升高。K<sup>+</sup>浓度变换 30 天后, K1 处理下幼苗的根系长

表 2 不同供钾处理苹果矮化砧 M9T337 幼苗根系长度、根系总表面积及根系活力  
Table 2 Length, total surface area and activity of M9T337 dwarf rootstocks seedling roots under different potassium treatments

处理 Treatment	31 d			60 d		
	长度 (cm/plant) Length	总表面积 (cm <sup>2</sup> /plant) Total surface area	活力 [μg/(g·h)] Activity	长度 (cm/plant) Length	总表面积 (cm <sup>2</sup> /plant) Total surface area	活力 [μg/(g·h)] Activity
K1	1704.9 ± 36.3 b	628.7 ± 26.1 b	44.5 ± 5.1 d	2280.5 ± 42.1 c	1170.1 ± 32.1 d	52.1 ± 7.1 c
K2	1718.2 ± 45.3 b	634.7 ± 31.2 b	56.5 ± 4.2 c	2428.3 ± 58.6 b	1387.2 ± 45.1 b	76.3 ± 6.2 b
K3	1903.5 ± 51.2 a	705.6 ± 43.8 a	98.3 ± 7.2 a	2962.3 ± 63.2 a	1818.9 ± 43.4 a	112.3 ± 8.6 a
K4	1589.6 ± 39.8 c	501.8 ± 33.7 c	74.2 ± 4.9 b	2478.2 ± 71.1 b	1357.2 ± 36.2 b	58.3 ± 5.9 c
K5	1585.8 ± 49.1 c	512.6 ± 30.2 c	70.3 ± 6.8 b	2323.1 ± 46.7 c	1267.9 ± 39.6 c	72.1 ± 6.5 b

注 (Note): K1—持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days; K2—先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days; K3—适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days; K4—先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days; K5—持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days. 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column indicate significant difference among treatments at the 5% level.



度、根系总表面积及根系活力最低。与  $K^+$  浓度变换 1 天时相比, 根系长度、总表面积增量最大的是 K3 处理, 分别增加 1059 cm/株和 1113 cm<sup>2</sup>/株; 增幅最大的为 K4 处理, 增幅分别为 56.0%、170.5%, 增幅最小的为 K1 处理, 仅为 33.8%、89.3%。说明与高钾处理相比, 低钾处理虽然会在一定时间内促进苹果幼苗根系生长, 但长时间的低钾条件则会显著抑制根系生长, 而持续适宜稳定供钾处理始终最有利于幼苗根系生长。

### 2.3 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗根部 $NO_3^-$ 吸收速率的影响

图 1 中, 向上的柱代表  $NO_3^-$  净流出 (外排), 向下的柱代表净流入 (吸收)。两个测定时期, 稳定适量供钾处理 (K3) 的  $NO_3^-$  吸收量稳定且均显著高于其他处理, 处理 31 和 60 天后根部  $NO_3^-$  流速分别为 29.63 和 36.19 pmol/(cm<sup>2</sup>·s); 持续低钾 (K1) 和先高后低供钾 (K4) 处理在 31 天前根部  $NO_3^-$  为净流入, 即根可以吸收硝态氮, 之后变为净流出, 表明根系失去吸收硝态氮的能力; 先低后高 (K2) 和持续高量供钾 (K5) 处理下,  $NO_3^-$  离子在整个处理期处于净吸收状态, 但吸收速率较 K3 显著降低。说明与适宜稳定的供钾处理相比, 低钾和高钾水平均不利于幼苗根系对  $NO_3^-$  的吸收, 且低钾水平对  $NO_3^-$  离子吸收的抑制效果更为明显。随着胁迫时间的延长, 根系对  $NO_3^-$  的吸收甚至会由吸收变为外排。

### 2.4 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗根系硝酸还原酶 (NR) 活性的影响

如图 2 所示, 整个处理期间, K3 处理下苹果幼

苗叶片和根系的 NR 活性显著高于其他处理, K1 处理 NR 活性最低。K<sup>+</sup> 浓度变换对苹果幼苗叶片和根系 NR 活性影响较大, 整个处理期间, K3 处理下叶片和根系 NR 活性先上升后下降, 分别在处理 40 天和 30 天时达到最大值; K5 处理下幼苗根系 NR 活性持续下降。K<sup>+</sup> 浓度变换 10 天 (处理 40 天) 后, K2 处理下的叶片和根系 NR 活性显著升高, 各处理间叶

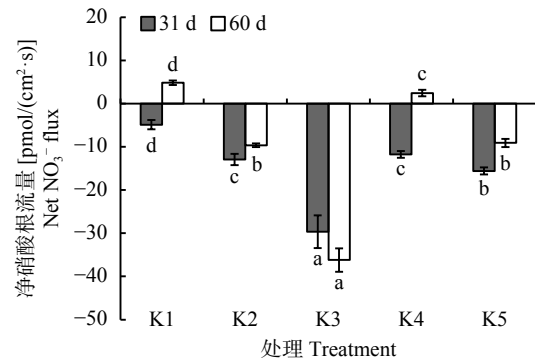


图 1 不同供钾处理第 31 和 60 天苹果矮化砧 M9T337 幼苗根部净  $NO_3^-$  流量

Fig. 1 The root net  $NO_3^-$  flux at the 31 and 60 day after different potassium supplying treatments

[注 (Note): K1—持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days; K2—先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days; K3—适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days; K4—先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days; K5—持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days. 方柱下或上不同字母表示不同处理间在 5% 水平差异显著 Different letters below or above the bars indicate significantly different among different treatments at the 5% level.]

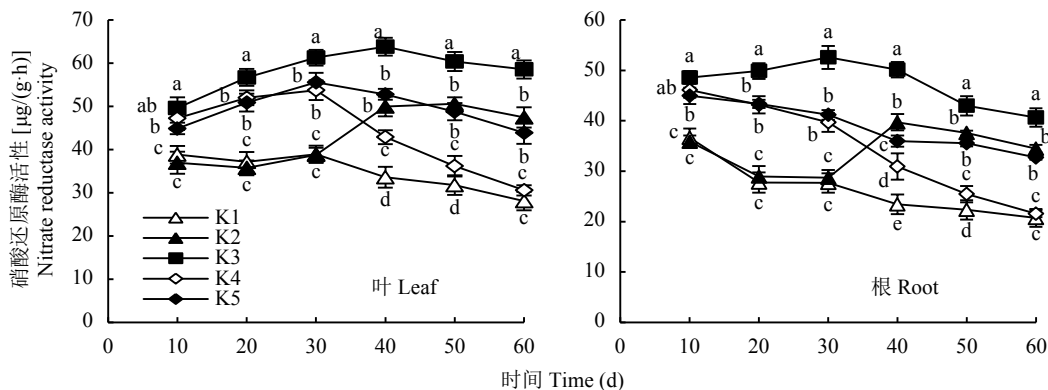


图 2 不同供钾处理苹果矮化砧 M9T337 幼苗叶片和根系硝酸还原酶活性的变化

Fig. 2 Dynamics of nitrate reductase activity with time in leaves and roots of M9T337 dwarf rootstock seedlings under different potassium treatments

[注 (Note): K1—持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days; K2—先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days; K3—适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days; K4—先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days; K5—持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days. 线上或线下不同字母表示处理间在 5% 水平差异显著 Different letters above or under a line indicate significantly different among different treatments at the 5% level.]

片 NR 活性表现为  $K3 > K5 > K2 > K4 > K1$ , 根系 NR 活性表现为  $K3 > K2 > K5 > K4 > K1$ ,  $K^+$ 浓度变换 20 天后,  $K2$  与  $K5$  处理间根系 NR 活性已无显著差异。处理 60 天后, 叶片和根系 NR 活性均表现为  $K3 > K2 > K5 > K4 > K1$ , 与处理第 30 天时相比,  $K2$  处理的 NR 活性升幅最大, 叶片和根系 NR 活性分别升高 22.4% 和 20.1%,  $K4$  处理 NR 活性降幅最大, 叶片和根系分别降低 43.2% 和 45.7%。综上所述, 苹果幼苗根系 NR 活性受生长介质中  $K^+$ 浓度的影响, 一定处理时间内, 适宜稳定供钾处理下 NR 活性最高, 钾素供应过低或过高均会对 NR 活性产生抑制效果, 且低钾对 NR 活性的抑制作用较高钾更为显著。

## 2.5 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗氮素吸收、利用的影响

### 2.5.1 供钾浓度变化对苹果砧木 M9T337 幼苗总吸氮量、 $^{15}N$ 吸收量及 $^{15}N$ 利用率的影响

由表 3 可知, 不同供钾水平和稳定性下, 苹果幼苗总吸氮量、 $^{15}N$  吸收量以及  $^{15}N$  利用率差异显著。 $K^+$ 浓度变换 1 天后,  $K3$  处理下幼苗的总吸氮量、 $^{15}N$  吸收量最大, 分别为 245.90 mg/plant 和 1.83 mg/plant,  $K1$  处理最低, 分别为  $K3$  处理的 63.9% 和 59.0%。幼苗  $^{15}N$  利用率变化趋势与总吸氮量、 $^{15}N$  吸收量相同, 为  $K3 > K5 > K4 > K2 > K1$ 。 $K^+$ 浓度变换 30 d 后,  $K3$  处理下幼苗的总吸氮量、 $^{15}N$  吸收量以及  $^{15}N$  利用率仍显著高于其他处理,  $K2$  处理总吸氮量和  $K5$  处理间无显著差异, 但较  $K1$  处理显著提高

11.8%。 $K4$  处理下幼苗总吸氮量和  $^{15}N$  吸收量分别较  $K5$  处理降低 14.8% 和 14.4%。说明钾素供应过高过低均不利于苹果砧木幼苗对氮素的吸收利用, 且钾素供应不足对幼苗氮素吸收利用的抑制效果更为显著。

### 2.5.2 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗 $^{15}N$ 分配率的影响

由表 4 可以看出, 不同供钾处理下 M9T337 幼苗根、茎、叶中 N 分配率差异显著。在第 31 天,  $K1$ 、 $K2$  处理幼苗吸收的 N 主要分布在根部, 表现为根 > 叶 > 茎;  $K3$ 、 $K4$  和  $K5$  处理幼苗的 N 分配率表现为叶 > 根 > 茎, 以  $K3$  处理在叶片中的分配率最高, 为 51.66%。在处理 60 天时, 各处理均以叶片的  $^{15}N$  分配率最高, 但叶片  $^{15}N$  分配率仍表现出  $K3 > K5 > K2 > K4 > K1$ 。 $K1 \sim K5$  处理的叶片  $^{15}N$  分配率分别较 31 天时升高了 21.7%、36.9%、12.8%、5.1%、17.6%, 由此可见, 钾素供应不足会抑制  $^{15}N$  由根系向叶片的转运, 不同处理间以持续适宜稳定供钾处理最有利于  $^{15}N$  由根系向叶片转移。

## 3 讨论

### 3.1 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗生长的影响

钾对细胞生长至关重要, 细胞生长是植物发育和充分发挥功能的重要过程<sup>[20]</sup>。潘艳花等<sup>[21]</sup>研究发现, 适宜的钾水平有利于西瓜幼苗的生长, 提高幼苗的生长质量, 而低钾和高钾水平会抑制子叶面

表 3 不同供钾处理苹果矮化砧 M9T337 幼苗总氮吸收量、 $^{15}N$  吸收量和  $^{15}N$  利用率

Table 3 The total N absorption,  $^{15}N$  absorption and  $^{15}N$  utilization rate of M9T337 dwarf rootstocks seedlings under different potassium treatments

处理 Treatment	31 d			60 d		
	总吸氮量 Total N absorption (mg/plant)	$^{15}N$ 吸收量 $^{15}N$ absorption (mg/plant)	$^{15}N$ 利用率 $^{15}N$ utilization rate (%)	总吸氮量 Total N absorption (mg/plant)	$^{15}N$ 吸收量 $^{15}N$ absorption (mg/plant)	$^{15}N$ 利用率 $^{15}N$ utilization rate (%)
K1	157.06 ± 9.68 c	1.08 ± 0.04 c	6.36 ± 0.24 c	320.87 ± 11.65 c	2.62 ± 0.13 c	7.71 ± 0.18 d
K2	160.12 ± 7.96 c	1.10 ± 0.03 c	6.48 ± 0.28 c	358.69 ± 19.45 b	3.07 ± 0.12 b	9.02 ± 0.58 b
K3	245.90 ± 6.42 a	1.83 ± 0.12 a	10.76 ± 0.71 a	481.53 ± 23.21 a	3.88 ± 0.18 a	11.43 ± 0.53 a
K4	185.13 ± 13.74 b	1.30 ± 0.04 b	8.22 ± 0.43 b	316.25 ± 18.54 c	2.74 ± 0.16 c	8.06 ± 0.54 c
K5	186.18 ± 8.13 b	1.39 ± 0.06 b	8.78 ± 0.54 b	371.14 ± 12.93 b	3.20 ± 0.11 b	9.41 ± 0.32 b

注 (Note):  $K1$ —持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days;  $K2$ —先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days;  $K3$ —适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days;  $K4$ —先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days;  $K5$ —持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days。同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column indicate significant difference among treatments at the 5% level.

表 4 不同供钾处理苹果矮化砧 M9T337 幼苗各器官<sup>15</sup>N 分配率 (%)  
Table 4 <sup>15</sup>N distribution in M9T337 dwarf rootstock seedlings under different potassium treatments

处理 Treatment	31 d			60 d		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
K1	41.88 ± 1.53 a	22.25 ± 2.35 b	35.87 ± 3.48 c	32.68 ± 1.46 a	23.67 ± 1.87 b	43.65 ± 0.85 d
K2	40.39 ± 1.86 a	23.96 ± 1.12 ab	35.64 ± 1.35 c	24.62 ± 0.65 b	26.59 ± 1.52 a	48.79 ± 2.15 bc
K3	28.63 ± 1.35 c	19.71 ± 1.30 c	51.66 ± 2.60 a	23.54 ± 1.24 b	18.17 ± 1.37 c	58.30 ± 2.14 a
K4	31.44 ± 0.95 b	24.55 ± 0.78 ab	44.01 ± 1.60 b	30.40 ± 1.97 a	23.35 ± 1.14 b	46.25 ± 0.83 cd
K5	30.31 ± 0.84 bc	26.05 ± 0.81 a	43.64 ± 1.65 b	25.93 ± 1.48 b	22.74 ± 0.77 b	51.33 ± 0.72 b

注 (Note): K1—持续低钾处理 60 天 Keeping in low K for 60 days; K2—先低钾处理 30 天, 再高钾处理 30 天 Keeping in low K for 30 days and then high K for 30 days; K3—适钾处理 60 天 Keeping in appropriate K for 60 days; K4—先高钾处理 30 天, 再低钾处理 30 天 Keeping in high K for 30 days and then low K for 30 days; K5—持续高钾处理 60 天 Keeping in high K for 60 days. 同列数据后不同字母表示处理间差异达到 5% 显著水平 Values followed by different letters in a column indicate significant difference among treatments at the 5% level.

积、株高、茎粗、茎叶干鲜重的提高。陈波浪等<sup>[22]</sup>在棉花上的研究发现, 适当提高营养液中 K<sup>+</sup>的浓度, 能显著增大棉花根体积和株高。与前人研究结果相一致, 本研究也表明, 适宜稳定的供钾水平能显著促进苹果 M9T337 幼苗生长, 而高钾和低钾水平均对苹果幼苗地上部生长产生抑制作用, 且长时间的低钾水平对幼苗地上部生长的抑制效果更为显著。

根系是植株生长发育的基础, 理想的根系形态和根系活力对土壤养分吸收具有重要意义, 对作物的生长发育起着重要作用<sup>[23]</sup>。植物遇到养分供应浓度变化时会通过调节根系生长来适应环境变化。Jung 等<sup>[24]</sup>研究发现拟南芥在缺钾环境下 28 h 即可促进根毛的伸长, Hafsi 等<sup>[25]</sup>也发现盐生植物在低钾条件下能通过增加根系长度和表面积促进钾的吸收。本研究发现, 适宜稳定供钾处理下根系发育最优, 而钾素供应过低或过高均对苹果幼苗根系生长产生抑制作用。处理 30 天后, 低钾处理较高钾处理苹果幼苗根系显著增长, 根系总表面积显著增大, 说明与高钾处理相比, 一定时间内的低钾处理能够促进幼苗根系生长, 可能是因为胁迫前期苹果幼苗为了满足对钾素的需求, 通过促进根系生长增大对养分的吸收能力, 这种现象在豌豆、红三叶、紫苜蓿、大麦、黑麦、黑麦草和欧洲油菜等植物中均有发现<sup>[26]</sup>。但 K<sup>+</sup>浓度变换 30 天后, 持续低钾与持续高钾处理间根系长度无显著差异, 较持续适宜稳定供钾处理均显著降低, 可能是因为长时间的低钾环境会使幼苗根系的乙烯含量升高, 吲哚乙酸 (IAA) 含量降低<sup>[27]</sup>, 从而使根系生长受到强烈抑制; 而持续高钾处理会导致植株体内钾离子浓度过高, 过高的钾离子浓度会影响细胞膨压以及各种离子 (特别是钙离子和镁离

子) 间的平衡<sup>[28]</sup>, 同时基质中过高的钾离子浓度也不利于苹果幼苗根系对水分的吸收。

### 3.2 供钾浓度变化对苹果矮化砧 M9T337 幼苗氮素吸收利用的影响

植物营养状况取决于诸多因子的平衡情况, 其中营养元素在土壤—植物系统内的交互作用对改善植物营养元素的吸收、提高肥效等具有重要作用。田歌等<sup>[16]</sup>在苹果上研究发现, 适宜的供钾水平可以显著提高氮素利用率, 邹铁祥等<sup>[29]</sup>在小麦上的研究发现, 供钾显著提高了小麦的花后氮积累量, 从而增加了籽粒蛋白质含量。本试验的<sup>15</sup>N 示踪结果表明, 低钾处理下<sup>15</sup>N 吸收量以及<sup>15</sup>N 利用率均低于其他处理, 并且叶片中的<sup>15</sup>N 分配率显著降低, 这与 Hu 等<sup>[12]</sup>在棉花上的研究结果一致, 说明低钾会抑制苹果幼苗对氮素的吸收, 并且不利于氮素由根系向地上部的运输。持续适宜稳定供钾处理下苹果砧木幼苗叶片的<sup>15</sup>N 分配率、<sup>15</sup>N 吸收量以及<sup>15</sup>N 利用率均显著高于其他处理, 说明持续适宜稳定供钾处理能够促进苹果幼苗对氮素的吸收与运输。硝酸还原酶 (NR) 是调控 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>同化途径限速步骤的关键酶, 在植物硝酸盐同化途径中发挥重要作用<sup>[30]</sup>。有报道指出, 不同供钾条件下蛋白质和氨基酸代谢与 NR 活性变化有关<sup>[31]</sup>, 本研究中, K<sup>+</sup>浓度由高变低后, NR 活性显著下降, 而 K<sup>+</sup>浓度由低变高后 NR 活性显著升高, 说明供钾可以提高 NR 活性, 但高钾处理下 NR 活性仍显著低于持续稳定供钾处理, 说明过高的钾素水平也会限制 NR 活性。因此本试验中持续的低钾、高钾以及变换性的高低钾处理抑制苹果砧木幼苗对氮素的吸收可能与硝酸还原酶活性受抑制有关。

根尖是整个根部氮素吸收和分泌最活跃的部位



位, 运用非损伤微测技术测定  $\text{NO}_3^-$  离子的流速可以较直观地反映植株根系对氮素的吸收状况。彭玲等<sup>[32]</sup>研究发现, 适宜的磷素供应水平可以显著增强苹果幼苗根系对氮素的吸收征调能力, 王芬等<sup>[33]</sup>研究发现硼缺乏和硼供应过量时, 幼苗根系细胞  $\text{NO}_3^-$  外流或  $\text{NO}_3^-$  内流速度下降。在本试验中,  $\text{K}^+$  浓度变换 1 天后, 幼苗根系  $\text{NO}_3^-$  吸收流量较  $\text{K}^+$  浓度变化前发生了显著变化, 说明幼苗根系在短时间内即会对外界  $\text{K}^+$  浓度变化作出相应反应。随着处理时间的延长, 低钾和高钾水平下幼苗根系对  $\text{NO}_3^-$  吸收减弱, 低钾处理后期  $\text{NO}_3^-$  离子会表现出明显的外流, 可能与苹果幼苗根系活力下降以及根系硝酸还原酶活性下降有关。而在持续稳定适宜供钾处理下, 幼苗根系活力最高, 对  $\text{NO}_3^-$  离子吸收作用最强, 对氮素的吸收征调能力始终显著高于其他处理, 这也与苹果幼苗对  $^{15}\text{N}$  的吸收利用响应规律是一致的。

## 4 结论

随时间延长, 持续的低钾、高钾以及变换性的高低钾处理均会抑制幼苗根系生长, 影响根部  $\text{NO}_3^-$  内流和 NR 活性, 不利于苹果砧木幼苗对氮素的吸收利用。而持续适宜稳定供钾处理下幼苗能够通过促进根系生长, 提高根系活力和 NR 活性来保持根部较高的  $\text{NO}_3^-$  吸收速率, 同时促进氮素由根系向地上部的输送, 有利于苹果砧木幼苗生长以及氮素的高效吸收利用。在本研究条件下, 供钾水平为 6 mmol/L 时促进效果最为明显。

## 参 考 文 献:

- [1] Oosterhuis D, Loka D, Kawakami E, *et al.* The physiology of potassium in crop production[J]. *Advances in Agronomy*, 2014, 126: 203–233.
- [2] 汪顺义, 刘庆, 史衍玺, 李欢. 氮钾配施对甘薯光合产物积累及分配的影响[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(14): 2706–2716.  
Wang S Y, Liu Q, Shi Y X, Li H. Interactive effects of nitrogen and potassium on photosynthesis product distribution and accumulation of sweet potato[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(14): 2706–2716.
- [3] Saiful M, Blake L, Sebastian S, *et al.* Optimization of nitrogen and potassium nutrition to improve yield and yield parameters of irrigated almond[J]. *Scientia Horticulturae*, 2018, 228: 204–212.
- [4] Zhao X H, Yu H Q, Wen J, *et al.* Response of root morphology, physiology and endogenous hormones in maize (*Zea mays* L.) to potassium deficiency[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(4): 785–794.
- [5] 王小娟, 陈健晓, 李雪娟, 等. 钾对厚皮甜瓜生长发育及光合特性的影响[J]. *热带作物学报*, 2017, 38(9): 1628–1632.  
Wang X J, Chen J X, Li X J, *et al.* Effects of potassium on muskmelon plant growth and photosynthetic characteristics[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2017, 38(9): 1628–1632.
- [6] 张志勇, 王清连, 李召虎, 等. 缺钾对棉花幼苗根系生长的影响及其生理机制[J]. *作物学报*, 2009, 35(4): 718–723.  
Zhang Z Y, Wang Q L, Li Z H, *et al.* Effect of potassium deficiency on root growth of cotton seedlings and its physiological mechanisms involved[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(4): 718–723.
- [7] 齐红岩, 李天来, 富宏丹, 等. 不同氮钾施用水平对番茄营养吸收和土壤养分变化的影响[J]. *土壤通报*, 2006, (2): 2268–2272.  
Qi H Y, Li T L, Fu H D, *et al.* Effects of different rates of nitrogen and potassium on nutrient levels in tomato and soil[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2006, (2): 2268–2272.
- [8] 李晶, 姜远茂, 魏靖, 等. 不同氮水平下不同中间砧苹果幼树的生长及氮吸收、利用、分配特性[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(4): 1088–1094.  
Li J, Jiang Y M, Wei J, *et al.* Effects of different N rates on growth and absorption, allocation and utilization of urea- $^{15}\text{N}$  of young apple trees with different interstocks[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2015, 21(4): 1088–1094.
- [9] 李洪娜, 许海港, 姜远茂, 等. 不同施氮水平对矮化富士苹果幼树生长、氮素利用及内源激素含量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(5): 1304–1311.  
Li H N, Xu H G, Jiang Y M, *et al.* Effect of different N application rates on plant growth,  $^{15}\text{N}$ -urea utilization and hormone content of dwarf apple trees[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2015, 21(5): 1304–1311.
- [10] 姜远茂, 葛顺峰, 陈学森, 等. 我国苹果产业节本增效关键技术IV: 苹果高效平衡施肥技术[J]. *中国果树*, 2017, (4): 1–4, 13.  
Jiang Y M, Ge S F, Chen X S, *et al.* Balanced fertilization technology of apple[J]. *China Fruit*, 2017, (4): 1–4, 13.
- [11] 葛顺峰, 朱占玲, 姜远茂. 中国苹果化肥减量增效技术途径与展望[J]. *园艺学报*, 2017, 44(9): 1681–1692.  
Ge S F, Zhu Z L, Jiang Y M. Technical approach and research prospect of saving and improving efficiency of chemical fertilizers for apple in China[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44(9): 1681–1692.
- [12] Hu W, Coomer T D, Loka D A, Oosterhuis D M. Potassium deficiency affects the carbon-nitrogen balance in cotton leaves[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 115: 408–417.
- [13] 汪顺义, 李欢, 刘庆, 等. 氮钾互作对甘薯根系发育及碳氮代谢酶活性的影响[J]. *华北农学报*, 2015, 30(5): 167–173.  
Wang S Y, Li H, Liu X, *et al.* Interactive effects of nitrogen and potassium on root growth and leaf enzyme activities of sweet potato[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2015, 30(5): 167–173.
- [14] 赵永平, 钟娇娇, 朱亚, 等. 不同供钾水平对金盏花光合特性和根系形态形成的影响[J]. *西南农业学报*, 2017, 30(6): 1304–1308.  
Zhao Y P, Zhong J J, Zhu Y, *et al.* Effects of different potassium nutrition on photosynthetic characteristics and root morphological traits of *Calendula officinalis* L.[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 30(6): 1304–1308.
- [15] Hu W, Zhen D, Yang J S, *et al.* The variability of cotton seed yield under different potassium levels is associated with the changed oil



- metabolism in embryo[J]. *Field Crops Research*, 2018, 224: 80–90.
- [16] 田歌, 王芬, 彭玲, 等. 不同供钾水平对平邑甜茶幼苗生长及  $\text{NO}_3^-$  吸收利用特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2254–2260.  
Tian G, Wang F, Peng L, *et al.* Effects of different potassium levels on growth and  $\text{NO}_3^-$  uptake and utilization of *Malus hupehensis* seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2254–2260.
- [17] 赵世杰, 史国安, 董新纯. 植物生理学实验指南[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002.  
Zhao S J, Shi G A, Dong X C. Techniques of plant physiological experiment[M]. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 2002.
- [18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.  
Li H S. Experimental principle and technique for plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [19] 彭玲, 田歌, 于波, 等. 供氮水平和稳定性对苹果矮化砧 M9T337 幼苗生长及  $^{15}\text{N}$  吸收、利用的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2018, 24(2): 461–470.  
Peng L, Tian G, Yu B, *et al.* Effects of nitrogen supply levels and stability on growth and  $^{15}\text{N}$  absorption and utilization of M9T337 dwarf rootstocks seedlings[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2018, 24(2): 461–470.
- [20] Hepler P K, Vidali L, Cheung A Y. Polarized cell growth in higher plants[J]. *Annual Review of Cell Developmental Biology*, 2001, 17: 159–187.
- [21] 潘艳花, 马忠明, 吕晓东, 等. 不同供钾水平对西瓜幼苗生长和根系形态的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(5): 536–541.  
Pan Y H, Ma Z M, Lü X D, *et al.* Effects of different potassium nutrition on growth and root morphological traits of watermelon seedling[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(5): 536–541.
- [22] 陈波浪, 盛建东, 蒋平安, 等. 钾营养对水培棉花生长发育的影响[J]. *中国农学通报*, 2008, (11): 267–271.  
Chen B L, Sheng J D, Jiang P A, *et al.* Effects of potassium nutrition on growth of cotton on liquid foster[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, (11): 267–271.
- [23] Sattelmacher B, Horst W J, Becker H C. Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 1994, 157: 215–224.
- [24] Jung J Y, Shin R, Schachtman D P. Ethylene mediates response and tolerance to potassium deprivation in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 607–621.
- [25] Hafsi C, Romero-Puertas M C, delRio L A, *et al.* Differential antioxidative response in barley leaves subjected to the interactive effects of salinity & potassium deprivation[J]. *Plant and Soil*, 2010, 334: 449–460.
- [26] Høgh-Jensen H, Pedersen M B. Morphological plasticity by crop plants and their potassium use efficiency[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, 26: 969–984.
- [27] Zhang Z, Yang F, Tian X. Coronatine-induced lateral formation in cotton (*Gossypium hirsutum*) seedlings under potassium-sufficient and -deficient conditions in relation to auxin[J]. *Plant Nutrition and Soil Science*, 2009, 172: 435–444.
- [28] 陈际型. 钾素营养对水稻根系生长和养分吸收的影响[J]. *土壤学报*, 1997, 34(2): 182–188.  
Chen J X. Effect of K nutrition on rice root growth and nutrient uptake[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1997, 34(2): 182–188.
- [29] 邹铁祥, 戴廷波, 姜东, 等. 钾素水平对小麦氮素积累和运转及籽粒蛋白质形成的影响[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(4): 686–692.  
Zou T X, Dai T B, Jiang D, *et al.* Potassium supply affected plant nitrogen accumulation and translocation and grain protein formation in winter wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(4): 686–692.
- [30] Kovács B, Puskás-Preszner A, Huzsvai L, *et al.* Effect of molybdenum treatment on molybdenum concentration and nitrate reduction in maize seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 96: 38–44.
- [31] Wang N, Hua H B, Eneji E A, *et al.* Genotypic variations in photosynthetic and physiological adjustment to potassium deficiency in cotton (*Gossypium hirsutum*)[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2012, 110: 1–8.
- [32] 彭玲, 朱占玲, 陈倩, 等. 供磷水平对平邑甜茶幼苗  $\text{NO}_3^-$  吸收、利用特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(8): 1147–1153.  
Peng L, Zhu Z L, Chen Q, *et al.* Characteristics of  $\text{NO}_3^-$  absorption and utilization in *Malus hupehensis* Rehd. seedlings under different phosphorus levels[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(8): 1147–1153.
- [33] 王芬, 田歌, 刘晶晶, 等. 硼对平邑甜茶幼苗硝态氮吸收、利用及分配特性的影响[J]. *园艺学报*, 2017, 44(7): 1244–1250.  
Wang F, Tian G, Liu J J, *et al.* Effects of boron on absorption, utilization and distribution of nitrate nitrogen of *Malus hupehensis* seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44(7): 1244–1250.