

缺氮对油菜养分吸收及钾吸收转运相关基因表达的影响

徐子先, 韩配配, 李银水, 廖祥生, 胡小加, 谢立华, 余常兵, 廖 星, 秦 璐*

(中国农业科学院油料作物研究所/农业部油料作物生物学与遗传育种重点开放实验室, 湖北 武汉, 430062)

摘要:为进一步了解缺氮对油菜养分吸收的影响,以甘蓝型油菜中双11号为材料,采用营养液培养方法,设置正常供氮和缺氮两个处理,培养14d后收获,分析缺氮对油菜植株表型、生物量、植株养分含量及养分吸收相关基因表达的影响。结果表明,缺氮严重抑制油菜植株生长,地上部生物量显著减少,叶片瘦小、黄化,茎秆呈紫红色。缺氮促进油菜根系生长,植株根冠比增加。缺氮处理对油菜叶、茎、根中大量元素含量的影响有所不同,缺氮油菜叶、茎、根的氮浓度及氮含量都显著降低;油菜叶、茎的磷浓度在缺氮胁迫时显著增加,根的磷浓度显著降低,而茎和根的磷含量在缺氮胁迫时都显著降低,但叶片磷含量不受影响;油菜不同部位钾浓度和钾含量在缺氮胁迫时都显著降低,并且缺氮处理14d显著抑制油菜大部分钾通道蛋白基因以及3个根部特异钾转运蛋白基因的表达,说明缺氮对油菜钾吸收转运相关基因表达的影响,可能导致油菜植株钾含量的降低。

关键词:甘蓝型油菜;缺氮;养分吸收;钾通道蛋白;钾转运蛋白

中图分类号:S565.406 **文献标识码:**A **文章编号:**1007-9084(2017)01-0078-07

Effect of nitrogen deficiency on nutrients uptake and potassium uptake – related genes expression of rapeseed

XU Zi – xian, HAN Pei – pei, LI Yin – shui, LIAO Xiang – sheng,

HU Xiao – jia, XIE Li – hua, YU Chang – bing, LIAO Xing, QIN Lu *

(Oil Crops Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences,

Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture, Wuhan 430062, China)

Abstract:To investigate the effects of nitrogen (N) deficiency on nutrients uptake of rapeseed (*Brassica napus* L.), cultivar Zhongshuang 11 was planted in hydroponics with two N treatments for 14 days. Plant phenotype, biomass, nutrients content and nutrient uptake – related gene expressions were investigated and determined. Result showed that N deficiency extremely repressed rapeseed growth, decreased shoot biomass with thin, chlorotic leaves and purple stems. Nitrogen deficiency promoted root growth with higher root/shoot ratio. The effects of N deficiency on macronutrients uptake were evaluated in different rapeseed tissues. Result showed that N concentration and content in leaf, stem and root were dramatically decreased under N deficiency. Phosphorus (P) concentration in leaf and stem were increased by N deficiency, but P content was decreased in root and stem. P content in leaf was not affected by N deficiency. Potassium (K) concentration and content in different tissues were all decreased by N deficiency. In addition, N deficiency notably down – regulated the expressions of K channel genes and 3 root – specific K transporter genes. It suggested that N deficiency significantly influenced the expression of genes related to K uptake and transportation, which might result in decreased K content of rapeseed plants.

Key words:rapeseed (*Brassica napus* L.); nitrogen deficiency; nutrients uptake; potassium channel; potassium transporters

油菜是我国重要的食用油料作物,菜籽油占国 产油料作物产油量57%左右,我国油菜种植面积和

收稿日期:2016-08-02
基金项目:中国农业科学院创新工程(CAAS – ASTIP – 2013 – OCRI);湖北省青年基金面上项目(2015CFB478);公益性行业(农业)科研专项(201503123 – 9)
作者简介:徐子先(1991 –),男,硕士研究生,研究方向为植物营养生理,E – mail: xzxian2013@163.com
* 通讯作者:秦 璐(1984 –),女,博士,从事植物营养生理与遗传研究,E – mail: qinlu@oilcrops.cn

总产均占世界总量的 1/3, 但是我国油菜籽粒单产与发达国家相比差距较大^[1,2]。在实际生产环境中, 诸多因素都影响了我国油菜产量的提升, 其中土壤养分缺乏及有效性低是限制油菜产量与品质的重要因子^[3]。氮是植物生长发育必需的大量元素, 是蛋白质、氨基酸、核酸、叶绿素、酶等活性物质的主要成分, 在植物光合与呼吸作用、蛋白质合成以及脂肪代谢中发挥着重要作用^[4]。据统计, 每生产 100kg 油菜籽平均需要 9.48kg 纯氮^[5], 优质高产油菜对氮的需求较大, 合理施肥可促进油菜生长发育, 增加养分吸收和籽粒产量。

以往研究也表明, 油菜在缺氮条件下生长发育严重受阻, 表现为植株矮小、叶色变浅、成熟期分枝和单株角果数显著减少, 导致产量偏低^[6]; 在大量元素氮、磷、钾的缺乏中, 以氮缺乏对油菜生长发育和产量形成的影响最为显著^[7,8]。油菜在氮缺乏胁迫下表现出典型的缺素症状, 其植株体内养分的吸收利用必然也会发生不同程度的变化。目前为止, 已有一些研究对植株缺素症状及相应的养分状况进行了分析, 王敏艳等^[9]通过溶液培养的方法对 3 种主要菊科花卉(金盏菊、孔雀草、万寿菊)在缺氮、缺磷、缺钾、缺钙、缺镁、缺硫等处理下的缺素症状及其生物量与营养元素变化情况进行了全面地分析, 与全素相比, 3 种花卉缺氮、缺钾处理均增加植株的磷含量, 但缺磷处理降低植株钾含量; 王秀荣等^[10]不同缺素大豆养分含量变化的研究结果也发现类似的变化规律, 这些可能是由于缺素胁迫下植株体内的离子吸收平衡被打乱所造成, 其内在机理仍有待进一步探讨。不同缺素胁迫对油菜生长的影响已有报道, 大量元素氮的缺乏对其生物量和叶片色素含量的影响都较为显著^[11], 但是对于油菜缺氮胁迫下植株体内养分状况变化未有深入研究。为进一步了解缺氮胁迫对油菜植株养分吸收状况的影响, 本研究以甘蓝型油菜中双 11 号为材料, 研究缺氮胁迫对油菜植株表型、生物量、植株养分含量及养分吸收运转相关基因表达的影响, 以期深入了解油菜氮胁迫下植株体内养分变化状况及提高油菜逆境胁迫的适应性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与设计

试验于 2015 年在美国康奈尔大学 USDA - ARS 实验室人工气候室进行, 温度设置为 24℃/20℃(白天/黑夜), 光周期为 14h/10h(白天/黑夜), 光照强度为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。甘蓝型油菜品种为中国

农业科学院油料作物研究所推广品种中双 11 号。试验采用营养液培养方式, 设置正常供氮(CK)和缺氮(-N)两个处理, 以改良后的 1/2 浓度 Hoagland 营养液(pH5.8~6.0)作为正常供氮对照, 具体配方如下: 2.5mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 2.5mmol/L KNO_3 , 1mmol/L NH_4NO_3 , 500 $\mu\text{mol/L}$ KH_2PO_4 , 1mmol/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 40 $\mu\text{mol/L}$ $\text{Fe} - \text{EDTA}$, 20 $\mu\text{mol/L}$ H_3BO_3 , 0.3 $\mu\text{mol/L}$ ZnSO_4 , 4.5 $\mu\text{mol/L}$ $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.16 $\mu\text{mol/L}$ $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.16 $\mu\text{mol/L}$ $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 。缺氮处理的氮浓度为正常供氮的 1/50, 试验设 4 次重复。

具体步骤如下: 挑选饱满一致的油菜种子用 Fungicide cocktail 包衣消毒^[12]后均匀播于盛有 1/4 浓度 Hoagland 营养液的培养盒中催芽。催芽 5d 后选取长势均一的幼苗, 移入盛有不同氮处理营养液的遮光塑料培养箱进行培养, 移苗后采用 1/2 浓度营养液进行培养。处理 14d 后分别收获油菜叶、茎、根用于生理指标和养分测定。同时, 收获同样处理的油菜不同组织样品置于 -80℃ 冰箱保存, 用于 RNA 的提取。

1.2 生理指标测定

植株表型的观察在不同氮处理 14d 后用相机(型号为 Nikon D800)进行拍照, 记录不同氮处理下油菜植株表型特征。收获不同氮处理的油菜叶、茎、根, 105℃ 杀青 30min 后 75℃ 烘干至恒重, 用万分之一天平准确称取干重, 根据干重计算植株根冠比(根系与地上部分干重的比值, 地上部包括叶和茎)。将收获的油菜植株不同部位干样分别磨碎, 用于养分含量的测定, 植物全氮测定采用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4 - \text{H}_2\text{O}_2$ 消煮, 凯氏定氮法测定氮浓度。植物磷和钾的测定采用浓 $\text{HNO}_3 - \text{HClO}_4$ 消煮, ICP 测定元素浓度。根据元素浓度和植物各部位干重, 计算各营养元素含量。

1.3 油菜 RNA 提取及 RNA-seq 测序

采用 QIAGEN 植物总 RNA 提取试剂盒(QIAGEN, Valencia, CA, USA)提取油菜苗期(催芽 5d 后不同氮浓度处理 14d)的叶和根的总 RNA, 利用 NanoDrop 分光光度计(NanoDrop Technologies, Wilmington, DE, USA)和 Agilent 2100 Bioanalyzer 检测 RNA 质量(Agilent Technologies, CA, USA)后进行文库构建, 并以 Illumina HiSeq 2500 基因分析系统(Illumina 公司, 美国)进行 RNA-Seq 测序分析, 单末端(Single-End, SE)测序, reads 读长为 100bp。测序产生的原始 reads 中含有带接头和低质量的 reads, 将过滤后得到的 clean reads 与公布的油菜参

考基因组 (<http://www.genoscope.cns.fr/brassicanapus/data/>) 进行比对,通过定位到基因组区域或基因外显子区的测序序列 (reads) 的计数来估计基因的表达水平,以 fpkm (每百万 fragments 中来自某一基因每千碱基长度的 fragments 数目) 来表示基因的表达量,并用于相关基因表达趋势的计算分析。

1.4 实时荧光定量 PCR

参照 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser (TaKaRa, Kyoto, Japan) 的实验方法,每个 RNA 样品取 2μg 进行反转,将反转所得的 cDNA 稀释 10 倍作为定量 PCR 反应模板。根据 RNA-seq 测序分析的结果,筛选部分基因进行定量 PCR 验证。采用

基因的特异引物分析其在缺氮和正常处理下的表达模式,以油菜看家基因 *ACTIN7* (定量引物见表 1) 为内参基因。使用 Bio-Rad CFX connect 荧光定量 PCR 仪 (Bio-Rad, Hercules, USA) 进行实时荧光定量 PCR。定量 PCR 20μL 反应体系包括:2 × SYBR Green PCR master mix 10μL, 10μmol/L 正反引物各 0.6μL, 稀释的 cDNA 2μL, 用 RNA-Free 水补至 20μL。PCR 反应程序为:95℃ 变性 1min, 然后 94℃ 15s, 60℃ 15s, 72℃ 30s (进行 40 次循环)。按照公式 ($2^{-\Delta\Delta Ct}$, $\Delta Ct = Ct_{\text{目标基因}} - Ct_{\text{内参基因}}$) 进行基因相对表达量的分析。

表 1 荧光定量 PCR 引物信息
Table 1 Information of primers used in qRT-PCR

基因名称 Gene name	引物序列 (正向/反向) Primer sequences (forward/reverse)	扩增片段大小 Amplicon size /bp
<i>BnaA01g04350D</i>	GCAATGAGGAGATAGTTATGGTGTC AGCTAAGTCGAAGAGAAGTTGGA	176
<i>BnaA03g28160D</i>	TTCGCTTCCAAGTAGCTCCA ACTGTTCTGTGTCAGTTCTCAC	164
<i>BnaC01g05810D</i>	TGAAGATGCTCAGGGAACGG TGACAAGTCTACCATTGTGTGT	185
<i>BnaC03g33190D</i>	GCTACAAGGCTTGGACAACG GCAACGAAGAATGTTAGGACGA	166
<i>BnaC04g37620D</i>	AAGGCCAAGCGGAAAACAA CACCAGCTTCACTGTACCT	169
<i>ACTIN7</i>	CCTCTCAACCCGAAAGCCAA CATCACCAGACTCGAGCACA	148

1.5 数据分析与处理

用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据处理及方差分析。

2 结果与分析

2.1 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期生长的影响

氮是油菜生长必需的大量元素,缺氮对油菜生

长的影响在处理早期就有表现,随着处理时间的延长,缺氮症状更加严重,在处理两周后缺素症状非常显著,叶片生长迟缓、新叶叶色偏淡、老叶叶色淡黄并伴有紫红色,茎秆及子叶背面紫红色程度较深 (图 1A 和 1B)。此外,缺氮促进油菜根系的生长,主根明显长于对照 (图 1A)。

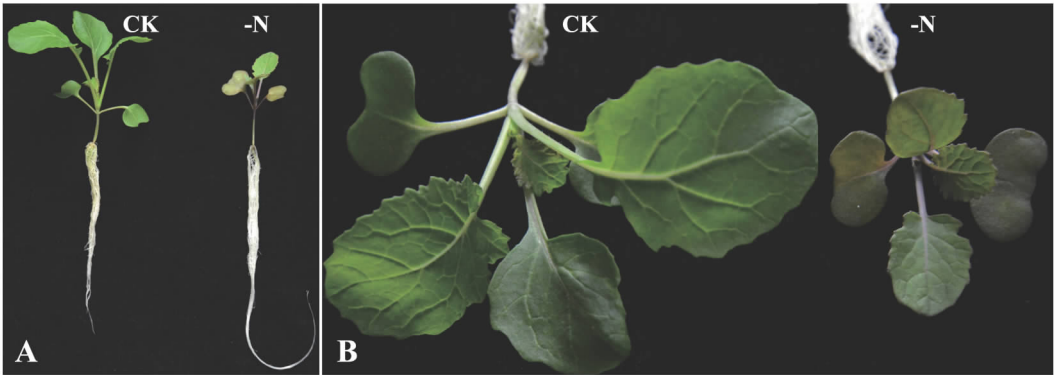
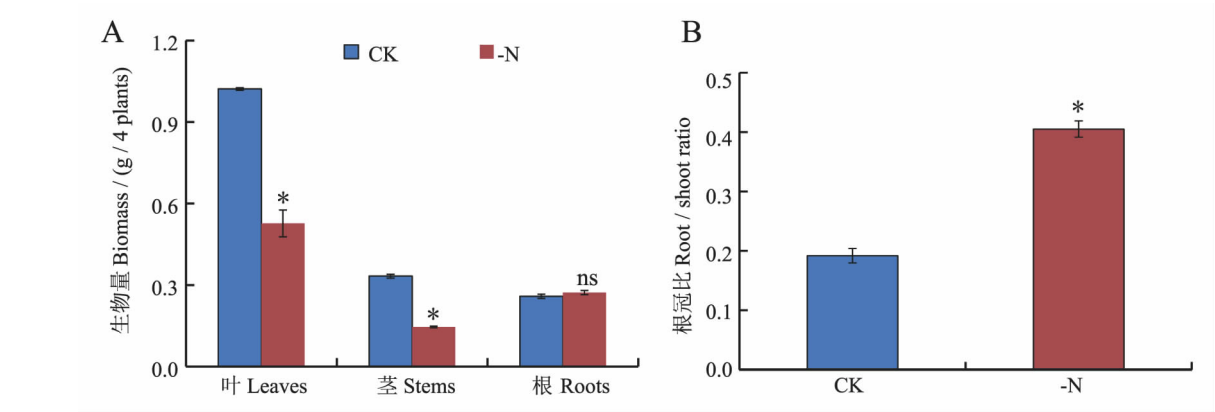


图 1 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期植株生长表型的影响
Fig.1 Effects of N deficiency on growth performance of seedlings

从植株生物量结果可以进一步看出,缺氮处理显著抑制了甘蓝型油菜地上部的生长发育,与正常

处理相比,缺氮处理植株叶片、茎的生物量分别减少了 48.4% 和 56.2%,而根系生物量在处理 14d 时没

有受到缺氮胁迫的影响,与对照相比有细微的增加,但是处理间差异不显著(图 2A);而缺氮胁迫下油菜植株的根冠比明显高于对照处理(图 2B)。



注:ns 为不同氮处理间差异不显著; * 为处理间 5% 显著性水平。下同
Note: ns; no significant; * ;the significant difference at P<0.05. Same as below

图 2 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期植株生物量和根冠比的影响
Fig. 2 Effects of N deficiency on biomass and root/shoot ratio of seedlings

2.2 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期氮浓度和氮含量的影响

缺氮处理甘蓝型油菜叶片、茎和根的氮浓度均显著降低,正常处理下茎的氮浓度低于叶片和根,同

样,在缺氮处理时也表现出相似的趋势(图 3A)。此外,从植株氮含量的结果可以看出,正常处理下,根部氮含量低于叶片和茎,但是缺氮处理下根氮含量高于茎(图 3B)。

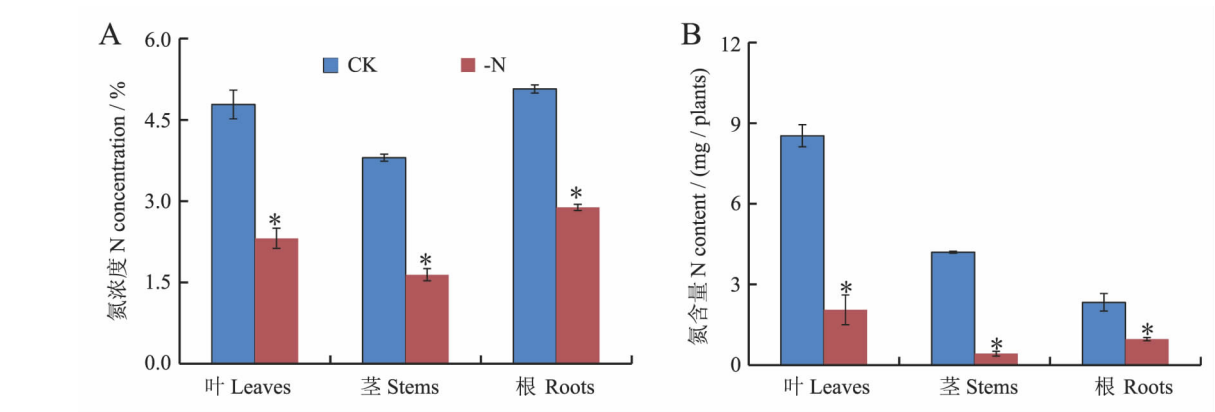


图 3 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期植株氮浓度和氮含量的影响
Fig. 3 Effects of N deficiency on nitrogen concentration and content of seedlings

2.3 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期磷和钾浓度及含量的影响

磷和钾是除氮以外植物生长所必需的两种大量元素,缺氮对油菜磷和钾的吸收利用也有不同程度的影响。缺氮胁迫下,油菜叶片和茎的磷浓度显著上升,而根的磷浓度显著降低,缺氮胁迫下油菜各组织的磷浓度与正常处理磷浓度的变化趋势相反,叶片和茎中的磷浓度高于根(图 4A)。此外,茎和根中磷的含量也显著降低,而叶片中磷含量在不同氮处理间没有显著变化(图 4B)。另一方面,从图 4C 和 4D 可以看到,缺氮显著抑制了钾的吸收利用,主要表现在缺氮处理油菜叶片、茎和根中的钾浓度和钾含量分别显著减少了 75.3%、65.9%、66.9% 和 85.2%、94.4%、72.7%。

2.4 缺氮胁迫对钾吸收转运相关基因表达的影响

缺氮降低油菜各部位的钾浓度和含量,说明缺氮抑制了油菜对钾的吸收利用,为了分析钾元素变化的原因,本试验进一步利用 RNA-seq 表达谱数据库分析了与钾吸收转运相关的两组基因在缺氮胁迫下的表达趋势。15 个钾通道蛋白基因中,绝大多数基因在根部的表达高于叶片,其中 8 个基因在缺氮处理时表达显著下调,少数基因表达上调,其余基因在处理间差异不显著;且下调的 8 个基因在正常处理下的表达量都相对较高,而在缺氮胁迫下表达量下降幅度达到 21.8%~93.6%(图 5A)。

在鉴定到的 20 个钾转运蛋白基因中,8 个基因在叶片和根部都有表达,其表达在缺氮时都有上调趋势;而在根部特异或增强表达的钾转运蛋白 8 个

基因中,有 3 个基因的表达在缺氮处理时降低,尤其是 *BnaA07g38760D*,其表达量在正常处理时显著高

于其他基因,缺氮胁迫时该基因表达量显著下调3.5 倍左右(图 5B)。

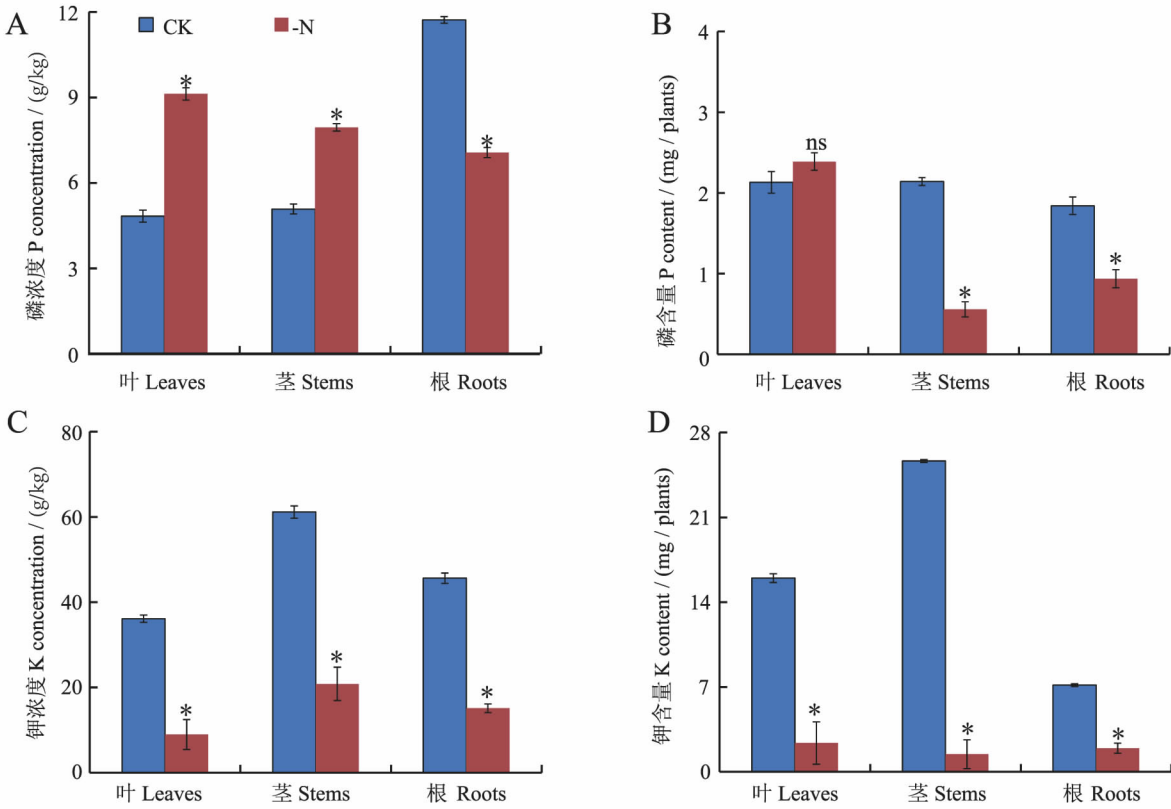


图 4 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期植株磷和钾吸收的影响

Fig. 4 Effects of N deficiency on phosphorus/potassium concentration and content of seedlings

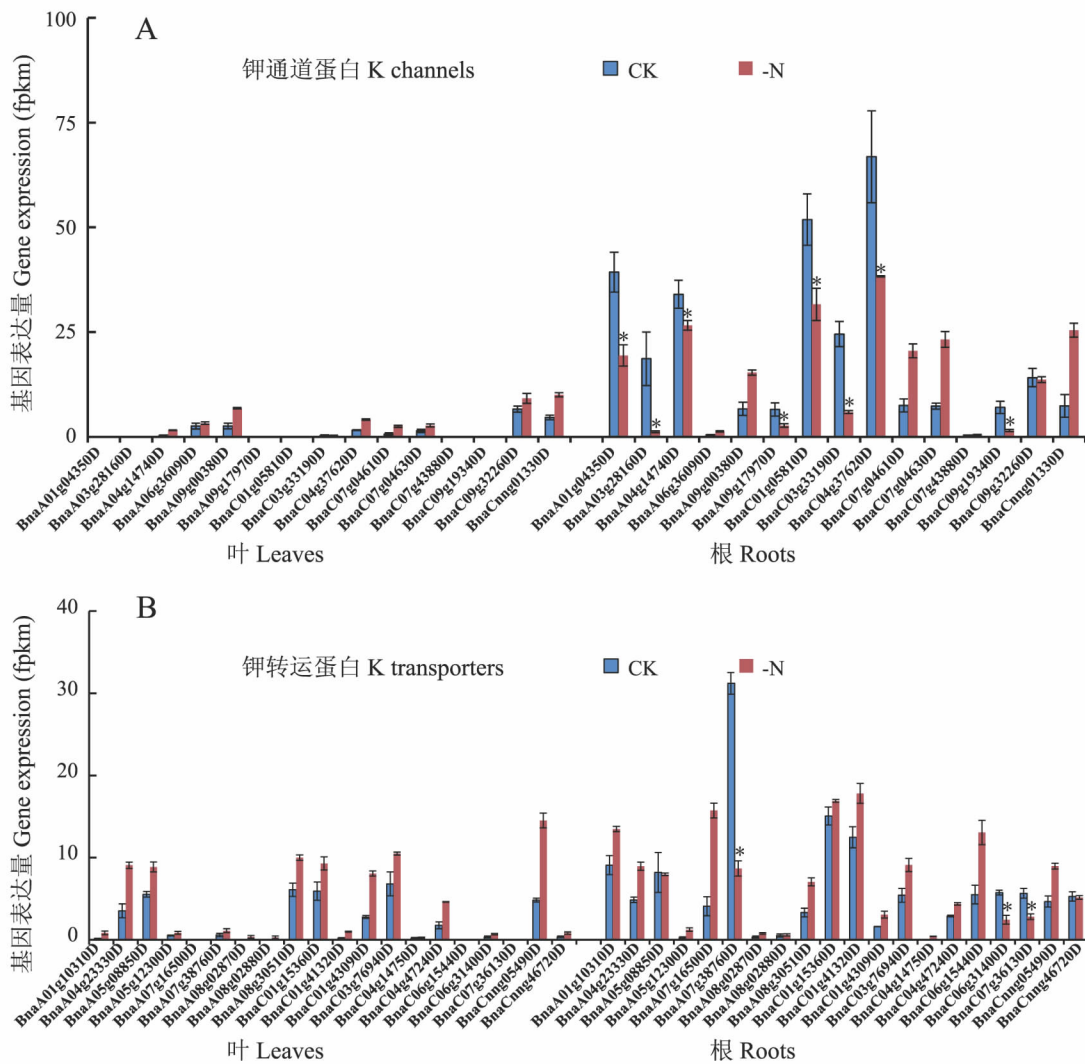
为了进一步验证 RNA-seq 表达谱结果的可靠性,本研究利用荧光定量 PCR 对部分缺氮处理下表达量受到抑制的钾通道蛋白基因进行验证,结果显示,验证的 5 个钾通道蛋白基因在根部的表达量都显著高于叶片,并且在缺氮处理的根部表达量下降(图 6)。在这 5 个基因中,只有 *BnaC04g37620D* 基因在除了根部表达外,在叶片和茎都有表达,并且缺氮处理时叶片该基因表达量有上升趋势(图 6),和 RNA-seq 表达谱趋势一致。

3 讨论与结论

氮是植物生长发育所必需的矿质元素,是叶绿素、蛋白质、核酸、酶等生命物质的重要组成部分^[4]。油菜是我国重要的食用油来源,其种子蛋白和油脂含量较高,因此,油菜对氮的需求较高,其需氮量为水稻的 2.64 倍,小麦的 1.03 倍^[13]。以往田间试验的结果表明,氮对油菜产量影响最大,其次为磷,而钾肥的影响最小^[7,14]。植株对外界养分的获取是其生长发育的重要保证,氮的缺乏势必会影响植株对外界养分的吸收以及体内的离子平衡。以往研究表明,植物在不同缺素处理下体内营养元素含

量变化较大。首先,缺氮处理下对植株磷的吸收有显著影响,大豆缺素试验表明,与全营养对照相比,缺氮处理增加了大豆植株的磷含量^[10]。同样,隋方功等人也发现,缺氮培养的夏谷幼苗叶片中磷的积累增加^[15],这与本试验中磷浓度的变化趋势相似,缺氮胁迫下油菜叶片和茎的磷浓度显著增加,磷在油菜叶片中含量的积累没有受到缺氮的影响,反而有较小的增加趋势,而茎和根中的磷含量都显著下降,可能是因为缺氮胁迫下叶片相关代谢途径中磷需求的增加,加速了磷从根部向叶片的转移。

钾是植株生长发育所需的另一重要元素,油菜对钾的需求仅次于氮^[16],缺氮同样也会对植物钾的吸收造成不同程度的影响。王秀荣等^[10]也发现缺氮降低了大豆品种巴西 10 号叶片钾含量,而根部钾含量增加。本试验缺氮胁迫下,油菜对钾的吸收能力减弱,表现为油菜不同部位钾浓度和钾含量都显著降低,这与张萌等油菜田间试验的结果相似^[14]。关于氮和钾相互作用的研究前人也有报道,钾离子以相伴离子的角色促进了硝酸根离子的吸收和同化,在维持离子平衡中发挥着重要作用;同时,钾也促进了蛋白质的合成^[17]。那么,氮缺乏情况下,植



注:图中标 * 为缺氮处理显著下调表达的基因,处理间 5% 显著性水平
Note: * means the significant difference at P < 0.05

图 5 缺氮胁迫对甘蓝型油菜苗期钾吸收转运相关基因表达的影响

Fig. 5 Effects of N deficiency on potassium uptake and transport – related genes expressions of rapeseed seedlings

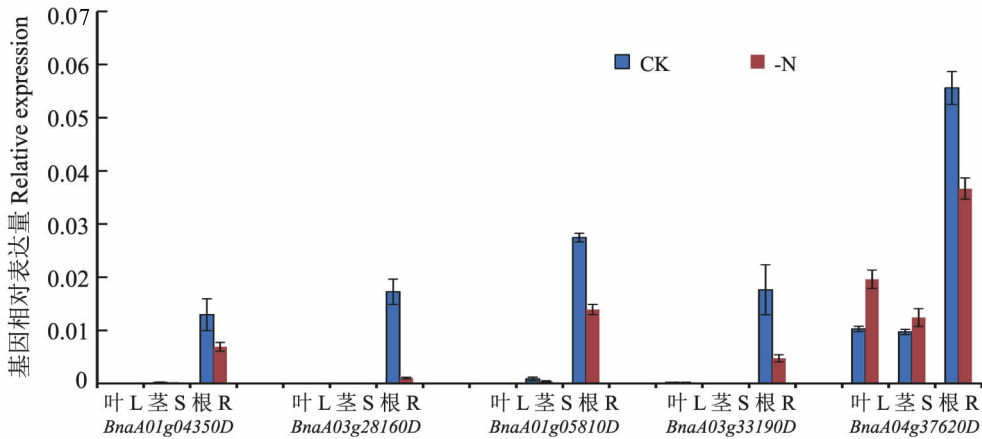


图 6 荧光定量 PCR 验证部分油菜钾通道蛋白在缺氮处理下的表达量

Fig. 6 Validation of expressions for several rapeseed potassium channel genes under nitrogen deficiency through qRT – PCR

物光合作用、蛋白质和氨基酸的合成受阻,这些代谢过程的变化是否降低了植物对钾的需求,两者之间

的联系有待深入挖掘。另一方面,植物通过根细胞质膜上的钾离子通道和钾转运蛋白从环境中吸收钾

离子^[18],已有研究表明 Shaker 钾离子通道蛋白家族成员在植物钾离子吸收、转运过程中发挥重要作用,其中 *AKT1* 是模式植物拟南芥中重要的 Shaker 钾离子通道蛋白,主要参与拟南芥根部钾离子的吸收^[19]。本研究中从全基因组的水平分析了油菜中与拟南芥 *AKT1* 同源的钾通道蛋白基因的表达,鉴定到的大部分基因都是根部表达较高的基因,说明这类基因在钾的吸收过程中发挥着作用,并且大部分表达量相对较高的钾通道蛋白基因在缺氮胁迫下表达受到显著抑制,可能降低了植株对外界钾的吸收。同样,我们也对钾转运蛋白基因的表达进行了分析,在鉴定到的 20 个基因中,有 3 个根部特异或增强表达的钾转运蛋白基因的表达在缺氮胁迫时显著下调,这些基因表达量的降低可能也影响了油菜根部钾的吸收。从上述两类基因表达的情况来看,缺氮可能通过影响主要负责油菜根系钾吸收相关基因的表达,最终造成了植物钾浓度和含量的减少。此外,一些钾转运蛋白基因在缺氮叶片和根中的表达上调(图 5),说明这些基因可能参与了油菜对缺氮胁迫适应性反应。

缺氮显著抑制了油菜植株的生长,并且对植株养分吸收利用也产生了不同程度的影响,整体来说,对大量元素氮、磷、钾的吸收能力影响较大,尤其是钾。缺氮胁迫下,大部分根部表达的钾通道蛋白以及部分根系特异表达的钾转运蛋白的表达量都显著降低,这可能导致了油菜植株,尤其是根部钾吸收能力的减弱。

参考文献:

[1] 王汉中. 我国油菜产业发展的历史回顾与展望[J]. 中国油料作物学报,2010,32(2):300-302.

[2] 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.

[3] Shepherd M A, Sylvester - Bradley R. Effect of nitrogen fertilizer applied to winter oilseed rape (*Brassica napus*) on soil mineral nitrogen after harvest and on the response of a succeeding crop of winter wheat to nitrogen fertilizer [J]. J Agri Sci,1996,126(1):63-74.

[4] Coruzzi G, Bush D R. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signaling in plants[J]. Plant Physiol,2001,125(1):61-64.

[5] 孙克刚,王亚莉,鹿智江,等. 油菜氮磷钾元素的需肥

规律和施肥研究[J]. 土壤肥料,2002(4):35-37.

[6] Kusano M, Fukushima A, Redestig H, et al. Metabolic approaches toward understanding nitrogen metabolism in plants[J]. J Exp Bot,2011,62(4):1 439-1 453.

[7] 张 辉,朱德进,黄 卉,等. 不同施肥处理对油菜产量及品质的影响[J]. 土壤,2012,44(6):966-971.

[8] 陈正刚,李 剑,朱 青,等. 贵州西南部中海拔地区油菜平衡施肥及钾肥效应分析[J]. 耕作与栽培,2009(2):11-12.

[9] 王敏艳,吴良欢,俞信英,等. 菊科花卉常见缺素症及植株养分含量变化探讨[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(5):1 001-1 007.

[10] 王秀荣,曾秀成,王文明,等. 缺素培养对大豆养分含量的影响[J]. 华南农业大学学报,2011,32(4):31-34.

[11] 韩配配,秦 璐,李银水,等. 不同营养元素缺乏对甘蓝型油菜苗期生长和根系形态的影响[J]. 中国油料作物学报,2016,38(1):88-97.

[12] Clark R T, Famoso A N, Zhao K, et al. High-throughput two-dimensional root system phenotyping platform facilitates genetic analysis of root growth and development[J]. Plant, Cell & Environ,2013,36(2):454-466.

[13] 汪 浩. 油菜需肥特性及施肥技术[J]. 现代农业科技,2009,23:83-83.

[14] 张 萌,王 寅,任 涛,等. 施肥对贵州直播油菜产量和养分吸收的影响[J]. 中国油料作物学报,2014,36(3):369-373.

[15] 隋方功,于长春,刘培利. 缺素培养对夏谷幼苗吸收磷钾钙镁的影响[J]. 莱阳农学院学报,1992,9(3):205-210.

[16] 王 寅,鲁剑巍. 中国冬油菜栽培方式变迁与相应的养分管理策略[J]. 中国农业科学,2015,48(15):2 952-2 966.

[17] Marschner P. Mineral nutrition of higher plants (3rd edition)[M]. 北京:科学出版社,2013. 181-187.

[18] Nath M, Tuteja N. NPKS uptake, sensing, and signaling and miRNAs in plant nutrient stress[J]. Protoplasma, 2015,253(3):1-20.

[19] Gierth M, Maser P, Schroeder J I. The potassium transporter AtHAK5 functions in K⁺ deprivation-induced high-affinity K⁺ uptake and AKT1 K⁺ channel contribution to K⁺ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots[J]. Plant Physiol,2005,137:1 105-1 114.

(责任编辑:郭学兰)