

氮素形态处理下水曲柳幼苗养分吸收利用与生长及养分分配与生物量分配的关系

吴 楚^{1,2}, 王政权^{2*}, 范志强²

(1. 长江大学园艺园林学院, 荆州 434025; 2. 东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040)

摘要:森林土壤中 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的比例不平衡,造成森林树木对养分的吸收与利用、生长以及生物量分配格局发生变化。采用沙培技术,以不同 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的比例对水曲柳播种苗木进行处理,研究养分吸收利用与生长的关系以及养分分配格局与生物量分配格局的关系。实验结果表明,虽然水曲柳幼苗偏好 NO_3^- -N,但 NNUR、NPUR、NUE、PUE、RGR、NAR 以及单株总生物量均没有随 NO_3^- -N 的比例增加而增加。在 8~9 月份水曲柳幼苗生长旺盛时期,NNUR 和 NUE 之间以及 NPUR 和 PUE 之间的关系显著,而在 9~10 月份这两组关系不显著。在水曲柳旺盛生长的 8~9 月份,NUE 和 PUE 对水曲柳幼苗的 NAR 具有很大的影响,而在生长较弱的 9~10 月份,这两者对其 NAR 影响不大。在 8~9 月份和 9~10 月份两个时段内,NUE 和 RGR 之间以及 PUE 和 RGR 之间的关系非常显著。在 8 月份和 9 月份,在不同氮素形态处理下,水曲柳幼苗体内的氮分配格局决定了其生物量的分配格局,而磷分配格局与生物量分配格局无关。

关键词:水曲柳;养分吸收利用;生长;生物量;分配格局

文章编号:1000-0933(2005)06-1282-09 中图分类号:Q945.79,Q948.S718.43 文献标识码:A

Relationships between nutrient uptake, use efficiency and growth, and between nutrient partitioning patterns and biomass partitioning patterns in *Fraxinus mandshurica* seedlings supplied with different ratios of nitrogen forms

WU Chu^{1,2}, WANG Zheng-Quan^{2*}, FAN Zhi-Qiang² (1. College of Horticulture & Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, China; 2. School of Forest Resources & Environment, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1282~1290.

Abstract: In forest soils, there are often imbalance between nitrate and ammonium, resulting in changes in nutrient uptake and use by forest trees, tree growth, and biomass partitioning pattern. In this present paper, sand culture technique was used Relationships between Nutrient Uptake, Use Efficiency and Growth, and between Nutrient Partitioning Patterns and Biomass Partitioning patterns in *Fraxinus mandshurica* Seedlings Supplied with Different Ratios of Nitrogen Forms. Seed seedlings were planted in plastic barrels (d. 30 cm, h. 27 cm), 4 seedlings per barrel. After a month the seedlings were supplied with complete nutrients, these seedlings were treated with nitrogen forms: 0 NO_3^- -N : 100% NH_4^+ -N, 25% NO_3^- -N : 75% NH_4^+ -N, 50% NO_3^- -N : 50% NH_4^+ -N, 75% NO_3^- -N : 25% NH_4^+ -N, and 100% NO_3^- -N : 0% NH_4^+ -N. The plants were harvested on 3 August, 12 September, 2 October. The results showed that NNUR of seedlings supplied with 75% NO_3^- -N was the highest during the period from 3 August to 12 September. In the same period, NNUR reduced 40% when seedlings were only supplied with NO_3^- -N. NNUR of seedlings supplied with 75% NO_3^- -N was 0.34 mg/(g DW · d) during the period from 12 September to 2 October, but when seedlings were only supplied with NO_3^- -N, NNUR increased about 3 times. During the two periods,

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(30130160)

收稿日期:2004-02-22;修订日期:2004-10-08

作者简介:吴楚(1965~),男,湖北天门市人,博士,副教授,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: wuchuchu2001@yahoo.com

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wzqsily@126.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30130160)

Received date: 2004-02-22; Accepted date: 2004-10-08

Biography: WU Chu, Ph.D., Associate professor, mainly engaged in plant ecophysiology. E-mail: wuchuchu2001@yahoo.com

NPUR of seedlings supplied with 50% NO_3^- -N reached the highest value, and changes of NUE and PUE were irregular. As time changed, for all treatments of nitrogen forms, nitrogen partitioning to roots increased, but nitrogen partitioning to stems didn't changed significantly, nitrogen partitioning to leaves reduced. Phosphorus partitioning to roots, stems and leaves changed irregularly, but when plants were harvested on 3 August, phosphorus partitioning to roots reached the lowest value, and the partitioning to leaves reached the highest value.

When seedlings were supplied with nitrogen forms, the growth of their organs changed as the ratios of NO_3^- -N to NH_4^+ -N changed. At the three time plants were harvested, SLA increased as the ratios of NO_3^- -N to NH_4^+ -N increased from 0 to 25%. But when ratios of NO_3^- -N to NH_4^+ -N increased to 100%, SLA reduced. For all treatments, LMR reduced as time changed, and RMR increased. During the two periods (from 3 August to 12 September and from 12 September to 2 October), NAR of seedlings supplied with 50% NO_3^- -N reached the highest peaks. From 3 August to 12 September, RGR of seedlings supplied with 50% NO_3^- -N reached the highest peaks, but from 12 September to 2 October, RGR was the highest when seedlings were supplied with 25% NO_3^- -N.

For the seedlings harvested on 3 August and 12 September, total biomass of a single seedling supplied with 50% NO_3^- -N was the highest. But when seedlings were harvested on 2 October, the total biomass didn't change significantly as ratios of NO_3^- -N to NH_4^+ -N changed.

Key words: *Fraxinus mandshurica*; uptake and use efficiency of nutrients; growth; biomass; partitioning pattern

植物生根后不能移动,也就不能逃避环境胁迫,因此,植物只能形成完善的机理来调节其生理和形态,以适应环境条件的变化。植物在生理学和形态学上的可塑性使自己本身能适应重要资源的有效性以及空间分布^[1]。植物对营养供给能作出很敏感的反应,尤其是氮(N)素营养^[2, 3]。土壤无机 N 是植物吸收最主要的 N 形态^[4, 5], NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 则是土壤无机 N 中最主要的形态。在农田土壤中, NO_3^- -N 较多^[6, 7],而在森林土壤中, NH_4^+ -N 则较多^[8]。土壤溶液中 NO_3^- -N 浓度在时间和空间上的变化相当大,有时相差几个数量级^[9]。土壤中 NO_3^- -N 浓度变化会对植物的形态^[10]、生长^[10, 11]、营养吸收^[11]、碳(C)的分配格局^[12]以及根的构架^[3, 13, 14]等方面产生影响。

植物在吸收 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 时,分别分泌不同数量的 OH^- 和 H^+ ^[15, 16]。在森林土壤中, NH_4^+ -N 大量被吸收就会导致森林土壤酸化^[17, 18]。 NH_4^+ -N 能滞留在土壤胶体表面,不容易流失而进入地下水或溪流, NO_3^- -N 却容易流失,对环境造成非点源污染。 NO_3^- -N 的淋溶更加加剧了森林土壤的酸化,同时使森林土壤中 NO_3^- -N 与 NH_4^+ -N 的比例失调加剧。土壤酸化能导致森林生产力下降^[19~21]。有些植物偏好 NH_4^+ -N^[22~30],另一些植物则偏好 NO_3^- -N^[12, 31~33],但偏好 NO_3^- -N 的森林树木,在 NO_3^- -N 作为唯一的 N 源时,其生长并不好^[12]; NH_4^+ -N 作为唯一 N 源时,也容易引起毒害^[34]。

对植物而言,硝酸盐不仅作为植物营养的一种形式,而且在植物体内担当着信号分子的重任,调节基因表达、代谢和生物量分配^[35~37]。植物体外硝酸盐的供给能调节体内许多基因的表达^[37],从而影响 N 吸收、转运、同化以及碳的同化、代谢与分配,这将影响到树木的生长发育。因此,在森林生态系统中,土壤 NO_3^- -N 浓度、树木对 NO_3^- -N 的吸收以及还原活动将对森林生产力以及 C 和 N 的生物地球化学循环产生重要影响。

目前,在不同的 N 素形态处理下,树木主要养分(N 和 P)分配格局以及 C 分配格局随时间的变化,人们知之甚少。为此,本文采用沙培技术,研究水曲柳幼苗在不同 N 形态供给下 N、P 吸收与利用效率、生长以及碳分配的时间变化,以期了解养分吸收利用与生长的关系以及养分分配格局与 C 分配格局的关系,并更进一步弄清楚不同 N 形态对水曲柳生长的影响,为水曲柳幼苗培育和人工林培育提供更好的理论依据。

1 实验材料和方法

1.1 实验材料与培育

经过低温层积处理的水曲柳种子经过消毒后播种于培养基。当幼苗长到两片真叶时,于 5 月 20 日移植到塑料桶(直径 30 cm,高 27 cm)中。桶中事先装有河沙(用稀盐酸浸泡、水冲洗)。每桶 4 棵幼苗。

幼苗供给如下全营养液: NH_4NO_3 , 8 mmol/L; KH_2PO_4 , 1 mmol/L; KCl, 1 mmol/L; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 1 mmol/L; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.6 mmol/L; $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 0.02 mmol/L; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 6 $\mu\text{mol/L}$; H_3BO_3 , 0.016 mmol/L; ZnCl_2 , 0.3 $\mu\text{mol/L}$; $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.3 $\mu\text{mol/L}$; $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.3 $\mu\text{mol/L}$;必要时用 $\text{Ca}(\text{OH})_2$ 或 H_2SO_4 把 pH 值调整到 5.5~6.0。

1 个月,进行 N 形态比例梯度处理:0% NO_3^- -N : 100% NH_4^+ -N = 0 mmol/L KNO_3 : 8 mmol/L NH_4Cl ; 25% NO_3^- -N : 75% NH_4^+ -N = 2 mmol/L KNO_3 : 6 mmol/L NH_4Cl ; 50% NO_3^- -N : 50% NH_4^+ -N = 4 mmol/L KNO_3 : 4 mmol/L NH_4Cl ;

75% $\text{NO}_3^- \text{-N}$: 25% $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ = 6 mmol/L KNO_3 : 2 mmol/L NH_4Cl ; 100% $\text{NO}_3^- \text{-N}$: 0% $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ = 8 mmol/L KNO_3 : 0 mmol/L NH_4Cl 。这 5 种处理按照 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 在混合营养液中的比例分别缩写为: 0, 25, 50, 75, 100。

在进行 N 形态比例处理时, 其它营养成分则不变, 必要时用 $\text{Ca}(\text{OH})_2$ 或 H_2SO_4 把 pH 值调整到 5.5~6.0。每种处理 20 桶, 总计 100 桶。每个处理每 2d 浇 1 次营养液(每盆每次浇 100ml), 浇灌营养液时间在 8:00~9:00 进行。每天 8:00~9:00 和 17:00~18:00 分两次浇水, 每次每盆约 200 ml。

温室昼夜温度分别为 30℃和 18℃, 相对湿度 80%以上, 光照平均 14h/d。

1.2 实验方法

1.2.1 植株收获 植株收获分 3 次。第 1 次为 8 月 3 日, 第 2 次为 9 月 12 日, 第 3 次为 10 月 2 日。每次收获时, 首先把植株从栽培基质中取出, 操作时避免叶片和根系损伤。此后用水冲洗干净, 拿到实验室。每次取样时, 每种 N 形态比例处理取 4 桶, 共 16 株幼苗, 随机取 10 株幼苗, 分别分株摘下叶片, 以叶面积仪(Li-3000 型, Li-Cor, Co. Ltd, Lincoln, Nebraska, USA)测定单株叶面积, 然后, 以利刃从根颈处分开茎和根。把根、茎、叶放在 80℃下烘至恒重, 然后以分析天平进行称量。其余 6 株幼苗用于其它测定。

1.2.2 根、茎、叶片中 N 含量和 P 含量分析 根、茎、叶中总 N 和 P 含量分析均采用凯氏消化。测定总 N 时, 称取 0.1 g 样品, 在消化管中与 H_2SO_4 溶液、由 K_2SO_4 和 CuSO_4 配置的催化剂一起消化, 在如下温度各消化 0.5 h: 50、150、300 和 420℃。然后以凯氏定氮仪(KDY-9830, 北京, 思贝德)测定。测定总 P 时, 称取样品 0.15 g, 在如下温度各消化 0.5 h: 100、150、300℃。消化后, 以比色法测定消光度。所有分析重复 3 次。

1.2.3 各生长参数计算 相对生长速率(RGR)、净同化速率(NAR)、N 净吸收速率(NNUR)、P 净吸收速率(NPUR)、叶重比(LMR)、根重比(RMR)按照 de Groot 等^[38]的方法计算。特定叶面积(SLA)按照 Masarovicova^[39]的方法计算。N 利用效率(NUE)和 P 利用效率(PUE)按照 Eckstein 和 Karlsson^[40]的方法计算。

1.2.4 统计分析 本研究所有描述统计以及相关分析采用 SPSS 软件包(v. 10.0, SPSS Inc, Chicago, Illinois, USA)。

2 实验结果

2.1 不同时期水曲柳幼苗的 NNUR、NPUR、NUE、PUE

树木生长在其一生中具有大周期性, 在一年中则具有小周期性。在一年中不同时间, 树木生长速率不同, 对营养的吸收与利用也不同。在 8 月份和 9 月份之间, 水曲柳幼苗 NNUR 在 75% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时最高, 尽管水曲柳幼苗偏好 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ ^[12], 但当 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 为唯一 N 源时, 水曲柳幼苗 NNUR 反而下降 40%(图 1a)。在 9 月份和 10 月份之间, 水曲柳幼苗 NNUR 在 75% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时达到第二低点, 仅为 0.34 mg/(g DW·d), 在 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 为唯一 N 源时, 水曲柳幼苗 NNUR 增加约 3 倍(图 1a)。在两个时段, 水曲柳幼苗 NPUR 都在 50% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时达到最大(图 1b)。在第一时段, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 所占比例加大(75%和 100%)时, 幼苗对 NPUR 速率下降(图 1b)。

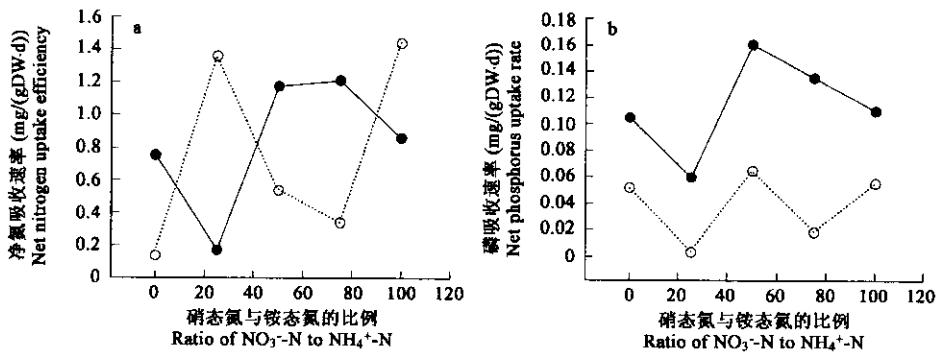


图 1 不同氮形态比例对 N(a)和 P(b)净吸收速率的影响

Fig. 1 Effects of different ratios of nitrogen forms on NNUR(a) and NPUR(b)

● 8 月 3 日~9 月 12 日 from 3, August to 12, September; ○ 9 月 12 日~10 月 2 日 from 12, September to 2, October

在两个时段, 水曲柳幼苗对 N 和 P 的利用率没有呈现规律性变化(图 2)。在 8~9 月份, 幼苗对 N 和 P 的利用率均在 50% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时最大, 而在 9~10 月份, 幼苗对 N 和 P 的利用率均在 25% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时达到最大, 而在 75% $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 处理时则较低(图 2)。

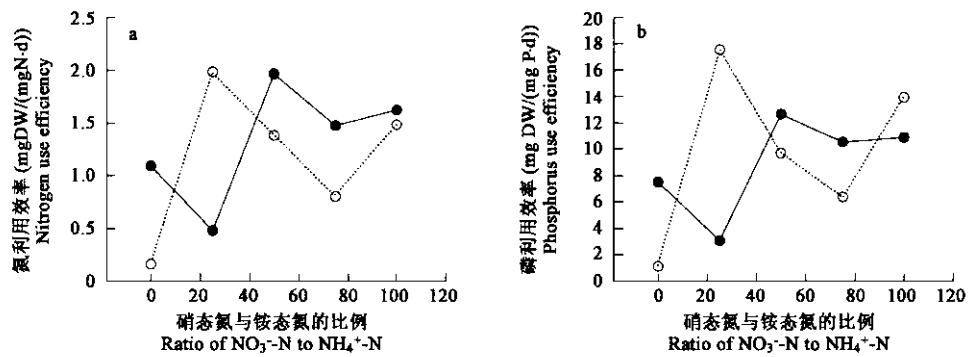


图 2 不同氮形态比例对 N(a)和 P(b)利用率的影响

Fig. 2 Effects of different ratios of nitrogen forms on NUE(a) and PUE(b)

● 8月3日~9月12日 from 3, August to 12, September; ○ 9月12日~10月2日 from 12, September to 2, October

2.2 不同时期幼苗体内 N 和 P 的分配格局

水曲柳幼苗体内 N 分配格局在不同的生长时期发生变化(图 3)。根 N 随时间变化逐渐增加(图 3a)。在 8 月份,当 NO₃⁻-N 为唯一 N 源时,根 N 分配百分比最大,在 9 月份,NO₃⁻-N 占 25% 时,根 N 分配百分比最大,而在 10 月份,根 N 分配百分比随 NO₃⁻-N 所占比例增大而降低(图 3a)。茎 N 分配百分比随时间变化的趋势不明显(图 3b)。在 8 月份,茎 N 分配百分比呈不规则变化,9 月份茎 N 的变化与同时的根 N 的变化趋势完全一样,而 10 月份茎 N 分配百分比则随 NO₃⁻-N 的比例增加而增加(图 3b)。叶 N 分配百分比随时间变化逐渐减少(图 3c)。在 8 月份,当 NO₃⁻-N 所比例在 0~75% 时,叶 N 分配百分比呈增加的趋势;当 NO₃⁻-N 为唯一 N 源时,叶 N 分配百分比反而下降 17% (图 3c)。在 9 月份,叶 N 分配百分比在 NO₃⁻-N 为 50% 时最大,而后随 NO₃⁻-N 所占比例增加而逐渐下降(图 3c)。在 10 月份,叶 N 分配百分比随 NO₃⁻-N 比例增加而无明显的变化(图 3c)。

水曲柳幼苗体内 P 分配格局在不同的生长时间发生变化(图 4)。在 8 月份,根 P 分配百分比没有呈现规律性变化,只在 50%~100% 之间,随 NO₃⁻-N 增加而增加(图 4a)。在 9 月份,根 P 分配百分比更无规律性变化,而在 10 月份,根 P 分配百分比在 25% NO₃⁻-N 时达到最大,而后随 NO₃⁻-N 的比例增加而下降(图 4a)。茎 P 分配百分比没有随时间呈现规律性变化(图 4b)。在 8 月份,当 NO₃⁻-N 的比例为 0~5% 时,叶 P 分配百分比随其比例增加而增加,而当 NO₃⁻-N 为唯一 N 源时,叶 P 分配百分比反而下降(图 4c)。9 月份和 10 月份内,叶 P 分配百分比无变化规律(图 4c)。

2.3 不同时期水曲柳幼苗的生长

由于幼苗营养吸收和同化在不同时期出现明显的变化,幼苗的生长速率和形态也发生变化。比叶面积(SLA)表示单位叶片干重与叶片面积大小,是衡量叶片生理特征的重要指标^[39]。由图 5 可知,在 3 次取样时,NO₃⁻-N 所占比例为 0~75% 时 SLA 表现随 NO₃⁻-N 比例增大而加大,在 75% NO₃⁻-N 处达到最大,而当 NO₃⁻-N 为唯一 N 时(100%),SLA 反而下降。同时,图 5 还显示在 8 月份和 10 月份各种处理下幼苗 SLA 没有显著差异,而在 9 月份各种处理下幼苗 SLA 与其他 2 个月份相应的 SLA 具有明显的差异。

LMR 和 RMR 呈现时间性变化(图 6)。在 8 月份,在 0~75% 范围内 LMR 随 NO₃⁻-N 比例增加而增加,而在 100% 时反而下降 28% (图 6a)。在 9 月份,LMR 也具有相似的变化趋势(图 6a)。在 10 月份,LMR 随 NO₃⁻-N 比例增加而增加,但幅度不大(图 6a)。无论在什么 NO₃⁻-N 比例下,LMR 随时间变化逐渐减少(图 6a)。至于 RMR 的变化,在 8 月份和 9 月份,RMR 没有呈现规律性变化(图 6b),在 10 月份,RMR 在 0~75% NO₃⁻-N 时逐渐减少,在 100% NO₃⁻-N 时略微增加(图 6b)。无论在什么 NO₃⁻-N 比例下,RMR 随时间变化逐渐增加(图 6b)。

在两个时段 NAR 没有表现很强的规律性,但在两个时段 NAR 均在 50% NO₃⁻-N 处理时达到最大(图 7)。在 8~9 月份,NAR 在 0~50% NO₃⁻-N 范围内随 NO₃⁻-N 比例增加而增大(图 7)。在 9~10 月份,NAR 在 50% NO₃⁻-N 达到最大后随 NO₃⁻-N 比例继续增加而逐渐减小(图 7)。在这里,RGR 是以全株总生物量进行计算的。在 8~9 月份,RGR 在 50% NO₃⁻-N 处理时最大,但随着 NO₃⁻-N 比例的增加而下降(图 8)。在 9~10 月份,RGR 在 25% NO₃⁻-N 处理时最大(图 8)。

2.4 不同时期水曲柳幼苗单株总生物量及其分配格局

在 8 月份,单株总生物量在 0~50% 范围内 NO₃⁻-N 比例增加而增加,而 NO₃⁻-N 比例过大(75% 和 100%) 时,单株总生物量则逐渐下降(图 9)。在 9 月份,单株总生物量也是在 50% NO₃⁻-N 处理时最大,当 NO₃⁻-N 比例过大(75% 和 100%) 时则逐渐下降(图 9)。在 10 月份,单株总生物量在各种 NO₃⁻-N 比例处理下没有明显的变化。

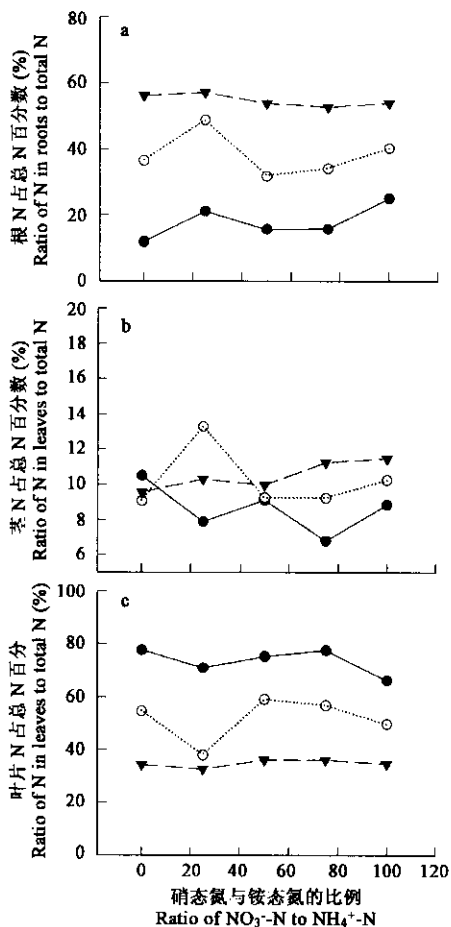


图3 不同时间氮形态比例对根茎叶中氮相对含量的影响

Fig. 3 Effects of ratios of nitrogen forms on relative nitrogen contents in roots, stems and leaves in different periods

● 8月3日 3, August; ○ 9月12日 12, September; ▼ 10月2日 2, October

随着时间的变化,水曲柳幼苗总生物量的分配格局发生变化(图10)。在8月份,无论 $\text{NO}_3\text{-N}$ 所占比例如何,生物量大多分配于叶,占总生物量的45%~58%,其次是根,占总生物量的30%~42%。生物量分配于茎的数量最少,为12%~18%(图10a)。在9月份,叶所占的百分比有所下降,占总生物量的26%~45%,而根所占的百分比则增加,为40%~48%。除了25% $\text{NO}_3\text{-N}$ 处理时茎生物量稍微下降(6%)外,其他处理下茎分配的生物量稍微有所增加,占16%~26%(图10b)。在10月份(图10c),根生物量继续增加(占55%~59%),叶生物量继续下降(26.5%~30%),茎生物量则仍然稍微下降(13.7%~14.7%)。

就根茎比来看,随着时间的变化,所有 $\text{NO}_3\text{-N}$ 比例的处理的幼苗根茎比均逐渐增加(图11)。在8月份,根茎比变化没有明显的规律性(图11)。在9月份,在0~75% $\text{NO}_3\text{-N}$ 处理时,根茎比随 $\text{NO}_3\text{-N}$ 比例增加而逐渐降低(图11)。在10月份,所有 $\text{NO}_3\text{-N}$ 比例的处理下的幼苗根茎比均大于1,但根茎比随 $\text{NO}_3\text{-N}$ 比例增加而降低(图11)。

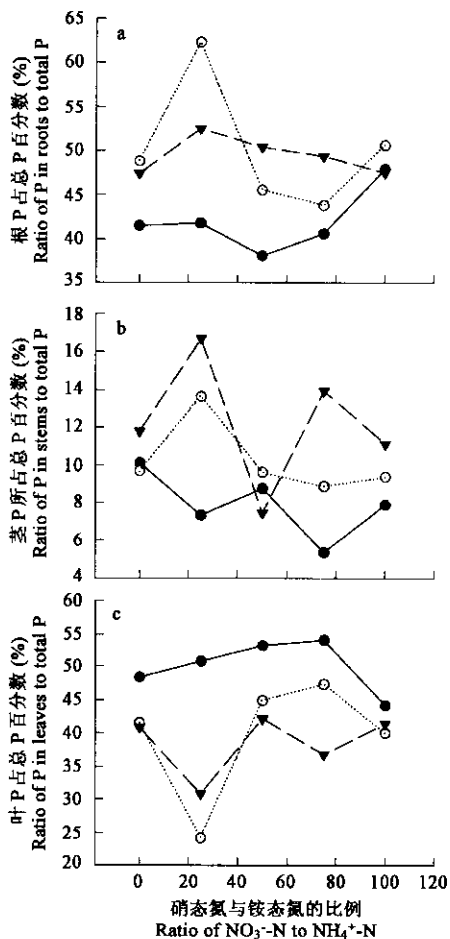


图4 不同时间氮形态比例对根茎叶中磷相对含量的影响

Fig. 4 Effects of ratios of nitrogen forms on relative phosphorus contents in roots, stems and leaves in different periods

● 8月3日 3, August; ○ 9月12日 12, September; ▼ 10月2日 2, October

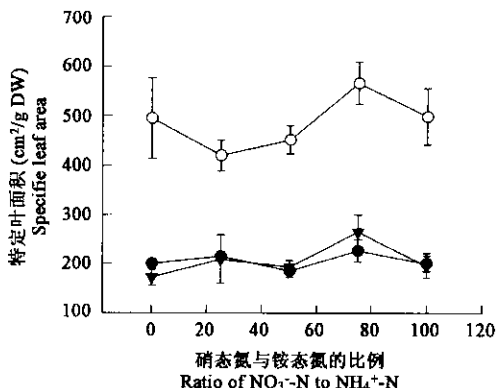


图5 不同时间氮形态比例对特定叶面积的影响

Fig. 5 Effects of different ratios of nitrogen forms on specific leaf area

● 8月3日 3, August; ○ 9月12日 12, September; ▼ 10月2日 2, October

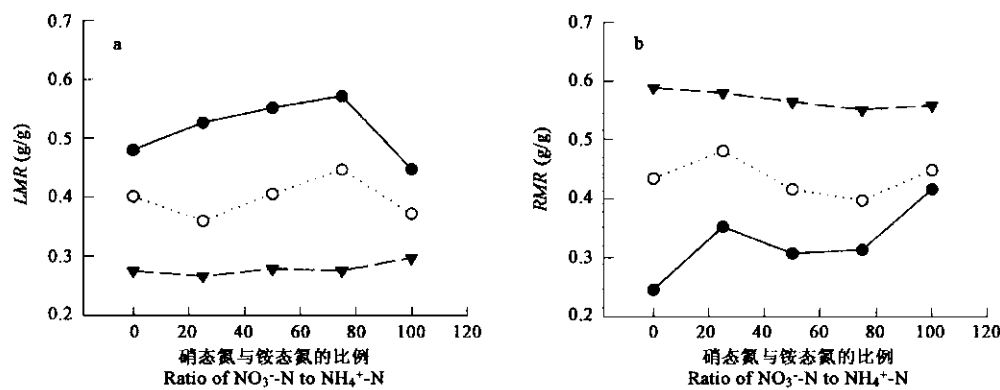


图 6 不同时间氮素形态比例对 *LMR* 和 *RMR* 的影响

Fig. 6 Effects of different ratios of nitrogen forms on *LMR* and *RMR* in different time

● 8 月 3 日 3, August; ○ 9 月 12 日 12, September; ▼ 10 月 2 日 2, October

3 讨论

3.1 N 素形态处理下水曲柳幼苗营养吸收、利用和生长的关系

N 和 P 是树木最重要的两种营养元素,树木对它们的吸收和同化影响树木的生长和发育。虽然水曲柳幼苗偏好 NO_3^- -N^[12],但水曲柳幼苗 *NNUR*(图 1a)和 *NPUR*(图 1b)并没有随 NO_3^- -N 的比例增加而增加,而是表现不规则变化。水曲柳幼苗 *NUE* 和 *PUE* 也没有随 NO_3^- -N 的比例增加而增加(图 2)。*NAR*、*RGR* 和单株总生物量均没有随 NO_3^- -N 的比例增加而增加(图 7,图 8 和图 9)。*NNUR* 和 *NUE* 之间在 8~9 月份相关性显著(图 1a 和图 2a, $p<0.05$, 2-tailed),在 9~10 月份相关性不显著(图 1a 和图 2a, $p>0.05$, 2-tailed),这说明在 8~9 月份水曲柳幼苗生长旺盛时期, *NNUR* 对 *NUE* 具有很大的影响。*NPUR* 和 *PUE* 之间在 8~9 月份相关性显著(图 1b 和图 2b, $p<0.05$, 2-tailed),但在 9~10 月份则不显著(图 1b 和图 2b, $p>0.05$, 2-tailed),这也说明在 8~9 月份, *NPUR* 对 *PUE* 具有很大的影响。在 8~9 月份, *NUE* 和 *NAR* 关系非常显著(图 2a 和图 7, $p<0.01$, 2-tailed),但在 9~10 月份,两者之间关系不显著(图 2a 和图 7, $p>0.05$, 2-tailed)。同样地,在 8~9 月份, *PUE* 和 *NAR* 关系非常显著(图 2b 和图 7, $p<0.01$, 2-tailed),在 9~10 月份,两者之间的关系则不显著(图 2b 和图 7, $p>0.05$, 2-tailed)。这些结果表明,在水曲柳旺盛生长的 8~9 月份, *NUE* 和 *PUE* 对水曲柳幼苗的 *NAR* 具有很大的影响,而在生长较弱的 9~10 月份,这两者对其 *NAR* 影响不大。在 8~9 月份和 9~10 月份两个时段内, *NUE* 和 *RGR* 之间的关系非常显著(图 2a 和图 8, $p<0.01$, 2-tailed),同时 *PUE* 和 *RGR* 也具有非常显著的相关性(图 2b 和图 8, 8~9 月份: $p<0.01$, 2-tailed),这说明在不同 N 素形态处理下, *NUE* 和 *PUE* 都对水曲柳幼苗的单株总生物量的累积具有决定性的影响(*RGR* 是根据单株总生物量计算的)。

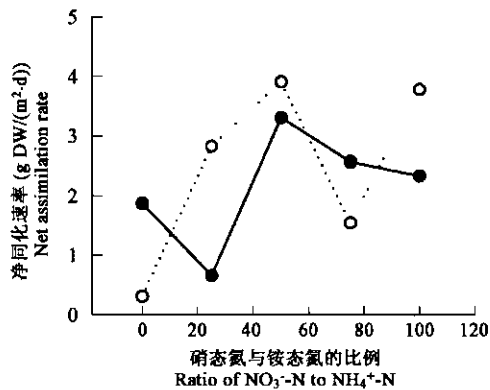


图 7 不同氮素形态比例对净同化速率的影响

Fig. 7 Effects of different ratios of nitrogen forms on net assimilation rate

● 8 月 3 日~9 月 12 日 from 3, August to 12, September; ○ 9 月 12 日~10 月 2 日 from 12, September to 2, October

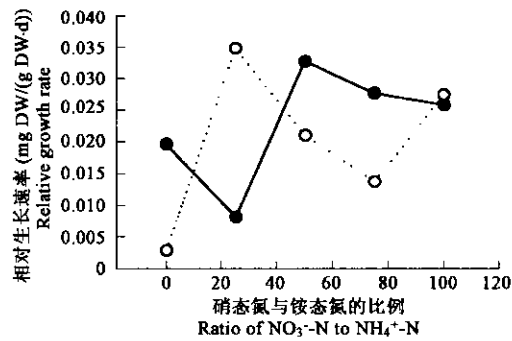


图 8 不同时间氮素形态比例对相对生长速率的影响

Fig. 8 Effects of different ratios of nitrogen forms on relative growth rate

● 8 月 3 日~9 月 12 日 from 3, August to 12, September; ○ 9 月 12 日~10 月 2 日 from 12, September to 2, October

3.2 N 形态处理下水曲幼苗体内养分分配格局和生物量分配格局的关系

在 8 月份,在各种 N 素形态处理中,根 N 百分比与根生物量的百分比的关系非常显著(图 3a 和图 10a, $p < 0.01$, 2-tailed),而根 P 百分比与根生物量的百分比的关系不显著(图 4a 和图 10a, $p > 0.05$, 2-tailed)。茎 N 的百分比与茎生物量的百分比的关系非常显著(图 3b 和图 10a, $p < 0.01$, 2-tailed),而茎 P 的百分比与茎生物量的百分比的关系不显著(图 4b 和图 10a, $p > 0.05$, 2-tailed)。叶 N 的百分比与叶生物量百分比关系非常显著(图 3c 和图 10a, $p < 0.01$, 2-tailed),叶 P 的百分比与叶生物量百分比的关系不显著(图 4c 和图 10a, $p > 0.05$, 2-tailed)。在 9 月份,在各种形态比例的处理中,根 N 百分比与根生物量百分比的关系显著(图 3a 和图 10b, $p < 0.05$, 2-tailed),而根 P 的百分比与根生物量百分比之间不存在显著的关系(图 4a 和图 10b, $p > 0.05$, 2-tailed)。茎 N 的百分比与茎生物量百分比的关系非常显著(图 3b 和图 10b, $p < 0.01$, 2-tailed),茎 P 的百分比与茎生物量百分比的关系也非常显著(图 4b 和图 10b, $p < 0.01$, 2-tailed)。叶 N 的百分比与叶生物量百分比的关系显著(图 3c 和图 10b, $p < 0.05$, 2-tailed),叶 P 的百分比与叶生物量分配百分比之间没有关系(图 4c 和图 10b, $p > 0.05$, 2-tailed)。在 10 月份,在各种形态比例的处理中,根 N 的百分比与根生物量的百分比的关系显著(图 3a 和图 10c, $p < 0.05$, 2-tailed),而根 P 的百分比与根生物量的百分比之间不存在相关关系(图 4a 和图 10c, $p > 0.05$, 2-tailed)。就茎而言, N 和 P 百分比与茎生物量百分比都不存在相关性(图 3b 和图 10c, 图 4b 和图 10c, $p > 0.05$, 2-tailed)。N 和 P 在叶片中的分配百分比与叶片生物量也没有相关性(图 3c 和图 10c, 图 4c 和图 10c, $p > 0.05$, 2-tailed)。

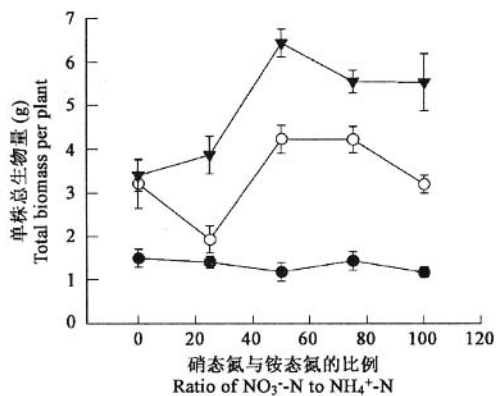


图 9 不同时间氮形态比例对单株总生物量的影响

Fig. 9 Effects of different ratios of nitrogen forms on total biomass per plant in different time

● 8 月 3 日 3, August; ○ 9 月 12 日 12, September; ▼ 10 月 2 日 2, October

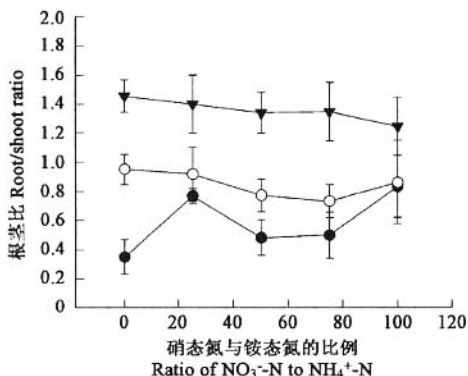


图 11 不同时间氮形态比例对根茎比的影响

Fig. 11 Effects of different ratios of nitrogen forms on root/shoot ratio

● 8 月 3 日 3, August; ○ 9 月 12 日 12, September; ▼ 10 月 2 日 2, October

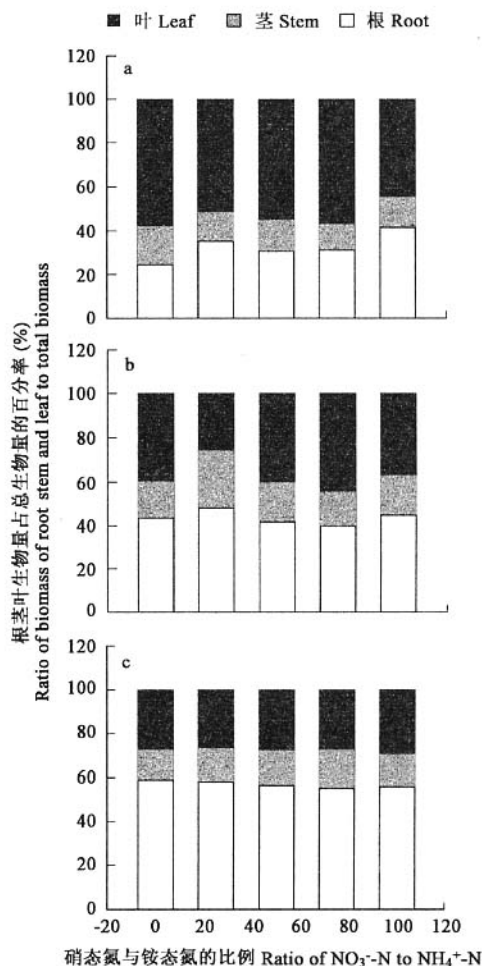


图 10 不同时间氮形态处理下根茎叶生物量分配格局

Fig. 10 Biomass partitioning patterns of seedlings supplied with different ratios of N forms

a 8 月 3 日 3, August; b 9 月 12 日 12, September; c 10 月 2 日 2, October

从上面的分析来看,在水曲柳 8 月份和 9 月份 N 分配格局与水曲柳幼苗生物量分配格局具有相当强的关系,而 P 分配格局与生物量分配格局的关系不显著;在 10 月份,除根外,叶和茎中的 N 和 P 与相应的叶和茎的生物量分配没有显著的关系。因此,这些结果表明,在 8 月份和 9 月份,在不同 N 素形态处理下,水曲柳幼苗体内的 N 分配格局决定了其生物量的分配格局,而 P 分配格局与生物量分配格局无关。

References:

- [1] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.*, 1994, **25**: 159~238.
- [2] Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytol.*, 1994, **127**:635~674.
- [3] Forde B G, Lorenzo H. The nutritional control of root development. *Plant Soil*, 2001, **232**:51~68.
- [4] Glass A D M, Erner Y, Hunt T, *et al.* Inorganic nitrogen absorption by plant roots: physiology and molecular biology. In: Gissel-Nielsen, Jensen A, eds. *Plant Nutrition- Molecular Biology and Genetics*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1999. 1~16.
- [5] Murphy D V, Macdonald A J, Stockdale E A, *et al.* Soluble organic nitrogen in agricultural soils. *Biology Fertility Soils*, 2000, **30**:374~387.
- [6] Crawford N M, Glass D M A. Molecular and physiological aspect of nitrate uptake in plants. *Trends Plant Sci.*, 1998, **3**:389~395.
- [7] Hirsch R E, Sussman M R. Improving nutrient capture from soil by the genetic manipulation of crop plants. *Trends Biotechnol.*, 1999, **17**:356~361.
- [8] Malagoli M, Dal Canal A, Quaggiotti S, *et al.* Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant Soil*, 2000, **221**:1~3.
- [9] Reisenauer H M. Mineral nutrients in soil solution. In: Altman P L, Dittmer D S, eds. *Environmental Biology*. Bethesda MA: Fed. Am. Soc. Exp. Biol., 1966. 507~508.
- [10] Walch-Liu P, Neumann G, Bangerth F, *et al.* Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**: 227~237.
- [11] Ruan J, Zhang F, Wong M H. Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L. *Plant Soil*, 2000, **223**:63~71.
- [12] Zhang Y D, Fan Z Q, Wang Q C, *et al.* Effects of different nitrogen forms on growth of *Fraxinus mandshurica* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(5):665~667.
- [13] Zhang H, Forde B G. An Arabidopsis MADS box gene that control nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998, **279**: 407~409.
- [14] Leyser O, Fitter A. Roots are branching out in patches. *Trends Plant Sci.*, 1998, **3**:203~204.
- [15] Raven J A, Franco A A, de Jesus E L, *et al.* H⁺ extrusion and organic-acid synthesis in N₂-fixing symbioses involving vascular plants. *New Phytol.*, 1990, **114**:369~389.
- [16] Bolan N S, Hedley M J, White R E. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. *Plant Soil*, 1991, **134**:53~63.
- [17] Wilson E J, Skeffington R A. The effects of excess nitrogen deposition on young Norway spruce trees I. The soil. *Environ Pollut*, 1994, **86**:141~151.
- [18] De Visser P H B, Van Breemen N. Effects of water and nutrient applications in a Scots pine stand to tree growth and nutrient cycling. *Plant Soil*, 1995, **173**:299~310.
- [19] Lee C H, Izuta T, Aoki M, *et al.* Growth and photosynthetic responses of red pine seedlings grown in brown forest soil acidified by adding H₂SO₄ solution (in Japanese with English summary). *Jpn. J. Soil. Sci. Plant. Nutr.*, 1998, **69**:53~61.
- [20] Miwa M, Izuta T, Totsuka T. Dry weight growth of Japanese cedar seedlings grown in artificially acidified brown forest soils (in Japanese with English summary). *J. Jpn. Soc. Atmos. Environ.*, 1998, **33**:81~92.
- [21] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, *et al.* Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees*, 2001, **15**:453~561.
- [22] Haynes R J. Uptake and assimilation of mineral nitrogen by plants. In: Haynes R J, eds. *Mineral nitrogen in the plant soil system*. New York: Academic Press, 1986. 303~378.
- [23] Boxman A W, Roelofs J G M. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedlings. Effects of mycorrhizal infection. *Can. J. Bot.*, 1988, **66**:1091~1097.

- [24] Ewards J H, Horton B D. Interaction of seedlings to $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$ ratios in nutrient solutions. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1982, **107**:142~147.
- [25] Peterson L A, Stang E J, Dana M N. Blueberry response to NH_4^+ -N and NO_3^- -N. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1988, **113**: 9~12.
- [26] Rosen C J, Allan D L, Luby J J. Nitrogen form and solution pH influence growth and nutrition of two of two *Vaccinium* clones. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1990, **115**:83~89.
- [27] Bassirirad H, Griffin K L, Reynolds J F, *et al.* Changes in root NH_4^+ and NO_3^- absorption rates of loblolly and ponderosa pine in response to CO_2 enrichment. *Plant Soil*, 1997, **190**:1~9.
- [28] Kronzucher H J, Siddiqi M Y, Glass A D M. Kinetics of NO_3^- influx in spruce. *Plant Physiol.*, 1995, **109**:319~326.
- [29] Kronzucher H J, Siddiqi M Y, Glass A D M. Compartmentation and flux characteristics of nitrate in spruce. *Planta*, 1995, **196**:674~682.
- [30] Kronzucher H J, Siddiqi M Y, Glass A D M. Kinetics of NH_4^+ influx in spruce. *Plant Physiol.*, 1996, **110**:773~779.
- [31] Scherer H W, MacKown C T. Dry matter accumulation, uptake and chemical composition of tobacco grown with different N sources at two levels of K. *J. Plant. Nutr.*, 1987, **10**:10~14.
- [32] Marshner H. *Mineral nutrition of higher plants*. New York: Academic Press, 1990. 211.
- [33] Stadler J, Gebauer G. Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior* L.): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. *Trees*, 1992, **6**:236~240.
- [34] Goyal S S, Lorenz O A, Huffakeer R C. Inhibitory effects of ammoniacal nitrogen on growth of radish plants I. Characterization of toxic effects of NH_4^+ on growth and its alleviation by NO_3^- . *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1982, **107**:127~129.
- [35] Sitt M, Scheible W R. Nitrate acts as a signal to control gene expression, metabolism and biomass allocation. In: Kruger NJ, *et al.*, eds. Regulation of primary metabolic pathways in plants. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. 275~306.
- [36] Takei K, Takahashi T, Sugiyama T, *et al.* Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: a signal transduction pathway mediated by cytokinin. *J. Exp. Bot.*, 2000, **53**:971~977.
- [37] Forde B G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2002, **53**:203~224.
- [38] de Groot C C, Marcelis L F M, van den Boogaard R, *et al.* Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant Cell Environ.*, 2001, **24**:1309~1317.
- [39] Masarovicova E. Measurements of plant photosynthetic activity. In: *Handbook of Photosynthesis*. Pessarakli M, eds. New York: Marcel Dekker, 1997. 769~801.
- [40] Eckstein R L, Karlsson P S. Variation in nitrogen-use efficiency among and within subarctic graminoids and herbs. *New Phytol.*, 2001, **150**: 641~651.

参考文献:

- [12] 张彦东,范志强,王庆成,等. 不同形态 N 素对水曲柳幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 2000, **11**(5):665~667.