根域限制和氮素水平对连翘幼苗生长的影响

安 慧12 上官周平12,*

(1. 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨陵 712100 2. 中国科学院水土保持研究所,陕西杨陵 712100)

摘要:在植物生长箱通过溶液培养试验,从叶片光合气体交换参数、叶绿素含量及其荧光参数等方面来探讨不同氮素浓度条件下根域体积对连翘幼苗光合生理特性及生长的影响,并采用 15 N,示踪技术对不同氮素浓度条件下根域体积对连翘幼苗体内氮素转运进行了研究。结果表明:低氮 (LN)处理幼苗的地上部和根系干物质重较高氮 (HN)处理的高,根域限制对地上部和根系干物质重的影响不同,LN 处理幼苗地上部和根系干物质重在低根域体积 ($10\,\mathrm{cm} \times 10\,\mathrm{cm} \times 15\,\mathrm{cm}$,LR)处理均较高根域体积 ($20\,\mathrm{cm} \times 10\,\mathrm{cm} \times 15\,\mathrm{cm}$,LR)处理均较高根域体积 ($20\,\mathrm{cm} \times 10\,\mathrm{cm} \times 15\,\mathrm{cm}$,HR)处理的低,HN 处理的幼苗响应情况有所不同。LN 处理幼苗的叶片净光合速率 (P_n)和叶绿素含量较 HN处理的高,,LN 处理幼苗 P_n 和气孔导度 (G_n)在 LR 处理较 HR 处理的高,而 HN 处理幼苗的 P_n 和 G_n 随根域体积变化规律与 LN 处理相反,LN 和 HN 处理叶绿素含量随根域体积变化规律与 P_n 相反。LN 处理幼苗的 PS II 最大光化学量子效率 (P_n)和 PS II 电子传递量子效率 (P_n)均较 HN 处理的高,不同供氮处理下 LR 处理幼苗的 P_n 与较 HR 处理的高,而 P_n 的变化规律相反。不同供氮处理时,LR 处理幼苗的光化学猝灭系数 (P_n)均较 HR 处理的低,而非光化学猝灭系数 (P_n)的变化规律相反。不同供氮处理时,LR 处理幼苗的 P_n 和 P_n 和 P_n 的变化规律相反,不同供氮处理时,LR 处理幼苗根系和地上部氮含量均较 HR 处理的低,LN 处理幼苗根系和地上部氮含量均较 HR 处理的低,加替根系和地上部氮含量均较 HR 处理的低,LN 处理幼苗根系和地上部氮含量较 HN 处理的低,加替根系和地上部氮含量较 HN 处理的低,加替根系和地上部氮含量较 HN 处理的低,加替根系和地上部氮含量较 HN 处理的低,加替根系吸收 P_n 个 P_n 和 P_n 和 P

关键词 根域限制 连翘 汽体交换参数 氮素分配 氮素水平

文章编号:1000-0933 (2007)04-1323-10 中图分类号:0945.794 文献标识码:A

Effects of root restriction and nitrogen application on the growth of *Forsythia* suspensa seedlings

AN Hui¹², SHANGGUAN Zhou-Ping ^{12,*}

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Agriculture on the Loess Plateau Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation , Chinese Academy of Sciences , Yangling , Shaanxi 712100 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1323 ~ 1332.

Abstract: The photosynthetic characteristics, nitrogen (N) transport and root-zone volumes of *Forsythia suspensa* seedlings cultivated in a plant growth chamber with different N concentration treatments were studied. The results showed that the dry weights of shoots and roots of *Forsythia suspensa* seedlings under low N treatment were higher than that under high N treatment. The effects of root restriction on the shoot and root dry weights of *Forsythia suspensa* seedlings under low N

基金项目 :中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-05) ;西北农林科技大学拔尖人才培养计划项目和创新团队资助项目 ;中国科学院西部之光人才培养计划联合学者资助项目 (2005LH01)

收稿日期 2006-04-08;修订日期 2006-11-28

作者简介 安慧 (1981~), 女, 宁夏固原人, 博士生, 主要从事森林生理生态研究. E-mail: anhui08@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangguan@ ms. iswc. ac. cn

Foundation item :The project was financially supported by the west-action program in Chinese Academy of Science (No. KZCX2-XB2-05), Program for Excellent Talents and Innovative Group in Northwest A & F University, the Program for New Century Excellent Talents in Universities and the United Scholar's Item of Talent Training Program in West China of Chinese Academy of Sciences (No. 2005LH01)

Received date 2006-04-08; Accepted date 2006-11-28

Biography AN Hui, Ph. D., mainly engaged in forest physio-ecology. E-mail anhui08@163.com

treatment were different, and the seedlings with low root restriction (LR, $10 \text{cm} \times 10 \text{cm} \times 15 \text{cm}$) had lower shoot and root dry weights than that with high root restriction (HR, $20 \, \mathrm{cm} \times 10 \, \mathrm{cm} \times 15 \, \mathrm{cm}$). The net photosynthetic rate (P_n) and chlorophyll content of Forsythia suspensa seedlings under low N treatment were higher than that under high N treatment. Under low N treatment, the LR seedlings had higher P_n and stomatal conductance (G_n) than HR seedlings, however, the HR seedlings under high N treatment had higher P_n and G_s than LR seedlings. The effects of root restriction on chlorophyll content of Forsythia suspensa seedlings under both N treatments were different from that on P_n . Comparatively, the maximum photochemical efficiency (F_{ν}/F_{m}) , actual photochemical efficiency of PS II $(\Phi_{\text{PS},\text{II}})$ and non-photochemical quenching coefficient (qNP) of Forsythia suspensa seedlings under low N treatment were higher than that under high N treatment. And the LR seedlings under low or high N treatment had higher F_v/F_m and qNP but lower Φ_{PSII} and photochemical quenching coefficient (qP) than HR seedlings. The N contents in roots and shoots of Forsythia suspensa seedlings under low N treatment were lower than that under high N treatment. And the LR seedlings under low or high N treatment had lower N contents in roots and shoots than HR seedlings. The percentages of 15N allocation in roots and leaves of Forsythia suspensa seedlings under low N treatment were lower than that under high N treatment, however, the percentages of 15 N allocation in branches and stems of seedlings under low N treatment were higher than that under high N treatment. The allocation percentages of N absorbed by roots in leaves and branches were 7% - 10% and 7% - 12%respectively, and the nitrogen demand for leave and branches growth was mainly met by internal N stocks.

Key Words: root restriction; Forsythia suspensa; gas exchange parameters; nitrogen allocation; nitrogen application

根域限制就是将植物根系通过物理方法限制在一定范围内,控制其体积和数量,改变根系分布和构型。 根域限制引起植物许多生理及形态方面的变化 植物根冠生长、干物质累积及分配、光合与呼吸作用、营养物 质吸收、开花和产量等都受到根域限制的影响 [~4]。 植物根系生长空间受到过度的限制会阻碍其生长发 育『〕原因可能是根系与地上部间的物质交换的变化影响植物形态及生理特性。根域限制对植物形态和生 长发育的影响在黄瓜、甜椒、棉花、桃树等植物上已有研究『ダダ゙」,而根域限制对不同植物种类在光合生理、根 冠比和体内养分等方面影响不同。许多研究表明养分或水分胁迫可能是根域限制抑制植物生长的原因[4,10], 而 Menzel 等 [11]研究认为养分和水分资源亏缺并不是根域限制条件下植物地上部生长受抑制的主要因素。 植物地上部生长受到抑制与根系合成生长物质能力有紧密的关系 根域限制引起植物根系生长物质及体内激 素代谢失衡 从而导致植物形态上的变化 [6]。 Will 等 [10]研究表明 CO3 浓度升高及根域限制条件下火炬松光 合速率降低的影响因素是水分胁迫,而不是受到 CO。浓度升高或碳水化合物累积的影响,根域体积限制对植 物光合生理特征影响的原因可能是水分和养分资源亏缺。所以、根域限制减弱根系吸收水分和养分的能力, 根系即使在水分和养分资源供应充足条件也不能提供满足植物生长需要的养分和水分,有关的机理亟待进一 步的研究。

叶片氮含量影响叶片中光合色素含量和核酮糖 1.5-二磷酸羧化酶 (Rubisco)的含量和活性 [2], Rubisco 是 C₃植物光合作用的关键酶 ,其活性决定了卡尔文循环的运转速率 [13]。 许多研究表明,植物的叶片氮含量 与其光合速率有着明显的相关性[13~15]。供氮水平可通过调控叶氮含量而影响植物的光合能力,氮素供给对 植物叶片叶绿素含量[16,17]、气孔导度[18,19]以及叶绿素荧光参数[20,21]都有很大的影响,但不同供氮水平下根 域限制对植物体内氮素运转分配、光合生理与协调生长的影响还很少研究。

连翘 (Forsythia suspensa)是良好的药用和生态建设植物,具有很强的抗沙固土能力,是黄土高原水土流失 治理的主要经济植物之一 [2]。采用溶液培养方法设置氮素水平和根域体积 ,观察不同氮素水平下根域限制 对连翘幼苗的协调生长、氮素转运、气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响,旨在探讨连翘幼苗的氮素分配、 光合生理及生产力形成对氮素供给和根域限制的响应机制 为连翘幼苗生长及养分管理提供理论依据和实践 指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料培养与处理

实验在 PGV-36 植物生长箱 (Sclnnidt , Canada) 内进行。供试苗木为一年生连翘 (Forsythia suspensa)幼苗 随机挑选长势均匀的苗木 将其根系洗净、消毒后栽植于黑色蜡光纸包裹的塑料盆 ($45 \,\mathrm{cm} \times 32 \,\mathrm{cm} \times 15 \,\mathrm{cm}$,约 2. $16 \,\mathrm{L}$)中。连翘幼苗用打孔的塑料泡沫板固定,在植物生长箱中培养。培养条件为 :白天温度为 ($20 \,\mathrm{t} \,\mathrm{L}$ 2)℃ 液间温度 ($15 \,\mathrm{t} \,\mathrm{L}$ 2)℃ 昼夜湿度均为 $65\% \,\mathrm{t} \,\mathrm{L}$ 5% ,光照时间为每天 $13 \,\mathrm{h}$,光强 ($260 \,\mathrm{t} \,\mathrm{L}$ 2) $100 \,\mathrm{L}$ 2 0 $100 \,\mathrm{L}$ 2 0 $100 \,\mathrm{L}$ 3 $100 \,\mathrm{L}$ 3 $100 \,\mathrm{L}$ 4 d ,然后采用不同氮素浓度的培养液进行培养,每周更换一次营养液,每天用 $100 \,\mathrm{L}$ 1 $100 \,\mathrm{L}$ 3 $100 \,\mathrm{L}$ 4 $100 \,\mathrm{L}$ 3 $100 \,\mathrm{L}$ 4 $100 \,\mathrm{L}$ 3 $100 \,\mathrm{L}$ 4 $100 \,\mathrm{L}$ 5 $100 \,\mathrm{L}$ 4 $100 \,\mathrm{L}$ 5 $100 \,\mathrm{L}$ 6 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 6 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 6 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 6 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 8 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 7 $100 \,\mathrm{L}$ 8 $100 \,\mathrm{L}$ 9 $100 \,\mathrm{L}$ 9 10

连翘幼苗培养的基本培养液为 Hogaland 溶液 ,试验设置 2 个氮素水平和 2 个根域限制处理 ,氮源为 NO_3^- ,分别为 4mmol L^{-1} (低氮处理 ,LN)和 40mmol L^{-1} (高氮处理 ,HN) 根域体积为 $1500\,\mathrm{cm}^3$ ($10\,\mathrm{cm}\times10\,\mathrm{cm}\times15\,\mathrm{cm}$,LR)和 $3000\,\mathrm{cm}^3$ ($20\,\mathrm{cm}\times10\,\mathrm{cm}\times15\,\mathrm{cm}$,HR) ,用塑料板将培养盆分隔为不同体积的空间。 培养液用 SO_4^- 和 Cl^- 平衡电荷 ,其余养分离子含量恒定。 在连翘幼苗栽植后 $55\,\mathrm{d}$ 进行 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 同位素示踪试验 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 标记物为 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 不记 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 。 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 不记 $l^{15}\,\mathrm{N}$ 信。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片光合参数的测定

移植后 65d 利用 LI-6400 型光合系统 (LI-COR ,USA)于 9 $00 \sim 11$ 30 时测定连翘幼苗叶片的气体交换参数 ,选取生长较为一致的叶片进行活体测定 ,主要测定叶片净光合速率 (P_n , μ mol m⁻² s⁻¹), 蒸腾速率 (T_n , mmol m⁻² s⁻¹), 气孔导度 (G_n , μ mol m⁻² s⁻¹)和胞间 CO_n 浓度 (G_n , μ mol mol m⁻¹)等参数。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

1.2.3 叶绿素含量的测定

移植后 65d 利用 SPAD-502 叶绿素含量仪 (Minolta "Japan)于9 00~11 30 测定相对叶绿素含量指数。选取生长较为一致的叶片进行活体测定 "测量时手持 SPAD-502 叶绿素测量仪夹住叶片 "沿着叶脉方向移动测定 ,每株植物测定 5 个叶片 ,每叶片重复 5~6 次。

1.2.4 硝酸还原酶活性的测定

分别于移植后 65 d 和 85 d 两天的 $9\,00 \sim 10\,00$ 采集幼苗叶片 ,参照张志良等 $^{[24]}$ 的方法并略作改进。 1g 叶片加 5ml 提取缓冲液 $(25mmol\ L^{-1},pH\ 7.5\ H_3PO_4$ 缓冲液、 $5mmol\ L^{-1}EDTA-Na_2$ 和 $5mmol\ L^{-1}$ 半胱氨酸)冰 浴中研磨为匀浆,低温离心 $5min\ (4000r/min\)$,上清液即为酶粗提取液。 吸取 $1.2ml\ 0.1mol\ L^{-1}\ KNO_3$ 溶液、 $0.4ml\ NADH\ 和 0.4ml\ 酶粗提液 混合反应液于 <math>30^{\circ}$ C 下保温 $30\ min\ m$ 人 $1ml\ 1^{\circ}$ 对-氨基苯磺酰胺溶液终止反应 ,加 $1ml\ \alpha$ -萘胺溶液,显色 $20min\ 后离心\ 10min$ 。 上清液利用 $Spectrophotometer\ 8500\ II$ (Techcomp,中国)分光光度计测波长 $540nm\$ 处吸光值。

1.2.5 根系活力的测定

移植后 65d 和 85d 分别采集连翘幼苗根系 ,TTC 法测定根系活力 $^{[25]}$ 。取 1g 根样品浸没在盛有等量 0.4% TTC 和 66 mmol L^{-1} H_3 PO $_4$ 缓冲液 (pH 7.0)的 10 ml 烧杯中 ,置于黑暗条件下 37% 保温 3h ,加入 1 mol L^{-1} 的硫酸 2 ml 终止反应。将根取出 加乙酸乙酯 $3\sim5$ ml 及少量石英砂研磨 ,用乙酸乙酯提取 TTC 还原产物 TTF。提取液移入 10 ml 试管 ,乙酸乙酯定容。利用 Spectrophotometer 8500 II (Techcomp ,中国)分光光度计测 波长 485 nm 处吸光值 根据标准曲线求出 TTC 还原量。

1.2.6 干物质重的测定

在测定叶片光合参数的同时,采集整株连翘幼苗,地上部和根系分别称鲜重后,在 $105\,^{\circ}$ 下杀青 $10\,^{\circ}$ 下从于至恒重。

1.2.7 植株氮素含量及¹⁵N 的测定

在测定叶片光合参数的同时,采集每株连翘幼苗 $4 \sim 5$ 片健康的叶片,在 105 $^{\circ}$ 下杀青 10 min 70 $^{\circ}$ 下烘干至恒重 粉碎后过 1 mm 筛备用。取 200 mg 粉碎样品用浓 H_2 SO_4 - H_2 O_2 消煮样品,采用凯氏定氮法(kjeldahl)测定 $\mathbb{C}^{[5]}$ 。蒸馏滴定结束后的滴定液留作 $\mathbb{C}^{[5]}$ 的丰度值测定。

连翘植物样品¹⁵ N 的丰度值的测定在中国科学院南京土壤研究所土壤与环境分析测试中心进行,测定仪器为 MAT-251 质谱仪 (Finnigan, USA)。¹⁵ N 值的计算公式^[27]:

$$R = \frac{\left[{}^{28} + N_2\right]}{\left[{}^{29} + N_2\right]}$$
$${}^{15}N\% = \frac{100}{2R + 1}$$

植物各器官氮分配率和15 N 分配率计算公式 [28]:

$$f_{\text{new}} = \frac{\binom{15}{N\%_{P}} - \binom{15}{N\%_{c}}}{\binom{15}{N\%_{1}} - \binom{15}{N\%_{c}}}$$

$$\%_{P} = \frac{(N_{\text{organ}} \cdot fnew_{\text{organ}})}{(N_{\text{plant}} \cdot fnew_{\text{plant}})}$$

式中, $^{15}N_p\%$ 为标记的植物样品 ^{15}N 原子百分数, $^{15}N_l\%$ 标记溶液 ^{15}N 原子百分数, $^{15}N_e\%$ 为 ^{15}N 的自然丰度, $^{15}N_e\%=0.365\%$ f_{new} 为植物各器官氮分配率; N_{organ} 为植物特定器官的氮素含量, N_{plant} 为整株植物氮素含量, P_N 为 ^{15}N 分配率。

1.3 数据处理

采用 SAS 8.0 统计软件对实验数据进行方差分析,并用 Duncan 新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干物质积累的变化

连翘幼苗移植后 65d 和 85d 不同氮素浓度培养液培养的幼苗根系和地上部干物质重变化规律基本一致 即低氮 (LN)处理幼苗的地上部和根系干物质重较高氮 (HN)处理幼苗的高 (图 1)。根域限制对地上部和根系干物质重的影响不同 ,LNLR 处理的幼苗地上部和根系干物质重均较 LNHR 处理的低 ;HN 处理的幼苗响应情况有所不同 ,在移植后 65d ,LN 和 HN 处理的幼苗地上部干物质重在 LR 处理较 HR 处理低 ,地上部干物质重随氮素浓度和根域体积变化差异显著 (p < 0.05) ,而根系干物质重响应情况有所不同 ,根系干物质重随氮素浓度变化差异显著 (p < 0.05) ,而随根域体积变化差异不显著。移植后 85d ,LN 处理的幼苗地上部和根系干物质重随根域体积变化规律与 65d 的相似 ,而 HN 处理的地上部和根系干物质重与 65d 的呈相反规律 ,地上部和根系干物质重随氮素浓度变化规律与 65d 的相似。地上部和根系干物重随氮素浓度变化差异显著 (p < 0.05) ,而随根域体积变化差异不显著。

植物根冠比反映根系与地上部生长和干物质累积的协调状况。移植后 65d LN 处理幼苗的根冠比较 HN 处理的高 根冠比随氮素浓度变化差异显著 (p < 0.05) ,而移植后 85d 的根冠比变化规律相反 根冠比随氮素

浓度和根域体积变化均差异显著 (
ho < 0.05)。随处理时间变化幼苗根冠比降低 (
ho < 0.05)。

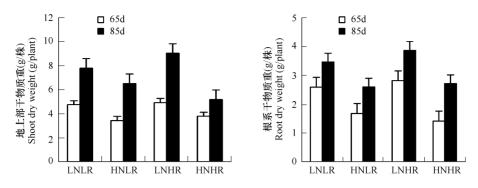


图 1 不同处理对连翘幼苗地上部和根系干物质重的影响

Fig. 1 Effects of treatments on shoot and root dry weight of Forsythia suspensa seedlings

2.2 硝酸还原酶活性与根系活力

根域限制和氮素水平对连翘幼苗根系活力和硝酸还原酶活性具有明显的调控作用。除 LNHR 处理外 移植后 65d 幼苗根系活力较 85d 的低 而移植后 65d LNHR 处理的根系活力较 85d 的高 (图 2a)。65d 和 85d 幼苗根系活力随氮素浓度和根域体积变化差异显著 (a < 0.05)。

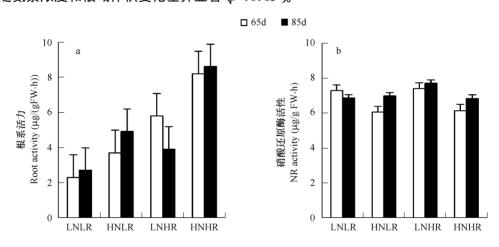


图 2 不同处理对连翘幼苗根系活力 (2a)和硝酸还原酶活性 (2b)的影响

Fig. 2 Effects of treatments on root activity Qa)and NR activity Qb) of Forsythia suspensa seedlings

随处理时间变化硝酸还原酶活性增加 (图 2b) ,而移植后 65d LNLR 处理硝酸还原酶活性较 85d 的高。 65d 和 85d 时 LN 处理幼苗硝酸还原酶活性较 HN 处理的高 ,而 85d 时 LNLR 硝酸还原酶活性较 HNLR 的低 , 65d 和 85d 幼苗硝酸还原酶活性随氮素浓度变化差异显著 (p < 0.05) 85d 硝酸还原酶活性随根域体积变化差异显著 (p < 0.05)。

2.3 光合特性

2.3.1 光合速率与气孔导度

LN 处理幼苗的 P_n 较 HN 处理的高 P_n 随氮素浓度变化差异显著 (p < 0.05) (表 1)。LNLR 处理幼苗的 P_n 较 LNHR 处理幼苗的高 P_n 随根域体积变化差异显著 (p < 0.05) ,而 HN 处理幼苗的 P_n 随根域体积变化规律与 LN 处理幼苗的 G_s 较 HNLR 处理幼苗的 G_s 较 HNHR 处理幼苗的 G_s 较 HNHR 处理幼苗的 G_s 较 HNHR 处理幼苗的 G_s 较 LNHR 处理幼苗的 G_s 0.05)。

2.3.2 叶绿素含量及叶绿素荧光参数

LN 处理幼苗的叶绿素含量较 HN 处理的高 LNLR 处理幼苗的叶绿素含量较 LNHR 处理幼苗的低 "而 HN

处理幼苗的叶绿素含量随根域体积变化规律与 LN 处理的相反 (表 2)。 F_v/F_m 代表 PS II 最大光化学量子产量 是反应 PS II 反应中心内禀光能转化效率 $; \sigma_{PS II}$ 代表经光系统 II (PS II)的线性电子传递的量子效率 ,可反映电子实际在 PS II 的反应中心进行光化学反应的效率。LN 处理幼苗的 F_v/F_m 较 HN 处理的高 ,LN 和 HN 处理时 ,LR 处理幼苗的 F_v/F_m 均较 HR 处理的高。LN 处理幼苗的 $\sigma_{PS II}$ 较 HN 处理的高,LN 和 HN 处理时 ,LR 处理幼苗的 $\sigma_{PS II}$ 均较 HR 处理的低。

表 1 根域限制和氮素处理对连翘幼苗叶片净光合速率 (P_n) 、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响

Table 1 Effects of root restriction and nitrogen treatments on net photosynthetic rate (P_n) , stomatal conductance (Gs) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of Forsythia suspensa seedlings

处理 Treatments	净光合速率 Net photosynthetic rate (Pn,µmol m ⁻² s ⁻¹)	气孔导度 Stomatal conductance (Gs , mmol m ⁻² s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration (Ci , µmol mol ⁻¹)
LNLR	5.4 ± 0.2a	61 ±0.1a	203.1 ±6.1c
HNLR	$3.3 \pm 0.2b$	$26 \pm 0.5 c$	$229.0 \pm 5.1b$
LNHR	$3.8 \pm 0.4 b$	21 ± 0.4 b	$217.3 \pm 1.2b$
HNHR	$3.4 \pm 0.1b$	$31 \pm 0.2 \mathrm{d}$	$256.2 \pm 7.3a$

同列标有不同字母表示显著差异,下文同此 Different letters in the same column indicate significantly difference at p < 0.05, the same below

qP 反映 PS II 天然色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额 qNP 则反映 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分 qP 和 qNP 反映了植物叶片对激发能利用的情况。不同供氮条件下 ,LR 处理幼苗的 qP 均较 HR 处理的低 ,而 qNP 变化规律相反 ;LNLR 处理幼苗的 qP 较 HNLR 处理的高 (表 2) ,LN 处理幼苗的 qNP 较 HN 处理的高 ,LNLR 处理幼苗的 qNP 较 LNHR 处理的高 (p < 0.05)。

表 2 不同处理对连翘幼苗叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of treatments on chlorophyll content and parameters of chlorophyll fluorescence of Forsythia suspensa seedlings

处理 Treatments	叶绿素含量 Chlorophyll content	F_v/F_m	$\Phi_{ ext{PS II}}$	qP	qNP
LNLR	$53.8 \pm 0.4a$	$0.867 \pm 0.001 a$	$0.772 \pm 0.005 a$	0.927 ± 0.001 a	$0.355 \pm 0.010a$
HNLR	$52.8 \pm 0.1 \mathrm{b}$	$0.856 \pm 0.005 \mathrm{b}$	$0.758 \pm 0.004 {\rm ab}$	0.920 ± 0.001 a	$0.289 \pm 0.002\mathrm{b}$
LNHR	54.1 ±0.1a	$0.866 \pm 0.001 a$	$0.774 \pm 0.003a$	$0.931 \pm 0.004a$	$0.289 \pm 0.016\mathrm{b}$
HNHR	$47.1 \pm 0.1c$	$0.851 \pm 0.002b$	$0.765 \pm 0.003 \mathrm{b}$	0.932 ± 0.003 b	$0.279 \pm 0.007 \mathrm{b}$

2.4 幼苗体内氮素运移与分配

根域限制和氮素浓度对连翘幼苗根系和地上部氮素含量的影响不同 (表 3)。不同供氮条件下 ,LR 处理 幼苗根系和地上部氮素含量均较 HR 处理的低 根系的氮素含量低于叶片氮素含量 ;根域体积限制对根系氮素含量影响较大 (ρ < 0.05) 根域限制主要影响幼苗根系氮素含量 ,对地上部茎叶等氮素含量影响较小 ,表明根系是根域限制的主要感应器官。LN 处理幼苗根系和地上部氮素含量较 HN 处理的低 ,幼苗根系和地上部氮素含量随氮素浓度变化差异显著 (ρ < 0.05)。

表3 不同处理对连翘幼苗根和地上部氮素含量的影响(%)

Table 3 Effects of treatments on nitrogen contents of roots and shoots of Forsythia suspensa seedlings

处理 Treatments	叶片 Leaves	枝 Branches	茎 Stems	根 Roots
LNLR	$2.41 \pm 0.18b$	1.15 ± 0.07 b	1.05 ± 0.06 b	1.78 ± 0.06 b
HNLR	$3.12 \pm 0.17a$	$1.56 \pm 0.16a$	$1.42 \pm 0.08a$	$2.46 \pm 0.25 ab$
LNHR	2.70 ± 0.11 b	$1.31\pm0.05\mathrm{b}$	$1.24 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$2.23 \pm 0.10ab$
HNHR	$3.29 \pm 0.04a$	1.70 ± 0.04 a	$1.43 \pm 0.11a$	$2.73 \pm 0.24a$

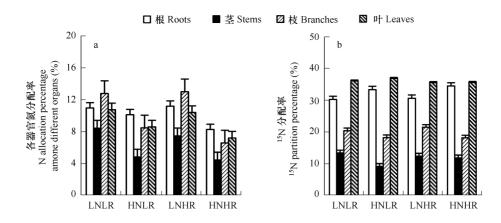


图 3 不同处理对连翘幼苗各器官氮分配率 (a)和15 N 分配率 (b)的影响

Fig. 3 Effects of treatments on N allocation percentage (a) and ¹⁵N partition percentage (b) among different organs of Forsythia suspensa seedlings

根域限制和氮素浓度对连翘幼苗各器官 15 N 分配率的影响不同(图 3b),通过根系吸收到体内的 15 N 主要分配于叶片和根系 65 % 以上的通过根系吸收的 15 N 分配于幼苗的地上部分。LN 处理幼苗根系吸收 15 N 在根系和叶片的分配率均较 HN 处理的低,而根系吸收 15 N 在枝和茎的分配率呈相反规律;LNLR 处理幼苗根系吸收 15 N 在根系和枝的分配率均较 LNHR 处理的低,而根系吸收 15 N 在茎和叶片的分配率呈相反变化规律。HNLR 处理幼苗根系吸收 15 N 在根系和茎的分配率均较 HNHR 处理的低,而根系吸收 15 N 在枝和叶片的分配率呈相反变化规律。LN 处理幼苗根系、茎、枝条和叶片氮分配率均较 HN 处理的高(图 3a),LN 和 HN 处理时,LR 处理枝条和叶片氮分配率均较 HR 处理的高,而 LNLR 和 LNHR 处理的响应情况不同。各器官氮分配率表明幼苗移植后叶片和枝生长需要的氮素主要由其内源 N 库提供,根系吸收氮在叶片和枝分配率分别为 76 ~ 10 % 12 %。

3 讨论

根系生长空间和氮素供应水平影响着植物地上和地下部分的关系。连翘幼苗干物质重在根域限制条件下、氮素浓度增加不利于地上部和根系干物质重的累积,即培养液氮素浓度与地上部和根系干物质累积之间呈反比关系。Bar-Tal 等 [29]研究指出 氮素浓度从 1 mmol L - 1 增至 9 mmol L - 1 根域受限制植株的氮素吸收速率显著增加,但根系和地上部干物重并没有增加,根系和地上部干物重的降低并非是氮素的亏缺。本试验的结果与其研究结论基本一致。根域限制胁迫减少了地上部细胞分裂素,通过减少叶面积和抑制侧枝生长而阻碍地上部生长 [41]。本实验结果表明连翘幼苗根系受到限制后,根系干物质重减小,根系活力下降,可能原因是根域体积减小后,根系的伸长受阻,导致根的重量减小。潘静娴等 [30]的研究发现,根系活力与根域体积的关系并非是根域体积减少、根系活力减低的简单关系,这可能是根域限制胁迫下,根系对根域逆境胁迫的一种适应性反应,或植株对根域逆境胁迫的一种补偿代谢作用。培养液氮素浓度对幼苗根系受到限制引起根冠比变化的影响不同,氮素缺乏时,根系吸收表面积增加,消耗光合产物多,同时向地上部的输送氮量减少,使地上部生长受阻,引起根冠比增大,而氮素浓度过高时,容易导致茎叶徒长,根系获得光合产物少,根冠比下降。根域逆境胁迫下叶片硝酸还原酶活性显著下降,LN处理幼苗硝酸还原酶活性较 HN处理的高,可能是根域逆境胁迫和高氮浓度胁迫使根系的生长和对氮素营养的吸收能力降低,而硝酸还原酶是诱导酶,其活性受底物浓度的影响。

叶绿素含量是影响植物叶片 P_n 的重要因素 ,幼苗叶绿素含量在不同氮素浓度和根域体积的变化规律不同 ,LN 处理幼苗的叶绿素含量较 HN 处理的高 ,LNLR 处理幼苗的叶绿素含量较 LNHR 处理幼苗的低 ,而 HN 处理幼苗的叶绿素含量随根域体积变化规律与 LN 处理的相反。可能是根域体积限制过度抑制了叶面积的增长 ,提高了叶片单位重量的叶绿素含量。叶绿素含量的增加 ,叶片 P_n 并未相应增加 ,这与根域体积受到严重限制时 ,叶肉细胞叶绿体超微结构趋于解体有关。Thomas 等 \mathbb{C}^n 认为根域体积限制下棉花 P_n 的降低是由 G_n

降低和 C_i 增加造成的 本研究也证实 C_i 与 P_n 呈显著负相关 (φ < 0.05)。根域限制胁迫火炬松 P_n 下降 ,火炬松 P_n 降低可能是由水分胁迫引起的 ,受到限制胁迫的根系即使在水分供应充足时也不能够吸收满足植物生长需求的水分 P_n 000。 Tschaplinski 等 P_n 1 研究发现根域限制普通赤杨 P_n 1 降低而气孔阻力增加 ,普通赤杨采用营养液培养 ,其水分胁迫不是可利用水分的亏缺 ,而是根域限制减弱了根系吸收水分的能力 ,因此认为水分胁迫是根域限制下 P_n 1 降低的主要原因。

与 "表观性"的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映"内在性"的特点,叶绿素荧光参数经常被用于评价光合机构的功能和环境胁迫对其的影响。上官周平等 $^{[2]}$ 对水氮互作下的荧光动力学进行了研究,结果表明水分亏缺下使用氮肥可提高 F_v/F_m 降低 qP 和 qNP。张雷明等 $^{[1]}$ 研究表明旱地增施氮肥可显著提高 F_v/F_m 、 F_v/F_0 和 ϕ_{PSII} qP 和 qNP 也有明显的升高趋势,而 G_{I} G_{I

植物根系吸收运输到地上部茎叶的氮素除了参与代谢过程外,一部分又以氨基酸的形态通过韧皮部向根部转运,由韧皮部向下运输到根部的总氮量超过根系的生长需要,大部分又进入木质部同新吸收的氮向上运输到地上部。而在植物体内,氮素常以氨基酸的形式储存,以供植株根与地上部生长过程中调用 $^{[53]}$ 。利用 $^{[5]}$ N 同位素示踪技术可以研究 $^{[5]}$ N 在植物体内的吸收、运输、转移及分配,从而研究植物对氮素的利用效率,许多研究报道了利用 $^{[5]}$ N 不定技术研究不同时期植物氮素吸收及其在体内各器官中的分配规律 $^{[5]}$ C 在本试验中,通过根系吸收到体内的 $^{[5]}$ N 主要分配于叶片和根系 65% 以上的通过根系吸收的 $^{[5]}$ N 分配于幼苗的地上部分。 LN 处理幼苗根系吸收 $^{[5]}$ N 在根系和叶片的分配率均较 HN 处理的低,而根系吸收 $^{[5]}$ N 在枝和茎的分配率呈相反变化规律;LN 处理幼苗枝条和叶片氮分配率均较 HN 处理的高,各器官氮分配率表明幼苗移植后叶片和枝生长需要的氮素主要由其内源 N 库提供。根系吸收氮在叶片和枝分配率分别为 $7\% \sim 10\%$ 和 $7\% \sim 12\%$ 这与 Dyckmans 等 $^{[28]}$ 的结论一致。根系吸收氮素在根系分配率随着氮素浓度的增加而增加,叶片的分配率基本保持不变,而枝和茎的分配率减小。根系氮素含量的增加可能是由植物体内激素所调控,对严重根域限制的一种适应性反应。

近年来人们对植物氮素吸收、利用效率及其植物体内的转化过程展开了大量的研究,取得了一系列新的 认识,但植物体内氮素分配的调控机理还有待进一步阐明。应用稳定性同位素及其技术系统的研究植物对氮 素的吸收、氮素在植物体内的运转、代谢、利用、分配及再利用再分配的途径和方式等,对阐明植物体氮素高效 利用的形成机理有重要意义。

References:

- [1] Nesmith D S, Duval J R. The effect of container size. Hort Technology, 1998, 8 (4) 495-498.
- [2] Pezeshki S R, Santos M I. Relationships among rhizosphere oxygen deficiency, root restriction, photosynthesis, and growth in baldcypress (*Taxodium distichum* L.) seedlings. Photosynthetica, 1998, 35 (3):381-390.
- [3] Xu G, Kafkafi U. Nutrient supply and container size effects on flowering, fruiting, assimilate allocation, and water relations of sweet pepper. Acta Horticulturae, 2001, 554:113-120.

- [4] Haver D, Schuch U. Influence of root restriction and ethylene exposure on apical dominance of petunia (Petunia xhybrida Hort. Vilm. . -Andr.). Plant Growth Regulation , 2001 , 35 Q) 187 196.
- [5] Hurley M B, Rowarth J S. Resistance to root growth and changes in the concentrations of ABA within the root and xylem sap during root-restriction stress. Journal of Experimental Botany, 1999, 50 (335), 799 804.
- [6] Kharkina T G, Ottosen C O, Rosenqvist E. Effects of root restriction on the growth and physiology of cucumber plants. Physiologia Plantarum, 1999, 105 #34 441.
- [7] Thomas R B, Strain B R. Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. Plant Physiology , 1991 , 96 Q) 627 - 634.
- [8] Boland A M, Jerie P H, Mitchell P D, et al. Long-term effects of restricted root volume and regulated deficit irrigation on peach I. Growth and mineral nutrition. Journal of American Society for Horticultural Science, 2000, 125 (1):135-142.
- [9] Boland A.M., Jerie P.H., Mitchell P.D., et al. Long-term effects of restricted root volume and regulated deficit irrigation on peach. II. Productivity and water use. Journal of American Society for Horticultural Science, 2000, 125 (1):142 148.
- [10] Will R E, Teskey R O. Effect of elevated carbon dioxide concentration and root restriction on net photosynthesis, water relations and foliar carbohydrate status of loblolly pine seedlings. Tree Physiology, 1997, 17 655 661.
- [11] Menzel C M, Turner D W, Doogan V J, et al. Root shoot interactions in passionfruit (Passiflora sp.) under the influence of changing root volumes and soil temperatures. Journal of Horticultural Science, 1994, 69 (3):553-564.
- [12] Li D J, Mo J M, Fang Y T, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of Schima superba, Castanopsis chinensis and Cryptocarya concinna seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 (5) 867 872.
- [13] Shangguan Z P, Li S Q eds. Nitrogen physic-ecology of upland crop. Beijing: Scientific Press, 2004.
- [14] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. Oecologia, 1998, 116 26 37.
- [15] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. Journal of Plant Research, 2004, 117:481-494.
- [16] Chen Y Z, Murchie E H, Hubbar S, et al. Effects of season-dependent irradiance levels and nitrogen-deficiency on photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice (Oryza sativa). Physiologia Plantarum, 2003, 117 (3) 343-351.
- [17] Peanuelas J, Biel C, Estiarte M. Changes in biomass chlorophyll content and gas exchange of beans and peppers under nitrogen and water stress. Photosynthetica, 1993, 29 535 542.
- [18] Ciompi S, Gentili E, Guidi L, et al. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. Plant Science, 1996, 118:177-184.
- [19] Cechin I. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of sorghum under different nitrogen and water regimes. Photosynthetica, 1998, 35, 233-240.
- [20] Lima J D, Mosquim P R, Da Matta F M. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. Photosynthetica, 1999, 37:113-121.
- [21] Zhang L M, Shangguan Z P, Mao M C, et al. Effects of long term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluorescence of upland winter wheat. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14 (5) 695 698.
- [22] Xu M J, Wang Y Q, Niu Y B. The function of Forsythia on the prevention and control of erosion in Loess Plateau. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2005, 13 (4):194-196.
- [23] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. Photosynthesis Research, 1986, 10:51 62.
- [24] Zhang Z L, Qu W Q. Plant physiological experimental guidance (third edition). Beijing: Higher Edu Pre, 2003.
- [25] Zhang Z L. Plant physiological experimental guidance. Beijing: Higher Edu Pre, 1990.
- [26] Bremner J M, Mulvaney C S. Nitrogen-total. In: Page A. L, Miller R. H, Keeneyeds D. R. Method s of soil analysis, Part 2: Chemical and microbial properties. A gronomy Monograph 9. A gronomy Society of America, Madison, Wisconsin, USA, 1982. 595-624.
- [27] Lu R K ed. Methods of soil and agriculture chemical analysis. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 1999.
- [28] Dyckmans J, Flessa H, Shangguan ZP, et al. A dual ¹³C and ¹⁵N long term labeling technique to investigate uptake and translocation of C and N in beech (Fagus sylvatica L.). Isotopes in Environmental and Health Studies, 2000, 36 f3 78.
- [29] Bar-Tal A, Feigin A, Sheinfeld S, et al. Root restriction and N-NO₃ solution concentration effects on nutrient uptake transpiration and dry matter production of tomato. Scientia Horticulturae, 1995, 63:195-208.
- [30] Pan J X, Huang D F, Wang S P, et al. Research of rooting-zone restriction on the growth and physiological characteristics of *Muskmelon* seedling. Journal of Shanghai Jiao Tong University (Agricultural Science), 2001, 19 (1) 24 29.

- [31] Tschaplinski T J, Blake T J. Effects of root restriction on growth correlations, water relations and senescence of alder seedlings. Physiologia Plantarum, 1985, 64:167-176.
- [32] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. Journal of Plant Physiology, 2000, 156:46-51.
- [33] Zhang F S , Fan X L , Li X L. New trends of soil and plant nutrition. Beijing: Chinese Agriculture Univisity Press , 1995. 42 75.
- [34] Sui F G, Wang Y H, Yao Y X, et al. Distribution dynamics of nitrogen absorbed at the early flowering stage of Sweet pepper (Capsicum annuum L.). Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26 (4):459-464.
- [35] Zhao D C, Jiang Y M, Peng F T, et al. Absorption and distribution of nitrogen from ¹⁵N labeled urea applied at core-hardening stage in winter jujube. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17 (10) 27 30.
- [36] Chen L C, Liao L P, Wang S L, et al. Effect of phenolics on ¹⁵N nutrient absorption and distribution of *Cunninghamia lanceolata*. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26 (5) 525-532.

参考文献:

- [12] 李德军,莫江明,方运霆,等. 模拟氮沉降对三种南亚热带树苗生长和光合作用的影响. 生态学报,2004,25 (5)876~882.
- [13] 上官周平,李世清编著.旱地作物氮素营养生理生态.北京:科学出版社,2004.
- [21] 张雷明,上官周平,毛明策,等,长期施氮对旱地小麦灌浆期叶绿素荧光参数的影响,应用生态学报,2003,14 (5) 1695~698.
- [22] 徐茂杰,王玉庆,牛颜冰.连翘在黄土高原防止水土流失的作用浅析.中国生态农业学报,2005,13(4):194~196.
- [24] 张志良, 瞿伟箐. 植物生理实验指导(第三版). 北京:高等教育出版社, 2003.
- [25] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京:高等教育出版社,1990.
- [27] 鲁如坤主编. 土壤农业化学分析方法. 北京:中国农业科技出版社,1999.
- [30] 潘静娴,黄丹枫,王世平,等. 甜瓜幼苗生长及生理特性与根域体积相关关系的研究. 上海交通大学学报(农业科学版),2001,19 (1): 24~29.
- [33] 张福锁, 樊小林, 李晓林. 土壤与植物营养研究新动态. 北京:中国农业大学出版社, 1995. 42~75.
- [34] 隋方功,王运华,姚源喜,等. 甜椒始花期吸收的氮素在体内的动态分配规律. 植物生态学报,2002,26(4):459~464.
- [35] 赵登超,姜远茂,彭福田,等. 冬枣果实硬核期对¹⁵N-尿素吸收、分配及再利用特性研究. 应用生态学报,2006,17 (10)27~30.
- [36] 陈龙池,廖利平,汪思龙,等. 酚类物质对杉木幼苗¹⁵N 养分吸收、分配的影响. 植物生态学报,2002,26(5)525~532.