

植物养分高效利用机制研究进展

吴鹏飞, 马祥庆*

(福建农林大学林学院, 福建 福州 350002)

摘要: 长期进化和环境适应导致不同植物或同种植物不同基因型间养分利用效率 (NUE) 差异明显, 研究筛选植物养分高效利用基因型至关重要, 其极大的增产潜力可补充代替传统植物栽培方法所需的能源。目前人们对于植物 NUE 概念的理解存在一定差异, 造成众多研究成果缺乏可比性。通过对植物 NUE 的概念及其描述方式难以统一原因的分析, 提出人工林 NUE 应采用干材生物量与林分养分总量的比值表示。综合评述了植物体内养分高效利用及植物对生长介质中养分高效吸收的生物生理学适应性机制。对养分逆境植物养分高效利用适应性策略的整个过程进行了描述, 进一步阐明了 Ca^{2+} 在化学通讯机制中的生物功能, 指出 Ca^{2+} 可能是启动植物养分高效利用挽救机制的主要调控因子, 并就该领域今后研究工作的特点作了展望。

关键词: 养分利用效率; 植物; Ca^{2+} 信号; 化学通讯机制; 挽救机制

文章编号: 1000-0933(2009)01-0427-11 中图分类号: Q942.5, Q945, Q946.8 文献标识码: A

Research advances in the mechanisms of high nutrient use efficiency in plants

WU Peng-Fei, MA Xiang-Qing*

College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0427 ~ 0437.

Abstract: Nutrient deficiency is one of the main factors that influence plant productivity in agriculture and forestry. Fertilization and soil improvement are the major for meeting the nutrient of crops in traditional agriculture and forestry management. Recently plants with high nutrient use efficiency (NUE) have been discovered to replace the traditional measures for improving the NUE of crops. Long-term evolution and environmental adaptation has resulted in significant differences between the NUE of different plants or different genotypes of a plant. It is extremely important for scientists to find genotypes with high NUE. However, different researchers have different understandings of the concept of plant NUE, which results in difficulties in comparing of research results. From a reasoned analysis of the NUE concept and formulation of a unified description, it is suggested the NUE of a forest plantation should be expressed as the ratio of the biomass of stemwood to the total nutrient content of the plantation. The biological and physiological adaptation mechanisms of high NUE plants are reviewed and the nutrient adaptive responses to stress of plants with high NUE are described. The biological function of Ca^{2+} within the mechanism of high NUE is demonstrated, which indicates that Ca^{2+} was the main regulatory factor for plant chemical communication. Finally future research in this field is proposed.

Key Words: nutrient use efficiency; plant; Ca^{2+} signal; chemical communication mechanism; retrieval mechanism

养分利用效率 (nutrient use efficiency, NUE) 是表示植物生产力的重要指标之一。20 世纪 20 年代以来, 相继有学者采用迁移 (emigration 或 migration)、重吸收 (reabsorption)、再转运 (retranslocation)、再分配 (redistribution) 等一系列类似再吸收 (resorption) 的词汇来描述植物体内如何高效利用养分的主要生理活动过

基金项目: 国家教育部博士点基金资助项目 (20070389004); 福建省科技重大专项资助项目 (2006NZ1001-B); 福建省科学技术厅科学基金资助项目 (2006F5010); 国家林业局 948 资助项目 (2006-4-65)

收稿日期: 2008-01-08; 修订日期: 2008-09-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mxq@public.fz.fj.cn

程^[1]。随着人们对 NUE 概念的描述及其表达方式的逐步完善,植物 NUE 的一般差异性规律及其影响因素方面的报道逐渐增多^[1,2],但关于 NUE 的描述参数尚无统一的衡量标准,且大多数研究集中在比较不同土壤养分条件下不同植物 NUE 特征差异以及老叶养分内迁移效率等方面,而其内在机理机制研究十分缺乏。

植物不同于动物,无法自由移动,却又难免遭遇各种养分逆境。全球农业土壤有效态 P 普遍匮乏,根本原因是 P 总量丰富但绝大部分处于固定态,难以被植物直接吸收利用。生长介质中 N 形态决定着植物的 N 素利用效率^[3],硝态氮(NO_3^- -N)、铵态氮(NH_4^+ -N)、亚硝态氮(NO_2^- -N)、单质态氮(N_2)及一些可溶性有机含 N 化合物^[4]中仅前二者是高等植物吸收的主要 N 形态,造成 N 也成为限制植物生长的主要元素之一。另施肥不当也极易造成一些营养元素供应不足产生逆境,导致植物发育受阻,叶片光合作用下降,根系吸收能力不足,从而严重影响其产量与品质^[5]。

众多研究表明,自然界中植物形成了特定的适应性策略以抵抗逆境,由于其复杂多样的遗传变异,不同植物或同种植物不同基因型抗逆能力存在较大差异。目前有关植物养分高效利用方面的研究已成为国内外植物营养学研究的热点之一,人们试图从植物营养性状的遗传改良入手,挖掘筛选出养分高效利用植物基因型,其具有极大增产潜力,可补充代替传统植物栽培方法所需的能源和化学资源,这对于全球可持续发展具有重要的现实意义。本文通过分析不同学者关于 NUE 概念及其描述方式难以统一的原因,阐述植物养分高效利用的生物生理学适应性策略及其化学通讯调控机制,分析讨论 Ca^{2+} 在其内在机理中发挥的重要作用,提出植物养分高效利用研究中存在的问题,展望今后的研究方向,为人们研究筛选养分高效利用基因型提供理论依据。

1 不同植物 NUE 概念的描述方式

1.1 植物 NUE 概念理解的差异性

国外不同学者对于 NUE 概念的理解有较大差异。1975 年 Hirose^[6]利用干物质生产率与养分吸收率之比作为 NUE 的指标,次年 Gerloff^[7]报道 NUE 是植物吸收单位养分物质后所固定的 CO_2 量,二者分别从植物同化作用的过程和产物对 NUE 概念进行阐述。但由于该指标测定工作量大,Chapin^[8]和 Vitousek^[9]分别提出利用植物体养分浓度的倒数(植物生物量/植物养分贮量)和凋落物养分浓度的倒数(凋落物干物质质量/凋落物养分含量)来描述 NUE。为反映植物对特殊养分环境的适应与利用能力,1984 年 Shaver 等^[10]在对湿地生境中植物养分状况的研究中,将 NUE 描述为植物吸收土壤中单位有效养分元素后所能产生的干物质量。

国内学者间对植物 NUE 内涵的理解也存在差异。农作物方面的研究多采用合理施肥条件下植物的养分吸收速率或积累量来描述其 NUE 大小;由于多数营养元素在土壤中的有效浓度均较低,严小龙等^[11]指出可增加与植物维持正常生长能力相关的形态或生理生化参数指标等来对 NUE 进行综合描述。林木方面研究报道甚少,有学者在对森林系统养分积累与分布规律的研究中涉及到了林木的 NUE 概念,马祥庆等^[12-14]以不同代数杉木人工林为研究对象,提出用生产单位干物质所需的养分数量来表示林木的 NUE(即林分乔木层养分积累量/林分乔木层生物量)。刘增文等^[15]在对森林生态系统养分循环特征参数的分析中,指出以 Chapin 描述参数计算林木的 NUE 会产生过高的估计,且无法反映出林木从土壤中吸收养分的情况,建议采用林木生产 1 t 杆材需要从土壤中吸收的养分数量来反映其 NUE 高低,对 Chapin 指数进行了修正。

1.2 植物 NUE 研究对象的多样性

以不同生命周期的植物为研究对象,造成对其 NUE 概念的描述存在差异。1986 年 Birk 等^[16]研究报道,生命周期很短的植物,其 NUE 与体内养分浓度成反比;而多年生的火炬松(*Pinus taeda*)NUE 应由植株总干物质的年生产率与单位养分年吸收量的比值表示。近年 Eckstein 等^[17]以亚北极区草本及禾草状短周期植物为研究对象,指出其 N 素利用效率是单位时间植物干物质生产率与整株 N 素积累总量的比值,计算方法为 $\text{NUE} = [(W_2 - W_1)/(t_2 - t_1)] \times [(\ln N_2 - \ln N_1)/(N_2 - N_1)]$ (W 为植株总重量, t 为时间, N 为整株植物所含的氮数量)。

同一生命周期植物的不同发育阶段,其 NUE 的表达方式也有所不同。林木的整个生长发育过程中,体内

养分富集的组织,如叶、皮、细枝生物量占全树生物量的比例逐渐减小,而干材、粗枝等养分浓度较低的组织占全树生物量的比例不断增大。因此 Chapin^[8]以植物全株生物量与其全株养分积累量的比值来表示 NUE 将产生过高的结果。刘增文等^[18]针对林木所积累的干物质以木质部为主,且林木整个生长过程是一个养分循环利用的过程,提出以树干 NUE,即林木干材生物量与林木全株养分积累量的比值来描述林木 NUE。盛炜彤等^[19]则认为杉木人工林干材的 NUE 有两种表达方式,一是干材每吸收 1 kg 养分所能生产的干材生物量,二是乔木层每吸取 1 kg 养分所能生产的干材生物量。蒋建^[20]利用这两种方法分别对南方主要造林树种杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和木荷(*Schima superba*)等 NUE 进行了比较研究。

1.3 生长介质养分供应能力的差异性

植物生长介质养分供应充足时,NUE 采用养分吸收总量来衡量,它主要决定于植物的生物量或经济产量的遗传潜力;而养分供应不足,即生长介质贫瘠或是有效性养分浓度较低而全量丰富时,NUE 则应用植物体内单位养分生产的生物量或经济产量来表示,它决定于植物从介质中摄取养分的能力以及在体内相对低的养分浓度下保持正常代谢的能力^[11]。已有研究表明^[2,21,22],贫瘠环境中植物的 NUE 普遍较高,但并非生长介质中养分有效性越高,植物 NUE 就越低。

综上所述,不同学科对植物 NUE 的研究重点不同,植物生理学着重于植物对养分的吸收代谢以及养分生理效应等研究,植物营养学则重视肥料的利用率、养分收获指数等经济指标研究,土壤学更重视土壤养分供应和植物对养分的吸收等方面研究,而生态学则着重于系统中养分损耗、养分再吸收以及植物产量等方面彼此调和关系(trade-off)的研究^[23]。这主要是由于不同学科之间的研究角度和范畴有所不同。关于 NUE 的研究已有较多报道,但较为分散,研究结果缺乏可比性。因此今后研究 NUE 时应明确研究目的和系统,给以明确的概念及定义。描述植物 NUE 时应包含植物对生长介质中养分的吸收效率、养分在植株中的转移效率和养分在植物体内的同化利用效率等 3 个方面^[20]。现代化林业生产实践中,由于人工林经营收获时带走的主要是林分的干材部分,这时人工林 NUE 的概念应是林木利用单位养分所能生产的光合产量,即干材生物量与林分养分总量的比值^[19]。

2 植物养分高效利用生物生理学机制

20 世纪 90 年代初,国外学者从生物进化角度探讨了植物养分高效利用的机制^[24,25]。1996 年 Killingbeck^[26]对养分贫瘠生境中多年生植物与生物进化的关系进行研究,认为种间亲缘关系,即自然进化选择不是造成植物 NUE 差异的最重要的原因,与之相比,植物生命周期内生境压力对其养分高效利用生物学机制的产生具有更重要的促进作用。1997 年 Eckstein 等^[27]对亚北极地上植物 NUE 进行研究,提出了相似理论。许多研究表明植物主要通过对体内养分的高效利用、对生长介质中养分的高效吸收以及加速与菌根菌共生等途径来抵抗植物生长过程中养分亏缺逆境。

2.1 体内养分的高效利用

体内养分转移是植物的一种重要养分保存机制,实现了体内养分的高效利用,使植物有效地保持生产力,以增强在生境中的竞争力^[28]。根据植物体内养分转移空间差异性,分别从细胞水平与组织器官两个方面对植物养分高效利用的生物生理学机制进行分析。

2.1.1 植物细胞水平上的养分转移

植物细胞水平上的养分转移常表现为液泡与胞质间养分的流动再分配现象。土壤 P 素不足是植物生长主要限制因子之一,关于 P 素高效利用的发生机制研究较早,1973 年 Bielecki^[29]对此进行综述,指出植物在低 P 生境中,植物主要是通过释放液泡中贮藏的 P 素以达到亏缺养分元素在体内转移再利用的生物学目的。P 素缺乏时,植物最快、最多的抵抗机制就是胞内 P 浓度的降低,而且,只有当液泡中的 P 完全耗尽时,胞质中的 P 水平才开始下降,并伴随着各种缺 P 挽救机制^[30]。然而有关植物体内 P 素跨液泡膜运输的具体调控机制仍未有明确解释。

2.1.2 植物组织器官间的养分转移

加快植物组织器官间的养分转移速率,一方面可减少凋落物的养分含量,延长体内养分存留时间,减缓植

物-土壤系统养分损失;另一方面可缓解植物受生长介质养分供应不足影响,增强了抗逆性。自 20 世纪 30 年代,国外已有学者相继对衰老叶片中养分转移再利用现象进行了探讨研究^[26,31~34]。国内起步较晚,1992 年沈善敏等^[35]首先对杨树(*Populus* spp.) 落叶前后叶片养分变化程度进行研究,结果表明 2/3 的 N 素和 1/2 的 P 素可迁移至干、枝及根的皮层和木质部之中,而 K 含量几乎不变。徐福余等^[36]通过对 12 个落叶树种不同组织器官中 7 个元素的浓度和含量在落叶前后的变化情况进行研究,揭示出同一元素不同树种间及同一树种不同元素间有着不同的变化模式。范志强等^[37,38]通过不同供 N 水平的室内模拟试验,研究表明水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)根系和叶片 N 浓度分配格局受季节变化影响显著。另有学者分别以不同生境沙地柏(*Sabina vulgaris*)^[39]、不同林龄樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)^[40]以及不同生境不同季节广玉兰(*Magnolia grandiflora*)^[41]等林木叶片为研究对象,确证了叶片衰老前后其养分存在转移再分配的养分高效利用机制。

2.2 生长介质中养分的高效吸收

生长介质养分供应不足条件下,植物可加速体内养分转移速率,此外,扩大其根际面积或改善根际环境以实现养分高效吸收也是植物极其重要的生物生理学挽救机制之一。

2.2.1 扩大根际面积

根际是植物与生长介质接触的微域环境,是植物获取养分的主要区域。在养分亏缺的长期选择压力下,植物可通过以改变根系的形态及优化根构型来提高其对营养元素的吸收能力,主要包括根伸长、根轴变细、根毛数量和密度增大、侧根幼根数量增加及形成排根等。近年来,关于低 P 胁迫时植物根系变化情况研究颇多,马祥庆^[42]、郭再华^[43]等学者分别从不同角度对众多研究结果进行了综述。由于土壤中 N 形态的多样化,长期的生物进化和环境适应导致植物在以某一形态 N 为主的土壤上就形成了不同的 N 吸收机制和策略^[44]。有关土壤 N 素含量与植物根系形态及根构型改变的研究,大多数学者以农作物为研究对象^[21,45~47],对林木的研究则较少,主要涉及有胡桃楸(*Juglans mandshurica*)^[48]、水曲柳^[49~51]、杨树^[52]、橡胶树(*Hevea brasiliensis*)^[53]等树种。

2.2.2 改善根际微环境

根系分泌物是根际微生态系统中养分迁移和调控的重要组分,植物通过根系释放出分泌物可保持根际微生态系统活力^[54]。根分泌物组成和含量的变化是植物对环境胁迫最直接、最明显的反应,是不同生态型植物对其生存环境长期适应的结果^[55]。目前养分胁迫研究中关于低 P 生境中植物根分泌物种类及其功能的报道甚多,研究普遍认为 H⁺、有机酸和酸性磷酸酶可直接或间接影响土壤 P 的有效性,从而影响植物吸收 P 效率^[42,56]。

N 的吸收利用效率主要由环境尤其是生长介质中 N 的形态所决定^[3]。植物常表现出对 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 的选择性吸收,这可能与生长介质中的 pH 有关。来自于酸性土壤的树种通常具有喜 NH₄⁺-N 的特性,而来自于中性或碱性土壤的树种常表现出喜 NO₃⁻-N 的趋势^[57]。许多研究表明^[58~63],供应不同形态 N 素对植物体内阴阳离子吸收的不平衡具有直接影响,从而引起根释放 H⁺ 的变化,改善了土壤根际环境。陈永亮^[64]研究报道,红松(*Pinus koraiensis*)苗木可通过分泌 H⁺ 以调节根际 pH 值,提高 N 素吸收效率,同时也可增加 Fe、Mn 等微量元素的有效性。张彦东等^[65]研究表明 N 素形态明显影响基质的 pH 值,NO₃⁻-N 比例增加使基质 pH 值升高,NH₄⁺-N 比例增加则基质 pH 值下降。

2.2.3 菌根

自 1885 年德国学者 Frank 首次发现菌根以来,人们已发现全球 97% 的植物是菌根植物,并据菌根的形态和解剖结构特征将其分为内生菌根(endomycorrhiza)、外生菌根(ectomycorrhiza)及内外生菌根(ectendomycorrhiza)等 3 大类。其中,外生菌根菌能与 70%~75% 的森林树种形成外生菌根;内生菌根中分布最广的泡囊-丛枝菌根(vesicular-arbuscular mycorrhiza, VA 菌根)能和绝大多数农作物、园艺作物和牧草共生^[66,67]。可见菌根与植物稳定生长关系极其密切。其一方面可通过菌丝和泡囊扩大植物根部的吸收范围,

增加土壤养分的空间有效性,且根系与菌丝的桥接加快了所吸收养分向根系转运^[68];另一方面,菌根通过菌丝分泌物,包括 H^+ 、有机酸和酸性磷酸酶等活化溶态难养分或调节生长介质的 pH 值,提高对养分的分解与吸收^[57,69]。Cairney 等^[70]对外生菌根在高效吸收 P 机制中的生理学异质性功能进行了综合阐述。薛小平等^[71]综述了国内外关于外生菌根真菌促进植物磷营养机制的研究进展,指出利用优良菌株可促进农林生产稳步发展。关于内生菌根菌对植物养分高效利用的作用机制也有较多综述报道^[42,69,72]。目前有关林木的研究不多,主要有欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)^[73]、落叶松(*Larix gmelini*)^[74]、胶皮糖香树^[75](*Liquidambar styraciflua*)、火炬松^[75]、桉树(*Eucalyptus* spp.)^[76]、马尾松^[77]等。

3 植物养分高效利用化学通讯机制

对高等植物而言,当生长介质中有效态养分含量难以满足植物正常需求时,植物即启动化学通讯机制以调节其生物生理学适应性策略,从而满足了植物对养分的需求。因此为深入了解植物养分高效利用的内在机理,应对养分胁迫生境中植物发生的化学通讯机制展开研究。化学通讯现象是逆境中植物体内不同细胞组织间或植物与其它有机体(包括同种)间所发生的一种信息交流现象,可描述为植物通过各类次生物质为胞外信使、以 Ca^{2+} 为胞内信使的信息传递过程^[30,78]。近年来,一方面由生态学家与化学家协同研究,已从植物体中发现并鉴定出多达 10 万余种的次生物质^[79],指出了植物发生化学通讯机制胞外信使的种类及其来源。另一方面,国内外学者已弄清了 Ca^{2+} 作为植物化学通讯机制胞内信使的信号转导途径^[80]。由于胞外次生物质与胞内 Ca^{2+} 的共同作用,确保了植物抗逆信息的迅速、准确、保密及稳定的传递,从而激发植物高效利用养分的挽救机制。

化学通讯机制中行使胞外信号功能的植物次生物质主要有植物激素(脱落酸、生长素和乙烯等)、植物生长活性物质(油菜素、多胺类化合物、茉莉酸和水杨酸等),不同学者对此分别进行了综合评述^[81~84]。关于胞内 Ca^{2+} 的生物功能,众多学者研究确证 Ca^{2+} 是植物细胞内最重要的第二信使,参与了植物对许多逆境信号的识别转导^[85~88]。目前人们对 Ca^{2+} 信号系统介导的逆境信号转导机制已有不少研究,多种 Ca^{2+} 信号系统中的元件已被成功鉴定和分离^[89]。江玲等^[90]通过以气孔保卫细胞、芽的形成等 3 个实验系统为例,初步阐明了 Ca^{2+} 介导的激素信号转导模式。尚忠林等^[91]从植物细胞内 Ca^{2+} 信号特异性的形式、特异性 Ca^{2+} 信号的产生以及研读等方面介绍了国内外的研究进展。张和臣等^[89]则从植物在非生物逆境条件下 Ca^{2+} 信号的感受、转导到产生适应性和抗性等方面对 Ca^{2+} 信号转导分子机制的研究进展作了综述。

植物养分高效利用化学通讯机制,即 Ca^{2+} 信号作为养分逆境通讯信号在胞内的转导途径已逐渐明朗。大量研究表明:在适宜生长条件下,液泡是植物细胞内的主要 Ca^{2+} 库,细胞质外体也存在较多的 Ca^{2+} ^[92]。当植物细胞受到植物激素等胞外信使的刺激之后,即利用离子或质子产生的电化学势梯度,或是水解 ATP 所产生的能量,通过膜内钙通道、 H^+ / Ca^{2+} 对转运蛋白或钙泵等途径加速游离态 Ca^{2+} 从液泡、细胞壁或细胞器等钙库向细胞质的转运,以调节胞内 Ca^{2+} 浓度,其中膜内钙通道至少已发现鉴定出包括电压门控钙通道、三磷酸肌脂受体通道和紧张门控性钙通道等 3 种类型;随后胞内 Ca^{2+} 效应分子结合一个或多个 Ca^{2+} 后其构象改变,被活化,产生了各种特异的响应,其中 Ca^{2+} 效应分子主要有钙调素、依赖 Ca^{2+} 的蛋白激酶和一些离子载体、细胞骨架蛋白等^[93]。

Ca^{2+} 信号行使功能是通过调节植物细胞内游离 Ca^{2+} 的浓度来实现的。研究表明,低温逆境中植物通过调节胞内 Ca^{2+} 水平变化以诱导抗冻基因表达,并启动抗寒机制^[94~96]。简令成等^[97]对胞内 Ca^{2+} 水平变化在植物抗寒中的作用进行了综合评述。之后简令成^[98]以杨树为研究对象,揭示了越冬木本植物休眠时胞内 Ca^{2+} 水平变化对植物生理休眠活动起的调节作用。在植物与微生物互作过程中,植物细胞内 Ca^{2+} 的分布及流动途径也起了重要的调控作用,杨民和等^[99]对此进行了综合评述。

4 问题与展望

目前人们虽然可以大致描述出植物养分高效利用生物生理学机制产生的过程,但对其内在机理却未能完全阐明。养分逆境中植物养分高效利用适应性策略的整个过程大致可描述为:植物从生长介质中吸取养分

后, 营养元素随蒸腾流由木质部导管运到植株地上部, 运移到地上部的矿质元素除了参与生理代谢外, 部分又以有机态的化学物质通过韧皮部向根部转运^[100]。当体内某种养分亏缺, 影响到植物生命正常活动时, 植物首先启动体内稳定机制, 即促进亏缺养分以游离态形式从液泡养分库流向胞质, 保持了胞内该元素浓度的稳定; 而当库存养分耗尽时, 植物即启动挽救机制^[30], 产生各种次生物质作为胞外信使, 在胞内信使 Ca^{2+} 的耦联作用下, 启动了化学通讯机制, 从而活化了某些特异性蛋白, 并通过一系列的生理生化活动以抵抗逆境, 维持了植物正常生长状态。

然而有关植物养分高效利用挽救机制的调控过程还很不清楚。Ca 是人体含量最丰富的元素之一, 作为胞内信使主要是通过胞内 Ca^{2+} 浓度的变化调节着细胞代谢、基因表达等细胞活动, 以及肌肉收缩、腺体分泌、递质释放和离子通道的激活与失活等细胞的不同反应, 对维持人体环境起着重要作用。从多细胞到单细胞的各种生命形式, 均已发现 Ca^{2+} 以特有的理化属性完成基本的生物学功能^[101]。 Ca^{2+} 具有离子半径较大 (0.099nm)、水势较高、几何形状不规则等特性, 使得它们可以相互作用, 并可逆地绑定在胞内靶蛋白上, 生成了带有不同特征的特异性 Ca^{2+} 信号, 调节下游特定的生理反应^[95, 102]。因此人们普遍认为 Ca^{2+} 在胞内信号转导及生物有机体结构组成方面起着不可缺少的作用^[103]。

由此推测, Ca^{2+} 是否也是启动植物养分高效利用挽救机制的主要调控因子呢? 或者说, 养分胁迫逆境中植物养分高效利用挽救机制中的第一信号就是 Ca^{2+} 呢? 采用电极法^[104], 即通过胞内外电势的连续变化数值, 可准确测量细胞内外 Ca^{2+} 浓度的瞬时动态变化信息, 从而揭示出其与植物激素等胞外信号产生的时间差, 这就可能对 Ca^{2+} 属植物养分高效利用挽救机制中第一信号的推测作出科学判断。近年来人们通过对植物中保卫细胞的研究, 已证实胞外 Ca^{2+} 作为胞外信使的功能可将胞外 Ca^{2+} 变化与胞内 Ca^{2+} 特异变化联系起来^[103]。Han 等^[105] 研究证明植物中胞外 Ca^{2+} 确实具有生理信号作用, 即通过激活细胞表面受体特异性而引起胞内 Ca^{2+} 升高, 这与鸭跖草 (*Commelina communis*)^[106] 中的结果类似。说明养分胁迫逆境中植物养分高效利用挽救机制中的第一信号可能是来自胞外的 Ca^{2+} 。

植物细胞 Ca^{2+} 信号系统参与的生理生化过程错综复杂, 长期的进化选择压力已形成了一套严密协调的作用机制, 要完全了解养分逆境中植物养分高效利用的整个机制必然要求对 Ca^{2+} 信号网络有个全面的理解, 包括进行 Ca^{2+} 信号的时空变化及其浓度波动幅度大小等特性研究。因此, 今后在对植物养分高效利用内在机理的研究过程中应在改进传统的生理生化分析方法的基础上, 根据植物细胞的结构特性, 结合先进的分子生物遗传学技术, 选择合理的荧光或光学新型技术对植物体内亏缺养分元素与 Ca^{2+} 的变化情况进行研究, 为植物优良基因型的筛选研究提供科学依据。

References:

- [1] Xing X R, Han X G, Chen L Z. A review on research of plant nutrient use efficiency. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(5): 785 — 790.
- [2] Su B, Han X G, Huang J H, *et al.* The nutrient use efficiency (NUE) of plants and its implications on the strategy of plant adaptation to nutrient-stressed environments. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(2): 335 — 343.
- [3] Von W N, Gazzarrini S, Frommer W B. Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. Plant and Soil, 1997, 196: 191 — 199.
- [4] Shanguan Z P, Li S Q. Nitrogen nutrition of eco-physiology of dryland crop. Beijing: Chinese Science Press, 2004.
- [5] Chen H B, Li Z S, Li J Y. Progress and perspectives of plant breeding for efficient utilization of mineral nutrition soil. Scientia Agricultura Sinica, 1995, 28 (S1): 1 — 6.
- [6] Hirose T. Relations between turn over rate, resource utility and structure of some plant population: a study in the matter budgets. Journal of Faculty of Science, the University of Tokyo, 1975, 54: 695 — 704.
- [7] Gerloff G L. Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium. In: Wright M J ed. Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soil. New York: Cornell University Agriculture Experimental Station, 1976. 161 — 169.
- [8] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 233 — 260.
- [9] Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. The American Nat, 1982, 119: 553 — 572.

- [10] Shaver G R, Melillo J M. Nutrient budgets of marsh plants; efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 1984, 65: 1491 — 1510.
- [11] Yan X L, Zhang F S. Genetics of plant nutrition. Beijing: China Agriculture Press, 1997.
- [12] Ma X Q, Liu A Q, Ma Z, *et al.* A comparative study on nutrient accumulation and distribution of different generations of Chinese fir plantations. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(4): 501 — 506.
- [13] Ma X Q, Liu C J, Hannu I, *et al.* Biomass, litterfall and the nutrient fluxes in Chinese fir stands of different age in subtropical China. *Journal of Forestry Research*, 2002, 13(3): 165 — 170.
- [14] Ma X Q, Heal K V, Liu A Q, *et al.* Nutrient cycling and distribution in different-aged plantations of Chinese fir in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(1): 61 — 74.
- [15] Liu Z W, Zhao X G. On the characteristic parameters of nutrient cycling in forest ecosystem. *Journal of Northwest Forestry University*, 2001, 16(4): 21 — 24.
- [16] Birk E M, Vitousek P M. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 1986, 67: 69 — 79.
- [17] Eckstein R L, Karlsson P S. Variation in nitrogen-use efficiency among and within subarctic graminoids and herbs. *New Phytol*, 2001, 150: 641 — 651.
- [18] Liu Z W, Liu Y S. A study on the efficiency of nutrient utilization in black locust plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 444 — 449.
- [19] Sheng W T, Fan S H, Ma X Q, *et al.* Long Term Productivity of Chinese Fir Plantations. Beijing: Science Press, 2005.
- [20] Jiang J. Research on the nutrient use efficiency of main planting species in South China. Fujian Agriculture and Forestry University, 2006.
- [21] Li Z S, Zhu Z L, Zhang S, *et al.* Exploration of biological capacity for efficient use of soil nutrients to maintain a sustainable soil environment. Beijing: China Agricultural University Press, 2004.
- [22] Bridgman S D, Pastor J, McLaugherty C A, *et al.* Nutrient-use-efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient availability gradient in North Carolina peatlands. *American Naturalist*, 1995, 145: 1 — 21.
- [23] Li Y Z, Wang F X, Huang Y F. Comparison among some definitions of water and nutrient use efficiency of soil. *Chinese Journal of Soil Science*, 2000, 31(4): 150 — 157.
- [24] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, 84: 391 — 397.
- [25] Aerts R, Peijl V M J. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 1993, 66: 144 — 147.
- [26] Killingbeck K T. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77: 1716 — 1727.
- [27] Eckstein R L, Karlsson P S. Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment: effects of habitat, life form and species. *Oikos*, 1997, 79: 311 — 324.
- [28] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 1996, 84: 597 — 608.
- [29] Bieleski P L. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Annual Review of Plant Physiol*, 1973, 24: 225 — 252.
- [30] Yin LP, Huang Q N, Wu P. Molecular biology of plant nutrition and signal transduction(2nd ed). Beijing: Science Press, 2006. 68 — 70.
- [31] Sollins P, Grier C C, McCorison F M, *et al.* The internal element cycles of all old-growth Douglas-fir ecosystem in western Oregon. *Ecological Monographs*, 1980, 50: 261 — 285.
- [32] Meier C E, Grier C C, Cole D W. Below and aboveground N and P use by *Ables amabilis* stands. *Ecology*, 1985, 66: 1928 — 1942.
- [33] Lal C B, Annapurna C, Raghubanshi A S, *et al.* Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany*, 2001, 79: 1066 — 1075.
- [34] Heerwaarden V L M, Toet S, Aerts R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six subarctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Ecology*, 2003, 91: 1060 — 1070.
- [35] Shen S M, Yu W T, Zhang L, *et al.* Internal and external nutrient cyclings of poplar tree I. Changes of nutrient storage in different parts of poplar tree before and after leaf fallen. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1992, 3(4): 296 — 301.
- [36] Xu F Y, Wang L H, Li P Z, *et al.* Internal and external nutrient transfers in foliage of some north deciduous trees I. Changes of nutrient concentrations and contents. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(1): 1 — 6.
- [37] Fan Z Q, Wang Z Q, Wu C, *et al.* Effect of different nitrogen supply on *Fraxinus mandshurica* seedling's biomass, N partitioning and their seasonal variation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(9): 1497 — 1501.
- [38] Fan Z Q, Wang Z Q, Wu C, *et al.* Nitrogen and Biomass Partitioning Pattern in Root and Leaf of *Fraxinus mandshurica* Seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 24(1): 45 — 51.
- [39] He W M, Zhang X S. Response of *Sabina vulgaris* to nutrient resources in the contrasting habitats in the Mu Us Sandland. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(5): 1 — 6.

- [40] Zeng D H, Chen G S, Chen F S, *et al.* Foliar nutrients and their resorption efficiencies in four *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages on sandy soil. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(5): 21—27.
- [41] Lu J. Movement of N, P and K element in the defoliation stage of *Mognolia denudata*. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2006, 34(16): 3897—3898.
- [42] Ma X Q, Liang X. Research advances in mechanism of high phosphorus use efficiency of plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(4): 712—716.
- [43] Guo Z H, He L Y, Xu C G. Morphological variety of plants tolerance to low-P stress. *Chinese Journal of Soil Science*, 2005, 36(5): 760—764.
- [44] Huo C F, Sun H L, Fan Z Q, *et al.* Physiological processes and major regulating factors of nitrogen uptake by plant roots. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(6): 1356—1364.
- [45] Fan J B, Zhang Y L, Wan X Y, *et al.* Progress in research of rice root related to nitrogen uptake and utilization. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(2): 236—240.
- [46] Guo Y F, Mi G H, Chen F J, *et al.* Effect of NO_3^- supply on lateral root growth in maize plants. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(1): 90—96.
- [47] Tong Y P, Li J Y, Li Z S. Genotypic variations of nitrogen use efficiency in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) II. Factors affecting nitrogen uptake efficiency. *Acta Botany Boreal Occident Sinica*, 1999, 19(3): 393—401.
- [48] Wang Z Q, Zhang Y D, Wang Q C. Effects of nitrogen and phosphorus on root growth of *Juglans mandshurica*. *Journal of Northeast Forestry University*, 1999, 27(1): 1—4.
- [49] Wu C, Wang Z Q, Fan Z Q, *et al.* Effects of nitrogen stress on nutrient uptake by *Fraxinus mandshurica* seedlings and their biomass distribution. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11): 2034—2038.
- [50] Wu C, Wang Z Q, Fan Z Q. 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1282—1290.
- [51] Wu C, Fan Z Q, Wang Z Q. Influences of nitrogen and phosphorus supply on their absorption and growth of *Fraxinus mandshurica* Seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(5): 196—200.
- [52] Fan S H, Li P Z, Wang L H, *et al.* Nitrogen cycling and its dynamic feature in fine roots of poplar trees and herbs. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 387—390.
- [53] Hua Y G, Lin Q H, Luo W, *et al.* Effect of nitrogen supplying on the growth of roots of *Hevea brasiliensis*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(6): 421—424.
- [54] Gardner W K, Barber D A, Parbery D G. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant Soil*, 1983, 70: 107—124.
- [55] Chen L C, Liao L P, Wang S L, *et al.* A review for research of root exudates ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21(6): 57—62.
- [56] Zhou Z G, Wang J F, Zhou J M. Current advances in the molecular biology of high efficient phosphorus nutrition in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(1): 82—91.
- [57] Zhang Y D, Bai S B. Effects of nitrogen forms on nutrient uptake and growth of trees. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(11): 2044—2048.
- [58] Silber A, Ganmore N R, Ben J J. Effects of nutrient addition on growth and rhizosphere pH of *Leucadendron Safari Sunset*'. *Plant Soil*, 1998, 199: 205—211.
- [59] Gijsman A J. Rhizosphere pH along different root zones of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), as affected by source of nitrogen. *Plant Soil*, 1990, 124: 161—167.
- [60] Qiao Y F, Miao S J, Han X Z. Effects of nitrogen forms on the root morphology and proton extrusion in soybean. *Soybean Science*, 2006, 25(3): 265—269.
- [61] Ma S L, Wang Z Q, Wang X C, *et al.* Effects of nitrogen forms on roots and N fertilizer efficiency of different wheat cultivars with specialized end-uses. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(4): 655—658.
- [62] Sun M, Guo W S, Sun T F, *et al.* Effects of nitrogen forms on root characteristics in wheat. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition)*, 2007, 28(1): 54—58.
- [63] Zhang F S. Environment stress and plant rhizosphere nutrition. Beijing: China Agriculture Press, 1998.
- [64] Chen Y L. The effects of different nitreon sources on pH and the nutrient availability in the rhizosphere of korean pine. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences)*, 2004, 28(1): 42—46.
- [65] Zhang Y D, Fan Z Q, Wang Q C, *et al.* Effect of different nitrogen forms on growth of *Fraxinus mandshurica* seedlings. *Chinese Journal of Applied*

- Ecology, 2000, 11(5): 665—667.
- [66] Gong M Q, Chen Y L, Zhong C L. Mycorrhizal Research and Application. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997.
- [67] Guo X Z, Bi G C. Application Technology of forest mycorrhizal fungi. Beijing: China Forestry Publishing House, 1989.
- [68] Feng F, Zhang F S, Yang X Q. Research progress and prospect of plant nutrition. Beijing: China Agricultural University Press, 2000.
- [69] Li X Q, Yao Q. A study on VA-mycorrhizal fungi and mineral nutrition of plant. Advance in Natural Science, 2000, 10(6): 525—531.
- [70] Cairney J W G, Burke R M. Physiological heterogeneity within fungal mycelia: an important concept for a functional understanding of the ectomycorrhizal symbiosis. New Phytol, 1996, 134: 685—695.
- [71] Xue X P, Yang Y, Huang J G. Advancement on the research of improvement of plant's phosphorus nutrition by ectomycorrhizal. Edible Fungi of China, 2006, 25(6): 3—4.
- [72] Hao H J, Liu Y, Wang H B, *et al.* Research progress of VA-mycorrhizal fungi and mineral nutrition of plant. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2007, 35(4): 978—979.
- [73] Harley J L, McCready C C, Brierley J K. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. IV. The effect of oxygen concentrations on the absorption of phosphate by fungal sheath and host core. New Phytol, 1953, 52: 124—131.
- [74] Zhang Y D, Bai S B, Liu X F, *et al.* Utilization of insoluble phosphate by *Larix gmelini* seedlings under phosphorus starvation. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(5): 668—670.
- [75] Constable J V, Bassirirad H, Lussenhop J, *et al.* Influence of elevated CO₂ and mycorrhizae on nitrogen acquisition: contrasting responses in *Pinus taeda* and *Liquidambar styraciflua*. Tree Physiol, 2001, 21: 83—91.
- [76] Xu D P, Dell B, Gong M Q, *et al.* Effects of phosphorus fertilization and ectomycorrhizal fungal inoculation on productivity and nutrient accumulation of *Eucalyptus globulus* plantation. Forest Research, 2004, 17(1): 26—35.
- [77] Chen L Q, Pei Z D. Selection of mycorrhiza fungi with masson pine and their inoculation-effects in the nursery. Forest Research, 1992, 5(2): 65—70.
- [78] Wang B S. Plant physiology. Beijing: Science Press, 2003.
- [79] Buckingham J. Dictionary of natural products. London: Chapman Hall, 1993.
- [80] Sun D Y, Guo Y L, Ma L G, *et al.* Cell Signaling (3rd ed). Beijing: Science Press, 2001.
- [81] Li S W. Chemical communication among living things. Journal of Biology, 2002, 19(5): 1—5.
- [82] Kong C H, Hu F. Advance in the research on chemical communication between plants. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(4): 561—566.
- [83] Huang T F. The important roles of secondary metabolites in plant survival. Journal of Biology, 2003, 20(5): 60—61.
- [84] Wu P F, Zang G Z, Ma X Q. Advances in the mechanism of chemical communication of plants under stress. Subtropical Agriculture Research, 2006, 2(4): 271—277.
- [85] Hepler P K, Wayne R O. Calcium and plant development. Annual Review of Plant Physiology, 1985, 36: 397—439.
- [86] Bush D S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1995, 46: 95—122.
- [87] Jian L C, Li P H, Sun L H, *et al.* Alterations in ultrastructure and subcellular localization of Ca²⁺ in poplar apical bud cells during the induction of dormancy. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 1195—1207.
- [88] Jian L C, Li J H, Li P H, *et al.* Ca²⁺ homeostasis differs between plant species with different cold tolerance at 4°C chilling. Acta Botanica Sinica, 2000, 42: 358—366.
- [89] Zhang H C, Yin W L, Xia X L. The mechanism of Ca²⁺ signal transduction under abiotic stresses in plants. Chinese Bulletin of Botany, 2007, 24(1), 114—122.
- [90] Jiang L, Zhou X. Regulation of calcium messenger and cytoplasmic calcium in plants. Life Sciences, 1997, 9(4): 178—183.
- [91] Shang Z L, Mao G H, Sun D Y. The specificity of calcium signaling in plant cells. Plant Physiology Communications, 2003, 39(2): 93—100.
- [92] Zhang H, Zhang Y Z, Xue Q L, *et al.* Regulating effect on the level of intracellular calcium of cucumber seedling with cold resistance agent under low temperature stress. Journal of Agricultural University of Hebei, 1997, 20(3): 50—55.
- [93] Zhou J J, Xia K F. Study on Ca²⁺ signal transduction in plant. Guihaia, 2005, 25(4): 386—392.
- [94] Monroy A F, Sarhan F, Dhindsa R S. Cold-induced changes in freezing tolerance, protein phosphorylation and gene expression: evidence for a role of calcium. Plant Physiol, 1993, 102: 1227—1235.
- [95] Monroy A F, Dhindsa R S. Low-temperature signal transduction: induction of cold acclimation-specific genes of alfalfa by calcium at 25°C. Plant Cell, 1995, 7: 321—331.
- [96] Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium after acclimation. Plant Cell, 1996, 8: 489—503.

- [97] Jian L C, Wang H. Role of calcium in plants under cold stress. *Journal of Cell Biology*, 2002, 24(3): 166—171.
- [98] Jian L C, Lu C F, Deng J M, *et al.* Inducing factor and regulating role of intracellular Ca^{2+} level for woody plant bud dormancy. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2004, 10(1): 1—6.
- [99] Yang M H, Wang G H. The advancement of research on calcium signal in the interaction of plant and microbe. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2001, 23(2): 203—208.
- [100] Wang Z. *Plant physiology*. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [101] Berridge M J, Lipp P, Bootman M D. The versatility and universality of calcium signaling. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2000, 1(1): 11—21.
- [102] Yang W, Lee H W, Hellenga H, *et al.* Structural analysis, identification and design of calcium binding sites in proteins. *Proteins*, 2002, 47(3): 344—356.
- [103] Zhao X, Pei Z M, He Y K. Extracellular Ca^{2+} signaling — first messenger in animals and plants. *Hereditas*, 2007, 29(3): 269—275.
- [104] Guo Q J, Sun S J. Development of assay method for intracellular free calcium. *Food and Drug*, 2006, 8(12A): 25—27.
- [105] Han S, Tang R, Anderson L K, *et al.* A cell surface receptor mediates extracellular Ca^{2+} sensing in guard cells. *Nature*, 2003, 425(11): 196—200.
- [106] Ruiz L P, Mansfield T A. A postulated role for calcium oxalate in the regulation of calcium ions in the vicinity of stomatal guard cells. *New Phytol*, 1994, 127(3): 473—481.

参考文献:

- [1] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 785—790.
- [2] 苏波, 韩兴国, 黄建辉, 等. 植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略. *生态学报*, 2000, 20(2): 335—343.
- [4] 上官周平, 李世清. 旱地作物氮素营养生理生态. 北京: 科学出版社, 2004.
- [5] 陈化榜, 李振声, 李继云. 植物矿质营养育种的研究进展. *中国农业科学*, 1995, 28(S1): 1—6.
- [11] 严小龙, 张福锁. 植物营养遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [12] 马祥庆, 刘爱琴, 马壮, 等. 不同代数杉木林养分积累和分布的比较研究. *应用生态学报*, 2000, 11(4): 501—506.
- [15] 刘增文, 赵先贵. 森林生态系统养分循环特征参数研究. *西北林学院学报*, 2001, 16(4): 21—24.
- [18] 刘增文, 李雅素. 刺槐人工林养分利用效率. *生态学报*, 2003, 23(3): 444—449.
- [19] 盛伟彤, 范少辉, 马祥庆, 等. 杉木人工林长期生产力保持机制研究. 北京: 科学出版社, 2005.
- [20] 蒋建. 南方主要造林树种养分利用效率研究. 福建农林大学, 2006.
- [21] 李振声, 朱兆良, 章申, 等. 挖掘生物高效利用土壤养分潜力保持土壤环境良性循环. 北京: 中国农业大学出版社, 2004.
- [23] 李韵珠, 王凤仙, 黄元仿. 土壤水分和养分利用效率几种定义的比较. *土壤通报*, 2000, 31(4): 150—157.
- [30] 印莉萍, 黄勤妮, 吴平. 植物营养分子生物学及信号转导(第二版). 北京: 科学出版社, 2006. 68—70.
- [35] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究 I. 落叶前后各部位养分浓度及养分贮量变化. *应用生态学报*, 1992, 3(4): 296—301.
- [36] 徐福余, 王力华, 李培芝, 等. 若干北方落叶树木叶片养分的内外迁移 I. 浓度和含量的变化. *应用生态学报*, 1997, 8(1): 1—6.
- [37] 范志强, 王政权, 吴楚, 等. 不同供氮水平对水曲柳苗木生物量、氮分配及其季节变化的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(9): 1497—1501.
- [38] 范志强, 王政权, 吴楚, 等. 水曲柳苗木根系和叶片氮的分配及对生物量影响. *中国农学通报*, 2008, 24(1): 45—51.
- [39] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地 3 种生境中养分资源的反应. *林业科学*, 2002, 38(5): 1—6.
- [40] 曾德慧, 陈广生, 陈伏生, 等. 不同林龄樟子松叶片养分含量及其再吸收效率. *林业科学*, 2005, 41(5): 21—27.
- [41] 陆瑾. 广玉兰凋落叶 N·P·K 元素的营养转移. *安徽农业科学*, 2006, 34(16): 3897—3898.
- [42] 马祥庆, 梁霞. 植物高效利用磷机制的研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(4): 712—716.
- [43] 郭再华, 贺立源, 徐才国. 低磷胁迫时植物根系的形态学变化. *土壤通报*, 2005, 36(5): 760—764.
- [44] 霍常富, 孙海龙, 范志强, 等. 根系氮吸收过程及其主要调节因子. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1356—1364.
- [45] 樊剑波, 张亚丽, 万小羽, 等. 水稻根系与氮素吸收利用之研究进展. *中国农学通报*, 2007, 23(2): 236—240.
- [46] 郭亚芬, 米国华, 陈范骏, 等. 硝酸盐供应对玉米侧根生长的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(1): 90—96.
- [47] 童依平, 李继云, 李振声. 不同小麦品种(系)吸收利用氮素效率的差异及有关机理研究 II. 影响吸收效率的因素分析. *西北植物学报*, 1999, 19(3): 393—401.
- [48] 王政权, 张彦东, 王庆成. 氮、磷对胡桃楸幼苗根系生长的影响. *东北林业大学学报*, 1999, 27(1): 1—4.
- [49] 吴楚, 王政权, 范志强, 等. 氮胁迫对水曲柳幼苗养分吸收、利用和生物量分配的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(11): 2034—2038.
- [50] 吴楚, 王政权, 范志强. 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. *生态学报*, 2005, 25(6): 1282

~1290.

- [51] 吴楚,范志强,王政权.氮磷供应状态对水曲柳幼苗氮磷吸收与生长的影响.林业科学,2005,41(5):196~200.
- [52] 范世华,李培芝,王力华,等.杨树人工林下根系的氮素循环与动态特征.应用生态学报,2004,15(3):387~390.
- [53] 华元刚,林清火,微,等.氮素供应对橡胶树根系生长的影响.中国农学通报,2006,22(6):421~424.
- [55] 陈龙池,廖利平,汪思龙,等.根系分泌物生态学研究.生态学杂志,2002,21(6):57~62.
- [56] 周志高,汪金舫,周健民.植物磷营养高效的分子生物学研究进展.植物学通报,2005,22(1):82~91.
- [57] 张彦东,白尚斌.氮素形态对树木养分吸收和生长的影响.应用生态学报,2003,14(11):2044~2048.
- [60] 乔云发,苗淑杰,韩晓增.氮素形态对大豆根系形态性状及释放 H^+ 的影响.大豆科学,2006,25(3):265~269.
- [61] 马新明,王志强,王小纯,等.氮素形态对不同专用型小麦根系及氮素利用率影响的研究.应用生态学报,2004,15(4):655~658.
- [62] 孙敏,郭文善,孙陶芳,等.氮素形态对小麦根系特性影响的初步研究.扬州大学学报(农业与生命科学版),2007,28(1):54~58.
- [63] 张福锁.环境胁迫与植物根际营养.北京:中国农业出版社,1998.
- [64] 陈永亮.不同氮源处理对红松苗木根际 pH 及养分有效性的影响.南京林业大学学报(自然科学版),2004,28(1):42~46.
- [65] 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.
- [66] 弓明钦,陈应龙,仲崇禄.菌根研究及应用.北京:中国林业出版社,1997.
- [67] 郭秀珍,毕国昌.林木菌根及应用技术.北京:中国林业出版社,1989.
- [68] 冯锋,张福锁,杨新泉.植物营养研究进展与展望.北京:中国农业大学出版社,2000.
- [69] 李晓林,姚青.VA 菌根与植物的矿质营养.自然科学进展,2000,10(6):525~531.
- [71] 薛小平,杨勇,黄建国.外生菌根促进植物磷素营养研究进展.中国食用菌,2006,25(6):3~4.
- [72] 郝会军,刘英,王洪波,等.VA 菌根与植物矿质营养的研究进展.安徽农业科学,2007,35(4):978~979.
- [74] 张彦东,白尚斌,刘雪峰,等.磷胁迫条件下落叶松幼苗对难溶性磷的利用.应用生态学报,2000,11(5):668~670.
- [76] 徐大平,Deil B,弓明钦,等.施磷肥和外生菌根菌接种对蓝桉林产量和养分积累的影响.林业科学研究,2004,17(1):26~35.
- [77] 陈连庆,裴致达.马尾松菌根真菌的筛选及圃地接种效应.林业科学研究,1992,5(2):65~70.
- [78] 王宝山.植物生理学.北京:科学出版社,2003.
- [80] 孙大业,郭艳林,马力耕,等.细胞信号转导(第三版).北京:科学出版社,2001.
- [81] 李绍文.生物的化学通讯.生物学杂志,2002,19(5):1~5.
- [82] 孔垂华,胡飞.植物化学通讯研究进展.植物生态学报,2003,27(4):561~566.
- [83] 黄天芳.植物次生物质对于植物生存的重要作用.生物学杂志,2003,20(5):60~61.
- [84] 吴鹏飞,臧国长,马祥庆.逆境中植物化学通讯机制的研究进展.亚热带农业研究,2006,2(4):271~277.
- [89] 张和臣,尹伟伦,夏新莉.非生物逆境胁迫下植物钙信号转导的分子机制.植物学通报,2007,24(1):114~122.
- [90] 江玲,周燮.植物中的钙信使及胞质钙的调节.生命科学,1997,9(4):178~183.
- [91] 尚忠林,毛国红,孙大业.植物细胞内钙信号的特异性.植物生理学通讯,2003,39(2):93~100.
- [92] 张红,张远征,薛庆林,等.低温逆境下抗寒剂对黄瓜幼苗细胞内钙离子水平的调控作用.河北农业大学学报,1997,20(3):50~55.
- [93] 周江菊,夏快飞.植物体内 Ca^{2+} 信号转导过程的研究进展.广西植物,2005,25(4):386~392.
- [97] 简令成,王红.钙(Ca^{2+})在植物抗寒中的作用.细胞生物学杂志,2002,24(3):166~171.
- [98] 简令成,卢存福,邓江明,等.木本植物休眠的诱导因子及其细胞内 Ca^{2+} 水平的调节作用.应用与环境生物学报,2004,10(1):1~6.
- [99] 杨民和,王国红. Ca^{2+} 对植物-微生物互作反应的调控.江西农业大学学报,2001,23(2):203~208.
- [100] 王忠.植物生理学.北京:中国农业出版社,2000.
- [103] 赵昕,裴真明,何奕昆.胞外 Ca^{2+} 信号——动植物中的第一信使.遗传,2007,29(3):269~275.
- [104] 郭琼杰,孙淑娟.细胞内游离钙离子的测定方法.食品与药品,2006,8(12A):25~27.