

doi: 10.11707/j.1001-7488.20141022

## 氮素形态对香榧苗期光合作用、主要元素吸收及氮代谢的影响\*

唐 辉 李婷婷 沈朝华 胡渊渊 吴家胜

(浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地 临安 311300)

关键词: 硝态氮; 铵态氮; 氮代谢; 香榧

中图分类号: S714.8

文献标识码: A

文章编号: 1001-7488(2014)10-0158-06

### Effects of Nitrogen Forms on Foliar Photosynthesis , Nutrient Status and Nitrogen Metabolism of *Torreya grandis* Seedlings

Tang Hui Li Tingting Shen Chaohua Hu Yuanyuan Wu Jiasheng

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture Zhejiang Agriculture and Forestry University Li'an 311300)

**Abstract:** In this study , we measured the photosynthetic rate , the contents of primary inorganic elements , and nitrate reductase activity and leaf N content of *Torreya grandis* seedlings subjected to different inorganic nitrogen treatments. The results showed that the nitrogen forms and the ratio had significant impact on the photosynthetic rate , N , P , K content , and the nitrate reductase ( NR ) activity of *T. grandis* seedlings. With the mixture of  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N at the ratio of 1:1 and 3:1 , the photosynthetic rate , and stomatal conductance (  $G_s$  ) and transpiration rate (  $Tr$  ) were significant higher compared to plants fed with sole  $\text{NH}_4^+$ -N or  $\text{NO}_3^-$ -N. However , there were no different significances in intercellular  $\text{CO}_2$  concentration (  $C_i$  ) among the different inorganic nitrogen treatments. The sole  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N fed plants had lower phosphorus ( P ) and potassium ( K ) content than that treated with mixed nitrogen of  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N. Plants supplied with both forms of N (  $\text{NH}_4^+$ -N /  $\text{NO}_3^-$ -N = 25/75 and 50/50 ) had higher  $\text{NO}_3^-$  content and NR activity in comparison to the plants only fed with  $\text{NO}_3^-$ -N. Compared to the plants fed with  $\text{NH}_4^+$ -N or  $\text{NO}_3^-$ -N alone , significant higher N content was observed in the plants fed with mixture of  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N (  $\text{NH}_4^+$ -N /  $\text{NO}_3^-$ -N = 50/50 and 25/75 ) . It is concluded that *Torreya grandis* seedlings have no obvious preference to  $\text{NH}_4^+$ -N or  $\text{NO}_3^-$ -N. The mixture of  $\text{NH}_4^+$ -N and  $\text{NO}_3^-$ -N at the ratio of 1:1 is able to boost the photosynthesis , nutrients absorption and nitrogen metabolism of *T. grandis* seedlings.

**Key words:** nitrate nitrogen; ammonium nitrogen; nitrogen metabolism; *Torreya grandis*

植物生长需要多种营养元素 ,以氮素最为重要。氮素既是蛋白质、核酸、磷脂的主要成分 ,又是原生质、细胞核和生物膜的重要组成部分 ,在生命活动中有特殊作用 ,被称为生命元素( 邹文桐等 ,2011) 。植物对氮素的吸收利用不仅取决于植物自身代谢的特点 ,而且取决于生长环境中的各种氮源。植物能吸收并利用的无机态氮主要是铵态氮(  $\text{NH}_4^+$ -N ) 和硝态氮(  $\text{NO}_3^-$ -N ) ( von Wirén *et al.* , 1997; Miller *et al.* , 2005; 李霞等 ,2006; 晏枫霞等 ,2009) 。

不同的植物对  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收、利用有所偏好。在同时供应  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 的条件下 欧洲赤松( *Pinus sylvestris* ) 和欧洲落叶松( *Larix decidua* ) 、挪威云杉( *Picea abies* ) 、白云杉( *Picea glauca* ) 、花旗松( *Pseudotsuga menziesii* ) 和异叶铁杉( *Tsuga heterophylla* ) 等针叶树对  $\text{NH}_4^+$ -N 的吸收速率明显高于  $\text{NO}_3^-$ -N ,具有优先吸收  $\text{NH}_4^+$ -N 的特性( 张彦东等 ,2003; 樊卫国等 ,2013) 。 Yao 等( 2011) 在研究高山松( *Pinus densata* ) 、油松( *Pinus*

收稿日期: 2014-02-27; 修回日期: 2014-04-25。

基金项目: 国家科技部星火重大项目( 2012GA700001) ; 浙江省农业新品种选育重大科技专项( 2012C12904-12) ; 浙江省产业科技创新团队项目( 2009R50033-20) ; 浙江农林大学人才启动项目( 2013FR063) 。

\* 吴家胜为通讯作者。

*tabulaeformis*) 和云南松 (*Pinus yunnanensis*) 的氮源偏好特性时,发现高山松和油松具有偏好  $\text{NO}_3^-$ -N 的特性。这种差异是植物对  $\text{NH}_4^+$  或  $\text{NO}_3^-$  的相对吸收能力、由  $\text{NO}_3^-$  向  $\text{NH}_4^+$  的还原能力、对  $\text{NH}_4^+$  的同化能力以及与氮源形态有关的碳、氮整体代谢过程所决定的,是植物营养特性的反映 (Abuzinadah *et al.*, 1989)。在阔叶树种中,黄槩 (*Phellodendron amurense*) 幼苗喜硝特性明显,硝态氮比例较高(高  $\text{NO}_3^-$ -N) 的营养供给比铵态氮比例较高(高  $\text{NH}_4^+$ -N) 的营养供给更有利于黄槩幼苗的生长,并在  $\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N 为 25/75 时具有最大生物量。喜树 (*Camptotheca acuminata*) 对  $\text{NH}_4^+$ -N 也表现出明显的偏好, $\text{NH}_4^+$ -N 既能促进树体生长,又能促进养分吸收和光合作用 (李金玲, 2006)。

与  $\text{NH}_4^+$ -N 相比,  $\text{NO}_3^-$ -N 是一种较耗能的无机氮源 (Jampeetong *et al.*, 2009; Konnerup *et al.*, 2010), 过多的施加  $\text{NO}_3^-$ -N 容易造成溶液 pH 升高,影响铁 (Fe) 和其他微量元素的吸收及叶绿素的合成,也容易造成氮肥的流失及植物体内硝酸盐的积累,而过量施用  $\text{NH}_4^+$ -N 铵态氮则有可能抑制植物对钾离子 ( $\text{K}^+$ ) 与钙离子 ( $\text{Ca}^{2+}$ ) 的吸收,引起植物体内多方面代谢失调,致使植物铵中毒 (李霞等, 2006; 王康才等, 2009; Jampeetong *et al.*, 2012)。植物吸收利用环境中的  $\text{NO}_3^-$  需经过 2 个同化反应步骤: 首先由硝酸还原酶 (NR) 的  $\text{NO}_3^-$  还原为亚硝态氮 ( $\text{NO}_2^-$ ), 然后再由亚硝酸还原酶把  $\text{NO}_2^-$  还原为  $\text{NH}_4^+$ , 才能进一步掺入氨基酸及蛋白质的合成 (Piwpuan *et al.*, 2013)。

香榧 (*Torreya grandis*) 为红豆杉科 (Tanceae)、榧属 (*Torreya*) 常绿乔木,中国原产树种,是世界上稀有的经济树种,现已被列为国家 II 级重点保护野生植物。香榧是实生榧树中优良变异类型或优株经人工嫁接繁殖而成,其栽培遍及浙江会稽山区及安徽山区,栽培历史已有 1 000 多年 (黎章矩等, 2004; 2005; 程晓建等, 2007)。研究表明,生长于酸性土壤环境的树种通常喜铵, pH 较高土壤环境中的树种

则有喜硝的倾向 (张福锁等, 1995)。香榧一般栽培于 pH 5.2 ~ 7.5 的土壤上生长良好 (黎章矩等, 2007), 香榧是喜铵植物还是喜硝植物? 迄今为止,有关香榧的氮素营养特性研究还不够深入,不同氮素形态对香榧苗期光合作用、主要元素以及氮代谢相关酶类的影响尚不明确。本研究以香榧幼苗为材料,研究  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 2 种形态氮素混合配比对香榧苗期光合作用、主要元素吸收和氮代谢的影响,旨在为香榧育苗和幼树氮肥管理提供科学依据。

## 1 材料与方法

1.1 试验材料 试验材料为 2 年生香榧嫁接苗,来自浙江省杭州市淳安县文昌镇。

1.2 试验设计 本试验在浙江农林大学智能温室进行 (30°23' N, 119°72' E), 采用水培试验法。2012 年 5 月末选择地径、苗高一致 (苗高平均为 32.06 cm, 地径平均为 6.24 mm) 的香榧苗,从营养钵中将苗木取出,在不破坏苗木根系的前提下用自来水将根系泥土洗净,移入装有营养液带盖的塑料桶中培养,每桶培育 3 株。先用完全营养液培养 10 天,继之用不同氮素形态营养液处理,不同氮素形态营养液按不同的  $\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N 比例分为 5 组 (即 0/100, 25/75, 50/50, 75/25 和 100/0, 分别标记为 T1, T2, T3, T4 和 T5), 总氮浓度均为  $16 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  适宜香榧幼苗生长。完全营养液中大量元素按照 Utraiainen 等 (2001) 和孙世芹等 (2008) 的方法配制,略有改动,处理用营养液以完全营养液为基础,其中  $\text{NO}_3^-$ -N 使用  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NH}_4^+$ -N 使用  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , 用  $\text{K}_2\text{SO}_4$  和  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  分别代替 KCl 和 MgCl (表 1)。微量元素参照 Arnon (1938) 的方法配制。每个处理设置 5 次重复,每次重复 3 株,共 15 株。营养液每 7 天更换 1 次,隔天用  $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  HCl 或  $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaOH 调 pH, 确保 pH 为  $6.0 \pm 0.5$ 。全天用森森 ACO-007 电磁式空气泵连续通气,并相应地补充损失的水分。

表 1 处理用营养液中大量元素的组成

处理 Treatments	$\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	$\text{KNO}_3$	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	$\text{K}_2\text{SO}_4$	$\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	$\text{KH}_2\text{PO}_4$
T1	0/100	5	6	—	—	—	2	1
T2	25/75	3	6	2	—	2	2	1
T3	50/50	1	6	4	—	4	2	1
T4	75/25	1	2	6	2	4	2	1
T5	100/0	—	—	8	3	5	2	1

1.3 采样与测定方法 试验处理 75 天后,选取香榧苗木中部当年生叶片,进行气体交换和各项生理生化指标的测定。采用美国 Licor 公司生产的 Li-6400XT 便携式光合测定系统测定香榧叶片的光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $Tr$ )等气体交换参数。测定时采用 6400-05 簇状叶室,光源为自然光(光合有效辐射为  $1\ 237 \sim 1\ 652\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )并保持  $CO_2$  浓度( $C_a$ )和流速为  $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ ,测定温度为  $(29 \pm 1)\ ^\circ\text{C}$ 。所有的气体交换试验均在 9:00—10:30 内完成。 $NO_3^-$ -N 含量测定参照现代植物生理学试验指南(中国科学院上海植物生理研究院等,1999)方法,硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)的测定采用体内法(孙世芹等,2004),用 Shimadzu UV-2550 紫外可见分光光度计(日本东京)测定吸光值。所得数据 SAS 9.0 进行统计分析,用 Duncan 新复极差法进行差异显著性检验。

表 2 不同氮素形态对香榧苗期叶片净光合速率( $P_n$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾作用( $Tr$ )的影响<sup>①</sup>

Tab. 2 Effects of nitrogen forms on the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) and stomatal conductances ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $Tr$ ) in leaves of *T. grandis* seedlings

参数 Parameters	T1	T2	T3	T4	T5
$P_n / (\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$1.47 \pm 0.23\ \text{b}$	$2.49 \pm 0.28\ \text{a}$	$2.48 \pm 0.64\ \text{a}$	$1.33 \pm 0.57\ \text{bc}$	$0.67 \pm 0.17\ \text{c}$
$C_i / (\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	$172.7 \pm 14.9\ \text{a}$	$193.4 \pm 23.1\ \text{a}$	$195.0 \pm 6.59\ \text{a}$	$179.9 \pm 2.16\ \text{a}$	$197.6 \pm 26.5\ \text{a}$
$G_s / (\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$12.1 \pm 2.84\ \text{b}$	$23.7 \pm 2.70\ \text{a}$	$23.1 \pm 5.23\ \text{a}$	$11.1 \pm 4.67\ \text{bc}$	$6.65 \pm 2.63\ \text{c}$
$Tr / (\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$0.64.1 \pm 0.15\ \text{b}$	$1.13 \pm 0.25\ \text{a}$	$1.16 \pm 0.25\ \text{a}$	$0.61 \pm 0.25\ \text{b}$	$0.38 \pm 0.14\ \text{b}$

①不同字母表示不同氮形态处理(同一行)在 0.05 水平上显著差异显著。Different letters indicate statistical differences ( $P < 0.05$ ) between five different treatments of nitrogen forms.

2.2 氮素形态对香榧苗期叶片磷(P)和钾(K)含量的影响 由图 1 可知,随着  $NH_4^+$  浓度的增加,香榧叶片 P、K 含量呈先升高后降低的趋势。叶片含 P 量在施用纯  $NO_3^-$ -N(T1) 处理下时最小,但在  $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N=50/50(T3) 时叶片 P 含量增加了 34.1%, 达到最大值,约为  $3.75\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\ \text{DW}$ 。 $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N 混合营养的叶片含 K 量显著高于单一供应  $NO_3^-$ -N 或  $NH_4^+$ -N 的叶片。叶片含钾量在纯  $NH_4^+$ -N(T5) 处理时约为纯  $NO_3^-$ -N(T1) 处理时的 1.04 倍。

2.3 氮素形态对香榧苗期叶片中硝态氮( $NO_3^-$ -N)含量和硝酸还原酶(NR)活性的影响 由图 2 可知,纯  $NH_4^+$ -N(T5) 处理时叶片的  $NO_3^-$ -N 含量显著低于其他氮素处理。随着  $NO_3^-$  浓度的增加,香榧叶片的 NR 活性呈先上升后降低的趋势,其中  $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N=50/50(T3) 处理的叶片 NR 达到最高,纯  $NO_3^-$ -N 处理的叶片 NR 最低。纯  $NH_4^+$ -N(T5) 处理时叶片的 NR 活性与  $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N 混合营养处理时叶片之间不存在显著性差异,但纯  $NH_4^+$ -N(T5) 处

## 2 结果与分析

2.1 氮素形态对香榧苗期光合参数的影响 从表 2 可以看出,供应  $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N 混合营养的叶片光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾作用( $Tr$ )均高于供应单一  $NH_4^+$ -N 或  $NO_3^-$ -N 营养的叶片,其中混合营养处理(T2 和 T3)叶片的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $Tr$  显著高于供应单一  $NH_4^+$ -N 或  $NO_3^-$ -N 营养处理的叶片。与供应单一  $NO_3^-$ -N 营养(T1)处理的叶片相比,T2 和 T3 混合营养处理的叶片  $P_n$  和  $G_s$  分别增加了 69% 和 200%。与供应单一  $NH_4^+$ -N 营养(T1)处理的叶片相比,T2 和 T3 混合营养处理的叶片  $P_n$  和  $G_s$  分别增加了 270% 和 250%。T2 和 T3 混合营养处理的叶片  $Tr$  显著高于供应单一  $NH_4^+$ -N 或  $NO_3^-$ -N 营养处理的叶片。各不同氮素形态处理之间的  $C_i$  不存在显著性差异。

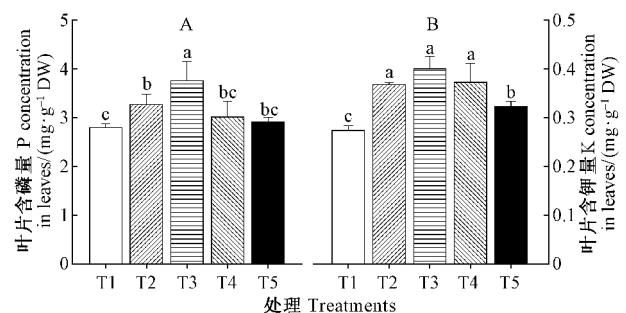


图 1 氮素形态对香榧苗期叶片磷和钾含量的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen forms on the phosphorus and potassium concentrations in leaves of *T. grandis* seedlings

理时 NR 活性显著高于纯  $NO_3^-$ -N(T1)。

2.4 氮素形态对香榧苗期叶片中氮含量的影响 由图 3 可知,随着  $NO_3^-$  浓度的增加,香榧叶片 N 含量呈先升高后降低的趋势,其中纯  $NH_4^+$ -N 供应的叶片 N 含量最低。 $NH_4^+$ -N/ $NO_3^-$ -N 混合营养供应叶片 N 含量均高于纯  $NH_4^+$ -N 或  $NO_3^-$ -N 供应的叶片,其中 T3 和 T4 处理叶片 N 含量分别为纯  $NO_3^-$ -N 和  $NH_4^+$ -N 的 1.3 和 1.1 倍。

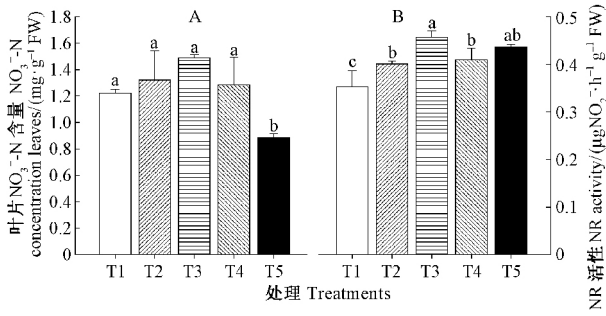


图2 氮素形态对香榧苗期叶片中硝态氮 (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N) 含量和硝酸还原酶 (NR) 活性的影响

Fig. 2 Effects of nitrogen forms on the nitrate nitrogen concentration in leaves and NR activities of *T. grandis* seedlings

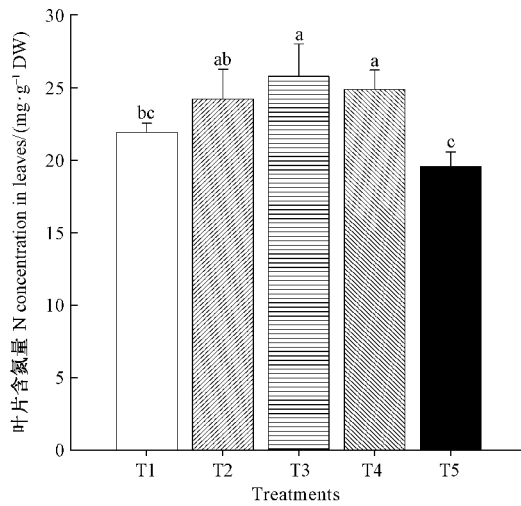


图3 氮素形态对香榧苗期叶片中氮含量的影响

Fig. 3 Effects of nitrogen forms on the nitrogen concentration in leaves of *T. grandis* seedlings

### 3 结论与讨论

光合作用是果树生长发育的基础, 果树干物质的 90% ~ 95% 来源于光合作用, 光合能力的高低可以反映出果树生长发育水平的高低 (李天忠等, 2008)。氮素形态对植物的光合作用有很大的影响。肖凯等 (2000) 对小麦 (*Triticum aestivum*) 的研究发现, 氮素形态对净光合速率的影响由大到小依次为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 混合营养 > 单一供 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 营养 > 单一供 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 营养。本研究结果表明, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 混合营养提高了香榧叶片的光合能力。供应单一 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 营养叶片的 P<sub>n</sub>、G<sub>s</sub> 均低于供应 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 混合营养的叶片, 但不同氮素形态处理之间的 C<sub>i</sub> 却未发生显著性变化 (表 2) 这说明单一供应 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的香榧叶片光合速率下降并非完全由气孔因素造成。有研究发现, 当 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 供应水平过高时, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 会对植

物产生铵毒作用 (Britto *et al.*, 2002), 使光合速率下降, 从而影响植物的生长 (Gerendás *et al.*, 1997)。本研究发现随 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 比例增大或单纯供应 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 香榧叶片光合能力减弱, 这一现象可能与氨中毒有关。有研究表明, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 为氮素供源时, 即使植物吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 量超过其本身的利用能力, 多余的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 可以储存在细胞的液泡中, 而不影响植物的其他代谢过程, 从而不会对植物造成毒害作用 (Marschner, 1995)。这从一定程度上也解释了本研究中供应纯 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的香榧叶片光合速率高于供应纯 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的叶片的原因。从氮素形态对光合性能影响的结果来看, 可以初步判断香榧不属于喜硝或喜铵的树种, 对 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 没有明显的偏好。

不同氮素形态会影响植物对矿质元素的吸收, 尤其是阳离子的吸收, 一般来说, 单一供应 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的植物中 K 含量较少 (Engels *et al.*, 1993; Jampeetong *et al.*, 2009)。本研究结果表明, 单一 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 供应 (T5) 的叶片中 K 含量显著高于单一供应 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的叶片 (图 1A)。这可能是由于高浓度 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 抑制了 K<sup>+</sup> 的吸收, 使香榧幼苗发生了生理性缺 K, 所以 K 从老叶向新叶运输。张振贤等 (1995) 研究发现, 叶片中 K 含量随着叶龄的增加而降低。所以要证实这一假说, 需要进一步研究不同氮素形态处理下不同叶龄叶片 K 元素的变化。另外, 与 K 元素不同, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 会促进 P 的吸收 (Smith *et al.*, 1998; 张彦东等, 2000), 但是当 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 过量时, 也会抑制植物对 P 的吸收 (Rayar *et al.*, 1977)。本研究结果显示, 随着 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 浓度的增加, 叶片的 P 含量呈先增加后降低的趋势, 这表明少量的 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 会增加香榧对 P 的吸收, 但超过 8 mmol·L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的供给会抑制香榧对 P 的吸收。

NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 和 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 除影响其他养分元素的吸收外, 它们之间也相互作用, 并影响树木对 N 的吸收。植物吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 后, 经硝酸还原酶 (NR) 将 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 还原为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 才能进入氮代谢被植物加以利用。NR 是植物 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 同化体系中的第一个酶, 也是 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 吸收利用的一个限速酶。NR 大量的存在于植物茎叶和根系中, 均能进行 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的同化作用 (Andrews, 1986; Munzarova *et al.*, 2006)。本研究表明, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 混合营养供应下叶片的 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 NR 均显著高于单一供应 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 或 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 营养的叶片, 这表明 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 混合营养能促进香榧叶片对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的吸收及对氮的同化能力。

通常认为增加营养液中  $\text{NO}_3^-$ -N 浓度时 植物体内的  $\text{NO}_3^-$  的积累量上升, NR 活性提高(汪建飞等, 2007)。许长藹等(1991)在小麦上的研究表明当增加营养液中  $\text{NO}_3^-$  的浓度时, 植物体内  $\text{NO}_3^-$  的积累量上升, NR 活性提高, 但当营养液中  $\text{NO}_3^-$  浓度升高到一定程度时, 细胞质中  $\text{NO}_3^-$  含量不再增加, 此时 NR 活性趋于稳定, 继续吸收的  $\text{NO}_3^-$  则累积于液泡内。胡龙娇等(2013)研究表明, 叶片 NR 活性很大程度上取决于木质部运送至叶片的  $\text{NO}_3^-$  的流量, 而与叶片中原有的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量关系不密切。本研究结果表明, 随着  $\text{NO}_3^-$ -N 比例的减少, 香榧叶片 NR 活性呈先升后降趋势, 这表明单纯供应  $\text{NO}_3^-$ -N 时, 高浓度  $\text{NO}_3^-$  抑制根中  $\text{NO}_3^-$  向叶片运输的速率, 而适度的  $\text{NO}_3^-$  ( $\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N = 50:50) 促进根中  $\text{NO}_3^-$  向叶片运输。单一供应  $\text{NH}_4^+$ -N 营养的叶片中 NR 活性则显著高于单一供应  $\text{NO}_3^-$ -N 的叶片(图 2A, B), 这可能是由于过量  $\text{NH}_4^+$  会引发铵毒, 影响香榧对  $\text{NH}_4^+$  的吸收, 为优先将氮元素供应给叶片, 植物会促使根中的  $\text{NO}_3^-$  通过木质部运输到叶片中, 从而诱导叶片的 NR 活性增强。这可以从 2 个方面证实其合理性, 首先, 与  $\text{NO}_3^-$  不同,  $\text{NH}_4^+$  对植物有毒害作用, 所以根中  $\text{NH}_4^+$  需以氨基酸、蛋白质等其他有机氮的形态运输到叶片, 因此在木质部中未发现游离的  $\text{NH}_4^+$  (People *et al.*, 1997); 其次, 与  $\text{NH}_4^+$  相比, 同化  $\text{NO}_3^-$  更加耗能, 而叶片光合机构能提供大量的还原剂(ATP), 因此叶片被认为是同化  $\text{NO}_3^-$  的主要器官(Gojon *et al.*, 1994)。由此笔者推测单一供应  $\text{NH}_4^+$ -N 营养时, 香榧叶片所吸收的  $\text{NH}_4^+$  不能直接运输到叶片, 促使根中的  $\text{NO}_3^-$  可以优先运输到叶片, 所以诱导叶片中的 NR 活性增强(图 2B)。

$\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N 混合营养供应香榧叶片中的 N 含量显著高于单一供应  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NO}_3^-$ -N 营养的叶片(图 3), 这表明  $\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N 配施更有利于香榧对氮元素的吸收和同化。还原  $\text{NO}_3^-$  转变成  $\text{NH}_4^+$ , 所需的能量可以由呼吸作用/光合作用提供(即 NAD(P)H), 另外碳水化合物的供应是其还原的另一个限制因子(Miller *et al.*, 2005)。因此, 笔者认为单一供应  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NO}_3^-$ -N 显著降低了香榧叶片的光合能力可能也是影响香榧叶片同化 N 元素的原因之一。

综上所述,  $\text{NH}_4^+$ -N/ $\text{NO}_3^-$ -N 混合营养供应促进香榧叶片光合能力的提高, 从苗期看香榧不属于喜

硝或喜铵的树种, 对  $\text{NH}_4^+$ -N 或  $\text{NO}_3^-$ -N 没有明显的偏好; 不同氮素形态可明显影响香榧对 P 和 K 元素的吸收。不同氮素形态通过影响香榧叶片 NR 活性, 使得其对氮元素的同化能力不同, 从而最终影响到叶片的氮含量。

## 参 考 文 献

- 程晓建, 黎章矩, 喻卫武, 等. 2007. 榧树的资源分布与生态习性. 浙江林学院学报, 24(4): 383-388.
- 樊卫国, 葛慧敏, 吴素芳, 等. 2013. 氮素形态及配比对铁核桃苗生长及营养吸收的影响. 林业科学, 49(5): 77-84.
- 胡龙娇, 王康才, 李灿雯. 2013. 氮素形态对半夏植株氮代谢及主要化学成分的影响. 中国中药杂志, 38(13): 2073-2077.
- 黎章矩, 程晓建, 戴文圣, 等. 2005. 香榧品种起源考证. 浙江林学院学报, 22(4): 443-448.
- 黎章矩, 程晓建, 戴文圣, 等. 2004. 浙江香榧生产历史、现状与发展. 浙江林学院学报, 21(4): 471-474.
- 黎章矩, 戴文圣. 2007. 中国香榧. 北京: 科学出版社, 21.
- 李金玲. 2006. 喜树的部分重要营养特性研究. 贵阳: 贵州大学硕士学位论文.
- 李天忠, 张志宏. 2008. 现代果树生物学. 北京: 科学出版社.
- 李 霞, 阎秀峰, 刘剑锋. 2006. 氮素形态对黄槿幼苗生长及氮代谢相关酶类的影响. 植物学通报, 23(3): 255-261.
- 孙世芹, 阎秀峰. 2008. 氮素形态对喜树幼苗喜树碱含量及喜树碱代谢相关酶类的影响. 中国中药杂志, 33(13): 1519-1523.
- 孙世芹, 阎秀峰. 2004. 喜树叶片硝酸还原酶活性的测定方法. 东北林业大学学报, 32(3): 83-84.
- 汪建飞, 董彩霞, 沈其荣. 2007. 氮素不同形态配比对菠菜体内游离氨基酸含和相关酶活性的影响. 植物营养与肥料学报, 13(4): 664-670.
- 王康才, 罗庆云. 2009. 氮素形态对菘蓝氮代谢, 光合作用及生长的影响. 34(16): 2039-2042.
- 肖 凯, 邹定辉. 2000. 不同形态氮素营养对小麦光合特性的影响. 作物学报, 26(1): 53-58.
- 许长藹. 1991. 植物体内  $\text{NO}_3^-$  可给性对硝酸还原酶活性的调节. 植物生理学通讯, 27: 173-177.
- 晏枫霞, 王康才, 罗庆云, 等. 2009. 氮素形态对菘蓝氮代谢, 光合作用及生长的影响. 中国中药杂志, 34(16): 2039-2042.
- 张福锁, 樊小林, 李晓林. 1995. 土壤与植物营养研究新动态. 2 卷. 北京: 中国农业出版社, 42-69.
- 张彦东, 白尚斌. 2003. 氮素形态对树木养分吸收和生长的影响. 应用生态学报, 14(11): 2044-2048.
- 张彦东, 范志强, 王庆成, 等. 2000. 不同形态 N 素对水曲柳幼苗生长的影响. 应用生态学报, 11(5): 665-667.
- 张振贤, 赵德婉, 梁书华. 1993. 大白菜矿质营养吸收与分配规律研究. 园艺学报, 20(2): 150-154.
- 中国科学院上海生命科学研究院, 上海市植物生理学会. 1999. 现代植物生理学试验指南(1 版). 北京: 科学出版社, 138-140, 156-158.
- 邹文桐, 李海珍, 林文娇, 等. 2011. 氮素水平对宽杆芥菜幼苗生长及酶活性的影响. 安徽农业大学学报, 38(6): 952-956.
- Abuzinadah R A, Read D J. 1989. The role of proteins in the nitrogen

- nutrition of Ectomycorrhizal Plants IV. The utilization of peptides by birch (*Betula pendula* L.) infected with different mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 112: 55 – 60.
- Andrews M. 1986. The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant, Cell & Environment*, 9(7): 511 – 519.
- Arnon D I. 1938. Microelements in culture-solution experiments with higher plants. *American Journal of Botany*, 322 – 325.
- Bradford M M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1): 248 – 254.
- Britto D T, Kronzucker H J. 2002.  $\text{NH}_4^+$  toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of Plant Physiology*, 159(6): 567 – 584.
- Engels C, Marschner H. 1993. Influence of the form of nitrogen supply on root uptake and translocation of cations in the xylem exudate of maize (*Zea mays* L). *Journal of Experimental Botany*, 44(11): 1695 – 1701.
- Gerendás J, Zhu Z, Bendixen R, et al. 1997. Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 160(2): 239 – 251.
- Gojon A, Plassard C, Bussi C. 1994. Root/Shoot distribution of  $\text{NO}_3^-$  assimilation in herbaceous and woody species. // Roy J, Garnier E. A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. SPB Academic Publishing, 131 – 147.
- Jampeatong A, Brix H. 2009. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquatic Botany*, 90(1): 67 – 73.
- Jampeatong A, Brix H, Kantawanichkul S. 2012. Effects of inorganic nitrogen forms on growth, morphology, nitrogen uptake capacity and nutrient allocation of four tropical aquatic macrophytes (*Salvinia cucullata*, *Lpomoa aquatica*, *Cyperus involucratus* and *Vetiveria Zizanioides*). *Aquatic Botany* 97(1): 10 – 16.
- Konnerup D, Brix H. 2010. Nitrogen nutrition of *Canna indica*: Effects of ammonium versus nitrate on growth, biomass allocation, photosynthesis, nitrate reductase activity and N uptake rates. *Aquatic Botany*, 92(2): 142 – 148.
- Marschner H. Functions of mineral nutrients: macronutrients. *Mineral Nutrition of Higher Plants*, 2: 379 – 396.
- Miller A J, Cramer M D. 2005. Root nitrogen acquisition and assimilation. *Root physiology: from gene to function*. Springer Netherlands, 1 – 36.
- Munzarova E, Lorenzen B, Brix H, et al. 2006. Effect of  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  availability on nitrate reductase activity and nitrogen accumulation in wetland helophytes *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *Environmental and Experimental Botany*, 55(1/2): 49 – 60.
- People M, Gifford R M. 1997. Regulation of the transport of nitrogen and carbon in higher plants // Dennis D T, Turpin D H, Lefebvre D D, et al. (Eds.), *Plant Metabolism*. Longman Singapore Publishers (Pte) Ltd., London UK, 525 – 537.
- Piwpuan N, Zhai X, Brix H. 2013. Nitrogen nutrition of *Cyperus laevigatus* and *Phormium tenax*: Effects of ammonium versus nitrate on growth, nitrate reductase activity and N uptake kinetics. *Aquatic Botany*, 106: 42 – 51.
- Rayar, A J, Hai T. 1977. Effect of ammonium on uptake of phosphorus, potassium, calcium and magnesium by intact soybean plants. *Plant Soil*, 48: 81 – 87.
- Smith W F, Jackson W A, 1998. Nitrogen enhancement of phosphate transport in root of *Zea mays* L. I. Effect of ammonium and nitrate pretreatment *Plant Physiol*, 84: 1314 – 1318.
- Utriainen J, Holopainen T. 2001. Nitrogen availability modifies the ozone responses of Scots pine seedlings exposed in an open-field system. *Tree physiology*, 21(16): 1205 – 1213.
- von Wirén N, Gazzarrini S, Frommer W B. 1997. Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant and Soil*, 196(2): 191 – 199.
- Yao B, Cao J, Zhao C, et al. 2011. Influence of ammonium and nitrate supply on growth, nitrate reductase activity and N-use efficiency in a natural hybrid pine and its parents. *Journal of Plant Ecology*, 4(4): 275 – 282.

(责任编辑 王艳娜)