

氮素形态对杉木幼苗侧根生长 和叶片光合特性的影响

叶义全^{1,2}, 罗红艳^{1,2}, 李茂^{1,2}, 刘晓霞³, 曹光球^{1,2}, 许珊珊^{1,2*}

(1 福建农林大学 林学院 福州 350002; 2 国家林业局杉木工程技术研究中心 福州 350002; 3 浙江省农业技术推广中心, 杭州 310020)

摘要:以3月龄的杉木实生苗为试验材料,分析了不同氮素形态——硝态氮(NO_3^- -N)、铵态氮(NH_4^+ -N)和硝酸铵(NH_4NO_3) (氮素浓度均为 $3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)对杉木幼苗侧根生长、叶片光合气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响,以揭示杉木幼苗对不同形态氮的偏好性,以及不同形态氮肥下杉木幼苗侧根生长和光合生理的响应特征,为杉木苗期氮肥管理提供理论依据。结果显示:(1)不同氮素形态对杉木幼苗地上部和侧根生物量具有显著影响,其中 NH_4^+ -N 处理下幼苗地上部和侧根生物量最大, NO_3^- -N 处理次之,而 NH_4NO_3 处理最小。(2) NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 处理下杉木幼苗总根长、根系总表面积和根系总体积均显著高于 NH_4NO_3 处理 ($P < 0.05$),且 NH_4^+ -N 处理又显著高于 NO_3^- -N 处理,但不同氮形态处理间侧根数量差异不显著。(3) NH_4^+ -N 处理下杉木幼苗叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率明显高于 NO_3^- -N 和 NH_4NO_3 处理,但 NO_3^- -N 和 NH_4NO_3 处理之间无明显差异。(4) NH_4^+ -N 处理下杉木叶片初始荧光强度低于 NO_3^- -N 处理,而最大荧光强度、可变荧光强度和 PS II 潜在活性却高于全硝氮和硝铵氮处理。上述结果表明, NH_4^+ -N 处理不仅有利于杉木幼苗侧根生长发育,且其叶片具有较强的光合能力,较高的 PS II 中心稳定性、光化学活性以及电子传递效率,从而更有利于植株生长。因此,从根系生长和光合特性来看,杉木幼苗对铵态氮具有偏好性。

关键词:杉木;氮素形态;光合作用;叶绿素荧光;光合色素

中图分类号: Q945.79 文献标志码: A

Effects of Nitrogen Forms on Lateral Roots Development and Photosynthetic Characteristics in Leaves of *Cunninghamia lanceolata* Seedlings

YE Yiquan^{1,2}, LUO Hongyan^{1,2}, LI Mao^{1,2}, LIU Xiaoxia³, CAO Guangqiu^{1,2}, XU Shanshan^{1,2*}

(1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2 Chinese Fir Engineering Technology Research Center, State Forestry Administration, Fuzhou 350002, China; 3 Zhejiang Provincial Agricultural Technology Extension Center, Hangzhou 310020, China)

Abstract: In order to explore the preference of *Cunninghamia lanceolata* for different nitrogen forms, unravel the response characteristics of the lateral roots development and photosynthetic physiology of *C. lanceolata* seedlings under different forms of nitrogen, and thus provide a theoretical basis for rational man-

收稿日期: 2018-06-12; 修改稿收到日期: 2018-10-26

基金项目: 福建省自然科学基金(2017J01608); 福建省高校青年自然科学基金重点项目(JZ160433); 福建农林大学科研启动基金(61201400827); 林学高峰学科项目(71201800737)

作者简介: 叶义全(1984-), 男, 博士, 硕士生导师, 主要从事林木逆境生理研究。E-mail: yeyiquan008@163.com

* 通信作者: 许珊珊, 硕士, 助理研究员, 主要从事森林培育研究。E-mail: shi_xu_1987@163.com.

agement of nitrogen fertilizer for *C. lanceolata*, we investigated the effects of NO_3^- -N, NH_4^+ -N, and NH_4NO_3 (3 mmol · L⁻¹ nitrogen) on the lateral roots growth, CO₂ exchange parameters and chlorophyll fluorescence characteristic of *C. lanceolata* by using 3-month-old *C. lanceolata* seedlings. The results showed that: (1) different forms of nitrogen significantly influence the biomass of shoots and lateral roots, and the most higher biomass both for shoots and lateral roots were observed in NH_4^+ -N treatment, follows by NO_3^- -N treatment, NH_4NO_3 treatment was the lowest. (2) Under NH_4^+ -N and NO_3^- -N treatments, the biomass of shoots and lateral roots in total roots length, total roots surface, and total roots volume were significantly higher than that of NH_4NO_3 treatment ($P < 0.05$), and the above root morphology parameters in NH_4^+ -N treatment were significantly higher than that in NO_3^- -N treatment as well ($P < 0.05$), while no significant differences were noted in lateral roots number among different nitrogen form treatments ($P > 0.05$). (3) The photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate in leaves of *C. lanceolata* seedlings were obviously higher in NH_4^+ -N treatment than that in NO_3^- -N and NH_4NO_3 treatments, while no difference was observed between NO_3^- -N and NH_4NO_3 treatments. (4) NH_4^+ -N treatment significantly decreased the initial fluorescence, while increased the maximal fluorescence, variable fluorescence, and PS II potential efficiency as compared with NO_3^- -N treatment. The above results indicated that NH_4^+ -N treatment not only increased the stability of PS II reaction center, but also maintained a higher photochemical activity and electron transfer rate in PS II reaction center, which ultimately improved the growth of *C. lanceolata*. Therefore, from the growth of lateral roots and photosynthetic characteristics in leaves of *C. lanceolata* under different nitrogen forms, it can be deduced that among different forms of nitrogen, *C. lanceolata* seedlings was much preferences for NH_4^+ -N.

Key words: *Cunninghamia lanceolata*, nitrogen form, photosynthesis, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigment

杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 是中国南方重要的速生用材树种,因其具有速生和材质优良等特点被广泛种植,在中国林业生产中占据重要地位^[1]。然而,由于杉木主要分布在中国南方富铁铝化酸性土壤中,这种土壤本身就不利于氮素的固持,加上其典型的亚热带季风气候,夏季高温多雨,易进一步引起可利用性氮素淋溶损失^[2],加剧氮素流失,导致土壤中氮素营养缺乏。因此,氮素缺乏是限制酸性土壤上杉木人工林产量提高的一个重要障碍因子,如何提升杉木对氮素的吸收和利用效率,改善酸性土壤中杉木的生长状况,已成为当前林业生产中亟待解决的问题。而开展氮素营养对杉木幼苗生长影响的研究,对于揭示杉木适应氮素营养的生理响应机制,提高杉木对氮素的吸收和利用效率具有重要意义。

氮素作为植物生长发育所必需的大量元素之一,是植物体内许多生物大分子,如核酸、蛋白质和氨基酸等的组成成分,广泛参与植物体内各种生理代谢过程^[3],对植物的生长以及产量和品质的形成具有重要的调控作用。研究表明,除了一些豆科植物可以通过固氮作用利用大气中的氮气作为氮源外,大部分植物对氮的吸收主要以无机态氮和有机态氮为主,其中铵态氮(NH_4^+ -N)和硝态氮(NO_3^- -

N)是植物吸收无机态氮的主要形式,而小分子的氨基酸等则是植物吸收有机态氮的主要形式^[4]。由于不同形态的氮素对植物具有不同的生理效应,因此许多植物对氮素的吸收存在偏好性。例如烟草 (*Nicotiana tabacum*)、东北山樱 (*Cerasus sachalinensis*) 和红松 (*Pinus koraiensis*) 等属于相对喜硝的植物,过高浓度的铵态氮容易引起铵毒害,从而抑制生长^[5-7]。而白云杉 (*Picea glauca*)、蓝莓 (*Vaccinium* spp.) 和咖啡树 (*Coffea*) 等属于相对喜铵的植物,较高浓度的硝态氮则不利于地上部和根系生物量的积累^[8-10]。因此,对于不同的植物种类而言,选择适宜的氮源对于提高植物对氮的吸收利用效率,促进植物生长,减少因不当施肥而引起的肥料浪费和环境污染显得尤为关键。一般而言,氮素营养对植物的光合与呼吸作用、根系生长和养分元素吸收等诸多生理过程都会产生影响^[11]。尽管目前关于不同氮形态对植物生长影响的研究在许多物种中已有报道^[12-16],但这些研究主要集中在一些农作物以及果树中,而在林木中的研究相对较少,特别是关于杉木苗期对不同氮素形态的偏好性、杉木侧根生长以及光合生理对不同氮形态响应方面的研究鲜见报道。鉴于此,本试验拟以杉木实生幼苗为材料,研究不同氮素形态下杉木幼苗的侧根生长、叶绿素含量、

叶片光合作用和荧光参数特性的变化,进一步探讨氮素形态在杉木侧根发育和光合生理中的作用,明确杉木对不同氮形态的偏好性,揭示杉木适应不同氮素形态的生理响应机制,从而为杉木苗期氮肥养分管理提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料培养及处理

试验杉木材料来源于福建省尤溪国有林场的三代种子园种子。于2016年11月种子成熟时期,采集单家系外形饱满、品质好和无病虫害的杉木种子,晾干后于4℃冰箱保存备用。试验开始时,先用去离子水将种子清洗3遍,随后用0.3%的高锰酸钾溶液消毒30 min,接着用超纯水清洗干净,随后加入超纯水静置2 h,去掉漂浮在液面的空粒和涩粒。将剩下的种子置于初始温度为45℃温水中自然冷却至室温,并浸泡24 h。将浸泡好的种子置于含有3 mmol·L⁻¹的CaCl₂溶液的滤纸纸板上萌发27 d后,将萌发的杉木幼苗移至装满营养液的培养框中进行培养。营养液养分组成情况如下:NaH₂PO₄ 750 μmol·L⁻¹、MgSO₄ 500 μmol·L⁻¹、KNO₃ 3 000 μmol·L⁻¹、CaCl₂ 1 000 μmol·L⁻¹、H₃BO₃ 10 μmol·L⁻¹、MnSO₄ 0.5 μmol·L⁻¹、ZnSO₄ 0.5 μmol·L⁻¹、CuSO₄ 0.1 μmol·L⁻¹、(NH₄)₆Mo₇O₂₄ 0.1 μmol·L⁻¹和Fe-EDTA 50 μmol·L⁻¹,用浓度均为1 mol·L⁻¹的NaOH和HCl将营养液pH调至5.5。杉木幼苗培养放置于培养室内,培养条件:相对湿度为75%,昼夜循环与温度分别为光照14 h/25℃、黑暗10 h/22℃,光照强度为110 μmol·m⁻²·s⁻¹。

培养2个月后,选取长势基本一致的幼苗开始进行相应处理:NO₃⁻-N(营养液中加KNO₃,含氮量3 mmol·L⁻¹),NH₄⁺(营养液中加NH₄Cl,含氮量3 mmol·L⁻¹),NO₃⁻+NH₄⁺(营养液中加NH₄NO₃,含氮量3 mmol·L⁻¹),pH均调至5.5。其中,全铵和硝铵处理中K⁺浓度以KCl补充到NO₃⁻-N处理中K⁺的浓度水平,同时在含有铵态氮处理的营养液中加入10 μmol·L⁻¹的双氰胺作为硝化抑制剂。每处理均设3个重复,每重复40株苗,处理30 d后取杉木幼苗进行相应指标测定。此外,由于本研究侧重于不同氮素形态对侧根发育的影响,而根尖的去除更有利于侧根发育,于是在试验开始处理时,将所有幼苗在离根尖0.5 cm处用刀片截掉,以促进侧根的发育。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 叶片叶绿素荧光参数 试验处理结束时,利用PAM-2500便携式叶绿素荧光仪(Walz, Germany),对不同氮形态处理下杉木幼苗第1轮枝条上的健康成熟叶的叶绿素荧光参数进行测定。测定前叶片首先暗适应30 min,随后用弱光测量初始荧光(F_0),接着给一个饱和脉冲光(4 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间0.8 s),测得最大荧光(F_m),随后在自然光下适应30 min,测得光适应下稳态荧光(F_s),接着再给一个饱和脉冲光(4 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间0.8 s),测得光下最大荧光(F_m')。随后关闭作用光,打开远红光,测得光下最小荧光(F_0'),其他参数通过计算得到。其中,可变荧光 $F_v = F_m - F_0$,PS II最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$,PS II潜在光化学活性 $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ 。

1.2.2 叶片光合作用参数 选择在晴天9:00~11:30进行光合作用参数测定。利用LI-6400便携式光合仪(Li-Cor, Lincoln, USA)对不同氮形态处理下杉木幼苗第1轮枝条上的健康成熟叶的光合参数进行测定(与测定叶绿素荧光参数同样的叶片),主要包括叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间二氧化碳浓度等指标。测定时选择红蓝光源叶室,叶室温度设定为(25±0.5)℃,CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹,叶室流速400 μmol·s⁻¹,光照强度1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.2.3 光合色素含量 光合色素含量测定采用乙醇浸提法^[17]。处理结束时,选取与测定完光合和叶绿素荧光参数的部位和发育程度一致的叶片,用蒸馏水清洗干净,吸水纸吸干,剪去主脉,剪碎混匀。称取0.1 g鲜叶,加入95%乙醇磨碎,随后将提取液倒入10 mL离心管,静置3 h提取,过滤,定容至25 mL,每个处理4个重复。采用分光光度计分别测定提取液在664、647和466 nm处的吸光度。根据Arnon^[18]公式计算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量。

1.2.4 根系形态指标 在试验处理结束时采样,利用加拿大数字化根系扫描仪(STD1600 Epson, USA)对不同处理下杉木幼苗根系形态进行扫描,同时采用WinRhizo根系分析软件对总根长、根系总表面积、侧根数量和根系总体积进行定量分析。

1.3 数据分析

试验数据采用SPSS(SPSS, US, 2008)软件进行方差分析(ANVOA),平均值间差异显著性采用LSD法进行检验,并用Excel 2010软件进行制图。

2 结果与分析

2.1 氮素形态对杉木幼苗表型和生长的影响

图 1 显示,不同氮素处理对杉木幼苗生长的影响存在显著性差异。从生长表型来看,铵态氮下杉木整体生长最好,表现为侧根长而健壮,硝态氮次之,而硝铵氮混合处理生长效果最差,侧根短小、生长势弱(图 1, A)。进一步分析不同氮素形态对杉木幼苗侧根发育的影响存在显著差异,表明不同氮素形态对侧根发育具有显著影响,杉木侧根生物量在全铵氮处理下最大,且显著高于硝态氮和硝铵氮混合处理($P < 0.05$),而全硝氮处理下杉木侧根生物量显著大于硝铵氮混合处理(图 1, B)。与侧根发育结果表现类似,杉木幼苗地上部生物量结果表明,在全铵氮处理下杉木地上部生物量最大,全硝氮处理次之,硝铵氮混合处理下杉木地上部生物量最小(图 1, C),而全铵氮处理又显著大于硝铵氮混合处理。可见,铵态氮最有利于杉木幼苗生长。

2.2 氮素形态对杉木幼苗侧根生长的影响

从图 3 可以看出,除了侧根数量外,杉木幼苗侧根的总根长、根系总表面积和根系总体积在不同氮素形态下的变化规律基本一致。其中,杉木幼苗总根长、根系总表面积以及根系总体积在全铵氮处理下最大,且显著大于全硝氮和硝铵氮混合处理($P < 0.05$),分别是全硝氮处理的 1.79 倍、1.55 倍、1.39 倍和硝铵氮处理的 4.04 倍、3.21 倍、2.46 倍;全硝处理下杉木幼苗侧根的总根长、根系总表面积和根系总体积又显著高于硝铵氮混合处理($P < 0.05$),分别是硝铵氮混合处理的 2.24 倍、2.06 倍和 1.77 倍(图 3, A, B, D)。另外,杉木幼苗侧根数量在不同氮形态处理之间差异不显著(图 3, C)。以上结果表明,与全硝氮和硝铵氮混合处理相比,全铵氮处理能显著促进杉木侧根的生长发育,且该处理总根长、根系总表面积以及根系总体积的变化并不是由于侧根数量增加引起的,而是由于铵态氮素对侧根长度伸长的促进引起。

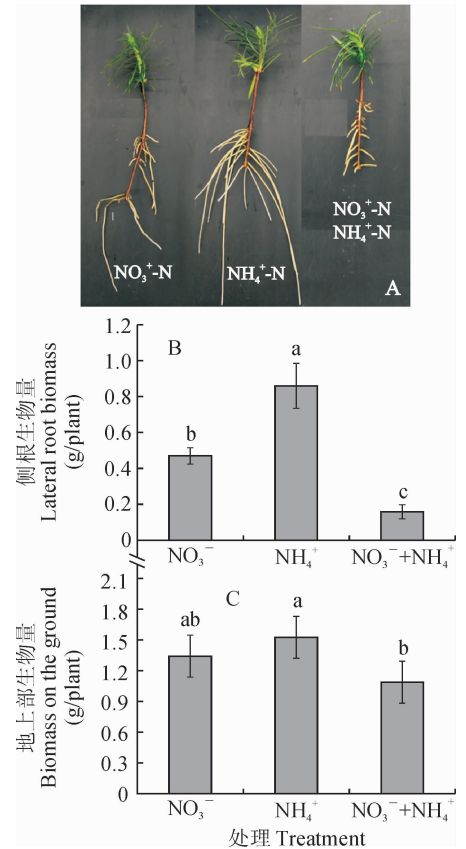
2.3 氮素形态对杉木幼苗叶片光合色素含量的影响

由图 2 可知,杉木幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素以及类胡萝卜素含量在不同氮素形态下的变化趋势基本一致。总体而言,杉木幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素以及类胡萝卜素含量在全铵氮和硝铵氮混合处理下略高于全硝氮处理,但他们在不同氮素形态处理之间的差异并不显著($P >$

0.05)。可见,氮素形态对杉木幼苗叶片光合色素含量无显著影响。

2.4 氮素形态对杉木幼苗叶片光合气体交换参数的影响

不同氮素形态处理对杉木幼苗光合气体交换参



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$);下同

图 1 不同氮形态下杉木幼苗生长量比较

Different normal letters meant significant difference among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

Fig. 1 Comparison of growth of *C. lanceolata* seedlings under different nitrogen forms

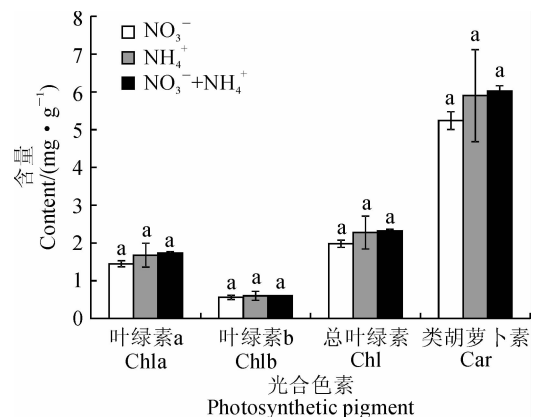


图 2 不同氮形态下杉木幼苗光合色素含量比较

Fig. 2 Comparison of photosynthetic pigment contents in *C. lanceolata* seedlings under different nitrogen forms

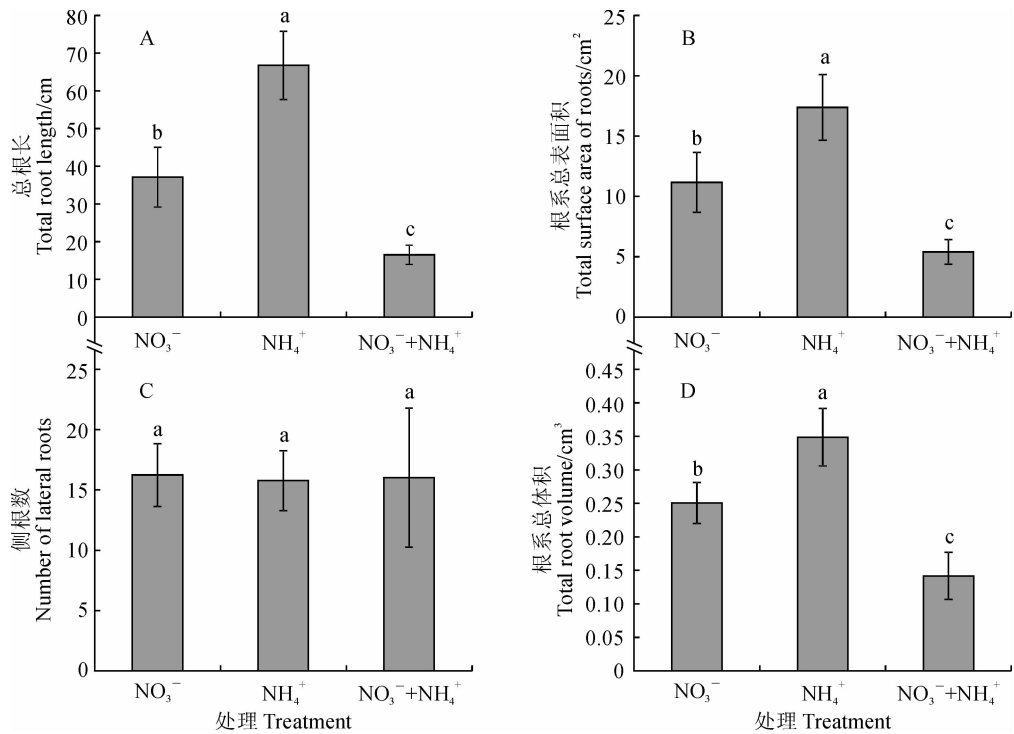


图3 不同氮形态下杉木幼苗侧根发育状况比较

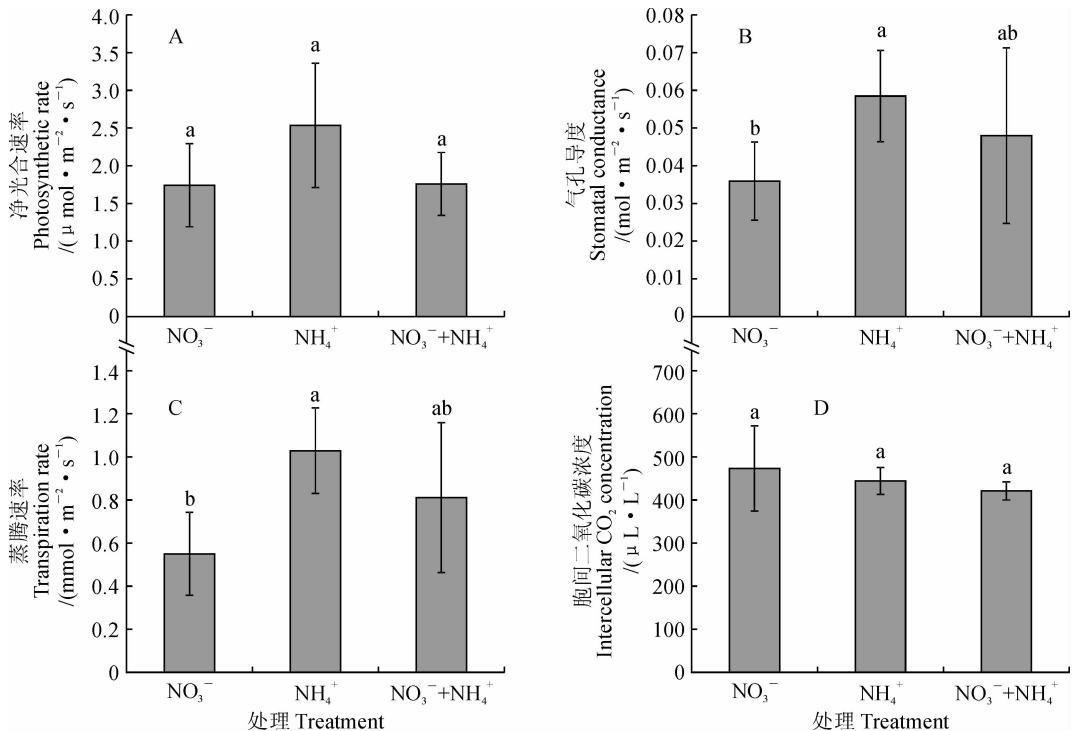
Fig. 3 Comparison of lateral root development of *C. lanceolata* seedlings under different nitrogen forms

图4 不同氮形态下杉木幼苗光合特性比较

Fig. 4 Comparison of photosynthetic characteristics of *C. lanceolata* seedlings under different nitrogen forms

数存在一定的影响(图4)。其中,杉木幼苗叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均表现为全铵氮处理>硝铵氮混合处理>全硝氮处理;全铵氮处理各指标分别比全硝氮处理提高了45.51%、62.7%和

87.13%,而且除净光合速率外各处理之间均存在显著差异($P < 0.05$);硝铵氮混合处理各指标分别比全硝氮处理增加1.71%、33.54%和47.55%,但二者之间差异均未达到显著水平($P > 0.05$)(图4,A

~C)。另外,不同氮素形态下杉木幼苗叶片胞间二氧化碳浓度的表现有所不同,以全硝氮处理下最大,全铵氮处理次之,而硝铵氮混合处理最低,但不同处理之间的差异未达到显著水平(图 4,D)。以上结果说明相对于全硝或硝铵混合处理而言,全铵处理更有利于提高杉木幼苗叶片光合效能。

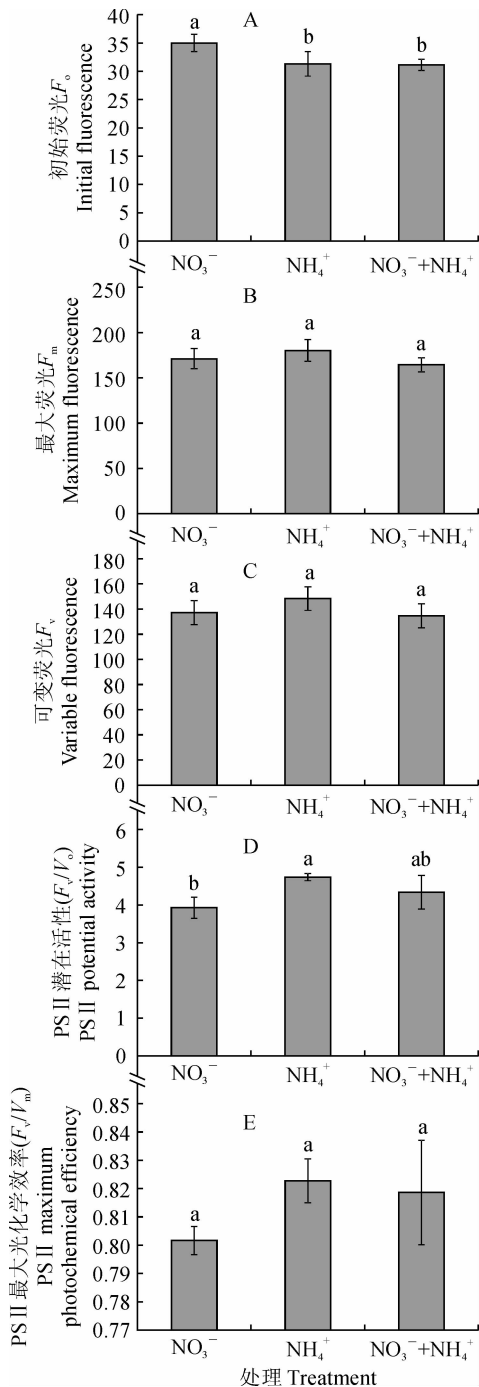


图 5 不同氮形态下杉木幼苗叶绿素荧光参数的变化

Fig. 5 Changes of chlorophyll fluorescence parameters of *C. lanceolata* seedlings under different nitrogen forms

2.5 氮素形态对杉木幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

不同氮素形态处理下,杉木幼苗叶片的初始荧光强度(F_0)在全硝氮处理下最高,并分别显著高于全铵氮和硝铵氮混合处理 11.73%和 12.42%,而后两者间差异不显著(图 5,A)。同时,杉木幼苗叶片的最大荧光强度(F_m)、可变荧光强度(F_v)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)和 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)在不同氮素形态处理下的表现相似,均表现为全铵氮处理大于全硝氮处理和硝铵氮混合处理(图 5,B~E)。其中,全铵氮处理幼苗的 F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 分别比相应全硝氮处理增加了 5.32%、8.04%、20.67%和 2.63%,分别比相应硝铵氮处理增加了 9.65%、10.10%、9.22%和 0.05%,但除 F_v/F_0 外各处理间的差异均未达到显著水平($P > 0.05$)。即除 F_0 和 F_v/F_0 外,杉木幼苗叶片其余荧光参数均未受到氮素形态的显著影响。

3 讨论

氮作为植物生长发育所必需的大量元素之一,对植物产量和品质的形成具有重要的调控作用。因此在林业生产中,通常通过增施氮肥来达到提高林分生产力的目的。然而,由于不同植物种类对于氮素的吸收利用存在偏好性,不合理的施肥不仅容易降低植物对氮的吸收利用效率造成资源浪费,而且未被植物吸收的氮素则容易通过挥发、淋溶和反硝化等途径进入空气和水体,从而造成环境污染^[19-20]。因此,研究不同氮形态对杉木幼苗生长及其光合特性的影响,揭示杉木对不同形态氮肥的偏好性及其光合生理的响应特征,可为苗期杉木氮肥养分管理,提高杉木对氮的吸收利用效率提供理论依据。

植物在长期适应不同环境过程中进化出对不同氮形态吸收利用的偏好性,因此,不同氮素形态会对植物的生理和代谢产生不同的影响,从而最终影响植物的生长^[21]。本研究发现,尽管不同氮形态处理对杉木幼苗叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响并不显著,但与全硝氮处理相比,全铵氮处理增加了杉木叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率。可见,全铵氮处理增强了杉木幼苗叶片光合碳同化能力,有利于促进光合产物的积累,从而促进其生物量的积累,这与全铵氮处理下杉木地上部生物量高于其他处理的结果相一致。陈贵等^[22]研究表明,水分胁迫下,全铵氮处理水稻叶片具有较高的 Rubisco 含量和光合能力,其对水稻叶片光合效率的抑制效应低

于全硝氮处理。马检和樊卫国^[16]研究也发现,与全硝氮处理相比,全铵氮处理能显著增加枇杷(*Eriobotrya japonica*)植株株高、基径和生物量的积累。但是,谭万能等^[23]研究却表明,与全硝氮处理相比,全铵氮处理下向日葵(*Helianthus annuus*)叶片净光合速率显著降低。因此,不同作物对氮形态的生理响应具有差异,这与不同植物种类对不同氮形态偏好性有关,水稻(*Oryza sativa*)和枇杷属于喜铵植物,而向日葵则不是。

光合气体交换参数等指标主要用于直观性反映植物光合作用情况,而无法了解植物对光能的利用效率。叶绿素荧光动力学参数主要用于表征叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散和分配的特征,能有效地反映出叶片内部光合元件的运转情况^[24]。因此,本研究利用叶绿素荧光动力学参数进一步分析了不同氮形态对杉木叶片光能利用效率的影响。结果表明,全铵氮处理下杉木幼苗叶片 F_v 显著低于全硝氮处理,说明全铵氮处理更有利于维持PS II反应中心的稳定性;同时,全铵氮处理下杉木叶片 F_m 、 F_v 和 F_v/F_m 均高于全硝氮和硝铵氮处理,又说明全铵氮处理有利于提高杉木叶片PS II反应中心的光化学活性和电子传递效率,从而增强其对光能的利用效率。这与其他喜硝氮植物在以铵态氮为单一氮源会抑制植物光合作用和降低植物光能利用能力,从而对植物造成毒害的研究结果相反^[19, 22, 25]。因此,综合不同氮形态下杉木幼苗地上部生物量、气体交换参数和叶绿素荧光参数的表现来看,杉木属于偏好铵态氮的树种,在铵态氮下具有较高的光合能力和光能利用效率,从而促进地上部生物量的积累。杉木这种“喜铵性”可能与杉木自身具有高效的“解铵毒机制”有关^[26],至于杉木潜在的适应高铵环境的生理生化机制则有待后续进一步深入研究。

氮形态除了对植物的地上部生物量及光合特性具有明显影响外,对植物根系的生长同样具有重要的调控作用。研究表明,铵态氮作为重要的无机氮源,适宜的铵浓度能有效促进植物根系的生长,但当外界铵氮浓度超过一定阈值时,即使是一些喜铵植物也会表现出典型的“铵毒”症状,如根系生长受抑、叶片黄化和植株生物量显著下降等^[27]。邹娜等^[28]发现适量的低浓度铵($<0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)能显著促进拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)侧根的生长,而当铵浓度超过 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 则显著抑制侧根的生长。Lima等^[29]也报道,局部供应铵态氮能显著促

进拟南芥侧根的生长,当铵浓度超过 $0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,这种促进效应就显著降低。类似地,Kou等^[30]研究显示,与全硝氮处理相比,全铵氮处理能显著促进湿地松(*Pinus elliottii*)根系的生长,增加根系生物量。本研究用 $3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 铵态氮处理杉木幼苗,在该条件下杉木幼苗没有出现典型的“铵毒”症状,相反,杉木根系的总根长、根系总表面积和根系总体积均显著高于全硝氮和硝铵氮混合处理,该结果从侧面证实杉木的确属于偏好铵态氮的树种。同时该结果也表明杉木对铵态氮的耐性要显著优于一些草本植物。铵态氮诱导的杉木侧根发育对于提高杉木对铵态氮的吸收效率具有重要的生物学意义,因为在森林土壤中氮的空间异质性较高,铵态氮的溶解性低于硝态氮而且易被土壤基质吸附而固定^[31],铵态氮促进杉木侧根生长能有效降低养分的扩散距离,从而促进根系对氮的吸收。此外,植物根系对养分元素的响应与植物激素密切相关,外界养分可通过改变内源激素的合成、运输和敏感性来调控根系的生长^[32],铵对杉木侧根生长调控是否通过内源激素水平的改变来实现,尚待进一步深入研究。

由上述结果可知,杉木属于偏好铵态氮的树种,但目前关于杉木如何形成对铵态氮的偏好性原因尚不清楚。我们认为杉木对铵态氮偏好的特性可能与杉木长期生长在特定的酸性土壤环境有关。一方面土壤低pH能显著抑制硝化微生物的生长,抑制土壤的硝化作用^[33];另一方面,杉木凋落物中含有大量的酚类物质,通过淋溶和腐解等方式进入土壤,从而显著抑制土壤硝化作用^[34-36],而且随着杉木连栽代数的增加,土壤pH会进一步下降^[37],酚类物质的含量也会显著增加^[38],进而进一步增强对土壤硝化作用的抑制,降低土壤中硝态氮的含量。此外,由于杉木凋落物自身含有较高的木质素、单宁和酚类物质,具有较高C/N比,这种情况下容易使有机质的分解速率维持在较低水平,而且会大大降低氮的矿化速率^[39]。正是基于上述这些原因形成了杉木长期生长在铵态氮占绝对优势的特定氮营养生境中,从而最终进化出对铵态氮吸收利用的偏好性。杉木不仅苗期偏好铵态氮,研究表明不同林龄杉木同样对铵态氮表现出极强的获取能力,它们对铵态氮的吸收速率均远远高于硝态氮^[40],该结果进一步将杉木属于偏好铵态氮树种的结论从苗期拓展到不同林龄杉木。值得注意的是,其他一些针叶树种如长白山落叶松(*Larix olgensis*)、花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)、挪威云杉(*Picea abies*)、加州铁杉

(*Tsuga heterophylla*) 和白云杉(*Picea glauca*) 等同样表现出对铵态氮的偏好性,这些植物对铵态氮具有较高的亲和力和吸收利用效率,研究证实这与这些树种长期生长在铵态氮占绝对优势的土壤环境密切相关^[26]。由此可见,杉木与其他一些针叶树种对铵态氮的偏好性可能是它们对各自原始生境中特定的土壤氮素养分条件长期适应的结果。

综上所述,在不同氮形态下杉木幼苗表现出对铵态氮的偏好性,主要体现在以下几个方面:(1)与全硝氮或者硝铵氮处理相比,全铵氮处理对杉木幼

苗的侧根发育和地上部生物量积累具有促进作用;(2)与该结果一致的是,全铵氮处理下杉木幼苗叶片具有较高的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率;(3)同时,全铵氮处理下杉木幼苗叶片的最大荧光强度、可变荧光强度和 PS II 潜在活性均维持在相对较高水平。因此,全铵氮处理促进杉木幼苗生长可能与全铵氮处理下杉木叶片具有较高的光合碳同化能力和光能利用效率有关。此外,全铵氮处理能通过促进侧根的生长,扩大根系吸收养分元素的表面积,来增强植株对养分的吸收。

参考文献:

- [1] 罗红艳,陈潇潇,石零珊,等.不同耐铝型杉木幼苗叶片抗氧化系统对铝胁迫的响应特征[J].西北植物学报,2018,38(7):1306-1314.
LUO H Y, CHEN X X, SHI L S, *et al.* Response of anti-oxidative system in leaves of different Al-tolerant *Cunninghamia lanceolata* to aluminum stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(7): 1306-1314.
- [2] QAFOKU N P, VAN RANST E, NOBLE A, *et al.* Variable charge soils: their mineralogy, chemistry and management [J]. *Advances in Agronomy*, 2004, 84: 159-215.
- [3] FRINK C R, WAGGONER P E, AUSUBEL J H. Nitrogen fertilizer: retrospect and prospect[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(4): 1175-1180.
- [4] 王宇通,邵新庆,黄欣颖,等.植物根系氮吸收过程的研究进展[J].草业科学,2010,27(7):105-111.
WANG Y T, SHAO X Q, HUANG X Y, *et al.* Research progress on nitrogen uptake by plant roots[J]. *Pratacultural Science*, 2010, 27(7): 105-111.
- [5] 杜蕊,张会慧,田野,等.氮素形态对烟草叶片PS II 能量分配的影响[J].湖北农业科学,2014,53(15):3520-3525.
DU R, ZHANG H H, TIAN Y, *et al.* Effects of different nitrogen forms on photosynthetic characteristics of PS II energy distribution in tobacco leaves[J]. *Hubei Agricultural Science*, 2014, 53(15): 3520-3525.
- [6] 秦嗣军,吕德国,李志霞,等.不同形态氮素对东北山樱幼苗根系呼吸代谢及生物量的影响[J].园艺学报,2011,38(6):1021-1028.
QIN S J, LÜ D G, LI Z X, *et al.* Effects of different nitrogen forms on root respiratory metabolism and on biomass in seedlings of *Cerasus sachalinensis*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(6): 1021-1028.
- [7] 陈永亮,刘明河,李修岭,等.不同形态氮素配比对红松幼苗光合特性的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2005,29(3):77-80.
CHEN Y L, LIU M H, LI X L, *et al.* Effects of different nitrogen forms and ratios on the photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* seedlings[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2005, 29(3): 77-80.
- [8] 乌凤章,王贺新,陈英敏,等.我国蓝莓生理生态研究进展[J].北方园艺,2006,(3):48-49.
WU F Z, WANG H X, CHEN Y M, *et al.* Research progress of blueberry ecophysiology in China[J]. *Northern Horticulture*, 2006, (3): 48-49.
- [9] 林兴军,陈鹏,孙燕,等.不同形态氮素及铵硝比例对咖啡氮吸收和生长的影响[J].热带农业科学,2016,36(7):17-21.
LIN X J, CHEN P, SUN Y, *et al.* Effects of different nitrogen forms and $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ ratios on the nitrogen uptake and the growth of coffee[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2016, 36(7): 17-21.
- [10] KIM T, MILLS H A, WETZSTEIN H Y. Studies on effects of nitrogen form on growth, development, and nutrient uptake in pecan[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(3): 497-508.
- [11] 陈雅君,闫庆伟,张璐,等.氮素与植物生长相关研究进展[J].东北农业大学学报,2013,44(4):144-148.
CHEN Y J, YAN Q W, ZHANG L, *et al.* Research progress on nitrogen and plant growth[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2013, 44(4): 144-148.
- [12] 王倡宪,肖龙.不同氮形态对沙培黄瓜幼苗生长及养分吸收的影响[J].北方园艺,2015,(1):8-11.
WANG C X, XIAO L. Effect of different nitrogen forms on growth and nutrients up take of cucumber seedlings in sand culture[J]. *Northern Horticulture*, 2015, (1): 8-11.
- [13] 张辰明,徐焯红,赵海娟,等.不同氮形态对水稻苗期氮素吸收和根系生长的影响[J].南京农业大学学报,2011,34(3):72-76.
ZHANG C M, XU Y H, ZHAO H J, *et al.* Effects of different nitrogen forms on nitrogen uptake and root growth of rice at the seedling stage[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2011, 34(3): 72-76.
- [14] 葛会敏,樊卫国.不同形态氮源及其配比对石灰性黄壤上纽荷尔脐橙光合特性的影响[J].中国生态农业学报,2013,21(4):401-408.
GE H M, FAN W G. Effects of nitrogen forms and ratios on photosynthetic characteristics of Newhall navel orange in calcareous yellow soils[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(4): 401-408.
- [15] 刘冉,石峰,刘伟成,等.不同形态氮素对盐胁迫下番茄细胞超微结构与光合作用的影响[J].园艺学报,2015,42(3):471-479.
LIU R, SHI F, LIU W C, *et al.* Effect of nitrogen forms on cell ultrastructure and photosynthesis of tomato under salinity

- [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(3): 471-479.
- [16] 马 检, 樊卫国. 不同配比的硝态氮和铵态氮对枇杷实生苗氮素吸收动力学及生长的影响[J]. *中国农业科学*, 2016, **49**(6): 1 152-1 162.
- MA J, FAN W G. Effects of different ratios of nitrate and ammonium on the dynamic kinetic and growth for *Eriobotrya japonica* Lindl. seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(6): 1 152-1 162.
- [17] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理实验指导[M]. 4版. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [18] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1-15.
- [19] 谷思玉, 杨 艳, 蔡越桐, 等. 桑树幼苗叶片 PS II 功能对不同氮素形态的响应[J]. *华北农学报*, 2017, (2): 164-170.
- GU S Y, YANG Y, CAI Y T, *et al.* Responses of PS II function in leaves of *Morus alba* seedlings to nitrogen form[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2017, (2): 164-170.
- [20] CAMARGO J A, ALONSO A, SALAMANCA A. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates[J]. *Chemosphere*, 2005, **58**(9): 1 255-1 267.
- [21] NACRY P, BOUGUYON E, GOJON A. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource[J]. *Plant and Soil*, 2013, **370**(1-2): 1-29.
- [22] 陈 贵, 周 毅, 郭世伟, 等. 水分胁迫条件下不同形态氮素营养对水稻叶片光合效率的调控机理研究[J]. *中国农业科学*, 2007, **40**(10): 2 162-2 168.
- CHEN G, ZHUO Y, GUO S W, *et al.* The regulatory mechanism of different nitrogen form on photosynthetic efficiency of rice plants under water stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, **40**(10): 2 162-2 168.
- [23] 谭万能, 李秧秧. 不同氮素形态对向日葵生长和光合功能的影响[J]. *西北植物学报*, 2005, **25**(6): 1 191-1 194.
- TAN W N, LI Y Y. Effects of different nitrogen forms on the growth and photosynthesis of sunflower (*Helianthus annuus*) [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, **25**(6): 1 191-1 194.
- [24] 李 晓, 冯 伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展[J]. *西北植物学报*, 2006, **26**(10): 2 186-2 196.
- LI X, FENG W, ZENG X C. Advances in chlorophyll fluorescence analysis and its uses[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(10): 2 186-2 196.
- [25] BRITTO D T, SIDDIQI M Y, GLASS A D M, *et al.* Futile transmembrane NH_4^+ cycling: a cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, **98**(7): 4 255-4 258.
- [26] 崔晓阳, 宋金凤. 原始森林土壤 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 生境特征与某些针叶树种的适应性[J]. *生态学报*, 2005, **25**(11): 3 082-3 092.
- CUI X Y, SONG J F. Soil $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ nitrogen characteristics in primary forests and the adaptability of some coniferous species [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(11): 3 082-3 092.
- [27] LIU Y, VON WIRÉN N. Ammonium as a signal for physiological and morphological responses in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, **68**(10): 2 581-2 592.
- [28] 邹 娜, 强晓敏, 施卫明. 不同供铵水平对番茄根系生长的影响[J]. *土壤*, 2012, **44**(5): 827-833.
- ZOU N, QIANG X M, SHI W M. Effects of different levels of NH_4^+ on growth of tomato roots[J]. *Soils*, 2012, **44**(5): 827-833.
- [29] LIMA J E, KOJIMA S, TAKAHASHI H, *et al.* Ammonium triggers lateral root branching in *Arabidopsis* in an ammonium transporter1; 3-dependent manner[J]. *The Plant Cell*, 2010, **22**: 3 621-3 633.
- [30] KOU L, GUO D, YANG H, *et al.* Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China [J]. *Plant and Soil*, 2015, **391** (1-2): 207-218.
- [31] MILLER A J, FAN X, ORSEL M, *et al.* Nitrate transport and signalling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, **58**(9): 2 297-2 306.
- [32] LÓPEZ-BUCIO J, CRUZ-RAMLREZ A, HERRERA-ESTRELLA L. The role of nutrient availability in regulating root architecture[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, **6**(3): 280-287.
- [33] 李辉信, 胡 锋, 刘满强, 等. 红壤氮素的矿化和硝化作用特征[J]. *土壤*, 2000, **32**(4): 194-197.
- LI H X, HU F, LIU M Q, *et al.* Characteristics of nitrogen mineralization and nitrification in red soil[J]. *Soils*, 2000, **32** (4): 194-197.
- [34] RICE E L, PANCHOLY S K. Inhibition of nitrification by climax ecosystems[J]. *American Journal of Botany*, 1972: 1 033-1 040.
- [35] LODHI M A K. Comparative inhibition of nitrifiers and nitrification in a forest community as a result of the allelopathic nature of various tree species[J]. *American Journal of Botany*, 1978: 1 135-1 137.
- [36] BALDWIN I T, OLSON R K, REINERS W A. Protein binding phenolics and the inhibition of nitrification in subalpine balsam fir soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, **15**(4): 419-423.
- [37] 杨玉盛, 俞新妥, 邱仁辉, 等. 不同栽杉代数根际土壤肥力及生物学特性变化[J]. *应用与环境生物学报*, 1999, **5**(3): 254-258.
- YANG Y S, YU X T, QIU R H, *et al.* Variation of rhizospheric soil fertility under different Chinese fir rotations[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 1999, **5**(3): 254-258.
- [38] 林开敏, 叶发茂, 林 艳, 等. 酚类物质对土壤和植物的作用机制研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2010, **18**(5): 1 130-1 137.
- LIN K M, YE F M, LIN Y, *et al.* Research advances of phenolic functional mechanisms in soils and plants[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, **18**(5): 1 130-1 137.
- [39] NORTHUP R R, YU Z, DAHLGREN R A, *et al.* Polyphenol control of nitrogen release from pine litter[J]. *Nature*, 1995, **377**(6 546): 227.
- [40] 李常诚, 李倩茹, 徐兴良, 等. 不同林龄杉木氮素的获取策略[J]. *生态学报*, 2016, **36**(9): 2 620-2 625.
- LI C C, LI Q R, XU X L, *et al.* Nitrogen acquisition strategies of *Cunninghamia lanceolata* at different ages[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(9): 2 620-2 625.