

刺梨实生苗对硝态氮、铵态氮的吸收与利用差异分析

王梦柳, 樊卫国*

(贵州大学农学院·贵州省果树工程技术研究中心, 贵阳 550025)

摘要:【目的】研究刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt.)对 NO_3^- 、 NH_4^+ 的吸收动力学特性及其利用差异,探究不同供氮浓度和不同温度条件下刺梨对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收特性,为刺梨氮肥施用提供科学依据。【方法】以‘贵农5号’刺梨品种实生苗为材料,采用耗竭法和砂培试验的方法,测定了供给不同形态及配比的氮素后刺梨实生苗对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收动力学参数及氮素的吸收量与利用效率,研究不同供氮浓度及温度变化和不同硝铵比氮素条件下刺梨实生苗对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收与利用效率的差异。【结果】刺梨根系对硝态氮、铵态氮及总氮的吸收规律均符合 Michaelis-Menten 酶动力学方程。在不同浓度的 NO_3^- 、 NH_4^+ 条件下,刺梨根系对 NO_3^- 的最大吸收速率、亲和力及在根系中的流速始终高于 NH_4^+ 。在硝态氮与铵态氮不同配比的供氮条件下,根系对 NO_3^- 、 NH_4^+ 的最大吸收速率和 NO_3^- 、 NH_4^+ 在根系中的流速都随着硝、铵比例的增加而增大,硝铵比为3:1的供氮条件下,刺梨根系对总氮的吸收速率和总氮在根中的流速最大,最有利于刺梨对氮素的吸收,刺梨实生苗的生物量、总氮的吸收量和氮的利用效率最大。介质的温度过低或过高都会降低刺梨根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收,显著降低 NO_3^- 、 NH_4^+ 的最大吸收速率和 NO_3^- 、 NH_4^+ 在根系中的流速;无论温度如何变化,刺梨根系对 NO_3^- 的最大吸收速率和 NO_3^- 在根系中的流速始终比 NH_4^+ 高。在20~25℃有利于刺梨对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收。【结论】刺梨具有偏好吸收硝态氮的特性,在单纯供给硝态氮或混合供给硝铵态氮硝铵比1:1及以上的条件下,刺梨实生苗根系对 NO_3^- 的最大吸收速率、亲和力和 NO_3^- 在根系中的流速始终比 NH_4^+ 高,刺梨偏好硝态氮的特性不会因介质中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度及温度的变化而改变。介质温度20~25℃有利于刺梨对氮的吸收,供给硝铵比3:1的氮肥最有利于刺梨实生苗的生长,生物量、氮素吸收量最大,氮素利用效率最高。

关键词: 刺梨;硝态氮;铵态氮;吸收动力学;氮利用效率

中图分类号:S661.2

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2017)06-0682-10

Differences in absorption and utilization of nitrate nitrogen and ammonium nitrogen in the seedling of *Rosa roxburghii*

WANG Mengliu, FAN Weiguo*

(College of Agriculture, Guizhou University·Guizhou Fruits Engineering Technology Research Centre, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: 【Objective】*Rosa roxburghii* Tratt. is one of the most important fruit trees in southwestern China. The content of vitamin C in 100 g of *R. roxburghii* can be higher than 2 000 mg, which attracts the attention of fruit industry and academia. The production of *R. roxburghii* in the southwest region of China is expanding. So far, the absorption and utilization characteristics of different forms of nitrogen in the crop have not been well defined, and therefore there is a lack of information about nitrogen nutrition management for the crop. In this study, we investigated the absorption kinetics, the uptake efficiency and nitrogen utilization efficiency of NO_3^- and NH_4^+ . The differences in the uptake and utilization efficiency of NO_3^- and NH_4^+ were studied under different nitrogen concentrations and temperatures, and the effects of supply of different proportions of nitrate and ammonium nitrogen were studied. The purpose of this study was to provide the theoretical guidance for the selection of nitrogen fertilizer in the cultivation of *R. roxburghii*. 【Methods】In this study, the seedlings of *R. roxburghii* Tratt. ‘Guinong 5’ were used as the material. The

收稿日期:2017-01-11 接受日期:2017-03-26

基金项目:贵州省科技支撑计划(黔科合NY2015-3002-1);贵州省特色农业产业人才基地计划(黔人领发2013-16)

作者简介:王梦柳,女,在读硕士研究生,研究方向:果树生理生态。Tel:18302642609, E-mail:18302642609@163.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:13985125434, E-mail:wgf@gzu.edu.cn

Hoagland and Arnon nutrient solution formula and sand culture were used in the nitrogen treatments. Five nitrogen treatments were set with different ratios of NO_3^- to NH_4^+ , i.e. 1:0, 1:3, 1:1, 3:1 and 0:1, and seedlings biomass, nitrogen absorption and utilization efficiency were investigated after 60 d of the treatments. Depletion method were adopted to measure the affinity, the maximum absorption rate (I_{\max}) and the flow velocity (α) of NO_3^- and NH_4^+ in root under different concentrations and proportions of NO_3^- and NH_4^+ . This study also analyzed the effects of different temperatures on absorption kinetics of NO_3^- and NH_4^+ ions after supplied with NO_3^- or NH_4^+ at the concentration of $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$.【Results】The absorption pattern of nitrate nitrogen, ammonium nitrogen and total nitrogen followed the Michaelis-Menten kinetics equation. The preference of nitrate nitrogen absorption did not change due to the changes in NO_3^- and NH_4^+ ions or temperature in the medium. The results provided important scientific basis for selection of nitrogen fertilizer. When NO_3^- -N or NH_4^+ -N was supplied alone, the maximum absorption rate, affinity and flow velocity of NO_3^- were higher than those of NH_4^+ , and this characteristic was irrespective with the changes in the concentrations of NO_3^- and NH_4^+ ions. The I_{\max} and α values of NO_3^- and NH_4^+ were significantly decreased by extreme temperatures in the medium, but the values of I_{\max} and α of NO_3^- were always higher than those of NH_4^+ . 30 °C resulted in the lowest maximum root absorption, affinity and flow rate of NH_4^+ , and 5 °C had the lowest flow rate of NO_3^- . The maximum root absorption rate of NO_3^- and NH_4^+ was maximum at 25 °C and 20 °C, respectively; the affinity of NO_3^- and NH_4^+ reached the maximum value at 25 °C and 15 °C, respectively; and the flow rates of NO_3^- and NH_4^+ in roots was highest at 25 °C and 15 °C, respectively. The I_{\max} values and α values of NO_3^- and NH_4^+ increased with the increase in the ratio of nitrate nitrogen to ammonium nitrogen. When the ratio was 3:1, the total nitrogen content of the roots was the highest, suggesting this ratio was favorable for nitrogen absorption. In the sand culture experiment, the nitrogen use efficiency as well as the biomass and N uptake were all highest in the treatment with 3:1 ratio of nitrate nitrogen to ammonium nitrogen.【Conclusion】*R. roxburghii* has nitrate preference, and the maximum root absorption, the affinity and the flow rate of NO_3^- are always larger than those of the NH_4^+ . Changes in nitrogen concentration and temperature do not affect the priority in absorption of NO_3^- . The maximum absorption of nitrogen occurs under the temperature of 20–25 °C. The biomass, N uptake, and thus the nitrogen use efficiency can be further improved with the ratio of NO_3^- -N: NH_4^+ -N of 3:1.

Key words: *Rosa roxburghii*; Nitrate; Ammonium; Absorption kinetics; Nitrogen use efficiency

刺梨 (*Rosa roxburghii* Tratt.) 是我国的特色果树, 因其果实中维生素 C 质量分数极高 (20 540~27 280 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 以鲜质量计) 而备受关注^[1]。近年来我国西南地区刺梨种植面积日益扩大, 在生产中有关刺梨氮素营养管理尚无深入的研究。笔者过去的研究发现, 在混合供应硝态氮和铵态氮的条件下, 增大硝态氮的比例能够促进刺梨的生长^[2], 但这一结果是否与刺梨对硝、铵离子吸收的差异性有关尚未确定。植物根系对离子的最大吸收速率、与离子的亲和力及离子在根中流速这 3 个离子吸收动力学参数, 是反映植物对离子吸收能力的重要指标, 其中离子最大吸收速率 (I_{\max}) 与离子的载体数量及转运效

率有关, I_{\max} 越大, 反映植物吸收某种离子的内在潜力越大。根系与离子的亲和力常用表观米氏常数 (K_m) 表示, 它反映离子载体活性中心与离子亲和力的大小, K_m 越小, 亲和力越强^[3-4]。通常用 I_{\max} 和 K_m 的比值 (α) 表示离子流入根系的速率, α 值越大, 离子流入根系的速度越快。前人的研究证实了甜橙 (*Citrus sinensis*)^[5]、枇杷 (*Eriobotrya japonica*)^[6]、香蕉 (*Musa nana*)^[7]、小麦 (*Triticum aestivum*)^[8]、菠菜 (*Spinacia oleracea*)^[9]、蓝莓 (*Vaccinium corymbosum*)^[10]、落叶松 (*Larix gmelini*)^[11]、花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*)^[12] 和红松 (*Pinus koraiensis*)^[13] 等植物选择吸收硝、铵离子的差异性与离子吸收动力学参数密切相关, 并将供

给不同形态氮素条件下硝、铵离子吸收的动力学参数作为确定这些植物对不同形态氮素选择吸收利用特性的重要依据。一些植物虽然对 NO_3^- 或 NH_4^+ 具有偏好吸收特性,但这一特性会因温度及供氮浓度等介质环境条件的变化而改变。山荆子(*Malus baccata*)和小麦等在较低的温度条件下吸收的 NH_4^+ 多于 NO_3^- ,在较高的温度条件下对 NO_3^- 的吸收增加^[14-15]。亚热带树种中的枇杷对 NH_4^+ 离子的吸收表现出明显偏好,这一特性被认为与根系生长要求较低的温度有关^[6]。刺梨根系在较低的温度条件下也能生长^[6],在不同的营养生境中氮素的形态及浓度也在发生变化,迄今在不同介质温度、不同硝铵离子浓度和不同硝铵配比的供氮条件下刺梨对 NO_3^- 、 NH_4^+ 的吸收特性是否发生改变尚不清楚。为了进一步深入了解刺梨对 NO_3^- 、 NH_4^+ 离子的吸收及利用特性,笔者以‘贵农5号’(*Rosa roxburghii* Tratt. ‘Guinong 5’)刺梨实生苗为材料,研究了不同温度、不同硝铵离子浓度和不同硝铵比条件对刺梨根系吸收 NO_3^- 、 NH_4^+ 离子的动力学参数和总氮吸收量与利用效率的影响,分析了上述条件下刺梨吸收利用硝态氮和铵态氮的差异,为刺梨栽培中合理进行氮肥管理提供依据。

1 材料和方法

试验于2015—2016年在贵州省果树工程技术研究中心进行。

1.1 材料

以‘贵农5号’刺梨品种实生苗为材料,种子来自贵州省果树工程技术研究中心试验场。培养基质为粒径0.5 mm的石英砂与蛭石,混合体积比3:2。营养液选用霍格兰和阿农配方,用硝酸钾提供硝态氮,硫酸铵提供铵态氮,硝酸铵提供硝铵态氮混合比例为1:1的处理所需氮素;磷源用磷酸二氢钠提供;钾源用 K_2SO_4 提供并平衡各处理的 K^+ 。营养液配制用水为去离子水,用0.1%(ω) NaOH和 H_2SO_4 调节营养液pH,试验所用试剂皆为分析纯。培养容器为口径20 cm、高26 cm的塑料桶。

1.2 试验设计

单一氮素吸收试验设定硝态氮或铵态氮浓度为0、0.05、0.1、0.2、0.4、0.8、1.6、2.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的8个不同梯度;不同温度下刺梨对硝、铵离子的吸收动力学试验设定5、10、15、20、25、30 $^{\circ}\text{C}$ 6个温度梯度,硝态氮或铵态氮的浓度为2.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。不同硝铵配比下的

吸收试验和砂培试验设5个供氮处理,分别为硝铵比(质量比,后同)1:0、1:3、1:1、3:1、0:1,各处理氮浓度与霍格兰配方中的要求一致。吸收试验设3次重复,每个处理4株苗;砂培试验3次重复,每个处理5株苗。

1.3 材料培养

分别于2015、2016年的3月上旬,将低温沙藏过的刺梨种子播种育苗,育苗基质为石英砂和蛭石(以体积比3:2混合),播种前将基质用0.3%盐酸浸泡1周,用去离子水反复冲洗干净。2015年和2016年的4月,将两叶一心且长势大小一致的刺梨实生苗种植于培养容器里,培育基质为等体积混合的黑色腐殖土和蛭石。以上培育的刺梨苗用于 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收动力学试验,材料置于大棚内培养,定时定量浇水。用作砂培试验的刺梨苗则移入体积比为3:2的石英砂、蛭石混合基质,每个处理栽植3桶,每桶栽植5株。砂培材料置于避雨透光通风大棚内培养,先用去离子水培养1周,然后用pH值为6.5的1/2完全营养液培养1周,再用不同形态及配比的氮素营养液进行处理。培养期间每周浇1次营养液,每桶每次定量浇灌300 mL;蒸发量大时每桶浇等量相同pH的去离子水以保持基质湿润;每隔3周浇灌去离子水2 000 mL,洗去可能富集在培养基质中的营养元素。

1.4 测定内容及试验方法

1.4.1 吸收动力学参数的测定 采用耗竭法^[17-18]测定根系对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的最大吸收速率(I_{\max})、米氏常数(K_m)和根系中流速(α)。测定前将基质培养材料翻槽,保持根系完整,小心洗净根系,然后移入含有0.2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaSO_4 溶液中饥饿48 h以排除空间中残留的氮对吸收试验的影响,再分别移入含不同浓度的 NH_4^+ 、 NO_3^- 和不同硝铵比的pH值为6.5吸收液中。刺梨对单一氮素及不同硝铵比的吸收试验均在25 $^{\circ}\text{C}$ 下进行,所用吸收液体积为50 mL,吸收时间为12 h,每隔1 h取1次吸收液,测定其中的 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量。每次取样体积各为2 mL,取样后立即用2 mL去离子水补充至培养液中。不同温度下刺梨吸收动力学试验用光照培养箱设置所需温度,光照统一设定为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$,吸收液为400 mL由 KNO_3 和 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 分别提供氮源的2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 且pH值为6.5营养液,在放入刺梨之前提前把吸收液放置在相应温度下以保证吸收试验温度的一致性,每次取样体积各为5 mL,取样方法和时间与不同铵硝比吸收试验相同。所有营养液中加入0.1 mL 3%的 H_2O_2 提供

NO₃⁻含量^[19],用靛酚蓝比色法测定 NH₄⁺含量^[20]。吸收 12 h 后,立即剪取刺梨苗根系并用吸水纸吸干其表面水分后称质量。采用 LB 双倒数法将 Michaelis-Menten 方程 $I = I_{\max}C/(K_m + C)$ 转变为 $1/I = 1/I_{\max} + K_m/I_{\max} \times 1/C$, 其中 C 为吸收液中 NO₃⁻或 NH₄⁺浓度,以 1/I 对 1/C 作图,所得直线截距即为 $1/I_{\max}$,斜率为 K_m/I_{\max} , 求出 I_{\max} 、 K_m ,再根据 $\alpha = I_{\max}/K_m$ 算出流入根系速率的值。根据铵硝混合营养液中吸收的铵态氮和硝态氮之和计算总氮的吸收量^[7]。

1.4.2 生长指标及氮素吸收利用效率的测定 砂培 60 d 后,试验于 2015、2016 年 6 月结束,将材料小心翻盆,避免损失根系,将不同处理的实生苗洗净根系,进行整株照相,同时测定生长指标。将材料置于 105 °C 下杀酶 15 min,45 °C 烘干至恒质量后测定整株及根系和地上部的干质量,再分别将其磨碎,用凯氏定氮法测定根系、地上部及整株含氮量,计算出对应的氮素利用效率,再根据对应干质量计算氮的吸收量。氮素利用效率/(g·mg⁻¹)=1/含氮量,每株氮吸收量/mg=含氮量×干物质量^[21]。

1.5 数据处理分析

本研究所用数据为 2015 年和 2016 年 2 a(年)试验测定的平均值。数据处理与作图用 Excel 软件,方

差分析用 DPS v7.05 分析软件进行。多重比较采用新复极差法。

2 结果与分析

2.1 不同 NO₃⁻和 NH₄⁺浓度对刺梨根系吸收 NO₃⁻和 NH₄⁺动力学参数的影响

如表 1 所示,在相同的 NO₃⁻或 NH₄⁺浓度条件下,NO₃⁻的最大吸收速率和亲和力总体上都比 NH₄⁺高,NO₃⁻在根系中的流速也比 NH₄⁺快,3 个吸收动力学参数的差异都达到显著水平 ($P < 0.05$),说明在分别供给 NH₄⁺或 NO₃⁻后,刺梨实生苗根系对 NO₃⁻的吸收能力及 NO₃⁻与根系的亲和力都比 NH₄⁺强,这是刺梨对 NO₃⁻和 NH₄⁺吸收差异性的重要特征,刺梨偏好吸收 NO₃⁻与此密切相关。刺梨根系与 NO₃⁻的亲和力强及 NO₃⁻在根系中的流速快可能与根系中的 NO₃⁻载体数量多有关。表 1 还显示,随着培养介质中 NO₃⁻和 NH₄⁺浓度的提高,刺梨根系对 2 种离子的最大吸收速率随之增大,而对 2 种离子的亲和力随之减小,2 种离子在不同浓度间的最大吸收速率和亲和力的差异达到显著水平 ($P < 0.05$),当培养介质中的 NO₃⁻和 NH₄⁺均为最大浓度 2 mmol·L⁻¹时,刺梨根系对 NO₃⁻和 NH₄⁺的最大吸收速率都达到最大值,但 NO₃⁻的最大吸收速率比 NH₄⁺的最大吸收速率高 25.45 μmol·g⁻¹·h⁻¹,与此同时,与 NO₃⁻的 K_m 值为 3 433.23 μmol·L⁻¹,明显低于 NH₄⁺。NO₃⁻和 NH₄⁺在根系中的

表 1 不同 NO₃⁻和 NH₄⁺浓度下刺梨实生苗根系吸收 NO₃⁻、NH₄⁺的动力学参数

Table 1 The kinetic parameters of NO₃⁻ or NH₄⁺ absorption in roots of *R. roxburghii* seedling under different ion concentrations

c(硝、铵离子) NO ₃ ⁻ or NH ₄ ⁺ concentration/ (mmol·L ⁻¹)	NO ₃ ⁻ 吸收的动力学参数 NO ₃ ⁻ absorption kinetic parameter			NH ₄ ⁺ 吸收的动力学参数 NH ₄ ⁺ absorption kinetic parameter		
	$I_{\max}/$ (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	$K_m/$ (μmol·L ⁻¹)	$\alpha/$ ($I_{\max}/K_m \cdot 10^{-3}$)	$I_{\max}/$ (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	$K_m/$ (μmol·L ⁻¹)	$\alpha/$ ($I_{\max}/K_m \cdot 10^{-3}$)
0.05	3.08±0.39 g(a)	115.65±17.22 g(a)	26.68±0.66 e(a)	1.84±0.45 e(b)	115.68±37.46 f(a)	16.22±1.29 d(b)
0.10	5.13±0.14 f(a)	155.73±4.68 f(b)	32.95±0.73 d(a)	3.11±0.51 e(b)	177.48±44.92 e(a)	17.81±1.82 d(b)
0.20	6.73±0.55 e(a)	271.17±28.98 e(b)	24.89±0.83 f(a)	4.48±0.70 e(b)	371.52±57.52 d(a)	12.07±0.92 e(b)
0.40	11.61±0.31 d(a)	329.76±10.94 d(b)	35.21±1.02 c(a)	9.74±0.59 d(b)	360.51±61.61 d(a)	27.37±3.05 b(b)
0.80	24.86±0.36 c(a)	585.16±15.43 c(b)	41.86±0.97 a(a)	20.48±1.32 c(b)	614.18±65.98 c(a)	33.63±1.87 a(b)
1.60	63.84±0.84 b(a)	1 656.94±25.82 b(b)	38.53±0.32 b(a)	48.32±4.16 b(b)	2 050.55±221.51 b(a)	23.60±0.53 c(b)
2.00	88.76±0.90 a(a)	3 433.23±51.18 a(b)	25.86±0.20 ef(a)	63.31±3.81 a(b)	3 602.96±237.48 a(a)	17.58±0.14 d(b)

注:同一列中不同 NO₃⁻和 NH₄⁺浓度吸收动力学参数的多重比较采用新复极差测验,不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 差异显著;同一行中吸收动力学参数差异性比较采用 T 检验,括号内不同字母表示同一吸收动力学参数在 $P < 0.05$ 差异显著。下同。

Note: The multiple comparisons of NO₃⁻ and NH₄⁺ uptake kinetic parameters in the same column were done using the Duncan test, with different small letters representing significance at $P < 0.05$; the same concentration in a row in the NO₃⁻ or NH₄⁺ uptake kinetic parameters were compared with T test, different small letters in the parentheses indicate the significant difference in the same absorption kinetic parameters at $P < 0.05$. The same below.

流速随着培养介质中 NO_3^- 和 NH_4^+ 浓度的提高呈现先上升后降低的趋势,当营养液中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度都为 $0.8 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NO_3^- 和 NH_4^+ 在根系中的流速分别达到最大,为 0.042 和 0.034 ,说明 NO_3^- 和 NH_4^+ 的离子浓度过高后会降低各自在根系中的流动速度。

2.2 不同硝铵配比条件下刺梨根系的 NO_3^- 、 NH_4^+ 及总氮的吸收动力学参数

2.2.1 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收动力学参数及其吸收的差异 如表2所示,随着培养介质中硝铵比的增加,刺梨根系对 NO_3^- 的最大吸收速率逐渐增大,硝铵比1:0时 NO_3^- 的最大吸收速率最大,为 $316.79 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,与其他处理间的差异达到显著水平($P<0.05$),这一结果再次证明 NO_3^- 的浓度是影响刺梨根系对其吸收速率大小的重要因子,即便是在混合供氮的情况下,

介质中 NO_3^- 的比例增大后刺梨根系对 NO_3^- 的吸收速率显著增大。根系对 NO_3^- 的亲合力和 NO_3^- 在根系中的流速分别以硝铵比1:1和3:1最大,在不同硝铵比处理间,3个吸收动力学参数的差异达到显著水平($P<0.05$)。表2还显示,在培养介质中混入少量比例的 NH_4^+ 后,根系对 NO_3^- 的亲合力和 NO_3^- 在根系中的流速升高,这可能与根系吸收一定量的 NH_4^+ 后根系细胞内的正负电荷平衡发生变化有关。表2还显示,刺梨实生苗根系对 NH_4^+ 的最大吸收速率随着硝铵比的增大而减小,但与 NH_4^+ 的亲合力和 NH_4^+ 在根中的流速却随着硝铵比的增大而增大。在硝铵比0:1的处理中,刺梨根系对 NH_4^+ 的最大吸收速率达到最大,与 NH_4^+ 的亲合力最弱, NH_4^+ 在根系中的流速也最小。当硝铵比提高到3:1时,刺梨根系与 NH_4^+

表2 不同硝铵比条件下刺梨实生苗根系对 NO_3^- 、 NH_4^+ 吸收的动力学参数

Table 2 NO_3^- , NH_4^+ and total nitrogen absorption kinetic parameters in the roots of *R. roxburghii* seedling under different ratios of NO_3^- to NH_4^+

硝铵比 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	NO_3^- 吸收的动力学参数 NO_3^- absorption kinetic parameter			NH_4^+ 吸收的动力学参数 NH_4^+ absorption kinetic parameter			总氮吸收的动力学参数 Total nitrogen absorption kinetic parameter		
	$I_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	$K_m/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	$\alpha/$ ($I_{\max}/K_m\cdot 10^{-3}$)	$I_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	$K_m/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	$\alpha/$ ($I_{\max}/K_m\cdot 10^{-3}$)	$I_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	$K_m/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	$\alpha/$ ($I_{\max}/K_m\cdot 10^{-3}$)
0:1	-	-	-	105.72± 5.62 a (b)	12 380.11± 1 275.01 a (a)	8.54± 0.53 c (b)	105.72± 5.62 e	12 380.11± 1 275.01 b	8.54± 0.53 e
1:3	57.67± 4.38 d (b)	4 970.75± 675.02 b (a)	11.68± 0.79 d (b)	79.29± 5.60 b (a)	5 420.52± 750.82 b (a)	14.63± 1.23 b (a)	128.55± 5.42 d	10 475.57± 617.23 c	12.27± 0.34 d
1:1	70.46± 5.00 c (a)	3 130.43± 345.01 d (b)	22.61± 1.45 c (a)	64.16± 5.00 c (b)	4 885.11± 504.50 b (a)	13.13± 0.37 b (b)	150.95± 5.10 c	7 930.01± 920.10 d	19.04± 0.69 c
3:1	149.56± 2.85 b (a)	3 680.83± 556.86 c (a)	40.67± 1.13 a (a)	59.47± 9.09 c (b)	3 050± 340.62 c (b)	19.50± 2.50 a (b)	379.13± 3.77 a	15 651.31± 433.76 a	25.37± 0.75 b
1:0	316.79± 7.80 a (a)	10 116.59± 143.48 a (b)	31.31± 0.51 b (a)	-	-	-	316.79± 7.80 b	10 116.59± 143.48 c	31.31± 0.51 a

的亲合力最强, NH_4^+ 在根系中的流速也最快。

在供给不同硝铵比的氮素后,刺梨根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 吸收的差异明显,混合供氮的情况下随着硝铵比的增大刺梨根系对 NO_3^- 的吸收速率比 NH_4^+ 增加得多(表2)。单纯供给 NO_3^- 的处理,根系对 NO_3^- 的最大吸收速率和 NO_3^- 在根系中的流速分别为 $316.79 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 、 0.031 ,均比单纯供给 NH_4^+ 处理的增大了3倍以上,根系对 NO_3^- 的亲合力也比单纯供给 NH_4^+ 的处理高,2者差异达到显著水平($P<0.05$)。硝铵比1:3时,根系对 NO_3^- 的最大吸收速率和 NO_3^- 在根系中的流速比 NH_4^+ 低,但与 NO_3^- 和 NH_4^+ 的亲合力差异不显著。硝铵比为1:1和3:1时,根系对 NO_3^- 的最大吸收速率和 NO_3^- 在根系中的流速比 NH_4^+ 高,但硝铵比1:1时根系与 NO_3^- 的亲合力比

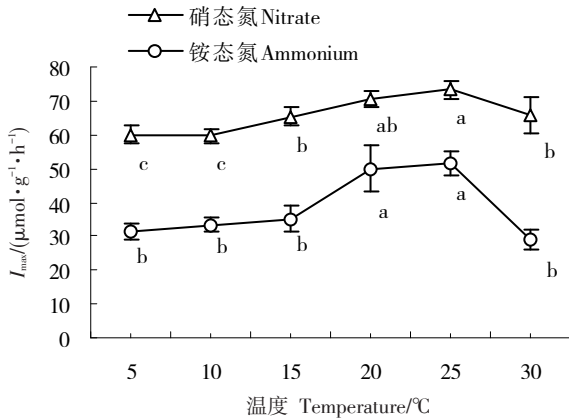
NH_4^+ 高,而硝铵比3:1处理的根系与 NO_3^- 的亲合力比 NH_4^+ 低。

2.2.2 不同硝铵比条件下总氮的吸收动力学参数和总氮吸收的差异 如表2所示,在混合供给硝态氮和铵态氮的3个处理中,刺梨实生苗根系对总氮的最大吸收速率、总氮在根中的流速随着硝铵比的增加而增大,根系与总氮的亲合力则以硝铵比1:1的处理最大。硝铵比1:0处理的总氮最大吸收速率仅次于硝铵比为3:1的处理,总氮在根中的流速最快。在硝铵比0:1的处理中,总氮的最大吸收速率和总氮在根系中的流速均最小,根系与总氮的亲合力以硝铵比3:1的处理最小。在所有处理间3个总氮吸收动力学参数的差异均达显著水平($P<0.05$)。由此可见对刺梨施用硝态氮肥时增加少量的铵态氮

有利于根系对总氮的吸收。

2.3 温度变化对刺梨根系吸收NO₃⁻和NH₄⁺的影响

2.3.1 对NO₃⁻和NH₄⁺最大吸收速率的影响 从图1可以看出,温度变化明显影响刺梨根系对NO₃⁻和NH₄⁺的吸收动力学参数。在培养介质温度低于25℃的条件下,根系对NO₃⁻和NH₄⁺的最大吸收速率均随着温度的升高而增加,超过25℃后,根系对NO₃⁻和NH₄⁺的最大吸收速率降低,说明培养介质的温度过高或过低均能减弱刺梨根系对NO₃⁻和NH₄⁺的吸收,在20~25℃最有利于刺梨根系对NO₃⁻和NH₄⁺的吸收。值得指出的是,无论培养介质的温度如何变化,根系对NO₃⁻的最大吸收速率总是比NH₄⁺的大,说明培养介质的温度变化并不能改变刺梨偏好吸收NO₃⁻的特性。



不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 差异显著。下同。
Different small letters indicate significant difference at $P < 0.05$. The same below.

图1 不同温度下刺梨根系对NO₃⁻和NH₄⁺的最大吸收速率
Fig. 1 The maximum absorption rates with NO₃⁻ and NH₄⁺ of *R. roxburghii* seedling roots under different temperatures

2.3.2 对根系与NO₃⁻和NH₄⁺亲和力的影响 如图2所示,培养介质温度从5℃升高到25℃,刺梨根系NO₃⁻的K_m值逐渐变小,表明根系与NO₃⁻的亲合力逐渐增强,超过25℃后K_m值变大,根系与NO₃⁻的亲合力减弱。对于NH₄⁺而言,在15℃时K_m值最小,根系与NH₄⁺的亲合力最强,当培养介质的温度超过15℃后,根系与NH₄⁺的亲合力随着K_m值的增大而减弱。比较根系分别与NO₃⁻和NH₄⁺的亲合力差异可以看出,在介质温度低于15℃的条件下,刺梨根系与NH₄⁺的亲合力比NO₃⁻大,而当温度达到20℃以上时,根系与NO₃⁻的亲合力反比NH₄⁺大。在不同温度下刺梨根系与NH₄⁺和与NO₃⁻亲和力的差异可能与温

度分别影响了谷氨酰胺合成酶和硝酸还原酶活性及NH₃同化运转有关。

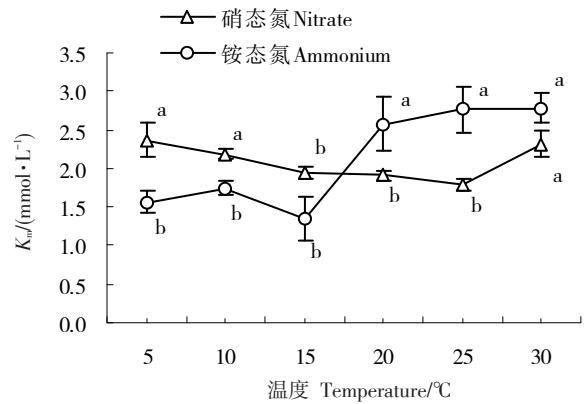


图2 不同温度下刺梨根系NO₃⁻和NH₄⁺的米氏常数
Fig. 2 The Michaelis constant with NO₃⁻ and NH₄⁺ in the roots of *R. roxburghii* seedlings under different temperatures

2.3.3 对NO₃⁻和NH₄⁺在根系中流动速率的影响 图3显示,在试验温度范围内,NO₃⁻流入根系的速率始终大于NH₄⁺,这一结果与刺梨对硝态氮主动吸收的偏好特性有关。随着培养介质的温度从5℃升高至25℃,NO₃⁻在根中的流速逐渐加快,超过25℃后流速降低。NH₄⁺在15℃时的流速最大,低于或高于15℃,NH₄⁺在根中的流速均明显降低。

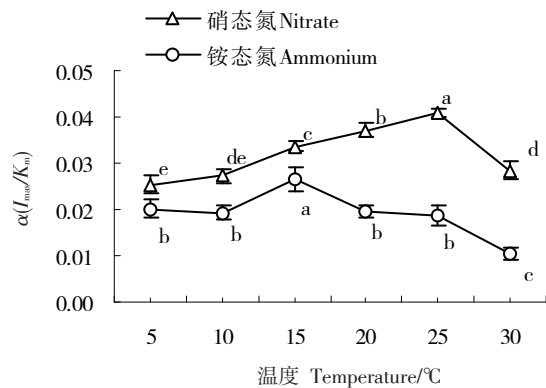


图3 不同温度下NO₃⁻和NH₄⁺在刺梨根系中的流速
Fig. 3 The inflow rates of NO₃⁻ and NH₄⁺ in the roots of *R. roxburghii* seedlings under different temperatures

2.4 不同硝铵配比条件下刺梨的氮素吸收量及利用效率

砂培条件下施以不同铵硝配比的氮肥后,刺梨实生苗生长差异明显,硝态氮对刺梨实生苗的生长有明显的促进作用。单施铵态氮处理的植株生物量最小,说明铵态氮不利于刺梨的吸收利用。混施不同比例硝态氮和铵态氮对刺梨实生苗的生长有促

进作用,且随着硝铵比的增加生长促进作用明显增大。其中,硝铵比3:1处理的植株生长最好,根系最发达,植株较其他处理高,根叶量明显增多,生物量

最大,与其他处理间差异显著($P<0.05$)。单纯供给硝态氮的处理,地上部生物量和根系生物量仅次于硝铵比3:1处理(表3,图4)。

表3 不同硝铵比条件下刺梨生物量、氮吸收量及利用效率

Table 3 The biomass, nitrogen uptake amount and nitrogen use efficiency in the roots of *R. roxburghii* seedlings under different ratios of NO_3^- to NH_4^+

硝铵比 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	生物量干质量 Dry mass of biomass/(g·plant ⁻¹)			氮吸收量 N absorption amount/(mg·plant ⁻¹)			氮素利用效率 N use efficiency/(g·mg ⁻¹)		
	地上部 Shoot	根系 Root	整株 Plant	地上部 Shoot	根系 Root	整株 Plant	地上部 Shoot	根系 Root	整株 Plant
0:1	0.92±0.02 e	0.45±0.01 d	1.37±0.01 e	19.95±0.39 d	6.22±0.15 c	26.68±0.62 d	0.047±0.001 d	0.073±0.003 d	0.052±0.001 d
1:3	1.26±0.05 d	0.55±0.02 c	1.81±0.07 d	25.58±1.67 c	6.68±0.45 c	33.41±1.88 c	0.050±0.002 c	0.082±0.005 c	0.055±0.001 d
1:1	1.78±0.03 c	0.89±0.09 b	2.67±0.11 c	31.55±0.74 b	10.49±1.08 b	42.14±1.25 b	0.058±0.002 b	0.089±0.006 bc	0.064±0.002 c
3:1	2.84±0.17 a	1.83±0.03 a	4.67±0.18 a	44.78±3.79 a	18.00±0.92 a	63.48±4.59 a	0.065±0.002 a	0.104±0.005 a	0.074±0.002 a
1:0	2.11±0.23 b	0.90±0.04 b	3.00±0.27 b	34.84±3.20 b	9.74±0.59 b	43.32±3.98 b	0.060±0.002 b	0.095±0.005 b	0.069±0.003 b

注:多重比较采用新复极差测验,不同小写字母表示在 $P<0.05$ 差异显著。

Note: Statistical multiple comparison according to the Duncan test, the different small letters indicated significant difference at $P<0.05$.



1. $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+=0:1$; 2. $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+=1:3$; 3. $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+=1:1$; 4. $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+=3:1$; 5. $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+=1:0$.

图4 不同硝铵比条件下刺梨实生苗植株的表现形态

Fig. 4 The growth and development of *R. roxburghii* seedlings under different ratios of NO_3^- to NH_4^+

氮素利用效率通常用每吸收1 mg氮素所产生生物量来表示^[21]。表3显示,混施硝态氮和铵态氮的3个处理,随着硝铵比的增加刺梨实生苗的氮吸收量和氮利用效率增大。硝铵比3:1处理的刺梨实生苗地上部、根系及整株氮的吸收量和氮利用效率最大,且与其他处理差异显著($P<0.05$)。单纯供给铵态氮的处理地上部、根系及整株的氮吸收量和氮利用效率均最低。以上结果证明,刺梨具有偏好吸收硝态氮的特性,单纯供给硝态氮比单纯供给铵态氮

有利于刺梨的生长和对氮的吸收,混施比例3:1的硝态氮和铵态氮更有利于刺梨对氮的吸收与利用。

3 讨论

3.1 刺梨实生苗对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的选择吸收与利用特性

酰胺态氮、硝态氮和铵态氮是国内外氮肥制造及农业生产中广泛应用的主要氮肥种类,植物对不同形态氮肥具有选择吸收与利用的营养特性。在甜

橙上的研究表明,在石灰性黄壤上施用尿素的脐橙幼树较同等条件下施用铵态氮、硝态氮的生长发育差,与尿素在脲酶的分解下会产生较多的 NH_3 导致植物根系中毒坏死有关^[5],这与课题组前期在刺梨上的研究结果一致^[2]。硝态氮和铵态氮是植物利用的2种主要的氮源形态。植物偏好选择吸收何种形态氮源可根据提供不同形态氮源后植物的生长发育状况和氮素的吸收量及氮的利用效率高低判断,同时植物对不同形态氮离子的吸收动力学参数也是植物对氮素选择吸收或偏好吸收特性的重要依据。前人的研究表明,甜橙^[5]、香蕉^[7]、小麦^[8]、菠菜^[9]、番茄(*Solanum lycopersicum*)^[22]等喜硝植物在单独供给 NO_3^- 或 NH_4^+ 和混合供给硝铵态氮的情况下,对 NO_3^- 的最大吸收速率和离子亲和力及 NO_3^- 在根系中的流动速率都比 NH_4^+ 高得多,而喜铵植物落叶松^[11]、花旗松^[12]、枇杷^[6]、槐叶萍(*Salvinia natans*)^[23]对 NO_3^- 吸收的最大吸收速率和离子亲和力及 NO_3^- 在根系中的流动速率都明显比 NH_4^+ 低。刺梨实生苗根系对硝态氮和铵态氮的吸收规律均符合 Michaelis-Menten 动力学方程,无论单施供给硝态氮或铵态氮,或混合供给硝铵态氮的情况下,根系对 NO_3^- 吸收的最大吸收速率、亲和力都比 NH_4^+ 高, NO_3^- 流入根际的速率也高于 NH_4^+ 。刺梨根系在对 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子的吸收上所表现出的动力学参数差异与上述喜硝或偏好硝态氮的植物是一致的,因此刺梨具有偏好吸收硝态氮的营养特性。

3.2 不同供氮浓度及介质温度变化对刺梨实生苗选择吸收 NO_3^- 和 NH_4^+ 的影响

在分别供给 NO_3^- 、 NH_4^+ 及不同氮浓度变化的条件下,刺梨根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 吸收的动力学参数差异极其明显,对 NO_3^- 的吸收速率和亲和力及 NO_3^- 在根中的流速始终比 NH_4^+ 高,这种差异也是刺梨喜硝特性的表现。但当 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子浓度高于 $0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后, NO_3^- 和 NH_4^+ 离子在根系中的流动速度均降低,可能与吸收较多的 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子后,根细胞内各自的有效载体数量相对减少有关。

有些植物选择吸收某种形态氮素的特性会因温度的变化而改变。喜硝植物山荆子的根系在 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 条件下优先选择吸收硝态氮,其根系对 NO_3^- 的最大吸收速率、亲和力、流入根系速率比 NH_4^+ 高,但当温度降至 $10 \text{ }^\circ\text{C}$ 后则改变为优先选择吸收 NH_4^+ ,在低温条件下对 NH_4^+ 最大吸收速率和 NH_4^+ 在根系

中的流速比 NO_3^- 增大很多^[14]。小麦属于喜硝植物,在 $8 \text{ }^\circ\text{C}$ 时植株吸收 NH_4^+ 多于 NO_3^- ,对 NH_4^+ 吸收在 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 时达到最大值,但当环境温度为 $23 \text{ }^\circ\text{C}$ 时 NO_3^- 高于 NH_4^+ ,且持续增加到 $35 \text{ }^\circ\text{C}$ ^[15]。刺梨选择吸收硝态氮和喜硝的特性没有因环境温度的变化而改变,无论培养介质的温度如何变化,根系对 NO_3^- 的最大吸收速率始终高于 NH_4^+ , NO_3^- 在根系中的流速总是比 NH_4^+ 快。但在过高和过低的温度条件下,刺梨根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的最大吸收速率、亲和力及 NO_3^- 、 NH_4^+ 在根中的流速均显著降低,这可能与过高和过低的温度抑制了刺梨硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)的活性有关,在不适宜温度下 NO_3^- 和 NH_4^+ 与各自的载体结合和转运的能力减弱,从而降低不适宜温度下对应离子载体的运转速率,影响刺梨对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收。山荆子在低温条件下喜硝行为发生改变是因温度降低后明显提高了根系的GS活性^[24],从而促进了 NH_4^+ 吸收及同化。NR作为植物吸收同化硝态氮的关键酶,其活性对温度的反应敏感^[25-26]。番茄(*Lycopersicon esculentum*)在低温条件下体内的NR活性降低,影响对 NO_3^- 的吸收与同化^[27],即便是喜铵植物欧洲赤松(*Pinus densiflora*),提高小环境的气温和土温后体内的NR活性也会增强从而增加对 NO_3^- 的吸收^[28]。此外,植物对 NO_3^- 的主动吸收是一个需要载体和能量的过程,低温降低了细胞膜的流动性和稳定性,削弱转运蛋白和呼吸蛋白的活性,阻止膜传送蛋白质构象的变化,阻碍蛋白质与底物的结合从而减慢对 NO_3^- 的吸收速率,还能极大降低膜的化学势,使 H^+ -ATP酶的ATP供应不足,从而降低了 H^+ 跨膜的电化学势,直接影响到离子的跨膜转运^[29-32]。高温使植物有氧呼吸加强,用于吸收营养物质的能量减少^[33],从而抑制了根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收。

3.3 混合供氮促进刺梨总氮的吸收和提高氮素利用效率的作用

植物在混合供应硝态氮和铵态氮时, NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收能够相互促进,从而增大植物对总氮的吸收量,这方面已有很多报道。在硝铵比为7:3时,枳橙幼苗根系与 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收速率及 NO_3^- 和 NH_4^+ 流入根系的速率达到最大^[34]。 NH_4^+ 的存在能够提高水稻(*Oryza sativa*)根系与 NO_3^- 的亲和力,提高总氮的吸收速率^[35]。 NO_3^- 的增加可以促进香蕉幼苗对 NH_4^+ 的吸收,在硝铵比为7:3时,香蕉总氮的吸收

速率和总氮的吸收量达到最大^[36]。无论是喜硝和喜铵的植物,混合供给一定量的 NH_4^+ 或 NO_3^- 都有利于体内的阴阳离子平衡,改善氮素吸收的细胞环境,在混合供给3:1硝铵态氮的条件下,刺梨实生苗生长最好,生物量及总氮吸收速率和吸收量最大,氮素利用效率最高。

4 结 论

刺梨具有偏好硝态氮的特性,在单纯供给硝态氮或混合供给硝铵态氮硝铵比1:1及以上的条件下,刺梨实生苗根系对 NO_3^- 的最大吸收速率、亲和力和 NO_3^- 在根系中的流速始终比 NH_4^+ 的大。刺梨实生苗根系偏好吸收 NO_3^- 的特性不会因供氮浓度及培养介质温度的变化而改变。在20~25℃条件下最有利于刺梨对氮的吸收。混合供氮且硝铵比为3:1时,刺梨根系对总氮的最大吸收速率最高,植株生物量最大,总氮吸收量和氮利用效率最高;单纯供给铵态氮的刺梨实生苗生长差,氮素吸收利用效率低。

参考文献 References:

- [1] 史继孔,向显衡,高相福,杨胜学. 我国刺梨研究进展[J]. 贵州农学院学报, 1991, 10(2): 88-94.
SHI Jikong, XIANG Xianheng, GAO Xiangfu, YANG Shengxue. Progress in the study of Cili in China[J]. Journal of Guizhou Agriculture, 1991, 10(2): 88-94.
- [2] 樊卫国,刘进平,向灵,罗充. 不同形态氮素对刺梨生长发育的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25(1): 27-32.
FAN Weiguo, LIU Jinping, XIANG Ling, LUO Chong. Effects of nitrogen form on the growth and development of *Rosa roxburghii* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1998, 25(1): 27-32.
- [3] 汪晓丽,封克,盛海君,陈平. 不同水稻基因型苗期 NO_3^- 吸收动力学特征及其受吸收液中 NH_4^+ 的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1306-1311.
WANG Xiaoli, FENG Ke, SHENG Haijun, CHEN Ping. Kinetics of nitrate uptake by different rice genotypes and the effects of ammonium on nitrate uptake at the seedling stage[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(11): 1306-1311.
- [4] KOSMAS K, VANGELIS K, PANOS A, PANOS M. Michaelis-menten kinetics under spatially constrained conditions: application to mibefradil pharmacokinetics[J]. Biophysical Society, 2004, 87(3): 1498-1506.
- [5] 樊卫国,葛会敏. 不同形态及配比的氮肥对枳脐橙幼树生长及氮素吸收利用的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2666-2675.
FAN Weiguo, GE Huimin. Effects of nitrogen fertilizer of different forms and ratios on the growth, nitrogen absorption and utilization of young Navel Orange trees grafted on *Poncirus trifoliata*[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(13): 2666-2675.
- [6] 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): 1152-1162.
MA Jian, FAN Weiguo. 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): 1152-1162.
- [7] 张超一,樊小林. 铵态氮及硝态氮对比香蕉幼苗氮素吸收动力学特征的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(14): 2777-2784.
ZHANG Chaoyi, FAN Xiaolin. Dynamic kinetic characteristics of different ratios of ammonium and nitrate absorbed by banana seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(14): 2777-2784.
- [8] 何文寿,李生秀,李辉桃. 六种作物不同生育期吸收铵、硝态氮的特性[J]. 作物学报, 1999, 25(2): 221-226.
HE Wenshou, LI Shengxiu, LI Huitao. Characteristics of absorbing ammonium and nitrate nitrogen of six crops at different growth stages[J]. Acta Agronomica Sinica, 1999, 25(2): 221-226.
- [9] 艾绍英,李生秀,左强,马晓珂. 菠菜不同生长阶段吸收硝态氮的动力学研究[J]. 西北农业大学学报(自然科学版), 2000, 28(6): 78-82.
AI Shaoying, LI Shengxiu, ZUO Qiang, MA Xiaoke. Study on the kinetics of NO_3^- -N absorption by two spinach varieties[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition), 2000, 28(6): 78-82.
- [10] MERAUT D J, DARNELL R L. Effects of nitrogen form on vegetative growth, photosynthesis, and effluent pH in 'Climax' and 'Sharpblue' blueberries[J]. HortScience, 1993, 28(5): 572-576.
- [11] 魏红旭,徐程扬,马履一,江俐妮,李雪莲,杨卓. 长白落叶松幼苗对铵态氮和硝态氮吸收的动力学特征[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(2): 407-412.
WEI Hongxu, XU Chengyang, MA Lüyi, JIANG Lini, LI Xuelian, YANG Zhuo. Dynamic kinetic characteristics of different forms of nitrogen absorbed by *Larix olgensis* seedling[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2010, 16(2): 407-412.
- [12] WIJK K V, PRINS H B A. The kinetics of NH_4^+ and NO_3^- uptake by Douglas fir from single N-solutions and from solutions containing both NH_4^+ and NO_3^- [J]. Plant and Soil, 1993, 151(1): 91-96.
- [13] 崔晓阳,郭亚芬,张韞. 温带森林氮营养生境特征及红松的适应性[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 2-6.
CUI Xiaoyang, GUO Yafen, ZHANG Yun. Nitrogen nutrition in temperate forest habitat characteristics and adaptability of *Pinus koraiensis*[M]. Beijing: Science Press, 2010: 2-6.
- [14] 吕德国,王英,秦嗣军,马怀宇,刘国成,杜国栋,孟倩. 冷凉条件对山荆子幼苗根系氮素吸收动力学参数的影响[J]. 园艺学报, 2010, 21(9): 2335-2341.
LÜ Deguo, WANG Ying, QIN Sijun, MA Huaiyu, LIU Guocheng, DU Guodong, MENG Qian. Effects of cool and cold conditions on nitrogen uptake kinetics in *Malus baccata* Borkh. seedlings[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 21(9): 2335-2341.
- [15] 廖红,严小龙. 高级植物营养学[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 116-138.
LIAO Hong, YAN Xiaolong. Advanced plant nutrition [M]. Beijing: Science Press, 2003: 116-138.
- [16] 樊卫国,安华明,刘国琴,宋勤飞. 刺梨的生物学特性与栽培技术[J]. 林业科技开发, 2004, 18(4): 45-48.

- FAN Weiguo, AN Huaming, LIU Guoqin, SONG Qinfei. The biological characteristics and cultivation technique of *Rosa roxburghii* Tratt.[J]. Forestry Science and Technology, 2004, 18(4): 45-48.
- [17] 蒋廷惠,郑绍建,石锦芹,胡霁堂,史瑞和,徐茂.植物吸收养分动力学研究中的几个问题[J].植物营养与肥料学报,1995,1(2):11-17.
- JIANG Tinghui, ZHENG Shaojian, SHI Jinqin, HU Aitang, SHI Ruihe, XU Mao. Several considerations in kinetics research on nutrients uptake by plants[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1995, 1(2): 11-17.
- [18] CLAASSEN N, BARBER S A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux in to roots of intact plants[J]. Plant Physiology, 1974, 54(4): 564-568.
- [19] 吕伟仙,葛滢,吴建之,常杰.植物中硝态氮、铵态氮、总氮测定方法的比较研究[J].光谱学与光谱分析,2004,24(2):204-206.
- LÜ Weixian, GE Ying, WU Jianzhi, CHANG Jie. Study on the method for the determination of nitric nitrogen, ammoniacal nitrogen and total nitrogen in plant[J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2004, 24(2): 204-206.
- [20] 鲍士旦.土壤农化分析[M].北京:中国农业出版社,2000:49-55.
- BAO Shidan. Soil agricultural chemistry analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000:49-55.
- [21] 米国华,陈范骏,张福锁.作物养分高效的生理基础与遗传改良[M].北京:中国农业出版社,2012:2-3.
- MI Guohua, CHEN Fanjun, ZHANG Fusuo. Physiological basis and genetic improvement of nutrient use efficiency in crops[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2012:2-3.
- [22] 高祖明,张春兰,倪金应,张英,周权锁.黄瓜等九种蔬菜与 NO_3^- -N亲和力的研究[J].南京农业大学学报,1990,13(1):75-79.
- GAO Zhuming, ZHANG Chunlan, NI Jinying, ZHANG Ying, ZHOU Quansuo. Study on compatibility of several vegetables with NO_3^- -N[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 1990, 13(1): 75-79.
- [23] JAMPEEONG A, BRIX H. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate[J]. Aquatic Botany, 2009, 90(1): 67-73.
- [24] 王英,吕德国,秦嗣军,马怀宇,刘国成,孟倩.低温对不同供氮水平下山定子幼苗根系氮代谢的影响[J].果树学报,2009,26(6):769-773.
- WANG Ying, LÜ Deguo, QIN Sijun, MA Huaiyu, LIU Guocheng, MENG Qian. Effects of low temperature on the nitrogen metabolism by the activities of key root enzymes in *Malus baccata* under different supply of nitrogen levels[J]. Journal of Fruit Science, 2009, 26(6): 769-773.
- [25] 刘丽,甘志军,王宪泽.植物氮代谢硝酸还原酶水平调控机制的研究进展[J].西北植物学报,2004,24(7):1355-1361.
- LIU Li, GAN Zhijun, WANG Xianze. Advances of studies on the regulation of nitrate metabolism of plants at nitrate reductase level[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(7): 1355-1361.
- [26] 张韞,崔晓阳.生境因子作用下 $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ 吸收及硝酸还原酶活性变化[J].土壤通报,2010,41(1):242-247.
- ZHANG Yun, CUI Xiaoyang. Effects of some habitat factors on $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ uptake and changes of NR activities[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2010, 41(1): 242-247.
- [27] 徐菲,李建国,赵志华,张大龙,李俊.亚低温及水分双因素对番茄幼苗生理特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2013,41(5):127-135.
- XU Fei, LI Jianming, ZHAO Zhihua, ZHANG Dalong, LI Jun. Effects of sub-low temperature and water double factors on physiological properties of tomato seedling[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2013, 41(5): 127-135.
- [28] 周国璋,苏梦云.树木硝酸还原酶的研究概况与应用前景[J].林业科学研究,1990,3(6):601-607.
- ZHOU Guozhang, SU Mengyun. Studies on development of nitrate reductase in trees and prospect for application[J]. Forest Research, 1990, 3(6): 601-607.
- [29] BALDASSARE J, BRECKLE G, HOFFMAN M, SILBERT D. Modification of membrane lipid: functional properties of membrane in relation to fatty acid structure[J]. Journal of Biological Chemistry, 1977, 252(24): 8797-8803.
- [30] MC G L, COSSINS A, QUINN P. A differential scanning calorimetry and fluorescence polarisation study of membrane lipid fluidity in a psychrophilic bacterium[J]. Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics, 1985, 820(1): 115-121.
- [31] 张松,何绪刚,谢从新,胡雄,陈见,黄海平,李佩.苦草对 NH_4^+ 的吸收动力学[J].水生态学杂志,2011,32(6):46-51.
- ZHANG Song, HE Xugang, XIE Congxin, HU Xiong, CHEN Jian, HUANG Haiping, LI Pei. Ammonia uptake kinetics of a submerged macrophyte *Vallisneria spiralis* L. [J]. Journal of Hydroecology, 2011, 32(6):46-51.
- [32] CLARKSON D T, EARNSHAW M J, WHITE P J, COOPER H D. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: an analysis of responses at different levels of organisation[J]. Symposium of the Society for Experimental Biology, 1988, 42: 281-309.
- [33] INGRAHAM J L, BAILEY G F. Comparative effect of temperature on metabolism of mesophilic and psychrophilic bacteria[J]. Bacteriol, 1959, 77(5): 609-613.
- [34] 孙敏红,卢晓鹏,曹雄军,李静,熊江,谢深喜.不同氮素形态对积橙幼苗根系生长及氮素吸收动力学特性的影响[J].林业科学,2015,51(12):113-120.
- SUN Minhong, LU Xiaopeng, CAO Xiongjun, LI Jing, XIONG Jiang, XIE Shenxi. Effect of different nitrogen forms on root growth and dynamic kinetics characteristics for *Citrus sinensis* × *Poncirus trifoliata* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(12): 113-120.
- [35] 张亚丽,沈其荣,段英华.不同氮素营养对水稻的生理效应[J].南京农业大学学报,2004,27(2):130-135.
- ZHANG Yali, SHEN Qirong, DUAN Yinghua. Physiological effects of different nitrogen forms on rice[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2004, 27(2): 130-135.
- [36] 王岚,王伟,黄承和,常春荣.不同铵硝配比对香蕉幼苗硝态氮吸收动力学特征影响[J].热带作物学报,2012,33(6):988-992.
- WANG Lan, WANG Wei, HUANG Chenghe, CHANG Chunrong. Effect of nitrate kinetic with different ratios of ammonium and nitrate in banana seedlings[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2012, 33(6): 988-992.