

水曲柳幼苗根系吸收不同形态氮的动力学特征

任军^{1,2}, 徐程扬^{1,*}, 林玉梅², 周睿智¹, 张爱花¹

¹北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; ²吉林省林业科学研究院, 吉林长春 130033

摘要: 采用常规耗竭法研究水曲柳幼苗根系吸收不同形态氮素特征的结果表明: 二年生水曲柳幼苗根系对 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子的亲和力比一年生幼苗要小许多, 二年生幼苗对氮素的吸收优势比较明显; 苗木根系吸收 NH_4^+ 离子的最大吸收速率(I_{\max})均大于对 NO_3^- 的吸收, 而米氏常数(K_m)则相反; 在低浓度范围内随着 NO_3^- 浓度的增加, 根系吸收 NO_3^- 的速率增大并趋稳定; NH_4^+ 的存在明显抑制根系对 NO_3^- 吸收, 其对一年生幼苗的影响大于二年生幼苗。

关键词: 水曲柳; 根系; 氮素; 吸收动力学

Kinetic Characteristics of Different Forms of Absorbing Nitrogen in Root System of *Fraxinus mandshurica* Rupr. Seedling

REN Jun^{1,2}, XU Cheng-Yang^{1,*}, LIN Yu-Mei², ZHOU Rui-Zhi¹, ZHANG Ai-Hua¹

¹Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

²Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun, Jilin 130033, China

Abstract: The method of conventional exhaustion was carried out to study the kinetic characteristics of nitrogen absorption in root system of *Fraxinus mandshurica* seedling. The results indicated that appetency of NO_3^- and NH_4^+ in biennial seedling were less than those of annual seedling, in addition biennial seedling were more adept at nitrogen absorption. The maximum absorption rate (I_{\max}) of NH_4^+ were larger than that of NO_3^- , and Michaelis constant (K_m) were opposite. Within low concentration, absorption rate of root systems increased firstly, and then tended to steady. Root system NO_3^- absorption were obviously restrained by NH_4^+ , and which influenced annual seedling more than biennial seedling.

Key words: *Fraxinus mandshurica*; root system; nitrogen; absorption kinetics

氮素是苗木生长发育所必需的营养元素之一, 它对苗木产量和质量的形成都有重要的影响。在农林业生产中, 植物较低的氮肥利用率已经导致严重的环境污染, 施用过量的、不能被植物吸收利用的氮肥随着雨水的冲刷而流入江河湖泊, 导致水体富营养化的现象也很严重。因此如何提高植物氮素利用效率、降低氮素流失带来的环境风险以及影响氮素利用率因素等问题一直是国内外学者研究的热点。除了氮素的淋失、挥发等损失外, 植物对氮素的吸收、利用、转化以及根系的吸收动力学特征等因素都会影响氮肥的利用率(孙敏等 2006)。

在上世纪 50 年代初, Epstein 和 Hagen (1952) 最早将酶促反应动力学方程应用于植物对离子吸收的研究, 开创了植物吸收养分动力学研究的先河。70 年代以后, 不断有学者修改吸收动力学方程, 提出了临界浓度的概念, 并把米氏酶促反映动力学方程作为植物根系吸收离子的表达方程(Claassen 和

Barber 1974; Baligar 和 Barber 1979; Barber 1984)。该方程中的离子最大吸收速率(I_{\max})和米氏常数(K_m)两个参数可定量地描述植物吸收养分的特征, 在研究植物养分吸收中有一定的应用价值。国内从 20 世纪 80 年代开始这方面的研究, 但多数都是着重于农作物方面(刘秀珍等 1994; 蒋廷惠等 1995; 魏朝富等 2002; 汪晓丽等 2003; 赵越等 2006; 赵学强等 2006)。总的来说, 有关林木根系养分吸收动力学的研究不多, 只有近几年才有少量报道(谢钰容等 2003; 翟明普和蒋三乃 2006)。

水曲柳是东北地区珍贵的阔叶用材树种之一, 其根系生长、根系形态和生物量的形成对养分和水分变化的反应比较敏感。本文针对水曲柳苗木的根系特点, 研究不同树龄水曲柳苗木对不同营养

收稿 2008-06-20 修定 2008-09-12

资助 国家自然科学基金(30571483)

* 通讯作者(E-mail: cyxu@bjfu.edu.cn; Tel: 010-62336044)。

液中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收动力学参数及2种形态氮素相互影响的机制,以期能为氮素的转运和同化的研究奠定基础,同时寻求培育水曲柳苗木中施用氮肥的合理比例和数量,提高苗木对氮素的吸收效率,从而在节约成本的基础上提高苗木质量和产量,避免氮富集导致的环境污染。

材料与方法

试验于2007年在北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室的人工气候箱中进行,光照强度 $72 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,温度 $(25\pm 1)^\circ\text{C}$ 。

选用水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)一年生苗(当年播种苗)和二年生苗,苗木均取自吉林省露水河林业局。种子经消毒、催芽处理后播种于草炭土和细沙(1:3)的混合基质中,长至一年生苗栽植于装有上述混合基质的塑料盆内,每盆2株;二年生苗栽植情况同上。定期浇营养液(范志强等2004)。待播种60 d后,分别选取生长状况一致的苗木,根系冲洗干净后放入无离子水中培养,48 h达到氮素饥饿状态后,移入塑料瓶中进行试验。

离子吸收试验(常规耗竭法)有:(1) NO_3^- 吸收动力学试验:将洗净的苗木分别移入 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KNO_3 和 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 CaSO_4 溶液中,溶液pH值调至6.5。培养时间设为1、2、3、4、5、6、7、8 h。一年生苗每瓶取1株分别放于50 mL系列溶液中,二年生苗每瓶取1株放于500 mL系列溶液中,每个处理重复3次,以下同此;(2) NH_4^+ 吸收动力学试验:吸收液为 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NH_4Cl 和 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 CaSO_4 混合液,其它操作过程与 NO_3^- 吸收动力学试验相同;(3)随着 NO_3^- 浓度而变的 NO_3^- 吸收试验:吸收液用分析纯 KNO_3 和 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 CaSO_4 配制。 KNO_3 浓度设为0.05、0.1、0.2、0.4、0.8、1、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 7个水平,一年生苗每瓶取1株分别放于50 mL系列溶液吸收2 h,二年生苗每瓶取1株放于500 mL系列溶液吸收2 h;(4) NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收影响的试验:用分析纯 KNO_3 、 NH_4Cl 和 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 CaSO_4 配制, KNO_3 浓度设为0.05、0.1、0.2、0.4、0.8、1、2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 7个水平, NH_4Cl 浓度设为 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

NO_3^- 离子用直接比色法测定, NH_4^+ 离子采用纳氏试剂比色法测定(赵越等2006),测定仪器为Agilent8543分光光度计。鲜重用称重法测定。根

系的各种指标用加拿大Epson Twain Pro扫描仪扫描后,应用Winrhizo软件分析。根据吸收液浓度与吸收时间绘制根系离子吸收曲线图,再根据吸收曲线方程求出吸收动力学参数 I_{max} 和 K_m (翟明普和蒋三乃2006)。

数据和图表处理均用Microsoft Excel 2003 进行统计分析。

实验结果

1 水曲柳幼苗根系对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收量与时间的关系

不同树龄水曲柳幼苗对 NO_3^- 的吸收量都是在3 h之前缓慢升高,而后吸收量迅速增加,一年生和二年生苗木对 NO_3^- 吸收量随时间而变化的规律基本上一致。但2种苗木的吸收量有较大差异,二年生苗木的吸收量始终高于一年生苗木,其中4 h吸收量相差最少,为 $0.0858 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$;而8 h相差量则高达 $0.1601 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (图1)。这表明,随着水曲柳幼苗苗龄的增加,苗木根系生长对 NO_3^- 的需求不断增加,大苗龄的苗木比小苗龄有更大 NO_3^- 的适应范围,因而吸收 NO_3^- 的能力提高。

幼苗对 NH_4^+ 的吸收进程明显不同于对 NO_3^- 的吸收。苗木经过饥饿处理后放入吸收液中,即能迅速吸收 NH_4^+ ,对 NH_4^+ 亲和力极高,而后吸收量逐渐下降,4 h后开始均匀吸收。如图2所示,1 h时二年生幼苗的吸收量达到 $0.1974 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,一年生也达到 $0.0974 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,而3 h时一年和二年生幼苗的吸收量分别只有 $0.0509 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $0.0715 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,分别相差47.74%和63.78%。根系的

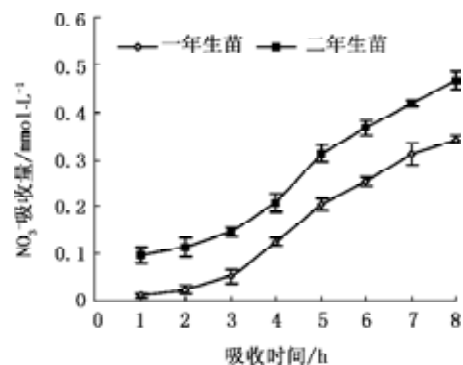


图1 水曲柳幼苗根系吸收 NO_3^- 的时间进程
Fig.1 Time progress of NO_3^- absorption in root system of *F. mandshurica* seedling

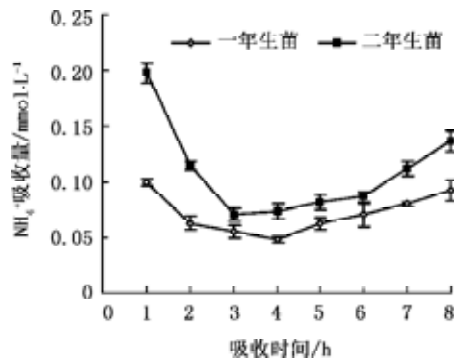


图2 水曲柳幼苗根系吸收 NH_4^+ 的时间进程
Fig.2 Time progress of NH_4^+ absorption in root system of *F. mandshurica* seedling

NH_4^+ 吸收量随着水曲柳幼苗树龄而变化的趋势与 NO_3^- 相似,二年生幼苗根系对 NH_4^+ 吸收量始终高于一年生幼苗。

2 不同树龄水曲柳幼苗的 NO_3^- 、 NH_4^+ 吸收动力学特征和差异

I_{\max} 是离子吸收所能达到的最大速率, I_{\max} 越大,离子吸收的内在潜力越大,与载体的数目和载体的转运效率有关; K_m 为表观米氏常数,是 $1/2I_{\max}$ 时的外液浓度,反应载体活性中心与离子亲和力的大小, K_m 越小,亲和力越大(赵越等2006)。

根据水曲柳苗木常规耗竭试验中不同吸收时

间吸收液中 NO_3^- 、 NH_4^+ 的浓度变化曲线,得出水曲柳幼苗根系 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子耗竭方程,系分别按照苗木根鲜重和根表面积计算得到其根系吸收 NO_3^- 和 NH_4^+ 离子的动力学参数。水曲柳二年生苗木吸收 NO_3^- 离子的最大吸收速率 $I_{\max}=0.2395 \text{ mmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根鲜重计)或 $I_{\max}=36.68 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根表面积计),均大于一年生苗木的最大吸收速率 $I_{\max}=0.1740 \text{ mmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根鲜重计)或 $I_{\max}=27.43 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根表面积计)。而一年生和二年生幼苗根系吸收 NO_3^- 离子的 K_m 分别为 $0.2963 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $2.161 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,后者是前者的7.29倍。说明二年生水曲柳幼苗根系对 NO_3^- 离子的亲和力比一年生幼苗的要小许多,但是由于二年生幼苗根系较一年生幼苗根系发达,其吸收能力比较强。

水曲柳幼苗对 NH_4^+ 离子的吸收与对 NO_3^- 离子的吸收相似。二年生幼苗根系吸收 NH_4^+ 离子的最大速率比一年生幼苗 I_{\max} 高出 $0.1173 \text{ mmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根鲜重计)或 $7.08 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (以根表面积计),所以二年生幼苗根系对 NH_4^+ 离子吸收的潜力要大于一年生幼苗。二年生幼苗根系吸收 NH_4^+ 离子 K_m 是一年生幼苗的6.19倍,说明一年水曲柳幼苗根系的亲和力远远大于二年生幼苗,但对 NH_4^+ 离子吸收能力则相对较弱(表1)。

表1 不同树龄水曲柳幼苗对 NO_3^- 、 NH_4^+ 的吸收动力学参数

Table 1 Kinetic parameters of NO_3^- and NH_4^+ absorption of *F. mandshurica* with different seedling stages

苗龄/年	NO_3^-			NH_4^+		
	I_{\max}		$K_m/\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	I_{\max}		$K_m/\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$
	以根鲜重计/ $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	以根表面积计/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$		以根鲜重计/ $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	以根表面积计/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$	
1	0.1740	27.43	0.1740	0.1901	21.32	0.2110
2	0.2395	36.68	0.2395	0.3074	28.40	1.3060

3 NH_4^+ 对不同树龄水曲柳幼苗 NO_3^- 吸收的影响

不论有无 NH_4^+ 离子的存在,随着营养液中 NO_3^- 浓度的升高,不同年龄水曲柳幼苗根系对 NO_3^- 吸收速率都迅速增加,营养液中 NO_3^- 浓度达到 $0.2\sim 0.4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,根系对 NO_3^- 吸收速率逐渐变缓,表明根系对 NO_3^- 的吸收逐渐达到饱和,并不会随着营养液中 NO_3^- 浓度的升高而继续迅速吸收

(图3)。

当营养液中有 NH_4^+ 离子存在时, NH_4^+ 即明显抑制根系吸收 NO_3^- 的速率,从影响程度来看,一年生幼苗要大于二年生的。但不论是一年生苗还是二年生苗,都是在营养液中 NO_3^- 浓度达到 $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后,对根系 NO_3^- 吸收速率的抑制效果更加明显。

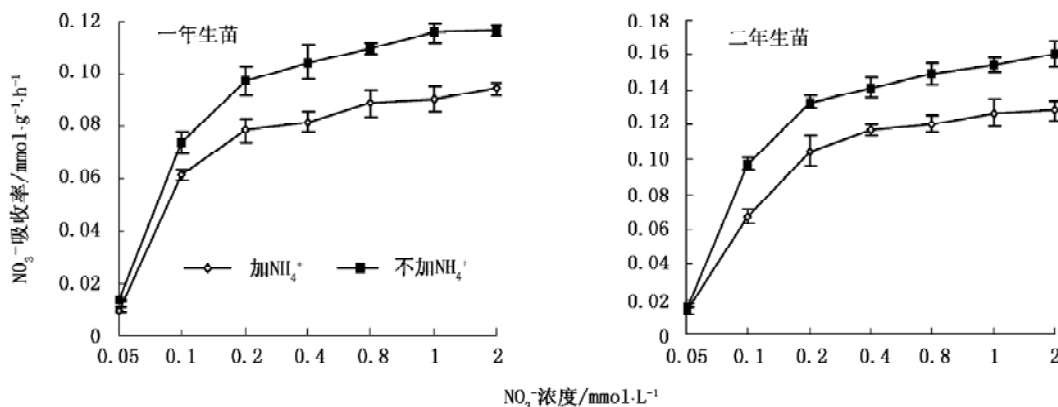


图3 NH_4^+ 对不同树龄水曲柳幼苗 NO_3^- 吸收效率的影响

Fig.3 Effect of NH_4^+ on NO_3^- absorption efficiency of *F. mandshurica* with different seedling stages

讨 论

不同年龄水曲柳幼苗根系吸收不同形态的氮素存在较大差异, 二年生幼苗吸收 NO_3^- 、 NH_4^+ 均较强, 而且对 NO_3^- 的吸收动力学参数 (I_{\max} 、 K_m) 均大于对 NH_4^+ 吸收的参数。二年生水曲柳幼苗根系对 NO_3^- 、 NH_4^+ 的亲合力虽不及一年生幼苗, 但由于二年生幼苗的根系比一年生幼苗大, 所以二年生幼苗根系吸收 NO_3^- 、 NH_4^+ 的能力更强一些。在低浓度范围内随着 NO_3^- 浓度的增加, 水曲柳幼苗根系吸收 NO_3^- 的速率增大, 浓度继续增高时, 吸收速率即趋于稳定, 这与 Baligar 和 Barber (1979) 和刘秀珍等 (1994) 在玉米中的研究结果相同。

过去离子最大吸收效率 (I_{\max}) 的研究多是以单位根鲜重或单位根长表示 (蒋廷惠等 1995; 魏朝富等 2002; Kosmidis 等 2004; 赵越等 2006; 翟明普和蒋三乃 2006)。但根系吸收离子是通过根系表面直接完成的, 因此根系表面积更能体现根系对离子的吸收速率, 而根系鲜重和根系长度的测定常常会忽略根系的粗细程度, 因此我们认为以单位根表面积来表示离子吸收速率应该更准确一些。

根系吸收 NO_3^- 是逆浓度梯度而进入细胞的, 它的进入可以维持细胞内电化学势平衡, 吸收硝态氮所需能量主要是由 H^+ 浓度梯度提供; NH_4^+ 的吸收是逆化学势进行的, 并且常被代谢受抑所阻断, 因而认为是一个热力学主动吸收过程。有关 NH_4^+ 对 NO_3^- 吸收的影响问题, 水稻和小麦的研究表明, NH_4^+ 明显抑制 NO_3^- 的吸收 (汪晓丽等 2003; 赵越等 2006)。本文结果与此基本一致。其影响原因可能是 NH_4^+ 的吸收降低了溶液的 pH 值 (NH_4^+ 与 H^+ 交换), 于是根系细胞液的 pH 则升高, 即游离的 OH^-

离子增加, 从而阻碍 NO_3^- 的运输过程, 以致 NO_3^- 的吸收减弱, 但其中具体机制还待进一步研究。

参考文献

- 范志强, 王政权, 吴楚, 李红心 (2004). 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, 15 (9): 497~1500
- 蒋廷惠, 郑绍建, 石锦芹, 胡霏堂, 史瑞和, 徐茂 (1995). 植物吸收养分动力学研究中的几个问题. 植物营养与肥料学报, 1 (2): 11~17
- 刘秀珍, 李韵珠, 慕雪梅 (1994). 玉米苗期硝酸根离子吸收动力学参数的研究. 土壤肥料, 3: 21~24
- 孙敏, 郭文善, 朱新开, 封超年, 郭凯泉, 彭永欣 (2006). 不同氮效率小麦品种苗期根系的 NO_3^- 、 NH_4^+ 吸收动力学特征. 麦类作物学报, 26 (5): 84~87
- 汪晓丽, 封克, 盛海君, 陈平 (2003). 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. 中国农业科学, 36 (11): 1306~1311
- 魏朝富, 谢德体, 郭碧花, 高明, 车福才 (2002). 酸性水稻土上水稻对硅、钾、钙、镁的吸收及其动力学研究. 植物营养与肥料学报, 8 (4): 452~457
- 谢钰容, 周志春, 金国庆, 陈跃 (2003). 马尾松不同种源 P 素吸收动力学特征. 林业科学研究, 16 (5): 548~553
- 翟明普, 蒋三乃 (2006). 小钻杨和刺槐根系养分吸收的动力学研究. 北京林业大学学报, 28 (2): 30~35
- 赵学强, 介晓磊, 李有田, 许仙菊, 谭金芳, 化党领 (2006). 不同基因型小麦钾离子吸收动力学分析. 植物营养与肥料学报, 12 (3): 307~312
- 赵越, 马凤鸣, 张多英 (2006). 甜菜对不同氮素吸收动力学的研究. 东北农业大学学报, 37 (3): 294~298
- Baligar VC, Barber SA (1979). Genotypic differences of corn for ion uptake. Agron J, 71: 870~873
- Barber SA (1984). Soil nutrient bioavailability. New York: John Willy & Sons, Inc, 85~96
- Claassen N, Barber SA (1974). A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. Plant Physiol, 54: 564~568
- Epstein E, Hagen CE (1952). A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol, 27: 457~474
- Kosmidis K, Karalis V, Argyrakis P, Macheras P (2004). Michaelis-menten kinetics under spatially constrained conditions: application to mibefradil pharmacokinetics. Biophysical J, 87 (9): 1498~1506