

# 氮素形态对树木养分吸收和生长的影响\*

张彦东<sup>1,2,\*</sup> 白尚斌<sup>3</sup>

(<sup>1</sup> 东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040; <sup>2</sup> 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223;

<sup>3</sup> 云南省林业科学院, 昆明 650224)

**【摘要】** 由于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  形态的差异, 二者对树木养分吸收和生长发育的影响不同. 树木常表现出对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的选择性吸收, 树种对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  吸收的偏好特性可能与生长地的土壤 pH 有关. 来自于酸性土壤的树种通常具有喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的特性, 而来自于中性或碱性土壤的树种常表现出喜  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的趋势. 由于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  所带电荷的差异, 通常  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  有利于阴离子的吸收, 而  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  则促进阳离子的吸收. 在有些情况下,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  会抑制  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收, 但抑制的机制目前还不清楚. 树木吸收  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时, 引起根际 pH 下降, 相反吸收  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时根际 pH 升高. 根际 pH 变化可以改变土壤养分的有效性, 并影响树木对养分的吸收利用. 树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的生长反应不同, 有些喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的针叶树在供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时生长较好. 多数植物在同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时生长量最大, 有些树种在同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时也表现出最高的生长, 但对于树木类似的研究还少, 这一现象对于树木是否具有普遍性还需要大量试验证明.

**关键词** 树木营养 硝态氮 铵态氮 根际 pH

文章编号 1001-9332(2003)11-2044-05 中图分类号 中图分类号 Q945, S718 文献标识码 A

**Effects of nitrogen forms on nutrient uptake and growth of trees.** ZHANG Yandong, BAI Shangbin (<sup>1</sup>Northeast Forestry University, Haerbin 150040, China; <sup>2</sup>Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; <sup>3</sup>Yunnan Academy of Forestry Sciences, Kunming 650204, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2003, 14(11): 2044~2048.

Forest tree species take up both  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  forms of nitrogen (N) during their growth. However, the effects of N form on nutrition uptake and tree growth are different due to the different N forms. Generally, trees show preference to N source, and most conifers prefer to  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  while the preference to N form of broadleaved trees is unclear. The preference may be correlated with the pH value of the site on which the trees grow n. The trees grow n on acid soil generally appear preference to  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  while trees grown on litmusless or alkaline soil prefer to  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ . Fungus also can alter the tree uptake characteristic to  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ . In some species, the  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  uptake capacity increased remarkably while uptake capacity of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  keep consistent when fungus were inoculated.  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  have different effects on other nutrient ions uptake because of the difference charge of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ . In general,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  accelerates the anion absorption while inhibits cation absorption. The effects of nitrogen forms on nutrition uptake are related with not only the charge of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , but also the restrain effects among other ions. Sometimes,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  inhibits  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  uptake, but the mechanism is not very clear now. The form of which nitrogen is taken up by trees will induce the change of rhizospheric pH value. Uptake of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  results in the decrease of rhizospheric pH value. Contrary, uptake of  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  will cause the increase of rhizospheric pH value. The change of rhizospheric pH value will affect nutrient availability and thus affect nutrition uptake and utilization by trees. Trees grow differently after  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  uptake. When supplied with  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ , some confers that prefer to  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  grow better while a few ammonium-preference conifers hardly show the better growth. Nevertheless, most plants grow better when both forms of N supplied simultaneously than either of N source supplied alone. For few similar studies were carried out with tree species, it needs to do more researches.

**Key words** Tree nutrition, Nitrate, Ammonium, Rhizosphere pH.

## 1 引言

N 素是植物必需的大量元素之一, 通常植物在生长过程中吸收的 N 要高于其它矿质元素, 因而 N 常成为限制植物生长的主要元素. 环境中的 N 素以不同形态对植物有效, 包括  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{N}_2$ , 挥发性  $\text{NH}_3$  以及有机氮等<sup>[45]</sup>, 但 N 的利

用效率却由环境尤其是土壤中 N 的形态所决定<sup>[45]</sup>, 多数植物在生长过程中吸收的 N 主要是  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ <sup>[19, 42, 45]</sup>. 虽然植物既能吸收  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  也能吸收  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 但

\* 国家自然科学基金重点资助项目(30130160).

\*\* 通讯联系人.

2001-12-11 收稿, 2002-06-10 接受.

由于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  形态的差异, 二者对植物养分吸收和生长发育的影响不同<sup>[12]</sup>。

树木在吸收不同形态 N 素后其生物量不同, 所以关于不同 N 素形态对树木生理、生长以及生态方面影响的研究引起了人们的重视。有些树木在供  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时的生长要好于供  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时的情况<sup>[5, 19, 42]</sup>, 而有些则在  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  联合供应时生物量最高<sup>[19, 46]</sup>。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的大量吸收会抑制树木对阳离子的吸收, 同时  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收也会导致根际土壤酸化<sup>[26, 32, 33]</sup>。相反, 在供  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时可以促进树木对阳离子的吸收, 提高根际 pH, 避免根际土壤酸化发生<sup>[30, 32, 33]</sup>。因此, 了解树木在利用  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时的不同反应, 对指导育苗、林地施肥以及解释树种的分布、适应性和种间竞争关系等方面都具有重要意义。目前, 国际上在这方面已开展了较多的研究, 取得了一些进展。

## 2 N 素形态对树木养分吸收和生长的影响

### 2.1 树木对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收的选择性

大量研究表明, 树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  具有选择吸收的特性<sup>[5, 15, 18, 20, 29, 30]</sup>。即使同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 有些树种也会表现出明显的偏好性。Malagoli 等<sup>[18]</sup>对赤松 (*Pinus sylvestris*) 和落叶松 (*Larix decidua*) 的研究表明, 在同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的条件下, 它们对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收速率明显高于  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 最多可以高出 6 倍。另据对挪威云杉 (*Picea abies*)<sup>[20]</sup>、白云杉 (*Picea glauca*)<sup>[15]</sup>、花旗松 (*Pseudotsuga mezesii*)<sup>[26]</sup> 和异叶铁杉 (*Tsuda heterophylla*)<sup>[14]</sup> 等树种的研究也证明, 它们均具有优先吸收  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的特性。目前人们普遍认为, 多数针叶树具有对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  吸收的偏好性。关于阔叶树对不同形态 N 吸收的研究还较少, 其对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  吸收的偏好特性还不十分清楚<sup>[39, 46]</sup>。树种对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  吸收的偏好特性可能主要与其生长地的土壤 pH 有关。有研究表明, 来自于酸性土壤的树种通常具有喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的特性, 而来自于中性或碱性土壤的树种具有喜  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的趋势<sup>[24, 37]</sup>。在 pH 较低的酸性土壤中, 硝化细菌减少, 硝化过程不能顺利进行, 微生物分解有机物产生的有效态 N 以  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  为主, 而在中性和碱性土壤中则以  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  为主<sup>[6, 28]</sup>。树种可能在长期适应过程中形成了对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  选择吸收的特性。针叶树多数生长在酸性土壤上, 因此形成了喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的特性<sup>[24, 37]</sup>。

N 素形态偏好性不同的树种, 其对  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的还原能力相差很大。 $\text{NO}_3^-\text{-N}$  被吸收到树木体内要经过一系列的还原过程被转化成蛋白质, 而硝酸还原酶 (NR) 是这一过程的第一个酶, 也是一个限速酶。喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的针叶树种通常根中的 NR 活性较高, 而叶子中的 NR 活性较低<sup>[18, 19, 34]</sup>。即使经过  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的诱导, 多数情况下也是根中的 NR 活性增加, 而叶中的变化不大<sup>[14]</sup>。因此, 多数针叶树的根是同化  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的主要场所, 而叶片同化  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的能力较低。当供应的

$\text{NO}_3^-\text{-N}$  较高时, 根内 NR 被饱和后, 叶片无法承担过剩  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的同化任务。所以, 这些树种不能有效地利用  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 不能把  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  作为主要 N 源。相反, 喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的针叶树体内通常都具有较高的将游离  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  转化成谷氨酸的谷酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT), 或具有较高的直接将  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  合成为谷氨酸的谷氨酸脱氢酶 (GDH) 活性<sup>[14, 36, 43]</sup>。当它们吸收大量的  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  进入体内后, 这些酶可以将  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  迅速转化成氨基酸, 避免  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  毒害的发生<sup>[27, 38]</sup>。还有一些喜  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的树种, 当体内游离  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  含量较高时也不发生毒害, 在这些树木体内可能具有  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的存储库, 它们主要通过存储作用降低  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的毒害<sup>[44]</sup>。

大气  $\text{CO}_2$  浓度的增加也会影响树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收。Bassiri 等<sup>[3]</sup>对火炬松 (*Pinus taeda*) 和美国黄松 (*Pinus ponderosa*) 的研究表明, 提高  $\text{CO}_2$  浓度明显改变两树种对不同形态 N 的吸收速率。在高  $\text{CO}_2$  浓度下, 两个树种都明显增加了  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收速率, 而减少  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收速率。由于  $\text{NO}_3^-$  的吸收需要更多的能量, 在  $\text{CO}_2$  浓度增加时火炬松等树种根的呼吸增加<sup>[25, 40]</sup>, 可能是呼吸增加提供了更多的能量, 促使  $\text{NO}_3^-$  的吸收增加。随着  $\text{CO}_2$  浓度升高, 树木对 N 形态偏好特性的改变, 对森林生态系统的影响是深远的。目前北方的一些森林由于大气污染, 大量的  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  被输入。当大气中  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的沉积超过森林的吸收导致 N 饱和时<sup>[2]</sup>, 由于许多针叶树对  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收能力低于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ , 森林生态系统可能无法保留  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 导致更多的  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  流出生态系统, 污染水体。 $\text{CO}_2$  浓度升高是否影响树木对不同形态 N 的吸收速率, 目前还是一个争论的问题。也有研究表明,  $\text{CO}_2$  浓度升高并不影响树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收特性<sup>[4, 8]</sup>。

菌根接种也可以改变树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收特性。Constable 等<sup>[7]</sup>对胶皮糖香树 (*Liquidambar styraciflua*) 和火炬松两个树种接种菌根, 并供给  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 经过 6 个月的培养后, 两个树种显著地增加了  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收能力, 而  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收能力没有提高。菌根增加树木对  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收能力主要是接种菌根提高了根的 NR 活性。植物对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收还受 N 浓度、 $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ 、pH、温度和植物的生育期等因素影响, 但在树木上这方面的研究还不多<sup>[35]</sup>。

### 2.2 N 素形态对树木养分吸收的影响

由于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  所带电荷的差异, 二者对其它养分离子的吸收具有不同的影响。通常  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  有利于阴离子的吸收, 而  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  可以促进阳离子的吸收<sup>[1, 12, 31]</sup>。N 是树木生长过程中吸收数量较多的元素, N 的吸收对树木体内的电荷平衡起决定性的作用。当供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时, 树木会吸收大量  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  进入体内, 为了维持电荷平衡, 树木就会减少阳离子的吸收, 增加阴离子的吸收<sup>[12, 35]</sup>。同时,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  在

根表的集聚对其它阳离子也具有排斥作用,在一定程度上也会影响其它阳离子的吸收。 $\text{NO}_3^-$ -N 的作用则相反,会减少阳离子的吸收,增加阳离子的吸收<sup>[12,35]</sup>. 通常  $\text{NH}_4^+$ -N 抑制 K、Ca、Mg、Zn 的吸收,尤其对 K 和 Ca 的抑制作用更加明显,增加 P 的吸收. 而  $\text{NO}_3^-$ -N 促进 K、Ca、Mg 的吸收,抑制 P 的吸收<sup>[12,31]</sup>. Al 和 Mn 虽然是阳离子,但在供应  $\text{NH}_4^+$ -N 时由于根际 pH 的下降,增加土壤中的 Al 和 Mn 活性,促进了 Al 和 Mn 的吸收<sup>[17]</sup>. 虽然在多数情况下 Mg 的吸收受到  $\text{NH}_4^+$ -N 的抑制,但有时  $\text{NH}_4^+$ -N 的供应也可以促进 Mg 的吸收<sup>[35]</sup>. 主要原因是 Mg 的吸收更多地受 K 和 Ca 的抑制,而  $\text{NH}_4^+$ -N 的吸收明显降低了 K 和 Ca 的吸收数量,从而间接地促进了 Mg 的吸收. N 素形态对养分吸收的影响比较复杂,除和  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 所带的电荷有关外,还与其它离子间的相互拮抗密切相关,不同树种表现不同.

$\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 除影响其它养分元素的吸收外,它们之间也互相作用,并影响树木对 N 的吸收. 多数研究认为,  $\text{NH}_4^+$ -N 有抑制  $\text{NO}_3^-$ -N 吸收的作用<sup>[29]</sup>. 但也有一些研究表明,  $\text{NH}_4^+$ -N 对  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收没有抑制作用<sup>[10]</sup>. 在有些情况下,  $\text{NH}_4^+$ -N 对  $\text{NO}_3^-$ -N 的抑制作用非常明显, Peuke 等<sup>[29]</sup>对挪威云杉幼苗的研究表明,当  $\text{NH}_4^+$ -N 在营养液中占总 N 的比例超过 10% 时,  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收就明显被抑制,其吸收数量成倍下降. 但随  $\text{NH}_4^+$ -N 比例的增加,  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收不会完全被抑制,当  $\text{NH}_4^+$ -N 的比例增加到一定水平后,  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收基本保持恒定<sup>[29,35]</sup>. 目前,关于  $\text{NH}_4^+$ -N 对  $\text{NO}_3^-$ -N 的抑制机制已被提出: 1)  $\text{NH}_4^+$ -N 在吸收同化过程中可能减少了硝酸还原酶及综合酶的活性<sup>[21]</sup>; 2) 可能抑制了  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收系统<sup>[16]</sup>; 3) 或者降低碳同化的底物酶有效性,并且 ATP 导致  $\text{NH}_4^+$ -N 同化的活跃<sup>[35]</sup>; 4) 增加了  $\text{NO}_3^-$ -N 的流出<sup>[9]</sup>. 关于  $\text{NH}_4^+$ -N 对  $\text{NO}_3^-$ -N 的抑制机制目前还没有完全弄清,还需要进行大量的研究.

2.3 N 素形态对树木生长的影响

由于  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 形态上的差异,当树木吸收这两种形态 N 后在生长上会产生不同的反应. 多数喜  $\text{NH}_4^+$ -N 的针叶树在供应  $\text{NH}_4^+$ -N 时的生长要明显高于供  $\text{NO}_3^-$ -N 时的生长<sup>[12,19,42]</sup>,但也有少数喜  $\text{NH}_4^+$ -N 的针叶树在供  $\text{NH}_4^+$ -N 时并不表现较高的生长量<sup>[20]</sup>. 关于喜  $\text{NO}_3^-$ -N 的树种在供  $\text{NO}_3^-$ -N 时的生长反应目前还很少有人研究. 不过近年来研究发现,多数植物在同时供应  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 时,会表现出“联合效应”,其生长量均高于单独供应  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 的生长量. 这方面研究在农作物上进行的较多<sup>[11]</sup>, 树木研究的还较少<sup>[19,35,46]</sup>. Margolis 等<sup>[19]</sup>的研究表明,北美短叶松 (*Pinus banksiana*) 在  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  为 50/50 时的产量要高于单独供应  $\text{NO}_3^-$ -N 时的产量. 张彦东等<sup>[46]</sup>对水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 的研究也证明,当  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  为 25/75 时水曲柳的生物量达到最大. 目前,人们还不完全清楚为什么向植物供应充足  $\text{NO}_3^-$ -N 的同时,加入少量的  $\text{NH}_4^+$ -N 会促

进产量增加. 有人认为,可能是同化  $\text{NO}_3^-$ -N 比同化  $\text{NH}_4^+$ -N 需要消耗更多能量的缘故<sup>[19,22]</sup>.

$\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 对树木地上和地下生长的影响是不同的.  $\text{NH}_4^+$ -N 有抑制树木根系生长的作用,而  $\text{NO}_3^-$ -N 则促进根系的生长<sup>[4,44]</sup>. 虽然有些树种喜  $\text{NH}_4^+$ -N,并在完全供  $\text{NH}_4^+$ -N 时可以获得较大的生长. 但大量  $\text{NH}_4^+$ -N 的供应会导致  $\text{NH}_4^+$ -N 在根系中积累,抑制树木根系的生长<sup>[13,26]</sup>. Olsthoorn 等<sup>[28]</sup>在不同供  $\text{NH}_4^+$ -N 水平下研究了花旗松幼苗的生长,随着供  $\text{NH}_4^+$ -N 数量的增加,树木根系生长下降,当供  $\text{NH}_4^+$ -N 达  $120\text{mmol}\cdot\text{株}^{-1}$  时,花旗松根系的生长受到严重抑制,此时与不供  $\text{NH}_4^+$ -N 的处理相比,总根长下降 50%,根干重下降 12%,地上/地下比增加 63%. 因此,在育苗工作中为了获得较大根系的苗木,应多施硝态氮肥,少施铵态氮肥.

树木对不同形态 N 的偏好以及生长反应上的差异,也会影响到树木的分布. 杜松 (*Juniperus occidentalis*) 在美国西部是一个侵入种,在过去 100 年间它不断扩展,目前仅俄勒冈州分布面积已超过  $1.1\times 10^6\text{hm}^2$ . Miller 等<sup>[23]</sup>经过研究认为,杜松具有喜  $\text{NH}_4^+$ -N 性,其生长的土壤  $\text{NH}_4^+$ -N 含量高于  $\text{NO}_3^-$ -N. 对  $\text{NH}_4^+$ -N 的偏好是它侵入  $\text{NH}_4^+$ -N 有效性较高的灌木林的一个主要因素. 在森林演替过程中,不同树种的更替也与树木对不同形态 N 的偏好及生长反应有关. 异叶铁杉是美国西部分布较广的种,具有喜  $\text{NH}_4^+$ -N 性,通常它在演替的后期占有优势,尤其是土壤  $\text{NO}_3^-$ -N 含量较低时<sup>[14]</sup>. 其枯枝落叶可以抑制土壤硝化作用的进行,使土壤中的  $\text{NH}_4^+$ -N 含量高于  $\text{NO}_3^-$ -N,保证它在林分中占有优势<sup>[41]</sup>.

2.4  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 吸收对树木根际 pH 的影响

阴阳离子吸收的不平衡是引起根际 pH 变化的主要原因之一,树木对  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 的偏好吸收将引起根际 pH 的变化. 当 N 以  $\text{NH}_4^+$ -N 的形态被吸收时,引起阳离子/阴离子比率大于 1,为了电荷平衡  $\text{H}^+$  的流出增加,引起根际 pH 的下降. 而  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收导致阳离子/阴离子比率小于 1,根系会增加  $\text{OH}^-$  的流出,导致根际 pH 的上升<sup>[14,32,33]</sup>. Rollwagen<sup>[30]</sup>在野地分别用  $\text{NH}_4\text{Cl}$  和  $\text{NaNO}_3$  处理 40 年生的花旗松,结果用  $\text{NH}_4\text{Cl}$  处理的花旗松根际 pH 下降 0.5 个单位,而用  $\text{NaNO}_3$  处理的花旗松根际 pH 上升大约 0.4 个单位. 因此,长期对林地供应  $\text{NH}_4^+$ -N 有使林地土壤发生酸化的危险,尤其在苗圃进行施肥管理时.

由于  $\text{NH}_4^+$ -N 的吸收和根际 pH 下降是相伴出现的,因此有人认为,供  $\text{NH}_4^+$ -N 时引起树木根系生长的下降也可能是由于 pH 变化引起的<sup>[26]</sup>. 但 Vollbrecht 等<sup>[44]</sup>对赤松的研究表明,当大量供应  $\text{NH}_4\text{Cl}$  时,根际 pH 下降到 3.9,赤松的根系形态发生变化,生长明显下降. 但在 pH 为 3.8 时,不供应  $\text{NH}_4^+$ -N 赤松的根系形态和生长没有发生变化,证明低 pH 对根系生长影响不大.

正在生长的树木根的不同部位 pH 是有差异的,有些树木根尖部分的 pH 通常高于其后部的根际 pH<sup>[26]</sup>. 但这种 pH 差异是否由  $\text{NH}_4^+$ -N 和  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收行为引起的,现在还

没有得到证实。假如这种差异是由  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收差异引起的, 无疑根尖部分较高的 pH 将有利于根的生长。这可能是树木增加根系生长的一种适应机制, 这方面还需要进一步开展研究。

树木生长所需的养分主要来自于根际, 根际 pH 的变化直接影响养分的有效性, 从而影响树木对养分的吸收利用。通常  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的供应可以促进树木对 Al、Mn 以及难溶性 P 的吸收<sup>[11, 17, 31]</sup>。Ruan 等<sup>[31]</sup>对茶树 (*Camellia sinensis*) 的研究表明, 在供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时, 导致根际酸化提高了 P、Al 和 Mn 的有效性。此时茶树体内吸收的 P、Al 和 Mn 的浓度大量增加。Al 的过量吸收可以引起树木的毒害, 因此供  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  时树木发生毒害, 不仅仅是由于  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  过量吸收导致的, 可能是多种因素共同作用的结果。

### 3 结 语

弄清树种在供应不同形态 N 时的生长反应, 对提高肥料利用率, 增加森林生产力具有重要意义。虽然多数作物在同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时表现出“联合效应”<sup>[1]</sup>, 而且已有研究表明, 有些树木在同时供应  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  时也表现出最大的生长<sup>[19, 46]</sup>, 但这一现象对于树木是否具有普遍性目前还不清楚, 今后还将对大量树种进行研究。因此, 关于树木对不同 N 素的生长反应将是今后继续研究的重点。

生长是一系列生理过程的结果, 虽然目前人们认识了树木对不同 N 素形态的生长反应, 但产生这种反应的生理学过程还不完全清楚<sup>[16, 19, 22]</sup>。今后在开展树木对不同 N 素生长反应研究的同时, 还将加强其生理学过程的研究。

$\text{CO}_2$  浓度升高是当前全球面临的问题, 研究表明, 随着  $\text{CO}_2$  浓度升高树木的生长速度加快<sup>[3]</sup>, 这样氮会进一步成为限制树木生长的主要因素。目前已有研究表明, 在  $\text{CO}_2$  浓度升高时树木对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  的吸收特性会发生变化<sup>[3]</sup>。这种变化是否是树木对  $\text{CO}_2$  浓度升高引起 N 缺乏的一种适应机制? 以及这种变化对环境的影响如何? 还要进一步探讨。这方面研究在国际上才刚刚起步, 这个领域今后将会引起更多的关注。

关于 N 素形态对树木养分吸收和生长影响的研究, 涉及到生理学、生态学以及森林经营等多个领域。这方面研究今后在注重微观机制深入探讨的同时, 还会和全球环境变化等生态学问题结合起来开展研究。

### 参考文献

- 1 Abb S C, Parent L E, Karam A. 1995. Effect of  $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$  ratios on growth and nitrogen uptake by onions. *Plant and Soil*, **171**: 289 ~ 296
- 2 Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, et al. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, **39**: 378 ~ 386
- 3 Bassirirad H, Griffin K L, Reynolds J F, et al. 1997. Changes in root  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  absorption rates of loblolly and ponderosa pine in response to  $\text{CO}_2$  enrichment. *Plant and Soil*, **190**: 1 ~ 9
- 4 Bauer G A, Berntson G M. 2001. Ammonium and nitrate acquisition by plants in response to elevated  $\text{CO}_2$  concentration: the roles

- of root physiology and architecture. *Tree Physiol*, **21**: 137 ~ 144
- 5 Boxman A W, Roelofs J G M. 1988. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedling. Effects of mycorrhizal infection. *Can J Bot*, **66**: 1091 ~ 1097
- 6 Carlyle J C, Malcolm D C. 1986. Nitrogen availability beneath pure spruce and mixed larch + spruce stands growing on a deep peat. *Plant and Soil*, **93**: 95 ~ 113
- 7 Constable J V H, Bassirirad H, Lussenhop J, et al. 2001. Influence of elevated  $\text{CO}_2$  and mycorrhizae on nitrogen acquisition: contrasting responses in *Pinus taeda* and *Liquidambar styraciflua*. *Tree Physiol*, **21**: 83 ~ 91
- 8 David E R, Donald R Z A K, Kurt S P, et al. 2000. Kinetics of nitrogen uptake by *Populus tremuloides* in relation to atmospheric  $\text{CO}_2$  and soil nitrogen availability. *Tree Physiol*, **20**: 265 ~ 270
- 9 Deane Drummond C E. 1985. Regulation of nitrate uptake into *Chara corallina* cell via  $\text{NH}_4^+$ -stimulation of  $\text{NO}_3^-$  efflux. *Plant Cell Environ*, **8**: 105 ~ 110
- 10 Flaig H, Mohr H. 1992. Assimilation of nitrate and ammonium by the Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedling under conditions of high nitrogen supply. *Physiol Plant*, **84**: 568 ~ 576
- 11 Gahoonia T S. 1993. Influence of root-induced pH on the solubility of soil aluminum in the rhizosphere. *Plant and Soil*, **149**: 289 ~ 291
- 12 Ingstad T. 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiol Plant*, **45**: 373 ~ 380
- 13 Keltjens W G, Van Ulden P S R. 1987. Effects of Al on nitrogen ( $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$ ) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. *Plant and Soil*, **104**: 227 ~ 234
- 14 Knoepp J D, Urner D P, Tingey D T. 1993. Effects of ammonium and nitrate on nutrient uptake and activity of nitrogen assimilating enzymes in western hemlock. *Forest Ecol Manag*, **59**: 179 ~ 191
- 15 Kronzacher H J, Siddiqi M H, Glass A D M. 1997. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature*, **385**: 59 ~ 61
- 16 Mackown C T, Jackson W A, Volk R J. 1982. Restricted nitrate influx and reduction in corn seedlings exposed to ammonium. *Plant Physiol*, **69**: 353 ~ 359
- 17 Majdi H, Persson H. 1995. Effects of ammonium sulphate application on the chemistry of bulk, soil rhizosphere, fine and fine-root distribution in a *Picea abies* (L.) Karst Stand. *Plant and Soil*, **168** ~ **169**: 151 ~ 160
- 18 Malagoli M, Dal Canal A, Quaggiotti S. 2000. Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and Soil*, **221**: 1 ~ 3
- 19 Margolis H A, Vezina L P, Ouimet R, et al. 1988. Relation of light and nitrogen source to growth, nitrate reductase and glutamine synthetase activity of jack pine seedlings. *Physiol Plant*, **72**: 790 ~ 795
- 20 Marschner H, Hausslings M, George E. 1991. Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Trees*, **5**: 14 ~ 21
- 21 Mengel K, Robin P, Salsac L. 1983. Nitrate reductase activity in shoots and roots of maize seedlings as affected by the form of nitrogen nutrition and the pH of the nutrient solution. *Plant Physiol*, **71**: 618 ~ 622
- 22 Middleton K R, Smith G S. 1979. A comparison of ammonia and nitrate nutrition of perennial ryegrass through a thermodynamic model. *Plant and Soil*, **53**: 487 ~ 504
- 23 Miller P M, Eddleman L M, Miller J M. 1991. The response of juvenile and small adult western juniper (*Juniperus occidentalis*) to nitrate and ammonium fertilization. *Can J Bot*, **69**: 2344 ~ 2352
- 24 Nelson L E, Selby R. 1974. The effect of nitrogen sources and iron levels on the growth and composition of Sitka spruce, and Scots pine. *Plant and Soil*, **58**: 573 ~ 588
- 25 Norby R J, Neill E G, Hood W G, et al. 1987. Carbon allocation root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings growth under  $\text{CO}_2$  enrichment. *Trees Physiol*, **3**: 203 ~ 210
- 26 Olsthoorn A F M, Keltjens W G, Van Baren B, et al. 1991. Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedling in sand. *Plant and Soil*, **133**: 75 ~ 81
- 27 Ota K, Yamamoto Y. 1990. Effects of different nitrogen sources on glutamine synthetase and ferredoxin dependent glutamate synthase activities and on free amide acid composition in radish plants. *Soil Sic Plant Nutr*, **36**: 645 ~ 652

- 28 Pastor J, Post WM. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, **2**: 3~ 27
- 29 Peuke DA, Tischner R. 1991. Nitrate uptake and reduction of aseptically cultivated spruce seedlings, *Picea abies* (L.) Karst. *J Exp Bot*, **239**: 723~ 728
- 30 Rollwagen BA. 1983. Effects of ammonium and nitrate application on rhizosphere pH, growth and nutrient uptake by Douglas fir, Sitka spruce and Western hemlock. *Forestry Abstracts*, **44**: 699
- 31 Ruan JY, Zhang FS, Ming HW. 2000. Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L. *Plant and Soil*, **223**: 63~ 71
- 32 Rygiewica PT, Bledsoe CS, Zasoski RJ. 1984a. Effects of ectomycorrhizae and solution pH on  $^{15}\text{N}$  nitrate uptake by coniferous seedlings. *Can J For Res*, **14**: 893~ 899
- 33 Rygiewica PT, Bledsoe CS, Zasoski RJ. 1984b. Effects of ectomycorrhizae and solution pH on  $^{15}\text{N}$  ammonium uptake by coniferous seedlings. *Can J For Res*, **14**: 885~ 892
- 34 Seith B, Setzer B, Flaig H, et al. 1994. Appearance of nitrate reductase and glutamine synthetase in different organs of the Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings as affected by light, nitrate and ammonium. *Physiol Plant*, **91**: 419~ 426
- 35 Serna MD, Legaz BF, Primo-millo E. 1992. The influence of nitrogen concentration and ammonium/nitrate ratio on N-uptake, mineral composition and yield of citrus. *Plant and Soil*, **147**: 13~ 23
- 36 Srivastava HS, Singh RP. 1987. Role and regulation of L-glutamate dehydrogenase activity in higher plants. *Phytochemistry*, **26**: 597~ 610
- 37 Stadler J, Gebauer G. 1992. Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior* L.): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. *Trees*, **6**: 236~ 240
- 38 Tolley-Henry L, Raper CDJ. 1986. Utilization of ammonium as a nitrogen source. *Plant Physiol*, **82**: 54~ 60
- 39 Troelstra SR, Blacquiere T. 1986. Growth, ionic balance, proton excretion, and nitrate reductase activity in *Alnus* and *Hippophae* supplied with different sources of nitrogen. *Plant and Soil*, **91**: 381~ 384
- 40 Tschaplinski TJ, Norby RJ, Wullschlegel DS. 1993. Responses of loblolly pine seedlings to elevated  $\text{CO}_2$  and fluctuating water supply. *Tree Physiol*, **13**: 283~ 296
- 41 Turner DP, Franz EH. 1985. The influence of western hemlock and western red cedar on microbial numbers, nitrogen mineralization and nitrification. *Plant and Soil*, **88**: 259~ 267
- 42 Van Den Driessche R. 1972. Different effects of nitrate and ammonium forms of nitrogen on growth and photosynthesis of slash pine seedlings. *Aust For*, **36**: 15~ 137
- 43 Vollbrecht A, Klein E, Kasemir H. 1989. Different effects of supplied ammonium on glutamine synthetase activity in mustard (*Sinapis alba*) and pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. *Physiol Plant*, **77**: 129~ 135
- 44 Vollbrecht P, Kasemir HI. 1992. Effects of exogenously supplied ammonium on root development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Bot Acta*, **105**(4): 306~ 312
- 45 Von Wirén N, Gazzarrini S and Frommer WB. 1997. Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant and Soil*, **196**: 191~ 199
- 46 Zhang Y-D (张彦东), Fan Z-Q (范志强), Wang Q-CH (王庆成), et al. 2000. Effect of different nitrogen forms on growth of *Fraxinus mandshurica* seedlings. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **11**: 665~ 667 (in Chinese)

作者简介 张彦东,男,1963年生,博士,教授,主要从事恢复生态学、树木营养学研究,发表论文30多篇。Tel.: 0451-2190614, E-mail: wqcwby@mail.hl.cn