

植物氮素营养的生理生态学研究^{*}

赵 平 孙谷畴

彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650) (中国科学院广州分院)

摘 要 讨论了植物的氮 (N) 素营养过程与 C 的消耗关系、光合作用与 N 投入的关系、水分平衡与植物的 N 素营养的关系

关键词 N 素营养, 光合作用, 水分平衡, 吸收

大部分植物对矿质营养的需求与对其他资源——能量和水的需求一样, 需要一个平衡的营养状态以维持最理想的生长。氮素是植物需求量最大的矿质营养元素, 同时也是植物个体乃至自然生态系统和人工生态系统 (包括农业系统) 生长最常见的限制因子, 为获取尽可能多的、为生长所需的 N, 植物形成了几种获取 N 的途径: 固定大气中的 N、菌根共生、捕食昆虫、根吸收土壤 N。大部分的植物主要是借助根吸收土壤中的无机铵离子和硝酸盐而获取 N 的。N 既是植物最重要的结构物质, 又是生理代谢中最活跃、无处不在的重要物质——酶的主要成分。有关氮生理生态作用的研究成果非常丰富, 这些工作不仅是理论上研究的必要, 它能指导生产实践活动, 如华南地区的红壤, 由于气候上的原因 (高雨量、高气温、土壤淋溶和渗流的强度大), N 缺乏比较突出, 是限制植被生长的主要因子, 如何研究其作用机理, 提高 N 利用的有效性, 对华南荒坡进行引种绿化和植被恢复具有明显的指导意义。本文着重讨论 N 的获取对碳的成本消耗的关系, 光合作用与 N 的营养关系以及 N 营养与植物的水分平衡的关系。

1 获取氮与碳的消耗

铵和硝酸盐植物通过根吸收无机 N 的主要来源, 大部分的铵盐在植物的根里就已结合成有机化合物, 而硝酸盐则可在木质部内运输, 或储存在根、茎和其他储存器官细胞的液泡里^[1]。硝酸盐在液泡里对于调节阳离子和阴离子的平衡和渗透势起重要作用^[2]。但是, 为使硝酸盐转换并结合到有机结构里发挥其植物营养的作用, 必须把它还原为铵盐。可以认为这个还原和同化的过程是植物生命中与光合作用的 CO₂ 的还原和同化的地位是同等重要的。

N 获取进入植物一般经历 3 个过程: 吸收, 通过吸收将周围环境的 N 还入植物; 转移 (运输), 将无机 N 在植物体内进行分配; 同化, 将无机 N 转换成有机 N。这 3 个过

* 中国科学院“九五”重大资助项目 (KZ951-B1-110)

程都需要消耗能量, 而能量最终源于植物体内的碳水化合物(即能量的转换形式)。

(1) N 的吸收所消耗的 C 主要用于维持吸收器官(一般指根)的生长, 用于逆组织液的浓度梯度进行 N 营养的运输。对于高等植物而言, 根系占据整株植物的一半以上的干物质, 每产生一个单位根的生物量所需要的 C 与植物的其他器官相似, 因此大部分的生物物质向根的分配意味着消费巨大量的 C^[3]。但是这种投资是必要的, 因为土壤的 N 资源(尤其是土壤的上层)非常有限, 根的吸收作用很快就消耗掉其周围的铵或硝酸盐等各种形式的矿质 N, 唯有不断地扩张根的生长才能保证根获取足够的 N 营养以满足植物迅速生长之需。

(2) N 的转移。N 转移时所消耗的 C 取决于 N 被同化的位置。由于高浓度的铵对植物组织有毒害作用, 铵一般在吸收和生产的附近被迅速转换成有机形式, 因此, 铵被转移到同化的场所可忽略不计。同样地, 根所同化的硝酸盐也不必考虑由于输送而耗费的能量, 叶内同化硝酸盐时会引起细胞离子浓度的不平衡, 因而需要有机酸穿梭体进行缓冲, 必然耗费大量的 C。据报道, 通过该种形式同化的硝酸盐将消耗约 3% 的总 C^[4]。

(3) N 的同化。植物的 N 同化有不同的途径, 对 C 的消耗也有很大的不同。根吸收是植物获取 N 营养的一般性途径。除此之外还有其他几种途径, 而这些途径往往靠消耗更多的 C 来用于生长和吸收器官的维持, 如固氮作用, 植物依靠细菌共生生物将气态 N 转换成铵, 进而需求更多的 C 用于根瘤的建造, 并为细菌共生生物的生长提供生长物质。菌根具小直径的菌丝体, 虽然增加了植物根系的吸收表面积, 但与同等量的根相比, 却要耗费多出 10% 的物质用于结构的建造; 另外, 用于菌根的维持同样还要消耗植物总 C 的 5% ~ 10%^[5]。菌根向寄主直接以氨基酸的形式提供 N, 耗能很少; 食虫植物则需要将猎物的蛋白质分解成氨基酸, 分解过程需要大量的能量供体提供能量; 将一个铵转换成氨基酸需要传递 2 个电子和催化 1 个 ATP 分子, 硝酸盐的同化则要求 10 个电子和 1 个 ATP 分子, 固氮反应每固定一个 N 原子需 4~5 个电子和 10 个 ATP 分子。由此看来, 从菌根和食虫到铵向硝酸盐的转换以致固氮作用, 同化 N 的能量消耗是逐渐增加的。

有学者粗略地估计, 用于获取 N 的根生长约占植物生产力的 10%, 其中分别用于不同方式的 N 的获取比例是: 铵 25% ~ 45%、硝酸盐 20% ~ 50%、固氮 40% ~ 55%、菌根 25% ~ 50%。表明 N 的获取是消耗 C 的主要生理过程, C 的可利用程度必然会制约 N 的获取。植物群落演替的早期, 生境的特点是光照强, 土壤的 N 资源匮乏, 定居于该生境的植物种类常形成固定 N 的共生体, 这是充分利用太阳能和迅速增加生态系统 N 素的生态策略。随着植物群落进一步演替和发展, 系统的铵和硝酸盐逐步增加, 加上竞争变得越来越激烈, 平均每个种可利用的光资源越来越少, 固 N 的作用逐渐变小。虽然自然界的气态 N 非常丰富, 但通过固氮作用获取这部分 N 往往耗费大量的 C, 一旦 N 成为生长的限制因子时, 固氮作用的优越性突显出来。不同的植物种类, 会偏爱不同形式的 N 源, 如酸果蔓只利用铵, 而某些植物却不能忍受铵。大部分植物在铵和硝酸盐的混合物中生长最好, 两种营养形式获取的速率取决于生境的离子有效性^[6]。植物对营养方式的偏爱很大程度上取决于植物的 C 与 N 的状态, 取决于周围环境的能量和 N 的有效性。如环境的光条件会对植物的 N 营养形式(铵盐或硝酸盐)产生影响, 高光照的条件下, 硝酸盐的同化以低的 C 消耗为成本, 因而有利于对硝酸盐的利用; 在低光照下, 由于低的呼

吸消耗而有利于铵的同化。植物对不同的 N 营养方式具有明显的适应性, 植物的这种灵活性有助于在变动中的环境维持 C 和 N 的平衡

2 光合作用与 N 的关系

C₃ 植物 (C₃ 途径是地球上大部分植物进行光合作用的主要生理代谢途径) 的叶片 N 元素的 75% 用于叶绿体, 其中大部分投入光合作用 (图 1)。由于 N 常常会成为植物生长的限制因子, 同时叶子里 N 的大部分分配于光合作用的各组分里, 因此理解 N—光合的关系是解决有关生态学问题的关键。如果通过调节 N 可以控制光合作用, 那么获取 N 的能力将是植物地上部分的主要决定因子。对不同的种、不同的叶龄、不同的 N 有效性和光照水平的研究表明, 单片叶子在光饱和的条件下, 净光合速率与 N 的含量成正比例关系^[7~10], 因此, 不难理解, 植物叶 N 的某一个组成成分或几个成分会直接限制光合的能力。最明显的例子是 RuBP 羧化氮化酶 (RUBISCO), 它是 C₃ 植物固定 CO₂ 的原初酶和 C₄ 及景天酸循环 CO₂ 最终固定酶^[11]。但是 N 的这种制约作用的程度往往与光和周围 CO₂ 浓度及 N 在各组分的分配密切关系, 与阳性植物相比, 阴性的植物投向 RUBISCO 的比例适当减少, 更多的是用于光截获, 以补偿在阴生环境内相对于 CO₂ 浓度而言更加稀少的光资源^[13]。

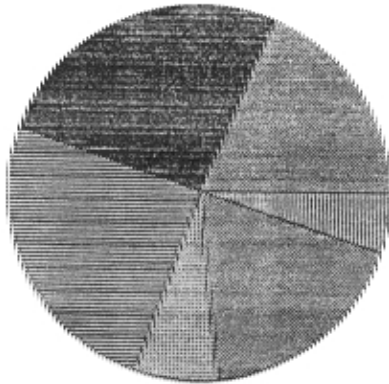


图 1 C₃ 植物阳性叶 N 的分配比例 (引自 [13])

RUBISCO 含量及其对光合约束的机理在不同的组织水平也受环境因素的影响, 如在基因水平, 合成 RUBISCO 信息 RNA 的量受光控制; RUBISCO 的催化激活受 CO₂、Mg 和光的调节; 植物生长过程中单叶的 RUBISCO 的水平取决于 N 的有效性, 同时也受 CO₂、光和水逆境的影响; 在植物个体的水平上, 部分落叶会增加其他叶片的 RUBISCO 的含量; 在群落水平, 不同种之间的 RUBISCO 的催化性质则是生态分化的重要组分。尽管

RUBISCO 对制约光合作用很重要,但它不是唯一的限制光合速率的N 化合物 环境因子对光合的其他制约因子的影响了解得还比较少,但很有可能与控制RUBISCO 相协调的

N 利用效率是衡量植物利用N 营养和合理分配N 的能力,是N 对植物光合生产力乃至生长产生影响的指标 只有N 对植物所有生理过程起同等限制作用时,植物对N 的分配才达到最大效率 要使投入光合的N 效率达到最大,必须满足所有的光合作用的N 化合物的限制作用必须是均等的;投入光合的N 不应超过其他形式的投入所带来的更多产出的那个水平 因此有学者认为光合能力与叶片N 素的比率是评价N 素投入光合效率的很有用的标准,统称潜在光合N 素利用效率 (potential photosynthetic nitrogen use efficiency, PPNU E),它是N 利用效率与固定 CO_2 关系的瞬时测度 N 含量低的叶片其 PPNU E 较低并随N 的含量增加而上升,超过一定的阈值,趋势不明显,一些种类甚至会出现下降^[13] N 含量低的叶片之所以 PPNU E 较低,原因是相当部分的N 投向非光合组分,如核酸和与细胞调节和呼吸有关的蛋白质 也有些N 含量高而 PPNU E 较低的情况,很有可能是用于储存器官的形成或限制光合作用的非N 化合物的增加所引起的

与光合有关的N 大致可分为两类,一是以 RuBP 羧化酶为主的可溶性蛋白,另一类由其它卡尔文循环的叶绿体酶、线粒体和过氧化酶体的光呼吸酶、碳酸酐酶和核糖体构成的剩余的叶片可溶性蛋白 二是蛋白位于叶绿体的类囊体膜上,含有色素蛋白复合体,电子传递链的组分和耦联因子,两类蛋白在功能上分别代表了光合的暗反应和光反应 在光照充足的情况下,叶片的N 与光合能力成正相关,这种关系已被许多实验所证实并为大多数学者所接受,是植物固有的生理生态特性且适合于大多数种类^[14],其最直接的原因是卡尔文循环和类囊体所含的蛋白质占据叶蛋白质的绝大部分,叶片的N 比例的增加也会相应增加 RuBP 羧化酶的含量,后者又与 CO_2 的同化速率成正相关

低光照的条件下,随着N 的含量上升,光合的增量却很有限^[10],高N 叶子用于维持的需要较大,它们的暗呼吸因此比低N 叶子高,并消耗更多的C 这样,低光条件下的叶子在N 增加时光合的收益很微弱,因此阴生环境的植物叶子含N 量低,这就是为什么阴生叶子一般形成薄的叶片以减少N 和构造上的消耗 就单株植物而言,树冠上方的叶子接收较强的光照,而树冠底部的叶片往往处于阴生的环境,树冠内环境的不一致性使N 素的分布成为整个树冠光合的决定因素 可以设想,对于有限的N 资源,要使树冠的光合达到最大,树冠顶部叶子的含N 量要高同时树冠底部的叶含N 量少 所以树冠生境的变异越大,有效N 的分布的重要性随之提高

3 N 素营养与水分平衡

有些植物叶N 含量高,但光合的产出小或净光合几乎等于0 的情况也会出现,说明叶片含N 量高并非总是优点,尤其是植物遇到其它资源亏缺时(如水),这一特性尤其重要 植物的水分平衡与N 素营养之间的关系主要表现在根吸收的铵盐和硝酸盐借助木质部的水分运输将N 素输送到地上部分的各个器官,植物各组织器官的渗透势、气孔的气体变换牵涉到 CO_2 和水分的扩散, N 的投入与 CO_2 的固定关系密切,同时气孔的行为受制于气孔细胞的水分(渗透势)状况, N 投入与水分平衡由此发生联系^[15]。

固定 CO_2 的潜在的生物化学能力和 CO_2 通过气孔扩散的速率是植物光合的制约因

素, 因为叶片气孔是 CO_2 由外向内、同时又是水由内向外的扩散途径, 植物不可能通过增加气孔导度来减少 CO_2 向内扩散的限制, 同时又不损失水分。 CO_2 和水分交换过程的耦合极大地影响了 N 的投入和水利用的模式。 由于水分紧张而迫使植物在低的气孔导度下进行运作, 叶片的 N 增加并未使光合作用带来明显的产出, 从而使气孔成为光合作用的主导限制因素。 在此条件下, 低 N 含量的叶片一旦有丰富 N 投入才可能使光合的产出大于消耗。

尽管水的有效性直接影响 N 的投入, 水利用和 N 利用的细微差异却是共同生长的种类生态分化的重要组分。 当气孔部分的关闭时, 消耗每单位的水所进行的光合会增加, 但总光合减少, 因而也减少每单位 N 的光合量。 不提高传导率而增加叶的 N 会引起光合上升和水分利用效率, 但由于气孔限制的增大会导致每单位 N 的光合量下降。 因此, 在某一生境, 不同水分利用格局的植物之所以能成功地生活在一起, 一个很重要的条件是这种格局的不一致能被 N 投入的差异性所平衡。

土壤中 N 缺乏会刺激根的生长, 扩大营养吸收范围的同时也增加了水资源利用的空间; 当土壤的可利用 N 较丰富, 尤其是根际附近的 N 有效性高时, 会改变植物生长的形态, 枝条的生长比地下根的生长明显要快, 根的延长往往会受到制约, 这种转变不利于对 N 的利用, 并由此影响以后根对水分的吸收。

参 考 文 献

- 1 Marschner H. Mineral nutrition in higher plants. Academic Press, 1986. 197
- 2 Smirnoff N, Stewart G R. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: Comparative physiology and ecological consequences. *Physiol Plant*, 1985, 64: 133~ 140
- 3 Lambers H, Szaniawski R K, DeVisser R. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values, and their significance. *Physiol Plant*, 1983, 58: 557~ 563
- 4 Raven J R, Smith F A. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. *New Phytol*, 1976, 76: 415~ 431
- 5 Clarkson D T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1985, 36: 77~ 115
- 6 Bloom A J. Wild and cultivated barleys show similar affinities for mineral nitrogen. *Oecologia*, 1985, 65: 555~ 557
- 7 Mooney H A, Field C, Gulmon S L, et al. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia*, 1981, 50: 109~ 112
- 8 Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1989, 56: 341~ 347
- 9 Field C, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia*, 1983, 56: 348~ 355
- 10 Gulmon S L, Chu C C. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Dipylis aurantiacus*. *Oecologia*, 1981, 49: 207~ 212

- 11 Caemmerer S, Farquhar G D. Some relations between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves *Planta*, 1981, 153: 376~ 386
- 12 Björkman O. Responses to different quantum flux densities In: Lange O L, et al eds *Physiological Plant Ecology I. Response to the Physical Environment* Berlin: Springer-Verlag, 1981. 57~ 10
- 13 Evans J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, 1983, 72: 297~ 302
- 14 Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants *Oecologia*, 1989, 78: 9~ 19
- 15 Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens *Oecologia*, 1983, 60: 384~ 389

Ecophysiological Research on Nitrogen Nutrition of Plant

Zhao Ping¹⁾ Sun Guchou¹⁾ Peng Shaolin²⁾

(1) South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650;

2) Academia Sinica, Guangzhou Branch)

Abstract Plants exhibit potential to compensate for imbalance in the availability of nitrogen. They achieve nitrogen acquisition by several ways. As N enters plant (absorption, translocation, assimilation), it costs considerable energy of plant, in which the carbon serves as energy source. In order to translocate N efficiently within plant and maximize growth, the relationship between nitrogen nutrition and the cost of C, photosynthesis, and water equilibrium were discussed.

Keywords nitrogen nutrition, photosynthesis, water equilibrium, absorption